

Anélidos marinos de México y América Tropical

Editores
J.A. de León-González
J.R. Bastida-Zavala
L.F. Carrera-Parra
M.E. García-Garza
S.I. Salazar-Vallejo
V. Solís-Weiss
M.A. Tovar-Hernández

ANÉLIDOS MARINOS

DE MÉXICO Y AMÉRICA TROPICAL

JESÚS ANGEL DE LEÓN-GONZÁLEZ
JOSÉ ROLANDO BASTIDA-ZAVALA
LUIS F. CARRERA-PARRA
MARÍA ELENA GARCÍA-GARZA
SERGIO I. SALAZAR-VALLEJO
VIVIANNE SOLÍS-WEISS
MARÍA ANA TOVAR-HERNÁNDEZ

EDITORES



UANL

Editorial Universitaria
Universidad Autónoma de Nuevo León

UANL

Rogelio Garza Rivera
Rector

Santos Guzmán López
Secretario General

Emilia Edith Vasquez Farías
Secretaría Académica

Celso José Garza Acuña
Secretario de Extensión y Cultura

Antonio Ramos Revilla
Director de Editorial Universitaria

Padre Mier 909, esquina con Vallarta, Colonia Centro,
Monterrey, Nuevo León, C.P. 64000
Teléfono (5281) 83294000 Ext. 4111 y 6690
Email: publicaciones@seyc.uanl.mx
Pagina web: www.uanl.mx/publicaciones

Anélidos Marinos de México y América Tropical

Portada: Fotografías de anélidos cortesía de Gustav Paulay. Diseño de portada de Jorge Ortega Villegas. Contraportada: Fotografías de Nereididae cortesía de María Ana Tovar-Hernández; Dorvilleidae y *Syllis* de Beatriz Yáñez-Rivera; *Spirobranchus*, *Trypanosyllis*, *Eunice*, y Cirratulidae de Humberto Bahena. Diseño de contraportada de Jorge Ortega Villegas.

Primera Edición, 2021

© Universidad Autónoma de Nuevo León
© de León-González, J.A., J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, S.I. Salazar-Vallejo, S. Solís-Weiss y M.A. Tovar-Hernández

ISBN 978-607-27-1558-5
Publicación Electrónica

PRÓLOGO

Los anélidos constituyen una fracción muy importante en los ambientes marinos y salobres, especialmente formando parte del bentos, pero también en el plancton y necton, aunque en menor medida. Por tanto, el estudio de estos animales resulta crucial para el conocimiento de la biodiversidad marina y también para cualquier otro tipo de estudio relacionado. Son unos animales ideales para experimentación en estudios genéticos, de reproducción, regeneración de tejidos, fisiológicos, ecológicos, evolutivos, cambio climático, impacto ambiental, etc. Resulta por tanto primordial disponer de herramientas eficaces que permitan su correcta identificación a nivel de especie, o al menos a nivel de género. Pero esto no es tan sencillo, porque se requiere previamente la existencia de especialistas taxónomos con profundos conocimientos y larga experiencia que preparen correctamente dichas herramientas, lo que no siempre es posible. Así pues, la taxonomía es fundamental para poder cimentar todo el conocimiento, en este caso de los anélidos.

En las últimas décadas se incrementado notablemente el número de investigadores que se dedican al estudio de los anélidos; esto, unido al desarrollo de nuevas técnicas, ha traído como consecuencia un notable aumento en el conocimiento sobre estos animales, así como novedosas propuestas para su clasificación, lo que han cambiado totalmente nuestra visión de este grupo.

México, junto con Brasil, es posiblemente el país latinoamericano que tiene un mayor número de taxónomos dedicados al estudio de los anélidos marinos, y con toda seguridad, el que más de habla castellana. No solo es una comunidad científica importante en número, sino que se trata también de un grupo de investigadores de gran nivel y proyección internacional. Esto es fundamental a la hora de poder elaborar esas herramientas taxonómicas completas para un grupo animal tan diversificado y complejo como los anélidos. Prácticamente, cada una de las familias es un mundo aparte de las otras, y hace ya mucho tiempo que no hay especialistas en anélidos, sino en una familia o en unas pocas. Hacer un libro como el que tienes en tus manos no es factible, a día de hoy, si no hay una estrecha colaboración entre un elevado número de especialistas. La labor de coordinación tiene también su gran valor.

Por estos motivos, son muy pocas las obras de compilación del conocimiento de los anélidos en un país o área geográfica definida. Además de las obras clásicas, como las de Fauvel de la Fauna de Francia, o Day, de Sudáfrica, tenemos la serie de Fauna Ibérica, aún sin finalizar. También hay intentos de enorme valor, como la serie "Handbook of Zoology", el número especial de la revista "Diversity", así como la anunciada segunda edición de una obra publicada hace 20 años ("Polychaetes", ahora con el título "Annelids"), así como "Polychaetes and Allies", de la fauna australiana. Sin embargo, estas obras no incluyen claves para la identificación de los distintos taxones.

El presente libro está orientado precisamente a facilitar la identificación de familias, géneros y especies de ambas costas de México, pero no se limita únicamente a un concepto político de una nación, sino que lo aumenta a un concepto biogeográfico más amplio, el área tropical y templada del continente americano.

Ha sido posible gracias al esfuerzo colectivo de un total de 45 autores, 37 de ellos mexicanos, tres de EEUU, así como uno de Brasil, Nueva Zelanda, Colombia, Chile y Venezuela, y la colaboración posterior de revisores de México, Brasil, España, Venezuela, Colombia, EEUU, Argentina, Alemania, Chile y Francia.

Estamos por tanto ante una obra de enorme calidad y realmente completa. Es una labor encomiable y que debería ser valorada por su gran impacto, no dentro de los valores que habitualmente se usan para medir la calidad de las publicaciones, sino por algo más evidente y real, el valor que tiene por su utilidad para todo el mundo científico marino a nivel mundial. Junto con la serie Fauna Ibérica, es la base para la identificación de Anélidos marinos más completa en lengua castellana.

Además, va a ser fundamental para promover el interés de nuevos investigadores, ya que facilitará enormemente la labor de los principiantes y servirá como estímulo para proseguir en esta línea.

Este libro tiene sus antecedentes, pero debido al aumento del conocimiento y a los cambios en la Sistemática, es necesario hacer actualizaciones y modificaciones. Esta nueva obra es mucho más completa que las anteriores, que además de dibujos detallados, incluye excelentes fotografías de animales en vivo, algo que ayuda notablemente a la identificación y hace aún más atractivo el libro.

Además de la introducción, hay un capítulo dedicado a cuestiones generales, como la morfología general de los anélidos, métodos de estudio, sistemática y claves generales. Una novedad en este libro es la inclusión de grupos que anteriormente se trataban aparte, como Oligoquetos, Hirudíneos, Sipuncúlidos, Equiúridos y Pogonóforos (ahora Siboglinidae). Las nuevas técnicas moleculares han puesto en evidencia que esos grupos están incluidos dentro de clados formados por distintas familias de "poliquetos" y que, por tanto, no existe un grupo natural con ese nombre. Por este motivo, el libro trata de anélidos marinos, y no de "Poliquetos", como los anteriores.

A continuación, se tratan por separado 59 familias de "poliquetos", además de todos esos grupos anteriormente mencionados, ordenados por orden alfabético. Cada uno de estos capítulos lleva una detallada introducción histórica, un resumen de lo que se conoce sobre ese grupo, la morfología detallada, fundamental para el uso de las claves, y las propias claves para la identificación de géneros y especies. No están todas las familias que existen, pero sí están la inmensa mayoría y todas las más importantes, tanto de vida bentónica como pelágica. Con este libro, se pueden identificar 782 géneros y 3,304 especies. Según los cálculos más recientes, quedan aún por descubrir un 35-40% más, así que gracias a estas claves se podrá también saber si un investigador se encuentra con un descubrimiento novedoso y fácilmente proceder a su descripción.

En resumen, nos encontramos ante una obra colectiva de gran envergadura, bien hecha, novedosa, de gran calidad, y que va a ser fundamental para las nuevas generaciones de investigadores en el medio marino; naturalmente, los que ya llevamos años estudiando estos animales vamos a disfrutar también de esta obra. Ojalá sirva de estímulo para que se elaboren otros similares en otras partes del mundo. Y también potencie el valor que tiene la taxonomía, algo que, desgraciadamente, no se valora como corresponde en el mundo actual.

Asturias, 29 de julio de 2021

Guillermo San Martín

ÍNDICE DE AUTORES

Adriana Barbosa-López
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México

Aideé Egremy-Valdez
Universidad del Mar, campus Puerto Ángel
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)
egremy.va@gmail.com

Alejandra G. Lagunas-Pérez
Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca.

Alejandro Oceguera-Figueroa
Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. aoceguera@ib.unam.mx

Alexandra Rizzo
Instituto de Biologia, Depto. Zoologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. aerizzo@gmail.com

Andrea Glockner-Fagetti
School of Biological Sciences, Victoria University of Wellington, Nueva Zelanda

Araceli Jaquelín Mercado-Santiago
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
ara.ms@ciencias.unam.mx

Beatriz Yáñez Rivera
Laboratorio de Ecotoxicología
Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, Mazatlán, México
beyariv7@gmail.com, beyariv@ciad.mx

Carlos Fragoso
Red de Biodiversidad y Sistemática. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz
carlos.fragoso@inecol.mx

Christopher Cruz-Gómez
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Chetumal. christopher.cruz-gomez@hotmail.com

Diana Carapia-Alvarado
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México

Diana L. Salcedo
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México.
rinoa_285@yahoo.com.mx

Elizabeth Borda
Texas A&M University San Antonio, San Antonio, Texas, EU

Fernando Ruiz-Escobar
Universidad del Mar, campus Puerto Ángel, Oaxaca
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)

Gerardo Góngora-Garza
Laboratorio de Biosistemática
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Nuevo León
Monterrey, Nuevo León, México.
gerardogongora@gmail.com

Gerardo Torres-Carrera
Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Iliana Torres-Manríquez
Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas.
eliana.torman@gmail.com

Isabel C. Molina-Acevedo
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México. isacrismoliace@gmail.com

Itzahí Silva-Morales
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, Chetumal, Quintana Roo
itzahi_marley.gwn@hotmail.com

Jesús Angel de León-González
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Nuevo León
Monterrey, Nuevo León, México
jesus.deleongn@uanl.edu.mx

José Rolando Bastida-Zavala
Universidad del Mar
Sistemática de Invertebrados Marinos,
Puerto Ángel, Oaxaca, México.
rolando_bastida@yahoo.com.mx

Juan Pablo Sánchez-Ovando
Universidad del Mar, campus Puerto Ángel
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados
Marinos (LABSIM)

Juan Pérez-Torrijos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,
Universidad Nacional Autónoma de México

Julio Daniel Gómez-Vásquez
Universidad del Mar, campus Puerto Ángel,
Oaxaca, Laboratorio de Sistemática de
Invertebrados Marinos (LABSIM)
gomezvjuliod@gmail.com

Kirk Fitzhugh
Los Angeles County Museum of Natural
History, California. kfitzhugh@nhm.org

Leslie Harris
Los Angeles Natural History Museum
lhharris@nhm.org, exogone@hotmail.com

Luis F. Carrera-Parra
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad
Chetumal, Departamento de Sistemática y
Ecología Acuática, Chetumal, Quintana Roo,
México. lcarrera@ecosur.mx

Margarita Hermoso-Salazar
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México

María Ana Tovar-Hernández
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Nuevo León
Monterrey, Nuevo León. México.
maria_ana_tovar@yahoo.com

María Ana Fernández-Álamo
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México.
mafa@ciencias.unam.mx

María Elena García-Garza
Universidad Autónoma de Nuevo León
Facultad de Ciencias Biológicas
maria.garciagza@uanl.edu.mx; mgarcia97@
hotmail.com

Mario Hernán Londoño-Mesa
Grupo Limnología Básica y Experimental y
Biología y Taxonomía Marina
Instituto de Biología, Universidad de
Antioquia, Colombia
hernan.londono@udea.edu.co

Nicolás Rozbaczylo
FAUNAMAR Ltda., Consultorías Medio
Ambientales e Investigación Marina, Santiago,
Chile. nrozbaczylo@bio.puc.cl

Oscar Díaz-Díaz
FAUNAMAR Ltda.
Consultorías Ambientales e Investigación
Marina, Santiago, Chile. ofdiazd@gmail.com

Pablo Hernández Alcántara
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México
pabloh@mar.icmyl.unam.mx

Patricia Rojas
Red de Biodiversidad y Sistemática. Instituto
de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz

Patricia Salazar-Silva
Tecnológico Nacional de México, Instituto
Tecnológico de Bahía de Banderas
salazarsilva01@yahoo.com,
patricia.s.s@bahia.tecnm.mx

Paulina Hernández-Moreno
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados
Marinos (LABSIM),
Universidad del Mar, campus Puerto Ángel

Sergio I. Salazar-Vallejo
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, Chetumal, Quintana Roo, México. savs551216@hotmail.com

Tulio F. Villalobos-Guerrero
Escuela de Graduados de Ingeniería y Ciencia
Universidad de Kagoshima
Kagoshima, Japón. tulio1786@msn.com

Víctor Hugo Delgado Blas
Universidad de Quintana Roo
blas@uqroo.edu.mx, vhdblas@hotmail.com

Víctor M. Conde-Vela
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, Chetumal, Quintana Roo, México. victorconde2323@gmail.com

Vivianne Solís-Weiss
Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
solisw@cmarl.unam.mx

Yessica Chávez López
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, Chetumal, Quintana Roo, México. yess.chl05@gmail.com

Zyanya G. Mora-Vallín
Instituto Mexicano de Estudios Pedagógicos y Posgrado (IMEPP), Aguascalientes

ÍNDICE DE REVISORES

Adriana Barbosa-López
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México

Alexandra Rizzo
Instituto de Biologia, Depto. Zoologia,
Universidade do Estado do Rio de Janeiro,
Rio de Janeiro, Brasil. aerizzo@gmail.com

Andrés Arias Rodríguez
Depto. de Biología de Organismos y Sistemas
Universidad de Oviedo
Oviedo, España. andres404ar@gmail.com

Beatriz Yáñez Rivera
Laboratorio de Ecotoxicología
Centro de Investigación en Alimentación y
Desarrollo, Mazatlán, México. beyariv@ciad.mx

Carmen T. Rodríguez Fernández
Universidad de Carabobo,
Venezuela

Catalina Arteaga-Flórez
INVEMAR
Santa Marta, Colombia
takalina85@gmail.com

Cynthia S.G. Santos
Universidade Federal Fluminense
Niterói, Rio de Janeiro, Brazil.
cinthyasantos@id.uff.br

Daniel Martín
Centre d'Estudis Avançats Blanes
Blanes, Girona, España
dani@ceab.csic.es

Diana Carapia-Alvarado
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México

Diana L. Salcedo
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México.
rinoa_285@yahoo.com.mx

Eduardo López
Dpto. Biología, Área de Zoología
Universidad Autónoma de Madrid
Madrid, España. eduardo.lopez@uam.es

Gerardo Góngora-Garza
Laboratorio de Biosistemática
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Nuevo León
Monterrey, Nuevo León, México.
gerardogongora@gmail.com

Guillermo San Martín
Universidad Autónoma de Madrid
Campoblanco, España
guillermo.sanmartin@uam.es

Harlan Dean
Museum of Comparative Zoology
Harvard University
Massachusetts, Estados Unidos de América
harlan.dean@umb.edu

Jesús Angel de León-González
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Nuevo León
Monterrey, Nuevo León, México
jesus.deleongn@uanl.edu.mx

Joana Zanol
Depto. Invertebrates Museu Nacional
Federal University of Rio de Janeiro
Brasil. joanazanol@mn.ufrj.br

João Gil
Centre d'Estudis Avançats Blanes
Blanes, Girona, España
joaocfgil@gmail.com

José Manuel Vieitez Martin
Depto. Ciencias de la Vida
Facultad de Ciencias
Universidad de Alcalá
Alcalá de Henares, España

José Rolando Bastida-Zavala
Universidad del Mar
Sistemática de Invertebrados Marinos,
Puerto Ángel, Oaxaca, México.
rolando_bastida@yahoo.com.mx

Juan Moreira
Departamento de Biología (Zoología)
Facultad de Ciencias
Universidad de Autónoma de Madrid
Madrid, España. juan.moreira@uam.es

Julián Martínez
Sociedad Cultural INSUB
Museo Okendo
Donostia-San Sebastián, España
julidoia@outlook.com

Julio Parapar
Depto. de Bioloxía
Universidade da Coruña
La Coruña, España
jparapar@udc.es

Luis F. Carrera-Parra
El Colegio de la Frontera Sur,
Unidad Chetumal, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática,
Chetumal, Quintana Roo, México.
lcarrera@ecosur.mx

Marcelo V. Fukuda
Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo,
São Paulo, Brasil
mvfukuda@gmail.com

Margarita Hermoso-Salazar
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México

María Ana Tovar-Hernández
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Autónoma de Nuevo León
Monterrey, Nuevo León. México.
maria_ana_tovar@yahoo.com

María Capa Corrales
Universitat de les Illes Balears
España. maria.capa@uib.es

María Emilia Diez
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Argentina
emilidiez80@hotmail.com

María Ana Fernández-Álamo
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México.
mafa@ciencias.unam.mx

María Nuria Méndez Ubach
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Unidad Académica Mazatlán
Mazatlán, México. nuri@ola.icmyl.unam.mx

María Teresa Aguado
Dep. Animal Evolution and Biodiversity
Georg-August-University Göttingen,
Göttingen, Alemania. maite.aguado@uam.es

Mikel (Ildefonso) Liñero Arana
Universidad de Oriente
Instituto Oceanográfico de Venezuela
Cumaná Venezuela. ilineroarana@yahoo.es

Oscar Díaz-Díaz
FAUNAMAR Ltda.
Consultorías Ambientales e Investigación Marina,
Santiago, Chile. ofdiazd@gmail.com

Osmar R. Araujo Leyva
Instituto de Investigaciones Oceanográficas
Universidad Autónoma de Baja California
Ensenada, Baja California, México.
osmarote@hotmail.com

Pablo Hernández Alcántara
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México, México
pabloh@mar.icmyl.unam.mx

Paulo Bonifacio
IFREMER, Centre Bretagne
Plouzané, Francia. bonif@me.com

Ricardo Castro
Universidade Federal do Paraná
Pontal do Paraná, PR, Brazil
ricastralvarez@gmail.com

Rodolfo Elias
Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras,
Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. roelias@mdp.edu.ar

Sarita Claudia Frontana Uribe
CONABIO
Ciudad de México, México

Sergi Taboada
The Natural History Museum of London
Londres, Reino Unido. staboada@ub.edu

Sergio I. Salazar-Vallejo
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
Depto. Sistemática y Ecología Acuática
Chetumal, Quintana Roo, México
savs551216@hotmail.com

Tulio F. Villalobos-Guerrero
Escuela de Graduados de Ingeniería y Ciencia
Universidad de Kagoshima
Kagoshima, Japón. tulio1786@msn.com

Verónica Rodríguez-Villanueva
Marine Biology Laboratory
City of San Diego Public Utilities
San Diego, California
Estados Unidos de América.
veronica@wormlab.com

Vinicius Rocha Miranda
Federal Rural University of
Rio de Janeiro, Brasil
vinicius.ghostty@gmail.com

Vivianne Solís-Weiss
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México
Puerto Morelos, Quintana Roo, México
vivianesw@gmail.com

Wagner Magalhães
Institute of Biology
Federal University of Bahia
Salvador, Bahia, Brazil
magalhaeswf@gmail.com

Yasmín Dávila-Jiménez
CINVESTAV
Mérida, Yucatán
México

CONTENIDO

Prólogo iii

Índice de Autores v

Índice de Revisores viii

1. Introducción

Sergio I. Salazar-Vallejo & Jesús Angel de León-González 1

2. Morfología, Métodos, Clave para Familias y Clasificación

Leslie H. Harris, Jesús Angel de León-González & Sergio I. Salazar-Vallejo 9

3. Acoetidae Kinberg, 1856

Isabel C. Molina-Acevedo & Tulio F. Villalobos-Guerrero 41

4. Acrocirridae Banse, 1969

Sergio I. Salazar-Vallejo 53

5. Alciopidae Ehlers, 1864

María Ana Fernández-Álamo 61

6. Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1980

Vivianne Solís-Weiss & Pablo Hernández-Alcántara 73

7. Ampharetidae Malmgren, 1866

Pablo Hernández-Alcántara, Vivianne Solís-Weiss & Diana Carapia-Alvarado 81

8. Amphinomidae Savigny *in* Lamarck, 1818

Beatriz Yáñez-Rivera & Elizabeth Borda 105

9. Aphroditidae Malmgren, 1867

Christopher Cruz-Gómez, Paulina Hernández-Moreno & J. Rolando Bastida-Zavala 121

10. Capitellidae Grube, 1862

María Elena García-Garza 135

11. Chaetopteridae Audouin & Milne-Edwards, 1833

Fernando Ruiz-Escobar, Andrea Glockner-Fagetti & J. Rolando Bastida-Zavala 153

12. Chrysopetalidae Ehlers, 1864

Christopher Cruz-Gómez, Sergio I. Salazar-Vallejo & Zyanya G. Mora-Vallín 167

13. Cirratulidae Ryckholt, 1851

Oscar Díaz-Díaz & Sergio I. Salazar-Vallejo 187

14. Cossuridae Day, 1963

J. Rolando Bastida-Zavala & Aideé Egremy-Valdez 209

15. Dorvilleidae Chamberlin, 1919

Luis F. Carrera-Parra 217

16. Eulepethidae Chamberlin, 1919

Patricia Salazar-Silva 231

17. Eunicidae Berthold, 1827

Luis F. Carrera-Parra & Isabel C. Molina-Acevedo 241

18. Euphrosinidae Williams, 1851

Beatriz Yáñez-Rivera & Elizabeth Borda 267

19. Fauveliopsidae Hartman, 1971

Sergio I. Salazar-Vallejo 275

20. Flabelligeridae de Saint-Joseph, 1894

Sergio I. Salazar-Vallejo 281

21. Glyceridae Grube, 1850

Jesús Angel de León-González, María Elena García-Garza, María Ana Tovar-Hernández & Iliana Torres-Manríquez 297

22. Goniadidae Kinberg, 1866

Jesús Angel de León-González, María Elena García-Garza & María Ana Tovar-Hernández 313

23. Hesionidae Grube, 1850

Sergio I. Salazar-Vallejo & Alexandra E. Rizzo 331

24. Hirudinida Lamarck, 1818

Alejandro Oceguera-Figueroa, Fernando Ruiz-Escobar & Gerardo Torres-Carrera 347

25. Iospilidae Bergström, 1914

María Ana Fernández-Álamo 355

26. Longosomatidae Hartman, 1944

Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss 361

27. Lopadorhynchidae Claparède, 1868

María Ana Fernández-Álamo 367

28. Lumbrineridae Schmarda, 1861

Luis F. Carrera-Parra 375

29. Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888

Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss 393

30. Maldanidae Malmgren, 1867

Sergio I. Salazar-Vallejo & Oscar Díaz-Díaz 407

31. Microphthalmidae Hartmann-Schröder, 1971

Sergio I. Salazar-Vallejo, Alexandra E. Rizzo, Jesús Angel de León-González, Luis F. Carrera-Parra 429

32. Nephtyidae Grube, 1850

Pablo Hernández-Alcántara, Vivianne Solís-Weiss & Juan Pérez-Torrijos 439

33. Nereididae Lamarck, 1818

Jesús Angel de León-González, Tulio F. Villalobos-Guerrero & Víctor M. Conde-Vela 453

34. Oenonidae Kinberg, 1865

Luis F. Carrera-Parra 489

35. Oligochaeta Grube, 1850

Carlos Fragoso & Patricia Rojas 501

36. Onuphidae Kinberg, 1865

Luis F. Carrera-Parra 513

37. Opheliidae Malmgren, 1867

Alejandra G. Lagunas-Pérez, Sergio I. Salazar-Vallejo & Jesús Angel de León-González..... 533

38. Orbiniidae Hartman, 1942

Vivianne Solís-Weiss, Adriana Barbosa-López, Pablo Hernández-Alcántara & Margarita Hermoso-Salazar 545

39. Oweniidae Rioja, 1917

Tulio Fabio Villalobos-Guerrero 561

40. Paralacydoniidae

Alexandra E. Rizzo 581

41. Paraonidae Cerruti, 1909

Jesús Angel de León-González & Pablo Hernández-Alcántara 587

42. Pectinariidae de Quatrefages, 1866

Mario Hernán Londoño-Mesa 611

43. Phyllodocidae Örsted, 1843

Tulio F. Villalobos.Guerrero, Isabel C. Molina-Acevedo, Andrea Glockner-Fagetti & Aideé Egremy-Valdez 619

44. Pilargidae de Saint-Joseph, 1899

Sergio I. Salazar-Vallejo & Alexandra E. Rizzo 645

45. Polynoidae Kinberg, 1856, incluyendo Iphionidae Kinberg, 1856

Patricia Salazar-Silva 661

46. Pontodoridae Bergström, 1914

María Ana Fernández-Álamo 691

47. Sabellariidae Johnston, 1865

Yessica Chávez López & José Rolando Bastida-Zavala 695

48. Sabellidae Latreille, 1825

María Ana Tovar-Hernández & Kirk Fitzhugh 717

49. Scalebrigmatidae Malmgren, 1867

Alexandra E. Rizzo & Sergio I. Salazar-Vallejo 765

50. Serpulidae Rafinesque, 1815

José Rolando Bastida-Zavala & Juan Pablo Sánchez-Ovando 773

51. Siboglinidae Caullery, 1914

María Ana Tovar-Hernández & Sergio I. Salazar-Vallejo 835

52. Sigalionidae Kinberg, 1856: Sigalioninae Kinberg, 1856 y otras subfamilias

Patricia Salazar-Silva & Sergio I. Salazar-Vallejo 855

53. Sigalionidae: Pisioninae Ehlers, 1901

Diana L. Salcedo, Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss 875

54. Sipuncula Sedgwick, 1898

Itzahí Silva-Morales & Julio Daniel Gómez-Vásquez 885

55. Sphaerodoridae Malmgren, 1867

Alexandra E. Rizzo & Sergio I. Salazar-Vallejo 905

56. Spionidae Grube, 1850

Víctor Hugo Delgado-Blas 913

57. Sternapsidae Carus, 1863

Sergio I. Salazar-Vallejo, Oscar Díaz-Díaz & Nicolás Rozbaczylo 947

58. Syllidae Grube, 1850

Gerardo Góngora-Garza 957

59. Terebellidae Grube, 1850

Mario Hernán Londoño-Mesa 997

60. Tomopteridae Grube, 1848

María Ana Fernández-Álamo 1015

61. Traviisidae Hartmann-Schrôder

Alexandra E. Rizzo & Sergio I. Salazar-Vallejo 1023

62. Trichobranchidae Malmgren, 1866

Vivianne Solís-Weiss, Mario H. Londoño-Mesa & Pablo Hernández-Alcántara 1033

63. Trochochaetidae

Araceli Jaquelín Mercado-Santiago, Pablo Hernández- Alcántara & Vivianne Solís-Weiss 1041

64. Typhloscolecidae Uljanin, 1878

María Ana Fernández-Álamo 1049

1. Introducción

Sergio I. Salazar-Vallejo[1] & Jesús Angel de León-González[2]

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com
2) Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas

Pasado

Transcurrieron 30 años desde que hicimos el *LibroBlanco* sobre los poliquetos de México (Salazar-Vallejo *et al.* 1989). Como ahora, nuestro principal esfuerzo apuntaba a facilitar y promover el estudio del grupo. En esa época, había menos especialistas en el país que dedos en la mano, por lo que estamos muy contentos con el nivel que hemos alcanzado, pero todavía no conformes con los resultados porque queda mucho por hacer.

En el *LibroBlanco* cometimos varios errores de enfoque. Por ejemplo, preparamos claves para identificar las familias y los géneros, pero no las especies. La edición previa de este libro intentó resolver esa gran necesidad, pero nos faltaron varias familias y en algunas, el entusiasmo fue mayor que la experiencia de los autores en el grupo correspondiente y reconocemos que las claves no fueron de la mejor calidad. Además, en el *LibroBlanco* hicimos indicaciones (listas) por estados costeros sin considerar que las provincias biogeográficas no responden a límites políticos, o que las listas son útiles solamente si los usuarios cuentan con toda la literatura y la conocen a fondo. Perdimos de vista, incluso, que son esfuerzos bibliográficos y que es preferible estudiar los organismos directamente para resolver problemas o confusiones. Por desgracia, muchos registros no cuentan con materiales de referencia o, de haberlos, no están siempre disponibles.

Penosamente, se repitieron los esfuerzos para enlistar especies de regiones o estados sin tener esta consideración en mente. Por último, no hicimos crítica alguna sobre los registros de especies escandinavas, del Canadá, o de Sudáfrica en aguas someras de la región. La primera edición de este libro trató de resolver estas cuestiones zoogeográficas, pero el uso de códigos no aclaró la situación. A decir de algunos miembros del comité editorial, siguieron forzándose las rutas de las claves para arribar a especies de litorales orientales con materiales de los occidentales, o viceversa. También hubo registros anómalos en los litorales regionales. Debemos modificar nuestro quehacer y evitar repetir problemas o generar nuevos. Confiamos que la proporción de especies de amplia distribución seguirá reduciéndose conforme mejoremos la calidad de nuestro trabajo taxonómico, excepción hecha de las especies movidas para fines de maricultura, o introducidas en el agua de lastre o incrustaciones.

Además del *LibroBlanco*, que por otro lado pretendía complementar o adecuar al *LibroRosa* (Fauchald 1977), las claves de las especies panameñas (Fauchald & Reimer 1975) fueron otro precursor importante del esfuerzo para la primera edición. Sin embargo, dada la gran riqueza de especies de la región, no podíamos haberlo hecho con las poquísimas personas interesadas hace tres décadas. La primera edición de este libro incluyó a México y los países vecinos de los trópicos americanos.

El interés por hacer la primera edición de este esfuerzo colectivo sobre América tropical surgió en 2008, cuando la Universidad Autónoma de Nuevo León celebraba 75 años de su fundación. Una serie de comentarios entusiastas condujo a generar un comité editorial y a convocar al esfuerzo colectivo. La respuesta de los interesados fue relevante, especialmente si se considera que algunos autores fueron invitados, y se hizo una convocatoria abierta para una serie de familias.

Tratamos de hacer un esfuerzo mínimo en las secciones introductorias porque había dos antecedentes o compilaciones recientes; a saber, el *LibroRojo* (Beesley *et al.* 2000) y el *LibroNegro*

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

(Rouse & Pleijel 2001). Para la segunda edición, contamos ahora con la síntesis formidable del *LibroAzul* (Purschke *et al.* 2019). Aunque van tres volúmenes ya publicados, la mayoría de los capítulos estaban disponibles en línea desde 2014. Por ende, nos hemos concentrado, para el contenido de cada una de las contribuciones, en las claves para especies y en sus ilustraciones. Como podrán notar los interesados, aunque el objetivo se ha satisfecho, el binomio clave-ilustración no ha sido balanceado u homogéneo en las contribuciones. Esta discrepancia puede explicarse por la perspectiva de los autores, al considerar la variable dificultad de comprender o asimilar las estructuras particulares de cada especie o grupo de especies. También podría tratarse del poco interés por invertir esfuerzos para hacer un capítulo para un libro en español y editado en México. Por la tiranía del factor de impacto, ese producto no tendría la misma relevancia para estímulos económicos para los autores, en comparación con los estímulos que resultarían por libros publicados en inglés, y en editoriales transnacionales.

Otros factores estarían relacionados con las pocas citas futuras o que sean poco relevantes para esquemas tradicionales de evaluación en los sistemas de estímulos. No obstante, debemos enfatizar que no hay esfuerzo alguno reciente parecido para una región geográfica tan amplia y rica en especies como América tropical. Es un triunfo colectivo que debemos aquilatar.

Las contribuciones de la primera edición fueron resultado del trabajo de especialistas consumados, o de jóvenes entusiastas en ruta de convertirse en taxónomos refinados. Lamentablemente, algunos no continuaron su vida académica en el estudio de los poliquetos. Debe resaltarse que la calidad de la información de cada contribución es responsabilidad de los autores y que a pesar de que los capítulos fueron estrictamente evaluados, los autores tuvieron la libertad de decidir seguir las recomendaciones emitidas.

Estado actual

Reconocemos que el panorama regional es muy distinto del que teníamos hace una década. Por un lado, una compilación reciente por Pamungkas *et al.* (2019) apuntó que hay unas 11500 especies válidas de poliquetos y que esperan que otras 5200 sean descritas en este siglo, lo que implica que hay un 45% de especies indescritas a nivel mundial. Esto supera nuestras expectativas de alrededor del 30% para México (Tovar-Hernández *et al*. 2014) o, si cabe la analogía, para Australia (MacIntosh *et al.* 2018). También mencionaron Pamungkas *et al*. (2019) que las familias con más especies son Syllidae (casi 1000 especies), Polynoidae (casi 900 spp), Nereididae (casi 700 spp), Spionidae y Terebellidae (ambas con más de 600 spp). Así, pese a que contamos con algunos colegas interesados en estos grupos, nos hacen falta más especialistas simplemente por la gran cantidad de especies que contienen y por las que falta describir.

Por otro lado, en la última década, hubo grandes esfuerzos de síntesis. Por ejemplo, Felder & Camp (2009) compilaron la biodiversidad del Golfo de México y Dean (2012) recopiló e indicó la literatura sobre poliquetos del Caribe. También surgieron compilaciones regionales en México auspiciadas por CONABIO en una perspectiva por estados costeros o regiones mexicanas. También se hicieron esfuerzos en otras naciones de la región, notablemente en El Salvador (Rivera & Romero de Rivera 2008), Costa Rica (Wehrtmann & Cortés 2009), y otras más sobre el mar profundo (Bone *et al*. 2011, Low-Pfeng & Peters-Recagno 2014). También debemos mencionar la serie de compilaciones sobre varias naciones sudamericanas, que reseñaron el desarrollo histórico y las perspectivas de cada país (Díaz-Díaz *et al*. 2017).

Sobre el mar profundo se ha incrementado el esfuerzo para el estudio de la fauna abisal en América tropical, en donde se ha documentado que la distribución de las especies es mucho más amplia (McClain & Hardy 2010). El mayor interés en el mar profundo regional deriva, en parte, del derrame del Deep Water Horizon en el Golfo de México (Prouty *et a*l. 2016, Qu *et al*. 2016, Washburn *et al*. 2016). Además, se han descubierto una zona de transición biogeográfica (Matabos *et al*. 2011), y nuevos sitios con ventilas hidrotermales en el Pacífico oriental tropical (Goffredi *et al.* 2017).

Por otro lado, se han afinado los estudios sobre la biota asociada a los arrecifes profundos

de corales del Atlántico, especialmente de *Lophelia pertusa* (Linnaeus, 1758) (Demopoulos *et al*. 2014, Ross *et al*. 2017). Además, de manera sorpresiva, en ambientes someros del Caribe se descubrió un nuevo género de serpúlidos (Prentiss *et al*. 2014), lo que realza lo que falta por descubrir en zonas accesibles y aparentemente bien estudiadas.

Futuro

La primera edición de Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical incluyó 57 contribuciones elaboradas por 33 autores, la mayoría mexicanos, participando también poliquetólogos de Brasil, Colombia, Estados Unidos y Venezuela. Dos de estos capítulos fueron elaborados de manera introductoria, y otros cinco se enfocaron a cuestiones ecológicas. La mayor parte del esfuerzo, 50 capítulos, se orientaron a 50 familias, y tenían claves para 569 géneros y 2073 especies.

La segunda edición se concentró en la taxonomía, por lo que los estudios ecológicos o de caso no se incorporaron. Se incluye información de 49 familias tratadas en la primera edición, aunque ahora Chrysopetalidae incorpora a Nautillinelidae, y Sigalionidae a Pisionidae, aunque estas últimas se presentan como contribuciones separadas. Además, se anexan nueve familias no contempladas anteriormente, por lo que el número de géneros y especies se ha incrementado considerablemente. Todavía faltan algunas familias en esta nueva edición, pero esperamos que para la próxima y con más interesados en el grupo, podamos aclarar la situación para las mismas.

Igual que para la edición previa, esperamos que los usuarios de los capítulos tengan la gentileza de comunicar a los autores aquellos errores o discrepancias que encuentren. Con ello, nos ayudarán a resolverlas y a mejorar la calidad general de la información correspondiente para la tercera edición. Esperamos poder lanzarla en una década.

Comprendemos este esfuerzo colectivo como una herramienta adicional para promover el estudio de la taxonomía de los poliquetos. Debemos enfatizar que esta serie de contribuciones no pueden tomarse como obras definitivas. De ser así, daríamos la falsa impresión de que no queda nada por hacer, cuando en realidad por lo menos un 30–45% de las especies regionales son indescritas. Clarificar la situación mediante estudios faunísticos o taxonómicos debe ser parte de nuestra nueva responsabilidad colectiva.

De la misma manera, también esperamos que este volumen potencie el desarrollo de los estudios sobre ecología marina en general, con particular relevancia para las comunidades bénticas, en donde los poliquetos son, en general, dominantes en riqueza y en biomasa.

Hay necesidad de contar con programas de monitoreo, especialmente de la biota portuaria (Salazar-Vallejo *et al*. 2014). Algunos enfoques apuntan a la eficiencia de la inversión, en el sentido de reducir el nivel de identificación posible a categorías taxonómicas mayores como familias, o incluso a grupos generales (Forrest & Creese 2006), descontando la necesidad de identificar a las especies. Otra herramienta anunciada como muy poderosa es la secuenciación ambiental en la que se ubican diferentes formas del COI y luego se trata de ubicarlos como morfotipos y, finalmente se trata de identificar las especies. Por ello, no puede esperarse que de ahí surjan nuevos intereses en la taxonomía, a pesar de que podemos anticipar que habrá muchos problemas para identificar las muestras de la fauna regional. El mensaje fundamental parece ser que si la generación de nombres de especies (morfotipos) puede ser o hacerse automática, no hará falta entrenamiento en la taxonomía.

En realidad, esperamos que por esa serie de complicaciones, surgidas de estudios básicos o en ecología de la contaminación, o por las limitantes inherentes a la secuenciación ambiental, se impulse el interés y desarrollo de la taxonomía.

Por lo menos, esperamos el reconocimiento de su relevancia para lograr una mejor interacción (Jones 2008). En México, estamos empezando un programa nacional en esta dirección y esperamos tener avances relevantes en el corto plazo. Estudiaremos la biota portuaria en los principales puertos de México y vamos a integrar estudios morfológicos con análisis moleculares.

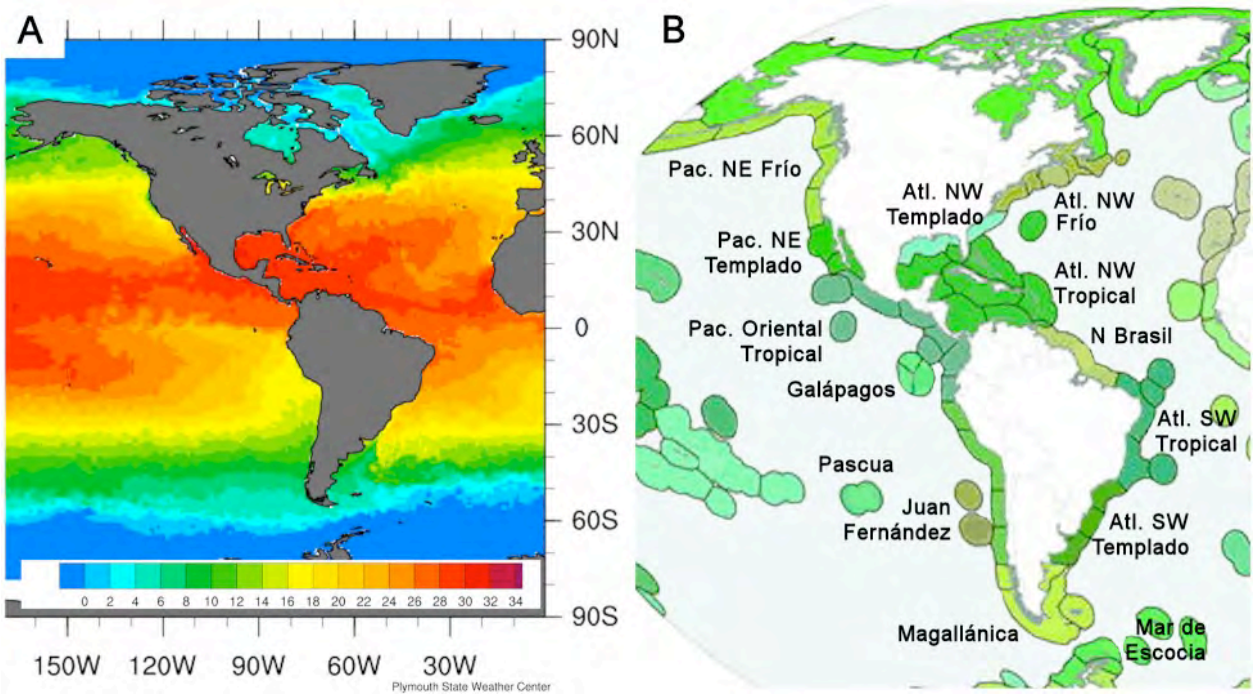


Figura 1. A) Isotermas superficiales de los mares del continente americano. B) Provincias biogeográficas marinas de América (modificada de Spalding *et al.* 2007).

Reto

La nueva generación de interesados en la taxonomía de poliquetos enfrentará retos intelectuales complejos y multifacéticos, de los que saldrán avante al conseguir conocimientos en varios temas. Por ejemplo, para evitar repetir nuestros errores del pasado, deberán comprender la oceanografía regional, en particular la importancia de la temperatura para regular la distribución de las especies, cómo resultante de las isotermas a lo largo de nuestros litorales, y el efecto de las corrientes frías (Fig. 1A). También deberán considerar las provincias biogeográficas de la región para comprender la distribución, real o potencial, de la biota tropical (Fig. 1B), aunque los límites entre provincias o reinos no sean idénticos (Spalding *et al*. 2007, Costello *et al*. 2017). Este patrón burdo de bandeo latitudinal también se presenta, aunque con menor resolución, en el ambiente mesopelágico, profundidades entre 200 y 1000 m (Fig. 2), aunque el papel de las surgencias es también relevante (Sutton *et al*. 2017). En realidad, nos faltan muchos interesados en los poliquetos pelágicos, y por lo menos algunos en los dulceacuícolas o que residen en cavernas.

Por otro lado, no debe asumirse que la misma especie se presente a lo largo de cada provincia, porque se han demostrado diferencias en la misma, incluso en grupos con alta movilidad, como los peces (Castillo-Páez *et al*. 2017).

Sobre la abundancia de las especies deberán tener en mente dos aspectos fundamentales. Primero, que hay especies que son raras, con pocos o muy pocos ejemplares. Schoener (1987) mostró que había dos tipos de rareza: difusiva, por un lado, homogénea (sufusiva) por el otro. En la primera, las especies tiene pocos ejemplares hacia el límite de su distribución o en condiciones subóptimas, pero son abundantes en otra parte. En la segunda, las especies son homogéneamente raras a lo largo de todo su rango geográfico. Este patrón es enigmático porque dicha rareza se asocia con un mayor riesgo de extinción (Vermeij & Grosberg 2018), pero deben contar con mecanismos para evitarla ya que parecen ser bastante comunes.

El patrón de rareza, en realidad, se extiende incluso a la composición de especies por género,

con lo que hay muchos géneros monotípicos y aunque parezca resultado del poco conocimiento sobre el grupo, es una característica de la naturaleza observable entre las plantas (Malik 2017) y entre los animales. Entre los metazoos hay 28–43% de géneros monotípicos, y entre los invertebrados marinos representan el 37% del total de géneros (Sigwart *et al*. 2018).

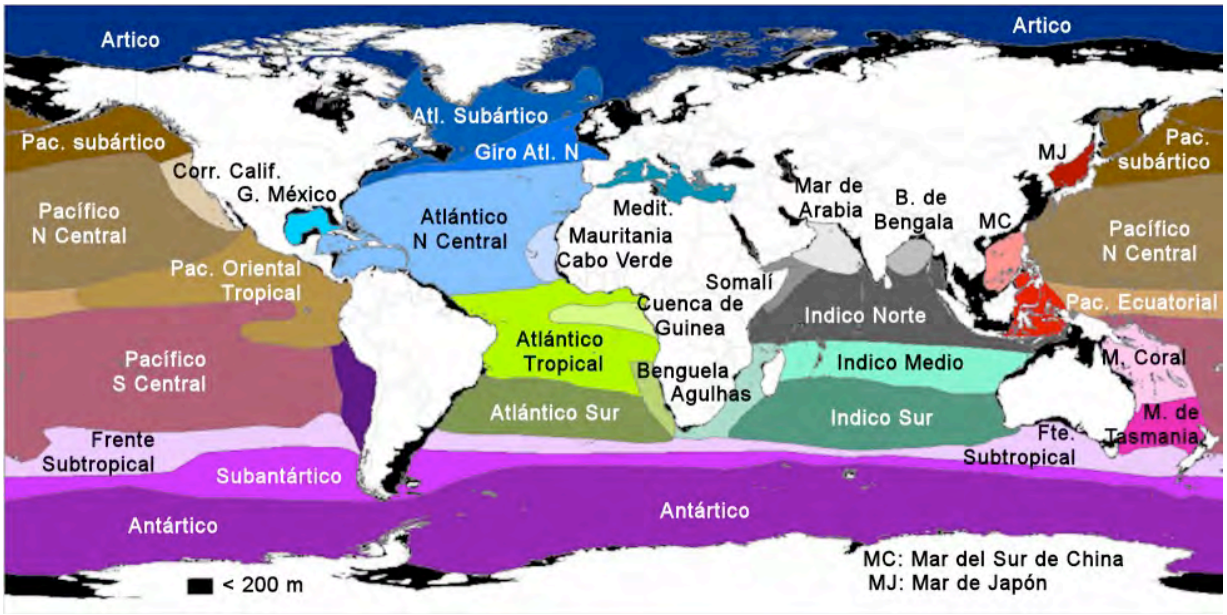


Figura 2. Ecoregiones mesopelágicas de los océanos del mundo (en rojo los mares de Filipinas e Indonesia; modificada de Sutton *et al*. 2017).

El segundo aspecto a considerar es que las especies tienen diferencias en el éxito reproductivo y reclutamiento durante su existencia, de modo que incluso las especies abundantes pueden cambiar sus poblaciones a lo largo del tiempo. Quizá una de las especies mejor estudiadas sea la estrella corona de espinas, *Acanthaster planci* (Linnaeus, 1758), debido al consumo de corales en la Gran Barrera de Coral de Australia. Por ello, se vigilan los cambios en su abundancia, mismos que parecen dispararse luego de lluvias intensas (Miller *et al*. 2015), en conjunción con eventos oceanográficos que potencian su reclutamiento.

Otras especies han mostrado cambios catastróficos. El erizo *Diadema antillarum* Philippi, 1845 casi desapareció por completo del Gran Caribe en 1983–1984, y su recuperación se estimó en un 12% de la abundancia previa al colapso (Lessios 2016). Las poblaciones de otras especies abundantes también se han reducido, a menudo como resultado de enfermedades novedosas, tales como aquellas en algunas estrellas del Atlántico como *Asterias forbesi* (Desor, 1848), o del Pacífico como *Pisaster ochraceus* (Brandt, 1835), aunque los episodios también han impactado a otros grupos de invertebrados en el Pacífco oriental templado (Jurgens *et al*. 2015, Menge *et al*. 2016, Bucci *et al*. 2017). Estos estudios se realizaron en invertebrados que alcanzan gran tamaño y pueden verse con facilidad, mientras que sigue siendo enigmático lo que esté ocurriendo entre las especies de menor tamaño, o aquellas que sean difíciles de observar a simple vista. Sin embargo, se han notado diferencias notables, mensuales y estacionales, en la abundancia de poliquetos estuarinos en la India (Chakraborty & Choudhury 1997), o en Australia (Dürr & Semeniuk 2000), de neréididos de playas rocosas en el Mediterráneo (Meghlaoui *et al*. 2015), o de la infauna en el Pacífico de Costa Rica (Vargas-Zamorano *et al*. 2015).

Del mismo modo, deberá entenderse que las comunidades marinas están cambiando mucho con el calentamiento global (Poloczanska *et al*. 2016), y aunque se considera que la biota templada se retrae hacia los polos, no hay una tendencia generalizada en las zonas estudiadas (Krumhansl *et al*. 2016).

Agradecimientos

Como para la edición previa, también para esta segunda edición reconocemos que es el resultado de un esfuerzo colectivo. Agradecemos el interés de autores y revisores que amablemente pusieron su mejor empeño en consolidar esta iniciativa. Esperamos que el resultado esté al nivel de sus más altas expectativas. Esta contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811). María Ana Tovar-Hernández, Luis F. Carrera-Parra y J. Rolando Bastida-Zavala recomendaron varias cuestiones que mejoraron la claridad de los enunciados.

Referencias

Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds). 2000. Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia, 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, 465 pp

Bone D, Rodríguez CT & Chollett K. 2011. Polychaeeta diversity in the continental shelf off the Orinoco River delta, Venezuela; pp 87–98 *In* Changing Diversity in Changing Enviornment. Grillo O y Venora G (eds), InTech: Rijeka, 392 pp.

Bucci C, Francoeur M, McGreal J, Smolowitz R, Zazueta-Novoa V, Wessel GM & Gomez-Chiarri M. 2017. Sea star wasting disease in *Asterias forbesi* along the Atlantic coast of North America. PLoS ONE 12(12): e0188523, 20 pp.

Castillo-Páez A, Sandoval-Castillo J, Corro-Espinoza D, Tovar-Ávila J, Blanco-Parra MP, Saavedra-Soto NC, Sosa-Nishizaki O, Galván-Magaña F & Rocha-Olivares A. 2017. Cutting through the Gordian knot: unravelling morphological, molecular and biogeographical patterns in the genus *Zapteryx* (guitarfish) from the Mexican Pacific. ICES J Mar Sci 74: 1630-1638.

Chakraborty SK & Choudhury A. 1997. Occurrence and abundance of benthic polychaetes in Hooghly Estuary, Sagar Island, India. J Mar Biol As India 39: 140–147.

Costello MJ, Tsai P, Wong PS, Cheung AKL, Basher Z & Chaudhary C. 2017. Marine biogeographic realms and species endemicity. Nature Comm 8: 1057, 10 pp.

Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.

Demopoulos AWJ, Bourque JR & Frometa J. 2014. Biodiversity and community composition of sediment macrofauna associated with deep-sea *Lophelia pertusa* habitats in the Gulf of Mexico. Deep-Sea Res 1, 93: 91–103.

Díaz-Díaz O, Bone D, Rodríguez CT & Delgado-Blas VH. 2017. Poliquetos de Sudamérica. Inst Oceanogr Venezuela, Vol Esp, 149 pp.

Dürr V & Semeniuk TA 2000 Long-term spatial dynamics of polychaetes in Leschenault Inlet estuary. J R Soc W Austral 83: 463–474.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. Nat Hist Mus Los Angeles Co, Sci Ser 28: 1–188.

Fauchald K & Reimer AA. 1975. Clave de poliquetos panameños con la inclusión de una clave para todas las familias del mundo. Bol Inst Oceanogr Univ Oriente 14: 71-94.

Felder DL & Camp DK. 2009. Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota. 1. Biodiversity. Texas A&M, College Station, 1393 pp.

Forrest BM & Creese RG. 2006. Benthic impacts of intertidal oyster culture, with consideration of taxonomic sufficiency. Environm Monit Assessm 112: 159–176.

Goffredi SK (+ 13 autores). 2017. Hydrothermal vent fields discovered in the southern Gulf of California clarify the role of habitat in augmenting regional diversity. Proc R Soc B 284: 20170817, 10 pp.

Jones FC. 2008. Taxonomic sufficiency: The influence of taxonomic resolution on freshwater bioassessments using benthic macroinvertebrates. Environm Res 16: 45–69.

Jurgens LJ, Rogers-Bennett L, Raimondi PT, Schiebelhut LM, Dawson MN, Grosberg RK & Gaylord B. 2015. Patterns of mass mortality among rocky shore invertebrates across 100 km of Northeastern Pacific coastline. PLoS ONE 10(6): e0126280, 21 pp.

Krumhansl KA (+ 36 coautores). 2016. Global patterns of kelp forest change over the past half-century. Proc Natl Acad Sci 113: 13785–13790.

Lessios HA. 2016. The great *Diadema antillarum* die-off: 30 years later. Ann Rev Mar Sci 8: 267–283.

Low-Pfeng A & Peters-Recagno EM (eds). 2014. La Frontera Final: El Océano Profundo. SEMARNAT, México, 304 pp.

MacIntosh H (+ 30 coautores). 2018. Invertebrate diversity in the Deep Great Australian Bight (200–5000 m). Mar Biodiv Rec 11: 23, 21 pp

Malik V. 2017. The genus: a natural or arbitrary entity. Plant Arch 17: 251–257.

Matabos M, Plouviez S, Hourdez S, Desbruyères D, Legendre P, Warén A, Jollivet D & Thiébaut E. 2011. Faunal changes and geographic crypticism indicate the occurrence of a biogeographic transition zone along the southern East Pacific Rise. J Biogeogr 38: 575–594.

McClain CR & Hardy SM. 2010. The dynamics of biogeographic ranges in the deep sea. Proc R Soc B 277: 3533–3546.

Meghlaoui Z, Daas T, Snani M, Daas-Maamcha O & Scaps P. 2015. Annual variations of the presence of Nereididae (Annelida: Polychaeta) from intertidal rocky shores along the coast of Algeria. Check List 11(6): 1808, 9 pp.

Menge BA, Cerny-Chipman EB, Johnson A, Sullivan J, Gravem S & Chan F 2016 Sea star wasting disease in the keystone predator *Pisaster ochraceus* in Oregon: insights into differential population impacts, recovery, predation rate, and temperature effects from long-term research. PLoS ONE 11(5): e0153994, 28 pp.

Miller I, Sweatman H, Cheal A, Emslie M, Johns K, Jonker M & Osborne K. 2015. Origins and implications of a primary crown-of-thorns starfish outbreak in the southern Great Barrier Reef. J Mar Biol 2015: 809624, 10 pp.

Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ. 2019. Progress and perspectivs in the discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. Helgol Mar Res 73: 4, 10 pp.

Poloczanska ES (+ 10 coautores). 2016. Responses of marine organisms to climate change across oceans. Front Mar Sci 3:62, 21 pp.

Prentiss NK, Vasileiadou K, Faulwetter S, Arvanitidis C & ten Hove HA. 2014. A new genus and species of Serpulidae (Annelida, Polychaeta, Sabellida) from the Caribbean Sea. Zootaxa 3900: 204–222.

Prouty NG, Campbell PL, Mienis F, Duineveld G, Demopoulos AWJ, Ross SW & Brooke S. 2016. Impact of Deepwater Horizon oil spill on food supply to deep-sea benthos communities. Est Coast Shelf Sci 169: 248–254.

Purschke G, Böggemann M & Westheide W. 2019. Annelida: Basal groups and Pleistoannelida, Sedentaria I. Handbook of Zoology. DeGruyter, Berlin, 480 pp.

Qu F, Nunnally CC, Lemanski JR, Wade TL, Amon RMW & Rowe GT. 2016. Polychaete annelid (segmented worms) abundance and species composition in the proximity (6–9 km) of the Deep Water Horizon (DWH) oil spill in the deep Gulf of Mexico. Deep-Sea Res 2 129: 130–136.

Rivera CG & Romero de Rivera MY. 2008. Checklist of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from El Salvador, Eastern Pacific. CheckList 4:18–30.

Ross SW, Rhode M & Brooke S. 2017. Deep-sea coral and hardbottom habitats on the west Floria slope, eastern Gulf of Mexico. Deep-Sea Res 1, 127:114–128.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ. Press, Oxford, 354 pp.

Salazar-Vallejo SI, Carrera-Parra LF, González NE & Salazar-González SA. 2014. Biota portuaria y taxonomía. *In*: Low-Pfeng AM, Quijón PA & Peters-Recagno EM (eds) Especies Invasoras Acuáticas: Casos de Estudio en Ecosistemas de México. SEMARNAT, INECC & Univ. Prince Edward Island, México, pp 33-54.

Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Salaices-Polanco H. 1989(1988). Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México: Generalidades, Claves Ilustradas para Familias y Géneros, y Bibliografía-Lista de Especies. Libros, Univ. Autón. Baja Calif. Sur, La Paz, 211 pp.

Schoener TW. 1987. The geographical distribution of rarity. Oecologia 74: 161–173.

Sigwart JD, Sutton MD & Bennett KD. 2018. How big is a genus? Towards a nomothetic systematics. Zool J Linn Soc 183: 237–252.

Spalding MD (+ 14 coautores). 2007. Marine ecoregions of the World: A bioregionalization of coastal and shelf areas. BioScience 57: 573–583.

Sutton TT (+ 23 coautores). 2017. A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. Deep-Sea Res I 126: 85–102.

Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P, de León-González JA, Carrera-Parra LF & Salazar-Vallejo SI. 2014. Biodiversidad de Polychaeta (Annelida) en México. Rev Mex Biodiv Supl 85: S190–S196.

Vargas-Zamorano JA, Sibaja-Cordero JA, Dean HK & Solano-Ulate S. 2015. Abundance patterns (1984–1987 / 1994–1998) of polychaete worms (Annelida) from an estuarine tidal flat, Pacific, Costa Rica. Cuad Invest UNED 7(2): 233–248.

Vermeij GJ & Grosberg RK. 2018. Rarity and persistence. Ecol Lett 21: 3–8.

Washburn T, Rhodes ACE & Montagna PA. 2016. Benthic taxa as potential indicators of a deep-sea oil spill. Ecol Indic 71: 587–597.

Wehrtmann I & Cortés J. 2009. Marine biodiversity of Costa Rica, Central America. Monogr Biol 86: 1–538.

2. Morfología, Métodos, Clave para Familias y Clasificación

Leslie H. Harris[1], Jesús Angel de León-González[2] & Sergio I. Salazar-Vallejo[3]

1) Los Angeles Natural History Museum
lhharris@nhm.org, exogone@hotmail.com
2) Facultad de Ciencias Biológicas, UANL
3) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Morfología

El cuerpo de los poliquetos (Clase Polychaeta Grube, 1850) se divide en tres regiones básicas. La anterior o acrón está formada por el prostomio (prebucal) y el peristomio (circumbucal), a continuación, se halla el tronco, soma o metastomio (posterobucal), con los segmentos que generalmente portan los pies laterales o parápodos, y el extremo posterior que porta el ano, se denomina pigidio (Fig. 1A).

Prostomio. Generalmente lleva los órganos sensoriales tales como antenas, palpos, ojos u órganos nucales. Hay gran variedad en la forma del prostomio, pero entre los miembros de la misma familia dicha variedad es mucho menor que entre los miembros de distintas familias. Puede ser cónico y relativamente simple si carece de apéndices como en algunos excavadores (Fig. 1G), o en los residentes permanentes de madrigueras (Fig. 1I, J, L), aparecer con apéndices de variado desarrollo (Fig. 1C–F, H), u oscurecerse cuando se transforma en tentáculos o radiolos (Figs. 1K, 2B).

Peristomio. De manera hipotética, estaría formado por un anillo muscular bien definido e incluyendo la boca y bien delimitado del prostomio y del primer segmento. Sin embargo, es muy raro que esté tan bien definido ya que suele estar fusionado con el prostomio (Fig. 1D), con el primer segmento o los primeros segmentos pueden estar desplazados anteriormente, lo que se denomina cefalización. Estas diferencias en el grado de fusión hacia el prostomio o con los segmentos siguientes, implican una marcada reducción del peristomio, aunque dicha tendencia es variable. Así, varias familias muestran un peristomio bien definido y sin apéndices accesorios como en los lumbrinéridos (Fig. 1G), o en los maldánidos (Fig. 1L). En algunos eunícidos, el peristomio forma un tubo carnoso bien definido y a menudo lleva un par de cirros en posición dorsal, los cirros peristomiales (Fig. 1H). Los miembros de otras familias pueden mostrar cirros alargados que se forman en los primeros segmentos, pero que como dichos segmentos están a menudo desplazados hacia el prostomio llegando incluso a estar a la misma altura que la boca, entonces se denominan cirros tentaculares dado que no surgen desde el peristomio. Ejemplos de tales casos son polinoidos (Fig. 1C), sílidos (Fig. 1D), filodócidos (Fig. 1E), o neréididos (Fig. 2F). Algunos géneros de cirratúlidos (Fig. 1J) muestran filamentos múltiples en segmentos del cuerpo y también se denominan cirros tentaculares.

Metastomio. Puede ser homómero o heterómero. Es homómero si los segmentos y los apéndices asociados a los parápodos (cirros, branquias, setas) son muy similares entre sí (Fig. 1C–J), y es heterómero cuando puede separarse en regiones, tórax y abdomen, con diferencias en forma de los parápodos y setación (Figs. 1 K– M, 2 A– B).

En general, sólo el tronco porta los parápodos que son proyecciones de la pared corporal sostenidas por varillas rígidas, quitino–proteícas denominadas acículas. Los parápodos se tratarán con detalle más adelante, y se distinguen dos ramas, la dorsal o notópodo y la ventral o neurópodo (Fig. 1B).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

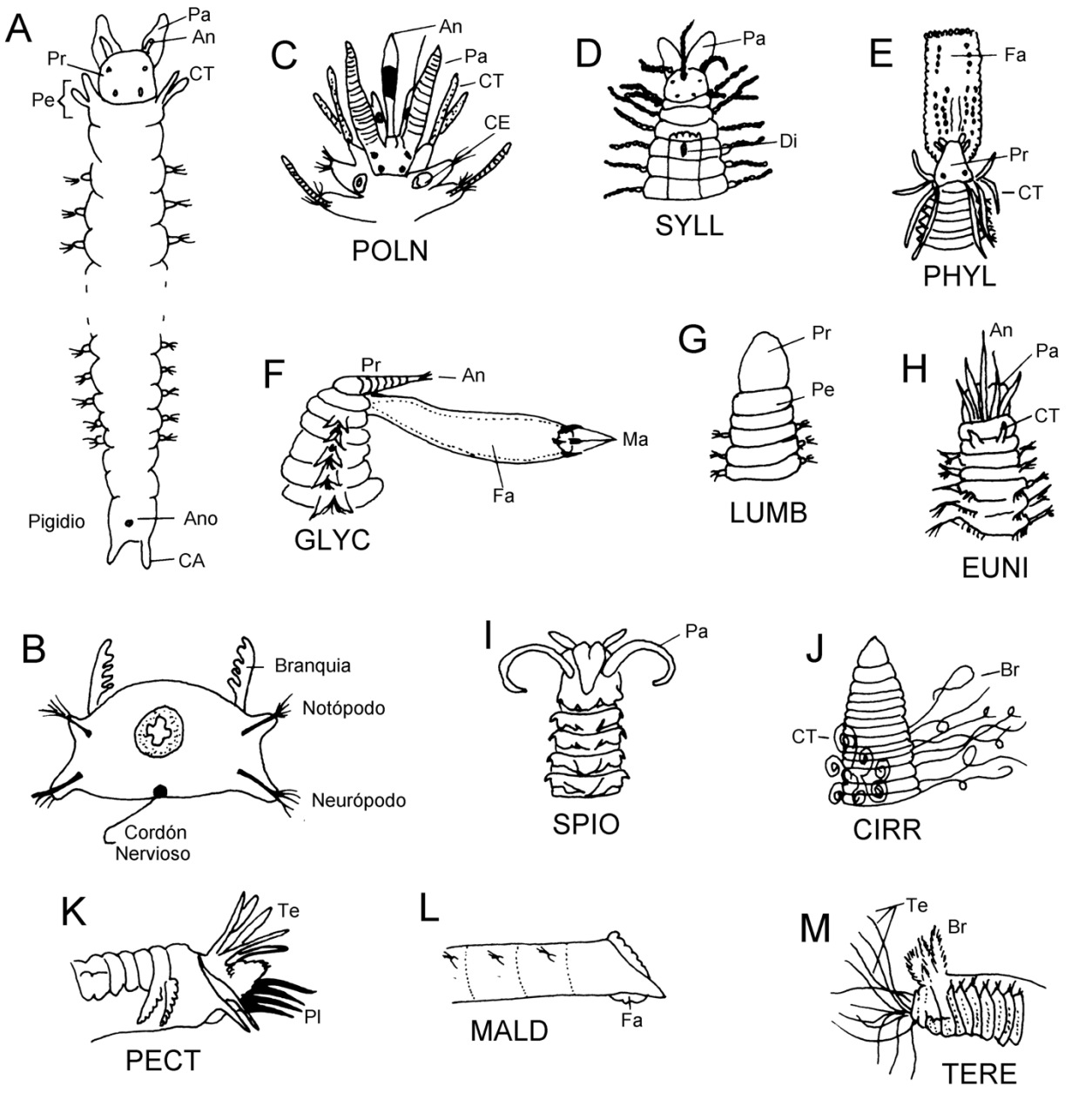


Figura 1. Morfología de los poliquetos y del extremo anterior. A) Esquema de un poliqueto, VD, B) Mismo, corte transversal, C) Polinoido, VD, D) Sílido, VD, E) Filodócido, VD, F) Glicérido, VL, G) Lumbrinérido, VD, H) Eunícido, VD, I) Espiónido, VD, J) Cirratúlido, VD, K) Pectinárido, VL, L) Maldánido, VL, M) Terebélido, VL (Abreviaturas: An = antena, Br = branquia, CA = Cirro anal, CD = Cirro dorsal, CE = Cicatriz elitral, CT = Cirro tentacular, Di = diente, Fa = Faringe, Ma = Mandíbula, Ne = Neurópodo, No = Notópodo, Pa = Palpo, Pe= Peristomio, Pl = Paleas, Pr = Prostomio, Te = Tentáculo).

Faringe. La porción más anterior del tubo digestivo es eversible en gran número de familias de poliquetos; se denomina faringe y presenta características de importancia taxonómica. Hay dos tipos básicos (Dales 1962, 1977): de placa muscular ventral o axial simétrica, que puede estar seguida de una región muscularizada. Empero, su utilidad en la clasificación es limitada porque en algunas familias se presentan ambos tipos. Su uso en taxonomía estriba en los ornamentos u órganos accesorios de la misma. La faringe de muchas familias está cubierta por papilas y pueden ser abundantes y redondeadas como en los capitélidos (Fig. 2C), aguzadas y en

hileras como en los néftidos (Fig. 2D), o complejas y muy abundantes como en los goniádidos (Fig. 2E).

La faringe de muchas familias lleva estructuras esclerosadas que varían en número, forma y posición. Las piezas mayores y sólidas se denominan mandíbulas. Pueden estar separadas y ser un par como en los neréididos (Fig. 2F), o dos pares como en los glicéridos (Fig. 1F); entre los eunícidos (Fig. 2G), las mandíbulas están fusionadas a lo largo de su longitud. Entre estos últimos, también hay una serie de piezas múltiples, frecuentemente alineadas en el mismo plano que se denominan maxilas (Fig. 2G), mismas que tienen un par de piezas o portadores maxilares en la base. Otras piezas múltiples, como en los goniádidos (Fig. 2E) se presentan en la punta de la faringe, y por su tamaño se denominan macro- y micrognátos; los miembros de esta familia también presentan unas barras en forma de V horizontal que se denominan chevrones. Las piezas múltiples en la faringe de los neréididos (Fig. 2F) se denominan paragnátos y por su forma pueden ser conos, placas pectinadas o barras.

Parápodos. En términos generales, hay una relación entre el tipo de vida del poliqueto y el desarrollo de sus parápodos. Así, algunas formas pelágicas o epifaunísticas los tienen muy desarrollados, mientras que las formas infaunísticas exhiben una marcada reducción en dichos apéndices, Aparentemente, esto guarda relación con la viscosidad del medio en que se mueven. En medios de baja viscosidad, como en la columna de agua o en la interfase agua–sedimento, los poliquetos adaptados a dichos ambientes presentan parápodos con grandes proyecciones lobulares, cirriformes, foliosas (Fig. 2I) o lamelares (Fig. 3B) como en los alciópidos, tomoptéridos, filodócidos y néftidos. Ocurre lo contrario en el sedimento donde la alta viscosidad ha sido la presión de selección para que los poliquetos presenten parápodos reducidos como en los arenicólidos (Fig. 3D) y en formas excavadoras o residentes permanentes de tubos, casi desaparecen. Tal es el caso de los cirratúlidos (Fig. 1J), maldánidos (Fig. 1L), lumbrinéridos (Fig. 2H), o sabélidos (Fig. 3E). Una prueba adicional de esta tendencia es la transformación del parápodo típico de los nereídidos y un complejo complemento para la natación durante la epitokia (ver adelante). Los lóbulos parapodiales se expanden mucho e incluso las setas son reemplazadas por setas con forma de pala o palea. Sin embargo, como muchas otras peculiaridades de estos anélidos, esto es sólo una tendencia y no una regla general. Por ejemplo, los ofélidos de la especie *Polyophthalmus pictus* habitan fondos blandos, y semejan un nemátodo por lo liso y rígido de su pared corporal; sin embargo, pueden nadar fácilmente. También se ha notado que algunos glicéridos, formas típicas de la infauna, invaden la columna de agua durante la noche sin fines reproductivos.

Los parápodos pueden ser de dos tipos: birrámeos si ambas ramas tienen acículas y setas (Figs. 1B, 2J–K, 3B–E) y unirrámeos si sólo se distingue una rama (Figs. 2H, I, 3A). Si faltan las notosetas pero hay un cirro dorsal, los parápodos se denominan sesquirrámeos. Como ya se anotó, la rama dorsal se denomina notópodo (Gr. *Noto,* dorso) y la ventral se denomina neurópodo, aludiendo a que el cordón nervioso es ventral (hiponeuros). La distinción entre ambas ramas se basa en la setación, aunque en algunos grupos hay diferencias de apéndices accesorios; cuando sólo hay una rama, se considera que representa al neurópodo y que el notópodo está reducido.

El neurópodo puede carecer de acículas y ser un reborde bajo con setas modificadas; se le denomina *torus* (Pl. *tori*), y como las setas que presenta son uncinos (ver adelante) el nombre de la rama es *torus* uncinígero o simplemente uncinígero (Fig. 3D, E). Los parápodos pueden presentar apéndices variados como los elitróforos (los portadores de élitros) (Fig. 2K) como en la superfamilia Aphroditoidea, pero los apéndices comunes son cirros y branquias. Los cirros pueden ser foliosos (Fig. 2I), cirriformes (Fig. 3A) o adoptar otras formas.

Por la estructura de las branquias, Fauvel (1959) distinguió dos tipos: linfáticas, generalmente retráctiles (Fig. 3C), y vascularizadas o branquias verdaderas (Fig. 3A). Las primeras son evaginaciones de la pared corporal llenas de líquido celómico, mientras que las segundas son no–retráctiles y portan un vaso sanguíneo interno. Por su forma, pueden ser cirriformes (Fig. 1J), palmadas, pectinadas (Figs. 1K, 3A), espirales o arborescentes (Figs. 1M, 2E); frecuentemente son dorsales, aunque algunas son

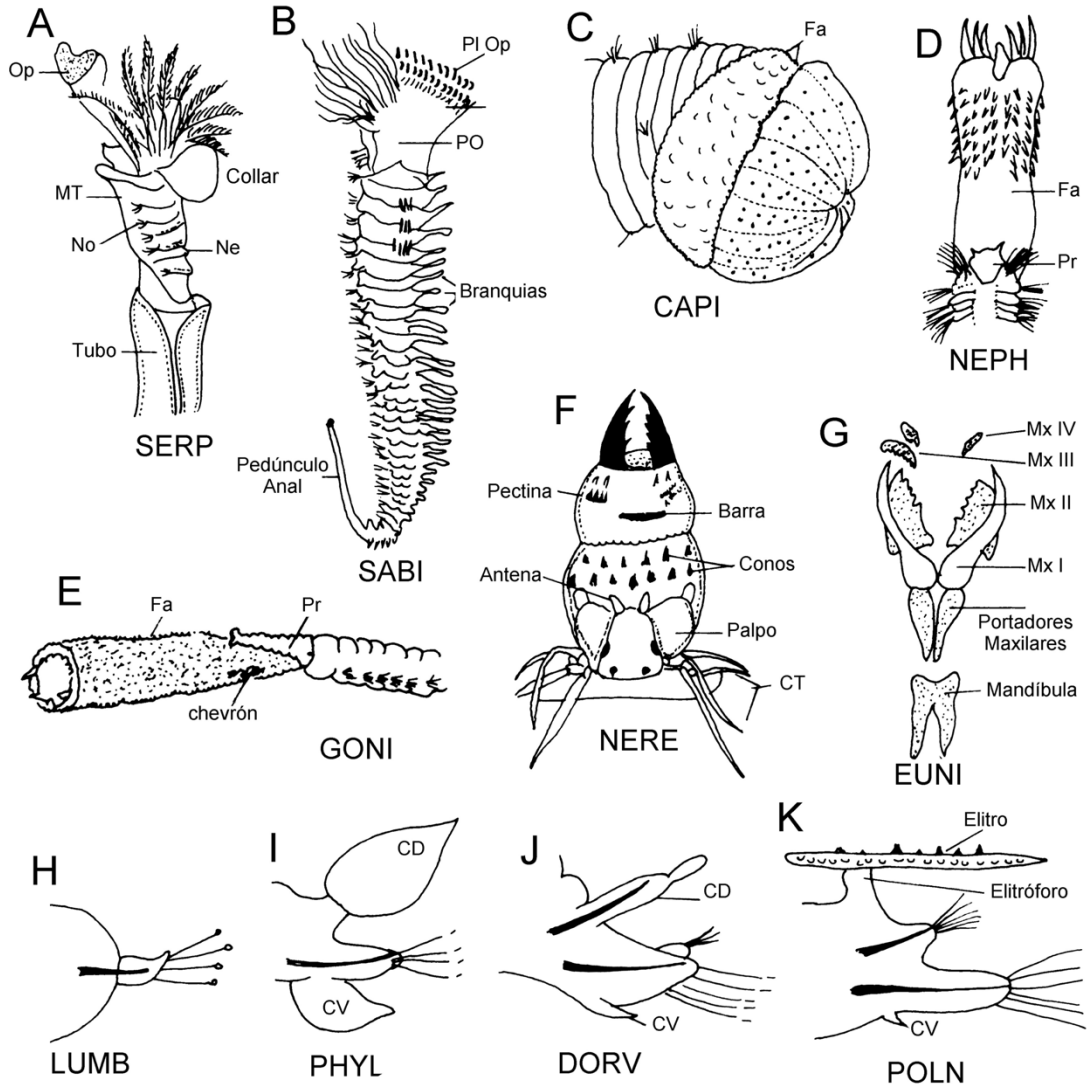


Figura 2. Acrón, faringe y parápodos. A) Serpúlido, VL, B) Sabelárido, VL, C) Acrón de capitélido, VL, D) Acrón de néftido, VD, E) Acrón de goniádido, VL, F) Acrón de neréidido, VD, G) Complejo maxilar de eunícido, observado por disección, H) Parápodo de lumbrinérido, I) Parápodo de filodócido, J) Parápodo de dorviléido, K) Parápodo elitral de un polinoido (Abreviaturas: CD = Cirro dorsal, CV = Cirro ventral, Fa = Faringe, MT = Membrana torácica, Mx = Maxila, Ne = Neurópodo, No = Notópodo, Op = Opérculo, Pr = Prostomio).

interamales (Fig. 3B) o incluso ventrales. El neurópodo posee un cirro ventral que puede ser cirriforme (Figs. 2J, K, 3B), folioso (Fig. 2I), o faltar del todo (Figs. 2H, 3D, E).

Otras dos estructuras internas de los parápodos pueden ser relevantes para la identificación. Las acículas son afiladas, por lo general, pero la intensidad de su color y el desarrollo de la punta pueden ser relevantes; la clave siguiente indica las raras acículas con forma de T horizontal, que se pueden ver por transparencia cuando el poliqueto está vivo. De llevarlas, se trataría de un miembro de los poliquetos escamosos y de la familia de los eulepétidos. La otra variación interesante en el interior de los parápodos también se presenta en poliquetos escamosos y consiste en la presencia de glándulas complejas, arregladas en espiral, y que producen filamentos múltiples, aparentemente para construir el tubo. También pueden observarse por transparencia o al montar el

parápodo ya que son muy notorias por su gran tamaño. De estar presentes, se trataría de un miembro de los acétidos.

Por cierto, vale la pena una pequeña digresión sobre la castellanización del diptongo *oe*. Desde su uso básico en griego o latín y a partir de su contenido fonético, los taxa o términos que incluyen el diptongo mencionado, como *Acoetes,* celoma (koilom), ecología (oikologia), economía (oikonomia), *Oenone,* enología (oinologia), se han castellanizado dejando sólo el sonido de la *o*. Por ello, los nombres castellanos de dichos taxa serían acetes o enone y la declinación para indicar la familia que los contenga debe ser acétidos y enónidos.

Setas. Las setas incrementan la tracción en el sedimento o en la columna de agua; en algunos casos realizan funciones defensivas e incluso algunos escamosos caminan apoyándose sobre ellas. Dicha función defensiva se percibe con facilidad en los anfinómidos o gusanos de fuego, y en las larvas de los espiónidos, owénidos y sabeláridos, pero puede presentarse en otros grupos. La forma de las setas es de importancia diagnóstica por lo que debemos observarlas para la asignación del género y especie; en ocasiones se requieren el uso del objetivo 100X, aceite de inmersión y paciencia.

Las setas están formadas de un complejo de quitina y proteína y pueden separarse en tres tipos principales: simple, articulada, y uncino. Las setas simples son generalmente largas y delgadas y pueden ser capilares simples (Fig. 3M), espiralmente espinulosos (Fig. 3J), limbados (Fig. 3Q), bilimbados, a veces con dentículos distales (Fig. 3R), o subdistalmente limbados (tipo *Apomatus*) (Fig. 3S). Otras pueden estar modificadas; si se ensanchan distalmente se denominan paleas (Fig. 3O) o lanceoladas (Fig. 3V), tener forma de arpón (Fig. 3I), ser verticilada o distalmente hirsuta (Fig. 3K), furcada o liriforme (Fig. 3P), basalmente dentada y distalmente espinulosa (Fig. 3T), geniculada (Fig. 3U), espatulada, a veces mucronada (Fig. 3Y), pectinada (Fig. 3X). Algunas setas simples están a menudo protegidas por una caperuza o capucha y se denominan ganchos cubiertos (Fig. 4C, L), aunque en otros casos, no presentan cubierta y se denominan de acuerdo a su dentición como bidentados (Fig. 4O) o tridentados (Fig. 4P).

Las setas articuladas o compuestas se denominan de acuerdo a la proporción del apéndice con respecto al manubrio y según el tipo de punta. Cuando el apéndice es muy largo y la punta se afina, espinígeros, y si es corto o si la punta es roma, expandida o con dientes grandes, falcígeros. Algunas de estas setas también pueden llevar una cubierta más o menos transparente, con lo que se llamarían ganchos cubiertos o encapuchados. Además, cuando las setas constan de muchos artículos pueden ser capilares (Fig. 3N) o ganchos multiarticulados (Fig. 4A, E).

Los espinígeros (Fig. 4F, H) y los falcígeros compuestos se separan por la altura relativa de las bases de la articulación. Si dichas bases son similares, se denominan homogónfos y, si son distintos, entonces serían heterogónfos. Entonces, hay espinígeros heterogónfos (Fig. 4F, G) y espinígeros homogónfos (Fig. 4H), así como falcígeros heterogónfos (Fig. 4D, J, K) y falcígeros homogónfos (Fig. 4I). Raramente, el falcígero tiene la articulación muy poco definida por lo que se les denomina seudocompuestos; en otros casos, puede carecer de articulación (Fig. 4K), y en caso de presentar cubierta, su forma y tamaño relativos proveen caracteres diagnósticos importantes como en los onúfidos (Fig. 4T).

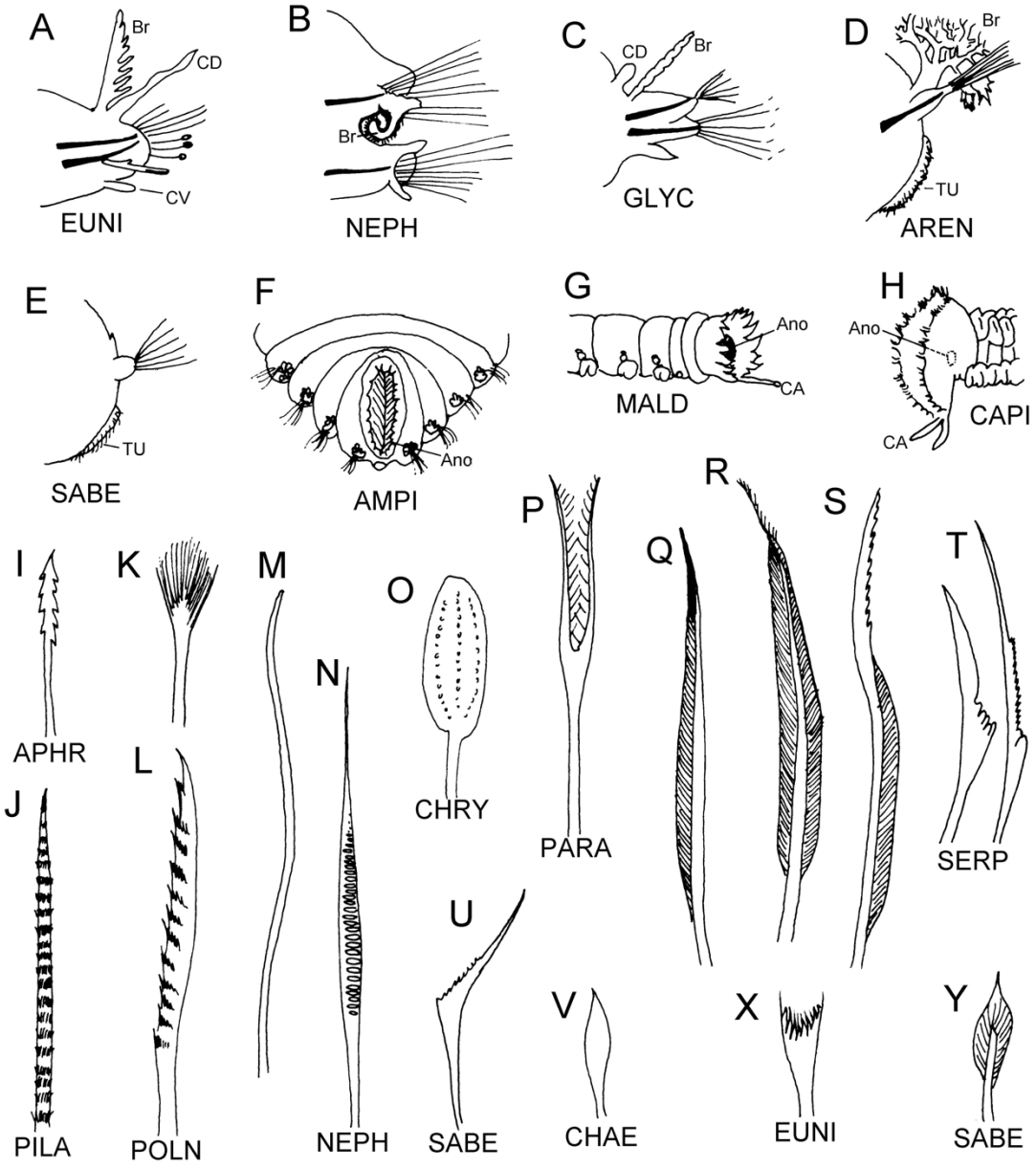


Figura 3. Parápodos, pigidios y setas. A) Eunícido, B) Néftido, C) Glicérido, D) Arenicólido, E) Sabélido, F) Anfinómido, G) Maldánido, H) Capitélido, I–Y) Setas simples de varias familias (Abreviaturas: Br = Branquia, CA = Cirros anales, CD = Cirro dorsal, CV = Cirro ventral).

Los uncinos son placas pequeñas cuya función es anclar el cuerpo del poliqueto al tubo que habita. Pueden ser largos, casi rectos, y entonces se les denomina aciculares (Fig. 4N, S, Y), o ser quizá largos y con el manubrio muy recurvado, de modo que semejan el perfil de un ave, y entonces se denominan aviculares (Fig. 4Q, R, W, Z), aunque lleguen a carecer del manubrio. Cuando esto es el caso, el uncino es una placa dentada (Fig. 4V, X).

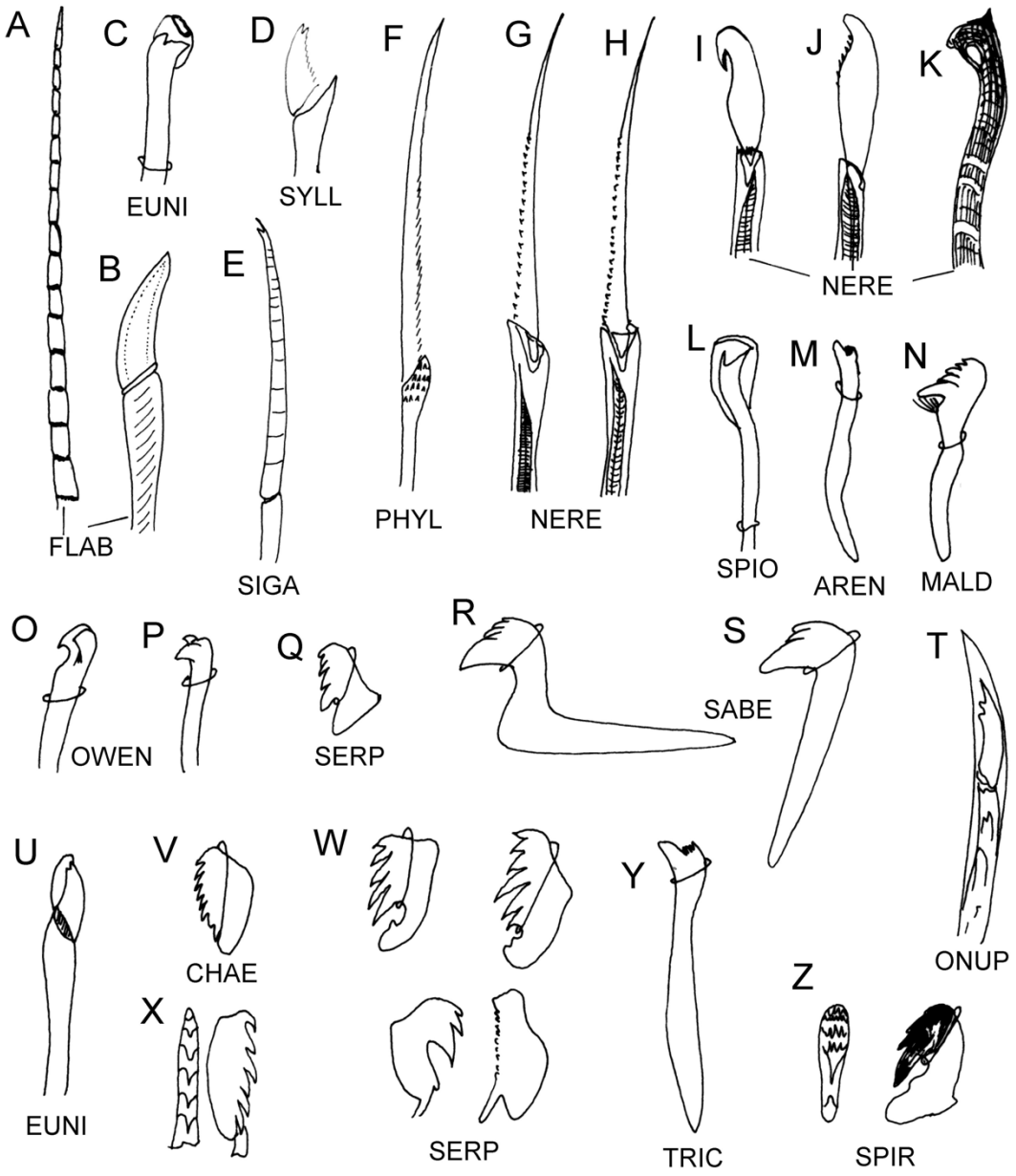


Figura 4. Setas compuestas y uncinos de distintas familias de poliquetos.

Otras regiones. En algunos grupos de poliquetos, otras regiones corporales proporcionan información complementaria para la identificación. Entre dichas regiones están los poros o lóbulos nefridiales de varios grupos, especialmente de los terebélidos, pero su utilidad se restringe a algunos géneros. El opérculo (Fig. 2A, B) es la estructura que tapa el tubo del poliqueto; en ocasiones puede funcionar como cámara de incubación entre los serpúlidos espirórbinos. El pigidio (Fig. 3F–H) presenta modificaciones importantes y taxonómicamente útiles, no sólo entre familias, sino también entre géneros afines, especialmente en los sabélidos y en los maldánidos o gusanos bambú (Figs. 1L, 3H); en estos últimos, es una estructura indispensable para identificarlos desde el nivel de subfamilia. Otras regiones como el escafo, pigidio modificado de los pectináridos, o el coprógago, surco ciliado que conduce las heces en los sabélidos, son de importancia variable.

Métodos

Recolecta. Los poliquetos se encuentran en el plancton y en el bentos, y pueden colectarse con cualquier método tradicional. El fango y la arena deben pasarse a través de una malla de 1.0 mm y de 0.5 mm (para remover la macrofauna) haciendo que el agua para el lavado incida con poca presión. De otro modo, el empuje del agua puede llegar a romper los poliquetos. En el litoral rocoso estarán entre algas o bajo piedras; en ambientes tropicales debe tenerse cautela con los gusanos de fuego o anfinómidos, por las molestias que ocasiona la penetración y fractura de sus setas en nuestra piel. Del mismo modo, si se trabaja en ambientes con alta temperatura, el material extraído deberá procesarse rápidamente porque una vez agotado el oxígeno, los poliquetos se descomponen muy fácilmente. Entonces, en una charola se examinan las algas, esponjas o moluscos gregarios (bivalvos); si se analiza una porción de roca coralina o caliza, entonces debe romperse y remover los animales de mayor motilidad como cangrejos u ofiuroideos, y extraer los poliquetos con una pinza o pincel. Sin embargo, muchos poliquetos se fragmentan al ser manipulados; puede haber mejores resultados si primero se relaja el material, se fija, y ya fijados, se extraen los organismos. Debe ponerse un cuidado especial con los gusanos escamosos porque pierden fácilmente sus élitros, y con los eunícidos y sabélidos porque se fragmentan con facilidad; junto con los terebélidos y filodócidos (que excretan mucho moco) y con los anfinómidos (cuyas setas se ensartan en otros gusanos) deberán mantenerse, hasta donde las condiciones lo permitan, separados del resto de los poliquetos.

Relajación. Debido a los problemas de autotomía ya mencionados y porque la violenta reacción al fijador ocasiona una excesiva contracción, los poliquetos deben ser relajados antes de ser fijados. El método más económico es el choque osmótico; se colocan los poliquetos en agua dulce y se espera algunos minutos antes de ponerlos en formol. Otros métodos accesibles son el del cloruro de magnesio al 7–8% en agua de mar, o agregar gotas de alcohol etílico a la muestra; de hecho, los neréididos quedan bien estirados si se colocan por 30–60 seg en etanol al 50% en agua destilada.

Otra opción barata, especial para los que laboran en áreas con alta temperatura, es dejarlos morir en agua de mar expuesta al sol, una vez que se han quitado las algas; el inconveniente de este método es la rápida descomposición de los poliquetos, pero con la precaución adecuada, dicho problema puede evitarse. Sin embargo, dadas las diferencias de resistencia de los poliquetos, el agente más importante es la paciencia.

Para los grupos que presentan faringe eversible y por su importancia taxonómica, se recomienda sumergirlos 5–10 seg en alcohol para que la eviertan y entonces se colocan en el fijador. Por supuesto, todos estos preparativos tienen el objetivo de optimizar nuestro tiempo de recolecta, de no desperdiciar material y facilitar la identificación; empero, estas actividades dependerán del tiempo disponible y de las facilidades con que contemos en nuestras estancias en las playas o en las embarcaciones.

Fijación. El fijador por excelencia es la solución de formalina comercial al 10% en agua de mar, neutralizada con bórax en sobresaturación; la razón de esto es que el formol funciona mejor a niveles de pH neutro o alcalino. Para optimizar los resultados, el material a fijar no debe llenar más de un tercio del recipiente, de modo que el fijador ocupe los dos tercios restantes. Nunca debe usarse alcohol como fijador, el resultado es material poco útil y tiempo desperdiciado; la post–fijación con formol tampoco funciona. La excepción es que el material se destine a estudios moleculares, por lo que deberán fijarse en etanol al 95%.

Preservación. El preservador de mayor uso es el alcohol, ya sea etílico (70%) o isopropílico (50%) en agua destilada. No se recomienda la solución de formalina al 5%, porque modifica las estructuras calcáreas o con carbonato de calcio (opérculo, mandíbulas, setas, tubo) haciéndoles perder rigidez y angularidad, y porque algunas formas tubícolas estrictas como los serpúlidos tienen un epitelio tan fino que se macera con una larga permanencia en el fijador.

El material ya fijado debe lavarse con agua de la llave, dejándolo por una noche en la misma, para remover el exceso de sales y fijador. Las sales se adsorben a las setas y pueden oscurecer las ornamentaciones más finas. Los

ejemplares pueden conservarse en recipientes pequeños (frascos de ampolleta, viales) con una torunda de algodón en un recipiente mayor con el preservador. Es importante que las muestras sean oportuna y correctamente etiquetadas con los datos de localidad, colector, sustrato, profundidad, fecha y algún otro dato relevante como crucero o estación. Para facilitar el trabajo posterior, debería asignarse un número o clave durante el muestreo.

Nuestras colecciones se mantienen en oscuridad porque la luz blanquea los tejidos. Hemos usado isopropílico al 50% o etílico al 70%, y los materiales están en viales, agrupados en frascos de medio litro o de un litro. Cada frasco tiene una etiqueta interna de 2 por 20 cm de papel resistente con el nombre de la familia, otra sobre la tapa y hay por lo menos un frasco para cada familia. Todos los recipientes pequeños están boca arriba con una torunda, cada uno con una etiqueta de 2 por 3 cm donde se anota el nombre de la especie y algunos datos mínimos.

Rehidratación. Si los ejemplares se secaron, endureciéndose y frunciéndose, pueden dejarse en una solución acuosa de fosfato trisódico (Na_3PO_4), presente en muchos detergentes; así, se ablandan sin destruir el tejido interno. Una baja concentración (0.25–0.5%) en agua destilada es efectiva. Para acelerar el proceso, se pone el recipiente en una estufa a 35° C. Otra posibilidad para ejemplares quebradizos es colocarlos en etanol al 70% y glicerol (1:1) por unos 2–10 días, dependiendo de su tamaño. El glicerol puede removerse por varios cambios de etanol al 20% o a lo largo de una serie de alcoholes para deshidratación.

Identificación. Se requiere de un microscopio de disección, un microscopio bacteriológico, pinzas de punta fina (relojero), aguja de disección (aguja de coser atravesada en el borrador de un lápiz), bisturíes oftalmológicos, pinceles, alcohol–glicerol (50% del preservador y 50% de glicerol), aceite de inmersión, porta– y cubreobjetos, cajas de petri, lactofenol (fenol 25 g, ácido láctico 25 ml, glicerol 30 ml, agua destilada 20 ml), soluciones alcohólicas sobresaturadas de verde de metilo y azul de metileno, y esmalte transparente para uñas. Dos alternativas a los bisturís oftalmológicos merecen explicarse, aunque ambas dependen de trozos de navajas de afeitar de doble filo. La navaja se quiebra en dos mitades y de cada una de las mitades, se cortan porciones que serán los micro-bisturís. Las porciones pueden insertarse en el extremo de un palito cilíndrico y luego pegarse con un adhesivo a prueba de agua o puede insertarse en la punta del manguillo de un cortador de precisión (X-acto). La ventaja del cortador es que siendo hecho de aluminio y con ajuste de rosca, se puede usar sin problemas en el alcohol y es muy sencillo cambiar de navaja.

El proceso de identificación empieza al localizar la porción anterior del poliqueto. Deben notarse los apéndices y explorar el cuerpo para percibir diferencias en parápodos y estructuras asociadas y tratar de seguir la clave que se incluye páginas adelante. En general, esto será suficiente para identificar la familia y considerando la ruta hasta la identificación de las especies, representaría el primer tercio del camino.

Para identificar el género se requieren más observaciones y algunas disecciones. Para los parápodos y estructuras asociadas, deberán extraerse uno anterior, uno medio y uno posterior. El parápodo se coloca entre porta– y cubreobjetos, en una gota de alcohol–glicerol para evitar la rápida evaporación; si se desea una preparación semipermanente deben sellarse los márgenes del cubre con esmalte de uñas. Para observar los uncinos, deberá desprenderse el uncinígero y se coloca en una gota de lactofenol, al cabo de algunos minutos se habrá macerado la pared corporal y podrán observarse los uncinos. Si se requiere conocer el aparato mandibular o las ornamentaciones de la faringe, deberá hacerse una disección si no estuviera evertida y si el tamaño del poliqueto lo permite.

En el caso de animales pequeños, pueden ser observados por transparencia. A menudo, ayuda dejarlos por unas horas en glicerina o por intervalos más breves y que demandan mayor atención en agentes más agresivos. Así, se puede colocar al ejemplar por unos minutos en una solución débil (3–5%) de hidróxido de sodio o potasio, o unos segundos en líquido de Hoyer.

La disección será a un lado de la línea medioventral para los del orden Phyllodocida o de la medio-dorsal para los del orden Eunicida. En el caso de los glicéridos y goniádidos, se hacen dos cortes transversales de modo que se pueda

cortar y extraer la faringe. La ventaja de una buena disección radica en que no deforma la porción anterior y puede emplearse la abertura para colocar las piezas removidas. El modo de hacer la disección dependerá de varios factores, incluso gustos o facilidades personales, pero será facilitada si sujetamos el cuerpo del animal con una pinza y cortamos mientras lo tenemos sujeto. En animales grandes, ayuda fijar el cuerpo del poliqueto a la caja de petri a la que le colocamos previamente cera, silicón o asfalto; así podremos fijar el cuerpo del animal con alfileres y realizar la disección con menos problemas (de cualquier manera, las primeras son casi siempre malas).

Etiquetado. Los materiales deben rotularse de forma permanente. Utilizamos impresora láser con papel opalina, y las etiquetas temporales se rotulan con tinta china en papel vegetal (albanene), o con tinta indeleble a prueba de alcohol en papel con alto contenido de fibras de algodón. Los datos mínimos son: nombre científico, fecha cuando hay ejemplares de la misma localidad, pero colectados en distinta fecha, y localidad, incluyendo datos sobre sustrato y profundidad. En el caso de simbiontes, es importante indicar cual fue la especie con la que se encontró.

Catalogación

Las colecciones científicas son un excelente escaparate de los recursos naturales de una región o país. En concordancia con su importancia y usos, pueden dividirse en:

Colección de Prácticas. Son el principal apoyo didáctico de las instituciones que carecen de los medios para mantener organismos por largos períodos, o que no pueden realizar viajes de muestreo y estudio con la frecuencia apropiada. Requieren generalmente la menor cantidad de esfuerzo de identificación ya que se emplea para los estudiantes de licenciatura, raramente se identifica el material hasta género y especie.

Colección de Referencia. Se realiza cuando en una institución hay interés en realizar una prospección o un inventario de la fauna de una región dada. El interés debe ser institucional porque se requiere espacio y apoyo económico para su establecimiento, así como para su mantenimiento y crecimiento. Se analizan principalmente los grupos más abundantes o de mayor importancia ecológica o económica. Una vez identificado el material, se remite a los especialistas para ratificación o corrección, y se conservan los ejemplares para referencia o comparaciones futuras. Su importancia radica en que facilita la posterior identificación de otros materiales.

Colección Científica. Se realiza una colección de investigación o científica cuando el material ha sido adecuadamente identificado, catalogado, y difundido a los colegas mediante una publicación científica o en una reunión. Este tipo de colecciones representa el mayor trabajo y en consecuencia se restringen a un grupo de animales sujetos al interés del investigador.

Catalogación. La formación de un catálogo es indispensable para la organización de las colecciones. Para los taxa poco abundantes, puede procederse catalogando ejemplar por ejemplar, asignando a cada uno una clave o número. Este método es inadecuado para los grupos abundantes por lo que se sugiere la catalogación por lote. El método de ordenación que hemos utilizado es el siguiente:

Las especies se arreglan por familias en hojas intercambiables con una clave para cada familia, con un número para cada especie y por lo menos una hoja para cada familia. Son las especies y no los ejemplares, los que se numeran progresivamente, con la salvedad de materiales recolectados en diferentes sitios o fechas. Las familias se disponen alfabéticamente porque es más práctico. Este esquema optimiza el tiempo de búsqueda, porque como las especies están numeradas en forma progresiva, es fácil saber si una especie está o no en la colección. Los datos mínimos son clave de catálogo, nombre científico, localidad y observaciones, y fechas, de colecta y de identificación, así como los apellidos de colector e identificador.

Registro Formal. Tanto por el valor intrínseco como por el trabajo que se ha invertido, toda colección científica, por pequeña que sea, debe ser divulgada a los círculos académicos nacionales e internacionales. El requisito principal para lograrlo es, además de un apoyo institucional, que generalmente son escasos, una buena cantidad de

trabajo. Las colecciones científicas enriquecen el acervo cultural de las instituciones y favorecen el crecimiento académico de la institución y del personal que labora con dicha colección.

Claves

Las claves para familias son especialmente útiles para los que empiezan con el grupo, o cuando enfrentamos un grupo poco común o de un ambiente en el que no habíamos recolectado antes. La primera versión constaba de unos 90 dilemas y era particularmente difícil de seguir. En realidad, era frecuente que uno llegara a un nombre con poca o ninguna relación con el poliqueto que deseábamos identificar; una de las razones era la confusión para seguir los dilemas dada su extensión.

Para facilitar su uso, esa clave previa se ha reorganizado en una serie de claves con menor contenido. De entrada, habrá que seguir una clave introductoria para ubicar la correspondiente con los distintos grupos de familias. Luego, deberán seguirse dichas claves para llegar a la familia. Para seguir estas claves con facilidad, cualquier interesado deberá consultar las figuras anexas sobre la morfología y las correspondientes a las familias principales. Entonces, cada clave agrupa varias familias relativamente cercanas y, en el caso de que hubiera en una familia más de un patrón corporal, el mismo nombre se ha insertado en varias ocasiones agregando la palabra del latín *partim,* que denota que es una parte de la familia. Así, en caso de alguna confusión o error, sería menos tortuoso recorrer una clave breve que una mucho más extensa.

Claves para Grupos de Familias

(modif. de León González *et al*. 1989)

1 Cuerpo con segmentos notorios, muy parecidos entre sí (homómeros); parápodos a menudo con setas compuestas **2**
– Cuerpo con segmentos notorios, con variaciones marcadas entre sí (heterómeros); a menudo, tórax y abdomen distinguibles por setación o desarrollo parapodial; parápodos raramente con setas compuestas **4**
– Cuerpo sin segmentos definidos o con unos pocos setígeros posteriores ..... **Clave A**

2(1) Dorso visible, sin setas protectoras, paleas, pelusa, ni élitros **3**
– Dorso cubierto por setas en hileras transversales, paleas o setas ensanchadas (Fig. 3O), setas finas abundantes, semejan pelusa, o por élitros o escamas (Fig. 2K) ..... **Clave B**

3(2) Prostomio con palpos (proyecciones ventrales, terminales, raramente dorsales) **Clave C**
– Prostomio sin palpos ..... **Clave D**

4(1) Cuerpo con especializaciones rígidas para la protección, generalmente cefálica, raramente anal, como setas o escudos, o para la oclusión del tubo como opérculos .... **Clave E**
– Cuerpo sin especializaciones corporales para la protección cefálica o para la oclusión del tubo **5**

5(4) Prostomio o peristomio con apéndices múltiples como tentáculos o branquias ... **Clave F**
– Prostomio con antenas, o prostomio y peristomio sin apéndices ..... **Clave G**
– Prostomio con antena media, o sin apéndices ..... **Clave H**

Clave A

1 Cuerpo con unos pocos segmentos con setas, limitados al extremo posterior (opistosoma); abisales ..... Siboglinidae[1] *partim*
– Cuerpo sin segmentos definidos, raramente con setas **2**

2(1) Cuerpo alargado; prostomio con antenas divergentes; sin branquias; extremo posterior hinchado (bentos) …….. Polygordidae ……. Sin setas en los segmentos posteriores ..... *Polygordius*
– Cuerpo corto, truncado anteriormente, afilado posteriormente; prostomio sin antenas; branquias filamentosas en el extremo anterior; extremo posterior no hinchado (plancton) ..... Flabelligeridae[2] *partim*
– Cuerpo arborescente, a menudo con tentáculos anteriores y rizoides (en huesos de mamíferos) ……. Siboglinidae *partim* ..... *Osedax*

1) Incluye Pogonophora y Vestimentifera. Ver Ivanov (1963) y Southward *et al*. (2005).
2) Corresponde a *Poeobius,* antes considerado como una familia independiente, Poeobiidae. Ver sección sobre los Flabelligeridae.

Clave B

1 Notosetas en hileras transversas **2**
– Notosetas no arregladas en hileras transversas, pueden faltar **3**

2(1) Sin branquias; notosetas a menudo incluyen paleas (Fig. 5A); prostomio con o sin carúncula ..... Chrysopetalidae
– Branquias dorsales, alternantes con las notosetas capilares, sin paleas; prostomio con carúncula compleja (Fig. 5B) ..... Euphrosinidae *partim*

3(1) Notosetas muy finas, abundantes, semejan pelusa (Fig. 5C), o notosetas gruesas, erectas sobre el dorso; prostomio con una antena ..... Aphroditidae *partim*
– Notosetas no forman pelusa, si gruesas, raramente erectas sobre el dorso; prostomio con 1–3 antenas **4**

4(3) Neuracícula (acícula neuropodial) en forma de T horizontal (visible por transparencia) (Fig. 5D); élitros carnosos, con una línea de lóbulos laterales digitados (Fig. 5E) .... Eulepethidae
– Neuracícula aguzada (termina en punta) **5**

5(4) Neurosetas compuestas o articuladas (Fig. 4D–E, F–J, U) **6**
– Neurosetas simples **7**

6(5) Élitros sin anillos concéntricos, en todos los segmentos posteriores; prostomio con 1–3 antenas ..... Sigalionidae: Sigalioninae (Fig. 5F)
–Élitros con anillos concéntricos, alternantes con cirros dorsales a lo largo del cuerpo; prostomio con una antena ..... Sigalionidae: Pholoinae[1] (Fig. 5G)

7(5) Antena media inserta en el margen anterior del prostomio; notosetas raramente ausentes **8**
– Antena media, si presente, inserta cerca del margen posterior o medio del prostomio; sin notosetas; parápodos con grandes glándulas espirales o hiladoras internas..... Acoetidae

8(7) Sin antenas laterales; élitros a menudo cubiertos parcialmente por las notosetas .... Aphroditidae *partim* (Fig. 5C)
– Con antenas laterales (Fig. 1C); élitros raramente cubiertos por las notosetas .... Polynoidae (Fig. 5H)

1) Pholoididae Fauchald, 1977: innecesario según Muir (1982: 173).

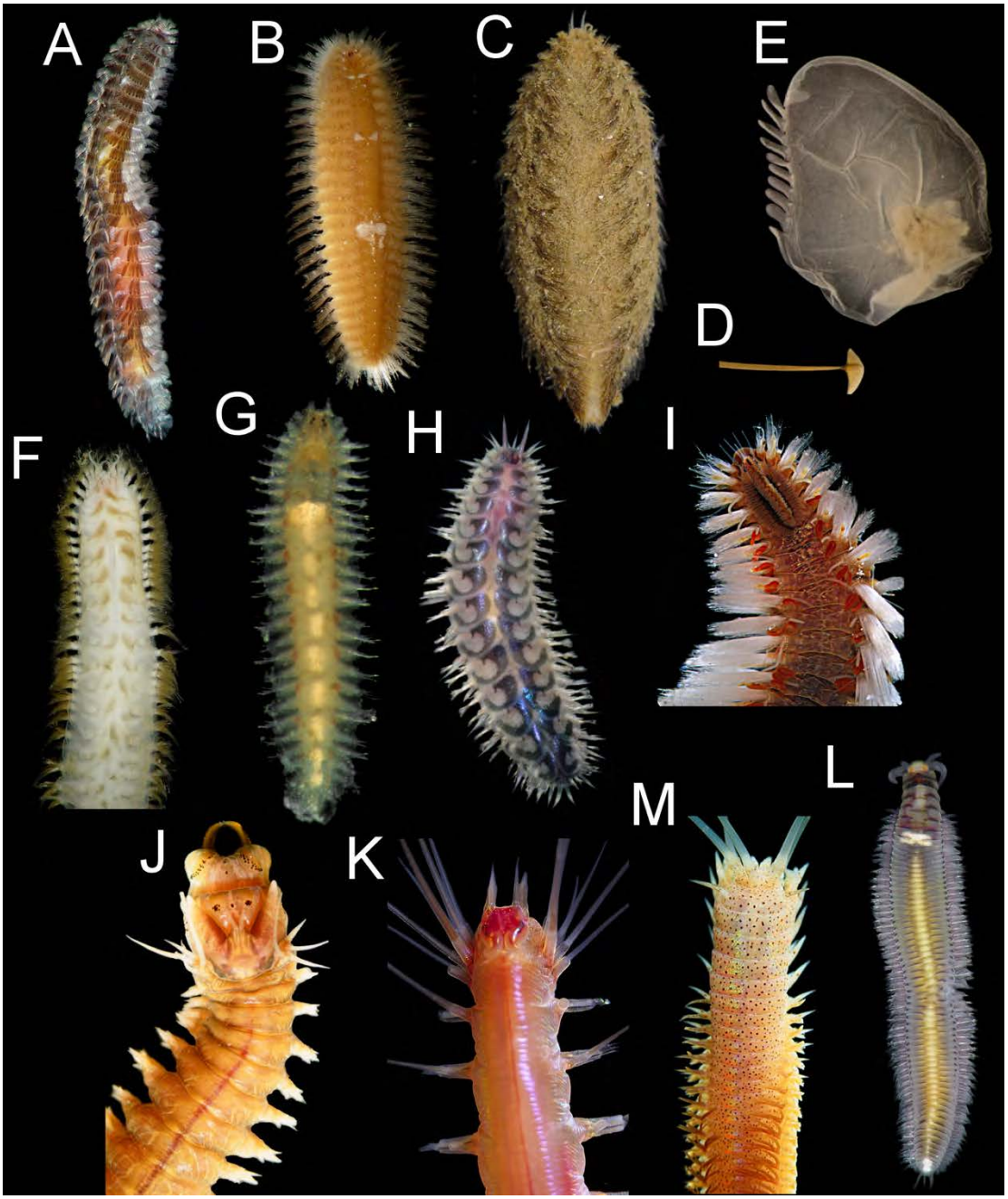


Figura 5. A) Chrysopetalidae, VD; B) Euphrosinidae, VD; C) Aphroditidae, VD; D) Eulepethidae, acícula; E) élitro; F) Sigalionidae, VD; G) Pholoinae, VD; H) Polynoidae, VD; I) Amphinomidae, VD; J) Nereididae, VD; K) Hesionidae, VD; L) Dorvilleidae, VD; M) Onuphidae, VD (fotos: A-C, F-M, Leslie Harris; D-E, María Elena García-Garza).

Clave C

1 Primeros parápodos incluyen al prostomio; con 3 pares de cirros tentaculares parcialmente sostenidos por acículas ..... Sigalionidae: Pisioninae

– Primeros parápodos no incluyen al prostomio, a veces contraídos sobre el prostomio pero sin incluirlo **2**

2(1) Con carúncula (proyección posterodorsal del prostomio), a veces cubierta por los primeros setígeros **3**
– Sin carúncula **4**

3(2) Notosetas en hileras transversas sobre el dorso; branquias alternan con las notosetas ..... Euphrosinidae *partim* (Fig. 5B)
– Notosetas en acúmulos laterales, nunca dorsales, a veces diminutas; branquias limitadas al margen laterodorsal del cuerpo, pectinadas o arborescentes, raramente faltan ..... Amphinomidae[2] *partim* (Fig. 5I)

4(2) Faringe eversible armada con dos o más maxilas (grandes piezas esclerosadas), a veces observables por transparencia **5**
– Faringe eversible armada con un dentículo, observable por transparencia, o sin maxilas ... **9**

5(4) Palpos distales (sobre el margen anterior del prostomio) **6**
– Palpos ventrales, visibles parcialmente en vista dorsal **7**
– Palpos dorsales, semejan las antenas laterales; margen anterior del prostomio con rebordes o proyecciones digitadas o labios **8**

6(5) Prostomio pentagonal, generalmente con 4 ojos y 2 antenas; con 3–4 pares de cirros tentaculares (Fig. 2F) ..... Nereididae (Fig. 5J)
– Prostomio ovoide, con 1–2 pares de ojos y 2–3 antenas; con hasta 8 pares de cirros tentaculares; aparato mandibular con mandíbulas sólidas, no formadas por piezas múltiples, a veces sin ellas ..... Hesionidae (Fig. 5K)

7(5) Sin cirros tentaculares; faringe con 2 mandíbulas y una serie de dentículos terminales (bénticos) ..... Dorvilleidae (Fig. 5L)
– Con 2 pares de cirros tentaculares; setas compuestas (pelágicos) ..... Iospilidae

8(5) Parápodos anteriores modificados; antenas con ceratóforos anulados, a menudo con proyecciones laterales, ceratostilos lisos ..... Onuphidae (Fig. 5M)
– Parápodos todos similares; con 1–3 antenas, con ceratóforos lisos y ceratostilos lisos o articulados (Fig. 1H) ..... Eunicidae *partim* (Fig. 6A)

9(4) Cirros tentaculares alargados, tan largos como el cuerpo o mayores **10**
– Cirros tentaculares cortos, menores que el ancho corporal, o sin ellos **12**

10(9) Parápodos no proyectados lateralmente **11**
– Parápodos muy proyectados lateralmente; prostomio ovoide, generalmente con 1 par de ojos; todas las setas compuestas (plancton) …… Pontodoridae ..... *Pontodora*
11(10) Prostomio ovoide, generalmente con 2 pares de ojos; setas simples y compuestas (bentos) ..... Microphthalmidae[3] (Fig. 6E)
– Prostomio reducido, generalmente sin ojos; todas las setas simples, a menudo con ganchos notopodiales ..... Pilargidae *partim* (Fig. 6B)

12(9) Cuerpo con 9 setígeros o menos, cada uno con bandas ciliadas transversas; cirros dorsales cirriformes (intersticiales) ..... Nerillidae
– Cuerpo generalmente con más de 10 setígeros, bandas ciliadas no forman cinturones; cirros dorsales variables **13**

13(12) Parápodos con setas simples y compuestas; cirros dorsales lisos o multiarticulados, raramente bulbosos; prostomio con 2 pares de ojos y a veces un par de ocelos (Fig. 1D) .... Syllidae[4] (Fig. 6C)
– Parápodos sólo con setas simples; cirros dorsales lisos, a veces bulbosos **14**

14(13) Parápodos sin notosetas, neurosetas desplazadas ventralmente, falcadas, a menudo diminutas; prostomio sin ojos (en bivalvos de ventilas hidrotermales o frías) .... Chrysopetalidae: Nautiliniellinae (Fig. 6D)
– Parápodos con notosetas **15**

15(14) Notópodos con ganchos o espinas, a veces acompañadas por capilares, neurosetas lisas, espinulosas, furcadas, bien desarrolladas, raramente desplazadas ventralmente (raramente asociados con otros invertebrados) ..... Pilargidae *partim* (Fig. 6B)
– Notópodos con capilares alargadas, neurosetas liriformes y falcadas (libres) ..... Aberrantidae *partim* ..... *Aberranta*
– Notópodos con capilares alargadas, con forma de arpón, neurosetas surcadas .... Amphinomidae[1] *partim* (Fig. 5I)

2) Incluye Archinomidae según Wiklund *et al.* (2008).
3) Elevado a nivel de familia por Salazar-Vallejo *et al*. (2019).
4) Incluye Levidoridae según Glasby (1993).

Clave D

1 Sin setas; acículas limitadas a los lóbulos aciculares del segmento 1 (juveniles) o 2; pelágicos (Fig. 6F) ..... Tomopteridae
– Setas y acículas presentes en la mayoría de los segmentos **2**

2(1) Prostomio largo, cónico **3**
– Prostomio corto, nunca anulado **5**

3(2) Prostomio truncado, anulado (Fig. 1F); parápodos no foliosos **4**
– Prostomio aguzado; parápodos foliosos (Fig. 6G); pelágicos ..... Typhloscolecidae

4(3) Parápodos todos uni– o birrámeos; faringe eversible con 4 mandíbulas en cruz (Fig. 1F), visible por transparencia de la pared corporal si está invaginada ..... Glyceridae (Fig. 6H)
– Parápodos anteriores unirrámeos, posteriores birrámeos; faringe eversible con más de 4 mandíbulas (Fig. 2E), visibles como banda oscura por transparencia de la pared corporal si está invaginada ..... Goniadidae (Fig. 6I)

5(2) Faringe eversible con aparato maxilar, compuesto por mandíbulas y maxilas (Fig. 2G) **6**
– Faringe eversible sin aparato maxilar, raramente con mandíbulas simples o dobles **13**

6(5) Mandíbula con una serie de dentículos terminales; antenas o palpos articulados .... Dorvilleidae *partim* (Fig. 5L)
– Mandíbulas enteras, sin dentículos terminales; antenas simples **7**

7(6) Prostomio con una antena media, o con tres antenas **8**
– Prostomio con dos antenas; un par de palpos, a veces reducidos a lóbulos bajos .... Dorvilleidae *partim* (Fig. 5L)
– Prostomio sin antenas **12**

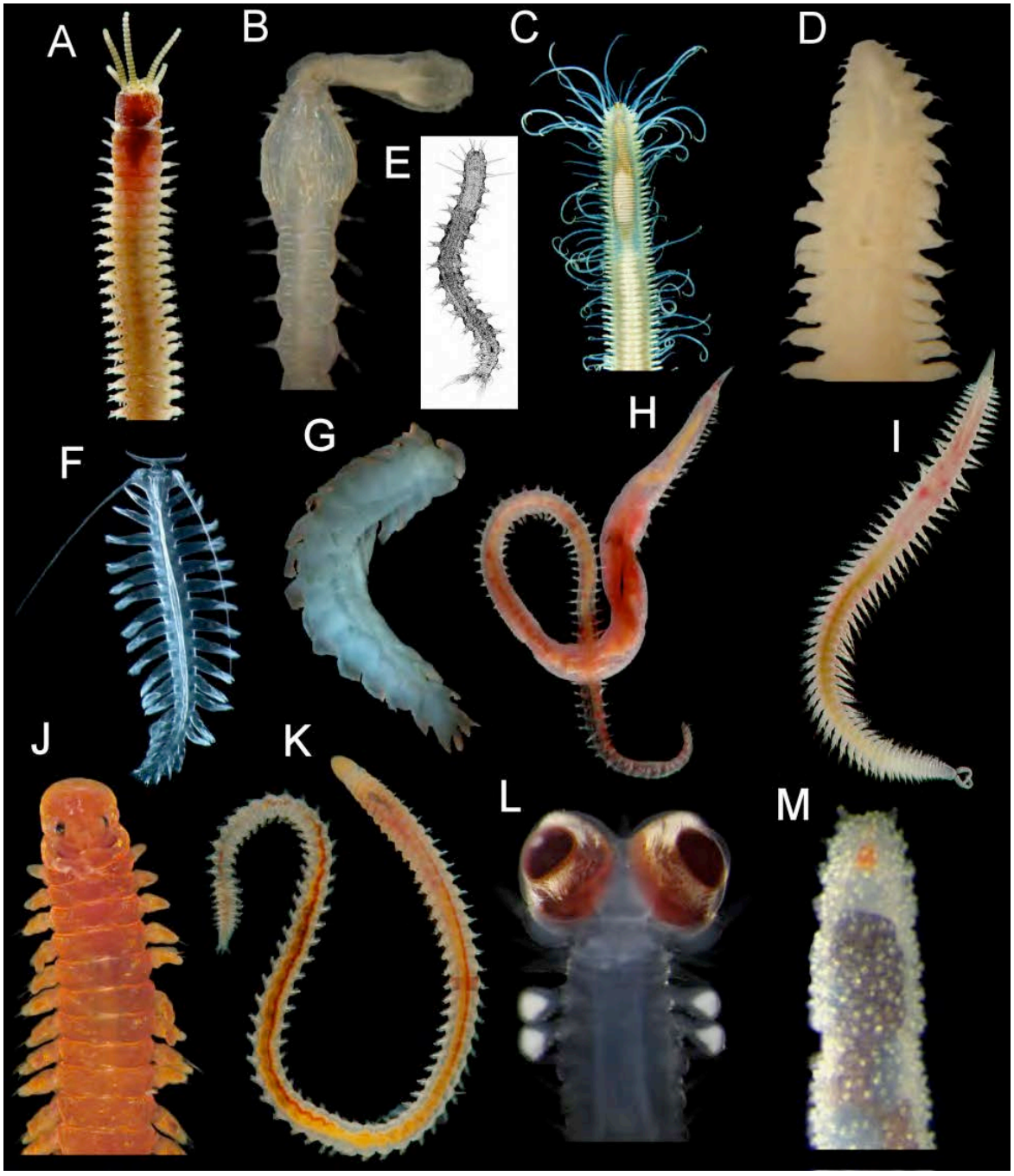


Figura 6. A) Eunicidae, VD; B) Pilargidae, VD, C) Syllidae, VD; D) Nautilinellidae, VD; E) Hesionidae: Microphthalminae, VD; F) Tomopteridae, VD; G) Typhloscolecidae, VD; H) Glyceridae, VL; I) Goniadidae, VD; J) Oenonidae, VD; K) Lumbrineridae, VD; L) Alciopidae, VD; M) Sphaerodoridae, VD (fotos: A, C, G-J, L. Harris; B, D, S. Salazar-Vallejo; E, W. Westheide, G, L, M, diversas fuentes de internet).

8(7) Prostomio con tres antenas **9**
– Prostomio con una antena **11**

9(8) Ganchos cubiertos presentes en algunos setígeros **10**
– Sin ganchos cubiertos; tres portadores maxilares ..... Oenonidae *partim* (Fig. 6J)

10(9) Todas las setas simples; mandíbulas planas ..... Lumbrineridae *partim* (Fig. 6K)
– Con algunos falcígeros compuestos bidentados; mandíbulas curvas, con forma de cucharón ..... Eunicidae *partim* (Fig. 6A)

11(8) Setas incluyen espinígeros compuestos, ganchos subaciculares y pectinas ..... Eunicidae *partim* (Fig. 6A)
– Setas incluyen ganchos simples y compuestos; sin ganchos subaciculares o pectinas ..... Lumbrineridae *partim* (Fig. 6K)

12(7) Neurópodos con ganchos simples y compuestos; sin ganchos subaciculares o pectinas .. .. Lumbrineridae *partim* (Fig. 6K)
– Neurópodos con setas limbadas, raramente ganchos simples emergentes ..... Oenonidae *partim* (Fig. 6J)

13(5) Ojos mayores que el resto del prostomio (Fig. 6L); setas escasas, poco desarrolladas; pelágicos ..... Alciopidae
– Ojos menores que el prostomio; setas variadas (generalmente bénticos) **14**

14(13) Dorso con cápsulas globulares (Fig. 6M); 2–3 pares de antenas laterales; formas pequeñas ..... Sphaerodoridae
– Dorso sin cápsulas globulares **15**

15(14) Cirro dorsal muy desarrollado (Fig. 7A), folioso, o digitado–globular (Fig. 2I) .... Phyllodocidae
– Cirro dorsal cirriforme o ausente **16**

16(15) Setas compuestas, setas simples restringidas a los setígeros 1–2; pelágicos (Fig. 7B) ..... Lopadorrhynchidae
– Setas simples, compuestas o ambas; bénticos **17**

17(16) Con branquias intermedias entre notópodo y neurópodo (Fig. 3B); todas las setas simples ..... Nephtyidae (Fig. 7C)
– Sin branquias intermedias; neurosetas compuestas **18**

18(17) Con antena media; cirros tentaculares pequeños; espacio interramal liso ……. ……. Lacydoniidae ……. antenas cortas, simples .....*Lacydonia* (Fig. 7D)
– Sin antena media **19**

19(18) Cirros tentaculares muy largos (Fig. 7E); espacio interramal liso ....Hesionidae: Microphthalminae (Fig. 6E)
–Sin cirros tentaculares; espacio interramal ciliado ……. Paralacydoniidae ……. antenas cortas, biarticuladas ..... *Paralacydonia*

Clave E

1 Extremo anterior con estructuras protectoras, setas especializadas alargadas, protectoras o con opérculo (tapón) para el tubo **2**
– Extremo posterior cubierto por un escudo rígido o quitinizado; con muchas branquias posteriores (Fig. 7F) ..... Sternaspidae

2(1) Extremo anterior con setas especializadas separadas; tubo blando, rígido o libres **3**
– Extremo anterior con opérculo calcáreo, o setas fusionadas; tubo duro, arenáceo o calcáreo **5**



Figura 7. A) Phyllodocidae, VD; B) Lopadorrynchidae, VD, C) Nephtyidae, VD; D) Lacydonidae, VD; E) Hesionidae, VD; F) Sternaspidae, VV; G) Flabelligeridae, VL; H) Pectinaridae, VV; I) Ampharetidae, VL; J) Sabellaridae, VD; K) Serpulidae, VL; L) Alvinellidae, VL (fotos: A, C, H-I, Leslie Harris; B, Maria Elena García-Garza; D, Fredrik Plejiel; E, K, Humberto Bahena Basave, F-G, L, Sergio Salazar-Vallejo; J, Angel de León).

3(2) Setas anteriores multiarticuladas (Fig. 4A), forman una caja cefálica; cuerpo con papilas cubiertas por sedimento ..... Flabelligeridae *partim* (Fig. 7G)
– Setas anteriores no tabicadas, pueden ser articuladas (Fig. 4T); papilación corporal variada **4**

4(3) Tubo cónico de granos de arena cementados; setas anteriores gruesas, en una hilera transversa, como una peineta (Fig. 1K) ..... Pectinariidae (Fig. 7H)
– Tubo blando, mucoso o ausente; setas anteriores delgadas, o ensanchadas como abanicos laterales, dirigidos hacia delante ..... Ampharetidae *partim* (Fig. 7I)

5(2) Tubo de granos de arena cementados; opérculo formado por 2–3 hileras concéntricas de setas (Fig. 2B); con pedúnculo anal (a menudo gregarios)..... Sabellariidae (Fig. 7J)
– Tubo calcáreo; opérculo formado por un radiolo modificado (Fig. 2A) (solitarios o gregarios) **6**

6(5) Tubo sinuoso, raramente en espiral; cuerpo simétrico, con más de 4 setígeros torácicos ... . Serpulidae: Serpulinae (Fig. 7K)
– Tubo en espiral, por lo menos en el inicio; cuerpo asimétrico, con hasta 4 setígeros torácicos ..... Serpulidae: Spirorbinae[5]

5) La subfamilia fue propuesta por Chamberlin (1919) y redefinida por Pillai (1970), por lo que muchos autores le atribuyen al último la autoría de la familia. Eso es incorrecto. Ver el principio de coordinación del grupo familia, en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Clave F

1 Con branquias bien desarrolladas, arborescentes o filamentosas **2**
– Sin branquias; a veces con corona tentacular formada por filamentos en semicírculos o espirales, aunque a veces reducida **5**

2(1) Branquias en hilera transversa; tentáculos bucales retráctiles; uncinos con dientes en una o pocas hileras **3**
– Branquias en 2–3 segmentos o sin branquias (Fig. 1M); tentáculos bucales no retráctiles; uncinos con cresta (más de una hilera de dentículos accesorios) **4**

3(2) Branquias masivas y conspicuas, lameladas o filamentosas; a veces con branquias interramales posteriores ..... Alvinellidae[6] (Fig. 7L)
– Branquias cirriformes o arborescentes; sin branquias interramales .... Ampharetidae *partim* (Fig. 7I)

4(2) Uncinos torácicos de manubrio largo (Fig. 4Y), abdominales de manubrio corto; cuerpo generalmente rígido ..... Trichobranchidae (Fig. 8A)
– Uncinos torácicos y abdominales de manubrio corto (Fig. 4W), a veces con proyección posterior en setígeros torácicos; cuerpo generalmente blando ..... Terebellidae[7] (Fig. 8B)

5(1) Corona tentacular bien desarrollada, filamentos o radiolos raramente ramificados; segmentos cortos; uncinos en una hilera, a veces con setas acompañantes .... Sabellidae[8] *partim* (Fig. 8C)
– Corona tentacular reducida, cada tentáculo ramificado, o sin corona tentacular; segmentos largos; uncinos bi- o tridentados (Fig. 4O, P) en grupos con muchos ganchos por setígero . ..... Oweniidae (Fig. 8D)

6) Fue propuesta originalmente como subfamilia por Desbruyères & Laubier (1980). Según el principio de coordinación del grupo familia, del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, debe indicarse el año original de dicha propuesta y no la correspondiente a la de su elevación en la jerarquía.
7) Las otrora subfamilias fueron elevadas a familias por Nogueira *et al*. (2013). Si hay branquias arborescentes y uncinos en hileras dobles en el tórax serían Terebellidae; los que tienen branquias cirriformes y uncinos en series sencillas serían Thelepodidae; y los que carecen de branquias y tienen uncinos en series sencillas serían Polycirridae. Para reconocer los Telothelepodidae de los Thelepodidae harían falta otros atributos como el desarrollo de los escudos ventrales y del labio superior.
8) Incluye Sabellongidae según Fitzhugh (1989).



Figura 8 A) Trichobranchidae, VL; B) Terebellidae, VD, C) Sabellidae, VD; D) Oweniidae, VD; E) Chaetopteridae, VL; F) Acrocirridae, VD; G) Cirratullidae, VL; H) Cossuridae, VD; I) Capitellidae, VD; J) Arenicolidae, VL; K) Orbiniidae, VL; L) Paraonidae, VL (fotos: A-E, G-L, Leslie Harris; F, Fuente de internet).

Clave G

1 Tubos apergaminados opacos o córneos (transparentes), anulados, a veces ramificados; setígero 4 con una o varias placas gruesas multidentadas (Fig. 4V) ....Chaetopteridae (Fig. 8E)

– Tubos nunca apergaminados y, si córneos, nunca anulados; setígero 4 sin espinas gruesas **2**

2(1) Segmentos post–peristomiales con palpos o branquias en pares (Fig. 1M) **3**
– Segmentos post–peristomiales sin palpos pareados; con branquias o sin ellas **4**

3(2) Parápodos con setas simples y falcígeros compuestos; tegumento papilado .....
..... Acrocirridae (Fig. 8F)
– Parápodos con setas simples, sin falcígeros compuestos, a veces con setas aciculares; tegumento liso ..... Cirratulidae *partim* (Fig. 8G)

4(2) Una sola branquia mediodorsal en un setígero anterior ..... Cossuridae (Fig. 8H)
– Sin branquia mediodorsal, a veces con branquias pares en el cuerpo **5**

5(4) Branquias cirriformes en pares, a lo largo de todo el cuerpo; extremo anterior con cirros tentaculares ..... Cirratulidae *partim* (Fig. 8H)
– Branquias restringidas o sin branquias **6**

6(5) Parápodos notorios, bien desarrollados, o como rebordes bajos **7**
– Parápodos reducidos, las setas parecen emerger de la pared corporal **16**

7(6) Prostomio aguzado, romo o redondeado **8**
– Prostomio trunco, generalmente con crestas o rebordes marginales **17**

8(7) Cuerpo separable en regiones (tórax y abdomen) por setación o por el desarrollo de los parápodos **9**
– Cuerpo no separable en regiones **12**

9(8) Parápodos laterales en todo el cuerpo **10**
– Parápodos laterales en tórax (por lo menos setígeros 1–5), dorsales en el resto del cuerpo ....
.....**11**
10(9) Notosetas capilares restringidas al tórax, o hasta los primeros setígeros abdominales; cuerpo blando ..... Capitellidae (Fig. 8I)
– Notosetas capilares en todo los setígeros; cuerpo rígido, rugoso ..... Arenicolidae (Fig. 8J)

11(9) Notópodos de un solo tipo, digitados o lobulados, con notosetas; faringe sin mandíbulas o dentículos (inerme) ..... Orbiniidae[9] (Fig. 8K)
– Notópodos de dos tipos, cirriformes en setígeros 1–5 y medio-posteriores, furcados en algunos setígeros medio-anteriores, sin notosetas; faringe con mandíbulas y maxilas ..... Hartmaniellidae[10] ..... *Hartmaniella*

12(8) Branquias en 15–20 segmentos, desde los setígeros 4–10 ..... Paraonidae (Fig. 8L)
– Branquias en otro arreglo **13**

13(12) Segmentos alargados y cilíndricos (gusanos bambú); neurópodos con espinas falcadas o uncinos barbulados (Fig. 4N) ..... Maldanidae *partim* (Fig. 9A)
– Segmentos raramente alargados y cilíndricos; neurosetas variadas, sin uncinos barbulados .
..... **14**

14(13) Con falcígeros compuestos en setígeros anteriores ..... Acrocirridae (Fig. 8F)
– Sin falcígeros compuestos **15**

15(14) Prostomio entero, aguzado o redondeado; branquias cirriformes, pectinadas o ausentes ..... Opheliidae (Fig. 9B)
– Prostomio en forma de T o bífido; branquias arborescentes o ausentes .....
..... Scalibregmatidae (Fig. 9C)

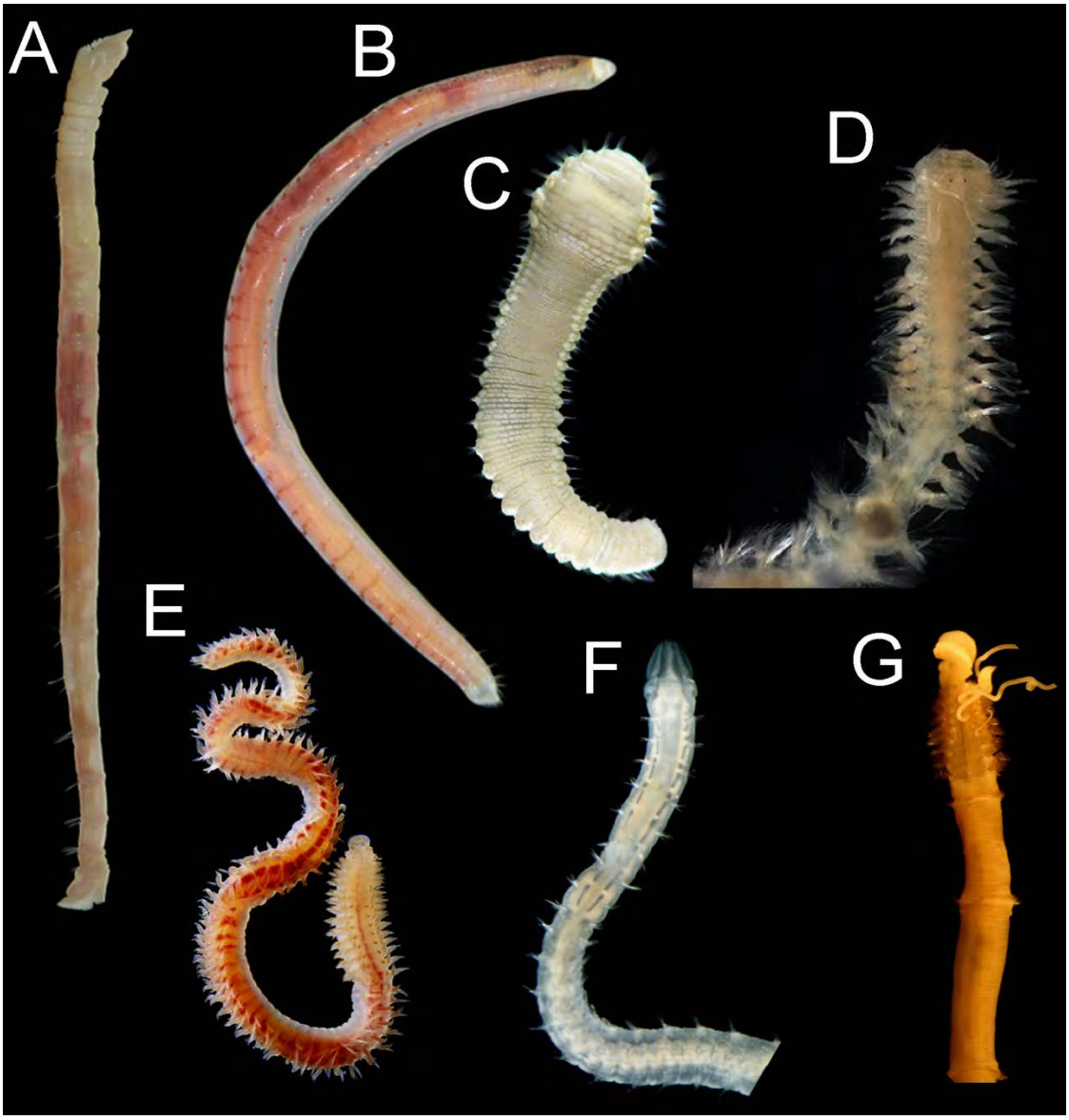


Figura 9. A) Maldanidae, VL; B) Opheliidae; C) Scallibregmidae, VD; D) Poecilochaetidae, VD; E) Spionidae, VD; F) Magelonidae, VD; G) Longosomatidae, VD. (fotos: A_E, Leslie Harris; F, Angel de León; G, María Elena García-Garza).

16(6) Setas lisas; parápodos con una papila intermedia ..... Fauveliopsidae
– Setas a menudo dentadas; parápodos sin papila intermedia …… Cirratulidae *partim*..... ..... *Ctenodrilus*

17(7) Segmentos alargados y cilíndricos (gusanos bambú); sin setas bilimbadas ni setas acompañantes; con ganchos barbulados (Fig. 4N), sin grandes espinas posteriores .... Maldanidae *partim* (Fig. 9A)
– Segmentos cortos; con setas bilimbadas (Fig. 3R) y a veces setas acompañantes (Fig. 3Y); algunos con grandes espinas en setígeros posteriores ..... Sabellidae *partim* (Fig. 8C)

9) Incluye Questidae según Giere *et al.* (2008).
10) La afinidad revelada por la clave implica una convergencia extrema y no afinidad filogenética, ya que pertenece al Orden Eunicida, como lo mostró Carrera-Parra (2003).

Clave H

1 Prostomio con una antena media **2**
– Prostomio sin apéndices **5**

2(1) Con branquias en 15–20 segmentos anteriores **3**
– Branquias en otro arreglo **4**

3(2) Palpos masivos con surco ciliado longitudinal; branquias menores que el cirro dorsal, presentes desde el setígero 3–4 …….. Aberrantidae ..... *Aberranta*
– Sin palpos; branquias mayores que el cirro dorsal presentes desde el setígero 4–10 .... Paraonidae (Fig. 8L)

4(2) Con setas plumosas; algunos cirros dorsales con forma de botella ……. …….. Poecilochaetidae ..... *Poecilochaetus* (Fig. 9D)
– Sin setas plumosas; cirros dorsales foliosos o cirriformes; parápodos birrámeos; todas las setas simples; faringe inerme ..... Spionidae *partim* (Fig. 9E)

5(1) Prostomio aplanado y espatulado, tan ancho como la porción más ancha del cuerpo .... Magelonidae (Fig. 9F)
– Prostomio no aplanado, más estrecho que el cuerpo **6**

6(5) Parápodos reducidos, las setas parecen salir de la pared corporal **7**
– Parápodos proyectados de la pared corporal, bien desarrollados, con lóbulos setales **9**

7(6) Segmentos medianos y abdominales alargados; branquias cirriformes en varios setígeros anteriores; setas forman cinturones completos sobre el cuerpo …….. Longosomatidae ..... *Heterospio* (Fig. 9G)
– Segmentos de longitud homogénea; setas no forman cinturones **8**

8(7) Con branquias cirriformes en un segmento; notosetas multiarticuladas; neurosetas falcadas o aristadas .... Flabelligeridae *partim* (Fig. 7G)
– Sin branquias; sin notosetas; neurosetas furcadas o biseladas ..... Saccocirridae

9(6) Parápodos todos birrámeos, excepto quizá los del primer setígero **10**
– Parápodos medios unirrámeos ..... Trochochaetidae

10(9) Parápodos con noto- y neurosetas, a menudo con ganchos cubiertos (Fig. 4L) **11**
– Parápodos sólo con neurosetas capilares, mucronadas o aristadas, sin ganchos cubiertos; setígeros 4, 7 y 12 con lamelas ventrales fimbriadas ……. Apistobranchidae ..... *Apistobranchus*

11(10) Setígeros homogéneos, o setígero 5 modificado; ganchos curvos a veces en el primer setígero; sin caja cefálica ..... Spionidae
– Setígeros homogéneos, o setígero 3 modificado; ganchos sigmoides o curvos en el extremo posterior; con caja cefálica ..... Uncispionidae[11]

11) Dos especies descritas del golfo de México (Blake & Maciolek 2018): *Uncispio hamata* (tórax ensanchado; setígero 3 sin cresta dorsal); y *Uncopherusa cristata* (tórax cilíndrico; cresta dorsal en setígero 3).

Clasificación

El desarrollo histórico de la taxonomía se ha marcado por la búsqueda del mejor método para clasificar a los organismos. Durante la mayor parte del tiempo, la agrupación se basó en los atributos que podían observarse en la forma del cuerpo, incluyendo la variación del desarrollo de sus componentes. Con la mejoría en los microscopios y con el estudio de los patrones de reproducción y desarrollo, se encontraron otras características que luego de su uso, modificaban o fortalecían las propuestas previas.

El uso de los atributos morfológicos tiene una seria desventaja en los grupos muy antiguos, como los poliquetos, por lo que no sorprende que las propuestas iniciales fueron criticadas y modificadas (Audouin & Milne-Edwards 1832). En efecto, dado que estaban bastante diversificados durante el cámbrico medio, hace unos 400 millones de años, muchos de sus atributos morfológicos podrían ser similares como resultado de la convergencia. Entonces, esos atributos no podrían usarse para agrupar a los organismos porque a pesar de ser muy parecidos, no serían homólogos, sino homoplásticos. Dicho de otra manera, no pueden usarse para explicar afinidades evolutivas porque no tienen un origen común.

Ante esta situación, o ante el problema de agrupar organismos muy parecidos morfológicamente, se han estado utilizando métodos moleculares. En esencia, se trata de agrupar a los organismos a partir de la semejanza en las secuencias de bases nitrogenadas de genes particulares. En algunos grupos de organismos, las agrupaciones basadas en la morfología son respaldadas por los métodos moleculares, pero en otros, incluyendo los poliquetos, los hallazgos son bastante diferentes (Patterson *et al.* 1993).

Por ende, presentamos una brevísima reseña sobre el desarrollo de los métodos de clasificación morfológica y los resultados de publicaciones recientes con métodos moleculares. Se notará que hay serias discrepancias y que estamos todavía lejos de alcanzar un consenso, por lo que ambos enfoques deberían seguirse practicando y refinando. Entonces, el esquema que presentamos no es definitivo y esperamos que pueda mejorarse muy pronto.

Morfología. Los análisis filogenéticos mediante atributos morfológicos se iniciaron a partir de los trabajos clásicos de Clark (1962, 1977), de Dales (1969) y de Fauchald (1975), aunque se concentraron en los anélidos en general o en los poliquetos. Fueron Kristian Fauchald y Greg Rouse los que en una serie de artículos y discusiones (Rouse & Fauchald 1995, 1997, Fauchald & Rouse 1997), revisaron la filogenia de los anélidos y propusieron una agrupación novedosa que modificaba mucho el esquema tradicional vigente propuesto por Fauchald (1977) y modificado por Pettibone (1982).

Dos trabajos merecen destacarse por el esfuerzo de síntesis involucrado. El primero de ellos (Fauchald & Rouse 1997) es la caracterización de la morfología de los poliquetos y luego una presentación alfabética de las 82 familias reconocidas, con una presentación estandarizada. Este esquema fue luego extendido en dos libros recientes, el Rojo (Beesley *et al.* 2000) y el Negro (Rouse & Pleijel 2001), aunque el esquema pudo originarse en la compilación de Fauvel (1959) y esta, a su vez, en otros tratados monográficos más antiguos. En cuanto al desarrollo de la clasificación, Fauchald & Rouse (1997) presentaron dos apéndices; el primero sintetizaba la información hasta 1834 y el segundo partía de la síntesis de Grube de 1850 para terminar con la propuesta de George y Hartmann-Schröder (1985).

Lamentablemente, esta síntesis tiene dos problemas fundamentales. El primero es que no indica el autor para las categorías de familia o superiores, y el segundo es que omite las propuestas de clasificación de Fauvel (1959) y de Pettibone (1982). Esta última es una derivación y actualización de la del propio Fauchald (1977) y fue presentada con algunas modificaciones por Hartmann-Schröder (1996). Dicha clasificación se presenta al final de esta sección en el entendido de ser un esquema práctico, basado en la morfología comparada, y que proporciona los autores y años para todas las categorías desde familia hasta clase y cuyas propuestas originales se aproximan a la concepción moderna del grupo respectivo. Además, se basa en una inserta en la tesis doctoral de uno de los autores de esta sección (SISV).

El segundo trabajo (Rouse & Fauchald

1997) es un análisis filogenético basado en los atributos morfológicos de los anélidos y otros grupos como pogonóforos. Entre los resultados principales están que los anélidos y los poliquetos tienen débil soporte y estos últimos serían monofiléticos sólo si incluyen a los pogonóforos, reducidos a la familia Siboglinidae Caullery, 1944, y a dos familias consideradas como oligoquetos: Aelosomatidae y Potamodrilidae. Además, produjeron una agrupación basada en la presencia de los palpos con Palpata vs Scolecida, y los provistos de palpos se separaban en otros dos grupos: Aciculata y Canalipalpata. En general, los tradicionales Errantia equivalen a los Aciculata aunque estos autores agruparon a euníceos con amfinomorfos, mientras que los tradicionales Sedentaria equivalen a los Scolecida y a los Canalipalpata.

El estudio se basó en el 65% de las familias por lo que se dejaron de lado unas 29 familias; además, se usó una codificación binaria para 124 atributos y una multi-estado para otros 55 atributos. Aunque los resultados se han extendido para incorporar otros grupos mediante la morfología comparada, y para tratar de popularizarlos en cuanta oportunidad se ha presentado, la propuesta ha debido ser modificada frecuentemente y los resultados se han moderado en una publicación reciente (Rouse & Pleijel 2007). De hecho, la mayor frecuencia de publicaciones en filogenia descansa en métodos moleculares. Por desgracia, los resultados de estos estudios, como se muestra más adelante, son todavía más inesperados. Por ende, proponemos una clasificación práctica, basada en el conocimiento tradicional, y adaptando los nuevos hallazgos de las afinidades entre grupos.

Molecular. Bleidorn (2007) resaltó la seria dificultad para evaluar las afinidades filogenéticas en los grupos que, como los anélidos, muestran grados variables de pérdida de caracteres incluyendo la inherente a la pedomorfosis. Ejemplos de las pérdidas primarias incluyen la segmentación (equiuros, sipunculos) o el número de segmentos (Nerillidae), del celoma (*Microphthalmus*), de setas (Euhirudinea, *Polygordius*), de órganos nucales (Magelonidae, Nautiliniellidae, Sternaspidae), de sistema circulatorio vascular (Capitellidae, Dorvilleidae, Dinophilidae, Hesionidae, Goniadidae), de palpos (Ctenodrilidae, Lumbrineridae). Otra parte del documento aludía al mecanismo para evaluar las pérdidas, pero esa sección ha sido duramente criticada por Fitzhugh (2008). El arribo de más información sobre los genes de la mano de mejores programas de análisis resultó en un mayor esfuerzo de investigación sobre las afinidades de los metazoos en general, y de los anélidos en particular.

Rousset *et al.* (2007) evaluaron cuatro genes: tres del DNA ribosomal (16S, 18S, 28S), y el de la histona (H3) en 217 taxa terminales. Hallaron 144 árboles y se detallará el de consenso estricto. No pudieron recuperar la mayoría de los grupos mayores entre los poliquetos, con la excepción de los anfinómidos y los afroditiformes. En la edición previa se consideraron los resultados de las agrupaciones por lo que no se repetirán aquí.

Struck *et al.* (2007) utilizaron 3 genes nucleares y 8 mitocondriales y encontraron que los Sipuncula y los Echiura, previamente considerados como filos independientes, así como Siboglinidae y los Clitellata o sanguijuelas, caen dentro de los poliquetos. También en la edición previa se analizaron los grupos resultantes y no se repetirán aquí para considerar estudios más recientes.

Zrzavý *et al.* (2009) combinaron 93 caracteres morfológicos y secuencias de 6 genes. Confirmaron la inclusión de sipúnculos y equiuros, aunque los grupos tradicionales como Errantia y Sedentaria, así como los basales y las afinidades entre algunos grupos no fueron bien resueltas.

Sperling *et al.* (2009) evaluaron la utilidad de la presencia o ausencia de micro RNAs, genes que codifican unos 22 nucleótidos no codificantes de RNAs reguladores, y el registro fósil para considerar la inclusión de sipúnculos entre los anélidos. Su conclusión es que los sipúnculos son el grupo hermano de los anélidos, no parte de ellos. Otros genes apuntan en la dirección contraria y los sipúnculos siguen considerándose parte de los anélidos, aunque las afinidades entre los grupos han variado según los grupos incorporados al estudio y a los indicadores moleculares usados. Dos estudios recientes merecen cierta consideración dado que el largo viaje en los estudios de filogenia de anélidos partió del reconocer Errantia y Sedentaria, y luego

pasar por una serie de grupos inconexos (órdenes o clados), para volver a los grupos tradicionales.

Weigert *et al.* (2014) usaron datos transcriptómicos de 68,750 a 170,497 sitios de aminoácidos de 305–622 proteínas para resolver la base del árbol filogenético de los anélidos. Confirmaron la ubicación basal de Chaetopteridae, Amphinomidae, Sipuncula, Oweniidae y Magelonidae, como en estudios previos, pero los Myzostomidae surgieron como hermanos a los Errantia (Fig. 10). Su reconstrucción del anélido ancestral indica que tenía palpos (sólidos o acanalados), ojos bicelulares, y parápodos birrámeos con setas simples, pero sin acículas, y tampoco había órganos nucales, algo más simple que la propuesta previa por Struck *et al.* (2011).

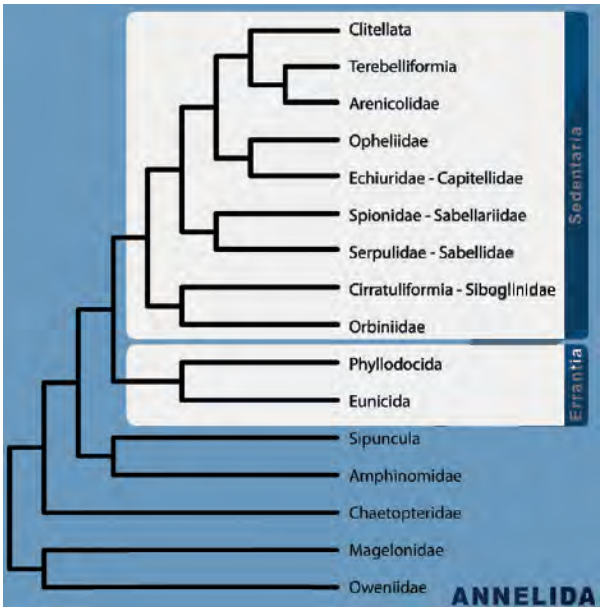


Figura 10. Afinidades filogenéticas en los Annelida (Weigert *et al*. 2014).

Dos estudios similares fueron publicados en 2015, con apenas unos días de diferencia y merecen comentarse. En ambos hubo un interés especial por definir la ubicación de los otrora Archiannelida, y de resolver algunas afinidades problemáticas.

Andrade et al. (2015) confirmaron los hallazgos de Weigert et al. (2011) ya mencionados, hallaron afinidades entre *Polygordius* y los escamosos, pero no pudieron resolver las afinidades de *Dinophilus* o Myzostomida y recomiendan usar Aciculata para los grupos de Eunicida y Phyllodocida. Esta decisión, empero, es desafortunada porque pasan por alto que la definición original incluía a los amfinomorfos.

El otro estudio, en el que participaron varios de los coautores de la nota de Weigert *et al*. (2011), condujo a mayores refinamientos sobre la ubicación de los otrora Archiannelida y sobre una comparación entre progénesis y enanismo como mecanismo evolutivo en los arquianélidos. Struck *et al*. (2015) concluyeron que ambas estrategias eran de importancia similar en distintos grupos de los arquianélidos y los ubicaron unos entre los Errantia como Protodiliformia con las familias Polygordidae, Protodrilidae y Saccocirridae, mientras que en los Sedentaria se ubicaron las familias Dinophilidae, Diurodrilidae, Nerillidae y Parergodrilidae. Este análisis se basó en 189,193 posiciones de aminoácidos de 100 especies y la clasificación sucinta que compila varios estudios previos y sintetizados por Weigert & Bleidorn (2016) sería (Fig. 11; ver anexos para autores y años):

Phylum Annelida Lamarck, 1809
- Clase Pleistoannelida Struck, 2011
  - Orden Amphinomida
  - Orden Chaetopterida
  - Orden Magelonida
  - Orden Oweniida
  - Orden Sipuncula
- Clase Errantia
  - Orden Eunicida
  - Orden Phyllodocida
  - Orden Protodrilida
- Clase Sedentaria
  - Orden Cirratulida
  - Orden Clitellata
  - Orden Echiurida
  - Orden Maldanida
  - Orden Orbiniida
  - Orden Sabellida
  - Orden Siboglinida
  - Orden Spionida
  - Orden Terebellida

La incorporación de los fósiles repercute en algunos cambios, especialmente en los grupos basales. Parry *et al*. (2016) hallaron agrupaciones similares a los Errantia y Sedentaria, y

confirmaron que los equiuros y clitelados son anélidos derivados. Sin embargo, sus resultados excluyen a los sipúnculos del grupo basal al considerarlos como un grupo hermano. Del mismo modo, concluyen que los magelónidos son basales, pero no los owénidos y quetoptéridos porque al hacerlo implicaría la vida sedentaria surgió en múltiples ocasiones independientes. De hecho, los análisis sin los fósiles resultan en que surjan como un grupo hermano a todos los anélidos. También rechazan las afinidades transcriptómicas entre sipúnculos y anfinómidos. También sugieren que el anélido ancestral era epibéntico, con dos palpos y lóbulos parapodiales prominentes con setas capilares.

Un descubrimiento reciente de unos fósiles magníficamente preservados indica que el patrón corporal de los magelónidos fue alcanzado tempranamente en la evolución de los anélidos. Chen *et al*. (2020) caracterizaron a *Dannychaeta tucolus* del Cámbrico temprano como un magelónido. La principal variación en referencia al anélido ancestral es que vivía en tubos, por tanto, miembro de la infauna, aunque sus palpos podrían extenderse fuera del tubo para alimentarse.

Otra sorpresa fue el descubrimiento que una parte de los Mesozoa, parásitos de otros invertebrados marinos, también pertenece a los anélidos fue documentada por Schieffer *et al*. (2018). Analizaron genomas nucleares y mitocondriales y concluyeron que los grupos Dicyemida y Orthonectida no están relacionados, y que los últimos son anélidos extremadamente simplificados. Evidencias morfológicas son la serie de músculos circulares y las bandas repetidas de cilios.

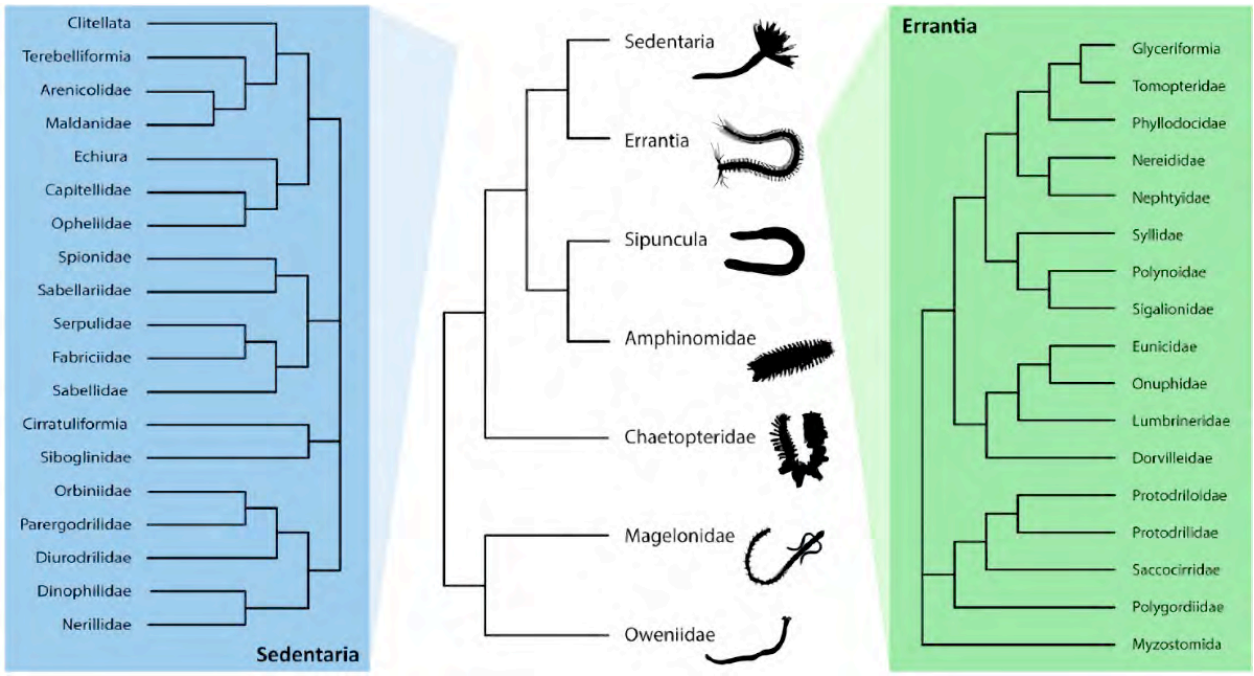


Figura 11. Afinidades filogenéticas entre los Annelida (Weigert & Bleidorn 2016; reproducido con autorización).

Agradecimientos

La lectura cuidadosa de la primera edición por Beatriz Yáñez-Rivera, María Ana Tovar-Hernández y Luis F. Carrera-Parra, ayudó a mejorar la claridad de la redacción y enriqueció mucho el contenido. Esa contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). Los dibujos fueron realizados por Ricardo Macario, entonces dibujante de CIQRO. Algunas fotografías fueron facilitadas por Luis Fernando Carrera-Parra, María Elena García-Garza y María Ana Fernández-Alamo. La segunda edición de

esta contribución se realizó con el respaldo parcial del proyecto “Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México” financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Andrade SCS, Novo M, Kawauchi GY, Worsaae K, Pleijel F, Giribet G & Rouse GW. 2015. Articulating “archiannelids”: Phylogenomcis and annelid relationships, with emphasis on meiofaunal taxa. Mol Biol Evol 32:2860–2875.

Audouin JV & Milne-Edwards H. 1832. Classification des annélides, et description de celles qui habitent les côtes de la France. Ann Sci Nat 27:337–347.

Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ. (Eds.) 2000. Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia 4A, 465 pp.

Bleidorn C. 2007. The role of character loss in phylogenetic reconstruction as exemplified for the Annelida. J Zool Syst Evol Res 45:299–307.

Blake JA & Maciolek NJ. 2018. New species and records of Uncispionidae and *Pygospiopsis* (Polychaeta, Spionida) from deep water off the east and west coasts of North America, the Gulf of Mexico, the Antarctic Peninsula, and Southeast Asia. Zootaxa 4450: 151–195.

Carrera-Parra LF. 2003. Redescription of *Hartmaniella tulearensis* (Amoureux, 1978) with comments on *Hartmaniella* sp and affinities of the family (Polychaeta: Hartmaniellidae). J Nat Hist 37:49–55.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the Albatross Tropical Pacific Expedition, 1891–1905. Mem Mus Comp Zool, Harv Univ 48:1–514, 80 plates.

Chen H, Parry LA, Vinther J, Zhal D, Hou X & Ma X. 2020. A Cambrian crown annelid reconciles phylogenomics and the fossil record. Nature 583:249–252.

Clark RB. 1969. Systematics and phylogeny: Annelida, Echiura and Sipuncula. In Chemical Zoology, IV Academic Press, 1–68.

Dales RP. 1962. The polychaete stomodeum and the inter-relationships of the families of Polychaeta. Proc Zool Soc Lond 139(3):389–428.

Dales RP. 1977. Polychaete stomodeum and phylogeny; pp 525–546 *In* Essays on the polychaetous annelids in memory of Dr Olga Hartman. DJ Reish & K Fauchald (eds.), Allan Hancock Found., Los Angeles, 604 pp.

de León-González JA, Salazar-Vallejo SI & Salaices-Polanco H. 1989(1988). Claves ilustradas para familias y géneros. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México: Generalidades, Claves ilustradas para familias y géneros, y Bibliografía Lista de Especies. Libros, Univ Autón Baja Calif Sur, La Paz, 211 pp.

Desbruyères D & Laubier L. 1980. *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la Ride Est-Pacifique. Oceanol Acta 3:267–274.

Fauchald K. 1975. Polychaete phylogeny: A problem in protostome evolution. Syst Zool 23(4):493–506.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA Cty, Sci Ser 28:1–190.

Fauchald K & Rouse GW. 1995. The articulation of annelids. Zool Scripta 24:269–301.

Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. Zool Scripta 26:71–138.

Fauvel P. 1959. Classe des annélides polychètes, Annelida, Polychaeta (Grube 1851). *In* PP Grassé (ed), Traite de Zoologie 5(1):12–196.

Fitzhugh K. 1989. A systematic revision of the Sabellidae- Caobangiidae-Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). Bull Am Mus Nat Hist 192:1–104.

Fitzhugh K. 2008. The role of character loss in phylogenetic inference. Zool Scripta

George JD & Hartmann-Schröder G. 1985. Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and Eunicida. Synop Brit Fauna (New Ser) 32:1–221.

Giere O, Ebbe B & Erséus C. 2008. *Questa* (Annelida, Polychaeta, Orbiniidae) from Pacific regions – new species and reassessment of *Periquesta*. Org Div Evol 7:301–319.

Glasby CJ. 1993. Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). Invert Taxon 7:1551–1573.

Hartmann-Schröder G. 1996. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. 2nd ed. Tierwelt Deutschl 58, Fischer, Jena, 645 pp.

Ivanov AV. 1963. Pogonophora. Academic Press, London, 479 pp.

Muir AI. 1982. Generic characters in the Polynoinae (Annelida, Polychaeta), with notes on the higher classification of scale-worms (Aphroditacea). Bull Brit Mus Nat Hist, Zool, 43:153–177.

Nogueira JMM, Fitzhugh K & Hutchings P. 2013. The continuing challenge of phylogenetic relationships in Terebelliformia (Annelida: Polychaeta). Invert Syst 27: 186–238.

Parry LA, Edgecombe GD, Eibye-Jacobsen D & Vinther J. 2016. The impact of fossil data on annelid phylogeny inferred from discrete morphological characters. Proc R Soc B 283:20161378, 9 pp.

Patterson C, Williams DM & Humphries CJ. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. Ann Rev Ecol Syst 24:153–188.

Pettibone MH. 1982. Annelida; pp 1–43 *In* Parker, S.P. (Ed.), Synopsis and Classification of Living Organisms. McGraw Hill, New York.

Pillai TG. 1970. Studies on a collection of spirorbids from Ceylon, together with a critical review and revision of spirorbids systematics, and an account of their phylogeny and zoogeography. Ceylon J. Sci (Biol Sci) 8:100–172.

Rouse GW y Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scripta 26:139–204.
Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press, Oxford, 354 pp.
Rouse GW & Pleijel F. 2007. Annelida; pp 245–264 *In:* Z-Q Zhang & WA Shear (eds.), Linneus Tricentary: Progress in Invertebrate Taxa. Zoosystema 1668:1–766.
Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistics 23:41–63.
Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Carrera-Parra LF. 2019. Phylogeny of Microphthalminae Hartmann-Schröder, 1971, and revision of *Hesionella* Hartman, 1939, and *Struwela* Hartmann-Schröder, 1959 (Annelida, Errantia). PeerJ 7:e7723, 35 pp.
Schiffer PH, Robertson HE & Telford MJ. 2018. Orthonectids are highly degenerate annelid worms. Curr Biol 28:1970–1974.
Southward EC, Schulze A & Gardiner SL. 2005. Pogonopohora (Annelida): form and function. Hydrobiologia 535/536:227–251
Sperling EA, Vinther J, Moy VN, Wheeler BM, Sémon M, Briggs DEG & Peterson KJ. 2009. MicroRNAs resolve an apparent conflict between annelid systematics and their fossil record. Proc Roy Soc B 276:4315–4322.
Struck TH, Schuelt N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C, McHugh D & Halanych KM. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evol Biol 7:57.
Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke FA, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM. 2015. The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. Curr Biol 25:1–7.
Weigert A (+ 10 coautores). 2014. Illuminating the base of annelid tree using transcriptomics. Mol Biol Evol 31:1391–1401.
Weigert A & Bleidorn C. 2016. Current status of annelid phylogeny. Org Div Evol 16:345–362.
Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2008. The phylogenetic relationships between Amphinomidae, Archinomidae and Euphrosinidae (Amphinomida: Aciculata: Polychaeta). J Mar Biol Ass UK 88:509–513.
Zrzavý J, Říha P. Piálek L & Janouškovec J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evol Biol 9:189, 14 pp.

Clasificación de los Annelida según las publicaciones más recientes.

Phylum Annelida Lamarck, 1809

Clase Pleistoannelida Struck, 2011

Ordo Amphinomida Levinsen, 1883
Amphinomidae Savigny *in* Lamarck, 1818 AMPI
Euphrosinidae Williams, 1851 EUPH
Spintheridae Johnston, 1845 SPIN

Ordo Chaetopterida Pettibone, 1982
Chaetopteridae Audouin & Milne-Edwards, 1833 CHAE

Ordo Magelonida Dales, 1962
Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888 MAGE

Ordo Oweniida Dales, 1962
Oweniidae Rioja, 1917 OWEN

Ordo Sipuncula Stephen, 1964
Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012 ANTI
Aspidosiphonidae Baird, 1868 ASPI
Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972 GOLF
Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972 PHAS
Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012 SIPH
Sipunculidae Rafinesque, 1814 SIPU

Subclase Errantia Audouin & Milne–Edwards, 1832

Ordo Eunicida Uschakov, 1955
Superfamilia Dorvilleoidea Chamberlin, 1919
Histriobdellidae Vaillant, 1890 HIST
Dorvilleidae Chamberlin, 1919 DORV
Iphitimidae Fauchald, 1970 IPHI

Superfamilia Oenonoidea Kinberg, 1865
Lumbrineridae Malmgren, 1867 LUMB
Oenonidae Kinberg, 1865 OENO

Superfamilia Hartmanielloidea Imajima, 1977

Hartmaniellidae Imajima, 1977 HART

Superfamilia Eunicoidea Berthold, 1827
Onuphidae Kinberg, 1865 ONUP
Eunicidae Berthold, 1827 EUNI

Ordo Gymnocopa Grube, 1850
Superfamilia Tomopteroidea Grube, 1848
Tomopteridae Grube, 1848 TOMO

Ordo Phyllodocida Dales, 1962
Subordo Phyllodociformia Levinsen, 1882
Phyllodocidae Örsted, 1843 PHYL
Alciopidae Ehlers, 1864 ALCI
Lopadorrhynchidae Claparède, 1868 LOPA
Pontodoridae Bergström, 1914 PONT
Sphaerodoridae Malmgren, 1867 SPHA
Yndolaciidae Støp–Bowitz, 1987 YNDO

Subordo Aphroditiformia Levinsen, 1882
Aphroditidae Malmgren, 1867 APHR
Polynoidae Malmgren, 1867 POLN
Acoetidae Kinberg, 1858 ACOE
Eulepethidae Chamberlin, 1919 EULE
Sigalionidae Kinberg, 1851 SIGA
Palmyridae Kinberg, 1858 PALM

Subordo Nereidiformia George & Hartmann-Schröder, 1985
Superfamilia Nereidoidea de Blainville, 1818
Chrysopetalidae Ehlers, 1864 CHRY
Hesionidae Grube, 1850 HESI
Nereididae de Blainville, 1818 NERE
Superfamilia Syllidiformia Grube, 1850
Syllidae Grube, 1850 SYLL
Microphthalmidae Hartmann-Schröder, 1971 MICR
Pilargidae de Saint–Joseph, 1899 PILA

Subordo Glyceriformia Uschakov, 1972
Glyceridae Grube, 1850 GLYC
Goniadidae Kinberg, 1866 GONI
Paralacydoniidae Pettibone, 1963 PARL
Lacydnoniidae Bergström, 1914 LACY
Subordo No reconocido
Superfamilia Nephtyoidea Grube, 1850
Nephtyidae Grube, 1850 NEPH
Superfamilia Ichthyotomidae Eisig, 1906
Ichthyotomidae Eisig, 1906 ICHT
Superfamilia Iospiloidea Bergström, 1914
Iospilidae Bergström, 1914 IOSP
Superfamilia Thyphloscolecoidea Uljanin, 1878
Typhloscolecidae Uljanin, 1878 TYPH

Ordo Protodrilida Purschke & Jouin, 1988
Aberrantidae Wolf, 1987 ABER
Polygordiidae Czerniavsky, 1881 POLG
Protodrilidae Czerniavsky, 1881 PROT
Protodriloididae Purschke & Jouin, 1988 PROD
Saccocirridae Czerniavsky, 1881 SACC

Subclase Sedentaria Lamarck, 1818

Ordo Cirratulida Pettibone, 1982
Superfamilia Cirratuloidea Rickholt, 1851
Cirratulidae Rickholt, 1851 CIRR
Ctenodrilidae Kennel, 1882 CTEN
Paraonidae Cerruti, 1909 PARA

Superfamilia Cossuridoidea Day, 1963
Cossuridae Day, 1963 COSS

Superfamilia Flabelligerioidea de Saint-Joseph, 1894
Acrocirridae Banse, 1963 ACRO
Fauveliopsidae Hartman, 1971 FAUV
Flabelligeridae de Saint–Joseph, 1894 FLAB
Superfamilia Pseudocirratuloidea Petersen, 1994
Pseudocirratulidae Petersen, 1994 PSEU

Ordo Clitellata Michaelsen, 1919
Subordo Hirudinea Savigny, 1822 (partial)
Superfamilia Acanthobdelloidea Grube, 1851
Acanthobdellidae Grube, 1851 ACAN
Superfamilia Glossiphonoidea Vaillant, 1890
Erpobdellidae Moore, 1908 ERPO
Glossiphonidae Vaillant, 1890 GLOS
Ozobranchidae Pinto, 1921 OZOB
Piscicolidae Johnston, 1865 PISC

Subordo Oligochaeta Grube, 1850 (partial)
Capilloventridae Harman & Loden, 1894 CAPL
Enchytraeidae Vejdovsky, 1879 ENCH
Lumbriculidae Vejdovsky, 1884 LUMR
Megascolecidae Rosa, 1891 MEGA
Naididae Ehrenberg, 1828 NAID
Phreodrilidae Beddard, 1891 PHRE
Randiellidae Erséus & Strehlow, 1986 RAND

Ordo Echiurida Sedgwick, 1898
Superfamilia Capitelloidea Grube, 1862
Capitellidae Grube, 1862 CAPI
Superfamilia Echiuroidea de Quatrefages, 1847
Bonellidae Lacaza-Duthiers, 1858 BONE
Echiuridae de Quatrefages, 1847 ECHI
Ikedidae Bock, 1942 IKED
Thalassematidae Forbes & Goodsir, 1841 THAL
Urechidae Monro, 1927 UREC

Ordo Maldanida Meyer & Bartolomeus, 1997
Arenicolidae Johnston, 1835 AREN
Maldanidae Malmgren, 1867 MALD

Psammodrilidae Swedmark, 1952 PSAM

Ordo Opheliida Fauchald, 1977
Opheliidae Malmgren, 1867 OPHE
Scalibregmatidae Malmgren, 1867 SCAL
Travisiidae Hartmann-Schröder, 1971 TRAV

Ordo Orbiniida Pettibone, 1982
Dinophilidae Remane, 1932 DINO
Diurodrilidae Kristensen & Niilonen, 1982 DIUR
Neriliidae Levinsen, 1883 NERI
Orbiniidae Hartman, 1942 ORBI
Parergodrilidae Reisinger, 1925 PARE

Ordo Pogonophora Johansson, 1938
Siboglinidae Caullery, 1944 SIBO

Ordo Spionida Fauchald, 1977
Superfamilia Sabellariidoidea Johnston, 1865
Sabellariidae Johnston, 1865 SABI
Superfamilia Spionoidea Grube, 1850
Apistobranchidae Mesnil & Caullery, 1898 APIS
Spionidae Grube, 1850 SPIO
Uncispionidae Green, 1982 UNCI
Trochochaetidae Pettibone, 1963 TROC
Poecilochaetidae Hannerz, 1956 POEC
Longosomatidae Hartman, 1944 LONG

Ordo Sternaspida Dales, 1962
Sternaspidae Carus, 1862 STER

Ordo Terebellida Uschakov, 1955
Pectinariidae de Quatrefages, 1865 PECT
Laetmonectidae Buzhinskaya, 1986 LAET
Ampharetidae Malmgren, 1867 AMPA
Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1980 ALVI
Terebellidae Malmgren, 1867 TERE
Trichobranchidae Malmgren, 1866 TRIC

Ordo Sabellida Dales, 1962
Sabellidae Latreille, 1825 SABE
Serpulidae Rafinesque, 1815 SERP
Spirorbidae Chamberlin, 1919 SPIR

3. Acoetidae Kinberg, 1856

Isabel C. Molina-Acevedo[1] & Tulio F. Villalobos-Guerrero[1,2]

[1]El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
[2]Universidad de Kagoshima, Japón
isacrismoliace@gmail.com

Introducción

Los acétidos son gusanos con cuerpo deprimido y parcialmente cubierto por élitros, como en otros gusanos escamosos. Pueden alcanzar gran tamaño (hasta 2 m de largo y 40 mm de ancho), más de 600 segmentos, y se asume que viven durante varios años. Presentan una distribución tropical o subtropical, aunque han sido registrados en la mayoría de océanos, con excepción del Ártico y Antártico, y su distribución batimétrica va desde aguas someras hasta alrededor de 2000 m de profundidad. Habitan en sedimentos blandos o duros, típicamente dentro de tubos rígidos formados por hilos de colágeno entretejidos y combinados con fango o arena, y construidos con los parapodios y glándulas hiladoras asociadas, las cuales constituyen una característica de la familia (Pettibone 1989, Jumars *et al.* 2015). Tienen por eso una movilidad discreta, y utilizan sus élitros para generar ligeras corrientes de agua dentro y fuera del tubo para facilitar su respiración (Pettibone 1989, Blake 1995, Hutchings 2000).

Los acétidos son carnívoros o carroñeros; no abandonan el tubo por completo al alimentarse, sino que presentan un comportamiento de emboscada llamado 'siéntate y espera' (en inglés, *sit and wait*), similar al de algunos Eunicida (Palmero *et al.* 2008). La presa es atrapada con sus mandíbulas fuertes cuándo pasa por encima o se acerca al tubo que sobresale ligeramente del sustrato (Jumars *et al.* 2015). Por otra parte, los tubos de los acétidos pueden ser colonizados por algas, esponjas, briozoos, entoproctos, e incluso se ha registrado su uso como refugio por un polinoido comensal (Fox & Rupert, 1985). El cuerpo de algunos acétidos también provee hábitat para una variedad de otros invertebrados comensales, tales como entoproctos solitarios (loxosomátidos), presentes en la región ventral anterior, gasterópodos que viven debajo de los élitros, o bivalvos que viven entre los parápodos (Pettibone 1989, Pleijel 2001).

Algunas especies con ejemplares de gran tamaño, como las de *Polyodontes* de Blainville 1828, han sido ocasionalmente capturadas en líneas de pesca. Los gusanos son atraídos por la carnada adherida al anzuelo y enganchan su musculosa faringe, que puede extenderse hasta 30 mm de largo y expandirse hasta 30 mm de diámetro, al intentar morder el cebo (Pettibone 1989, Glasby & Bailey-Brock 2001). Se sospecha que el gusano autotomiza la parte anterior, y retrae la posterior dentro del tubo para luego regenerar la región faltante (Pettibone 1989).

Los acoétidos tienen sexos separados. Los gametos se han observado dentro de la cavidad corporal; no obstante, poco se sabe sobre su etapa de reproducción y desarrollo corporal (Pettibone 1989).

Su vida tubícola y la baja densidad y frecuencia en las muestras podría explicar el número reducido de trabajos dirigidos al estudio de la familia; así como la falta de conocimientos sobre su biología, ecología, y ciclos de vida.

Sistemática

La nomenclatura de los acétidos ha sido históricamente confusa. Los primeros géneros descritos de acétidos fueron *Polyodontes* Renier, 1817 y *Phyllodoce* Ranzani, 1817, mientras que la primera especie correspondió a *Phyllodoce maxillosa* Ranzani, 1817; sin embargo, ninguno de estos géneros originales prevalecen, excepto la especie que fue transferida a *Polyodontes* de Blainville, 1828. *Polyodontes* Renier no es válido porque 1) los trabajos

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

de este autor son manuscritos inéditos y fueron rechazados como publicaciones para fines nomenclaturales (ICZN opiniones 316, 427), y 2) ninguna especie fue descrita dentro del género (IZCN 1999, art. 11.7.1.1). No obstante, como de Blainville (1828) consideró a *Polyodontes* Renier sinónimo menor de *Phyllodoce* Ranzani, el mismo nombre es válido, pero con otra autoría: *Polyodontes* de Blainville, 1828 (ICZN 1999, Art. 11.6, Read 2018).

Con respecto al uso del nombre del género *Polyodontes* de Blainville sobre *Phyllodoce* Ranzani, el mismo de Blainville (1828) consideró que era lo suficientemente diferente del resto de los gusanos escamosos, y debía preservarse por encima de su homónimo *Phyllodoce* Savigny *in* Lamarck, 1818 (Phyllodocidae) que debía ser cambiado. Sin embargo, el segundo nombre prevaleció en uso y una propuesta para invalidar *Phyllodoce* Ranzani fue sometida a la CINZ para mantener la estabilidad nomenclatural (Pleijel 1991). *Phyllodoce* Ranzani y todos los usos del nombre antes de la publicación de *Phyllodoce* Savigny *in* Lamarck fueron suprimidos siguiendo el propósito del Principio de Prioridad que promueve el uso de nombres de prolongada aceptación sobre un homónimo más antiguo. Por tal motivo, *Polyodontes* de Blainville, 1828 fue conservado con *Phyllodoce maxillosa* Ranzani, 1817 como especie tipo (ICZN 1992).

A través del tiempo, los acétidos tuvieron una inestabilidad taxonómica considerable debido a que fueron tratados en numerosas ocasiones como parte de otras familias de escamosos como Aphroditidae, Polynoidae o Sigalionidae, incluyéndolos o no a nivel subfamilia o tribu. *Acoetes* Audouin & Milne-Edwards, 1832 y la especie *A. pleei* Audouin & Milne-Edwards, 1832 fueron olvidados durante varios años hasta que surgieron los trabajos del veterinario sueco J. G. Hjalmar Kinberg. Kinberg (1856) estableció y describió a la familia "Acoetea" para incluir dos géneros nuevos: *Panthalis* y *Eupompe*. Más tarde, el mismo Kinberg (1858) redefinió a la familia e incluyó a los dos géneros previamente establecidos, así como *Polyodontes* y *Acoetes* (género tipo). El nombre genérico disponible *Acoetes* puede inferirse como aquel que usó Kinberg (1856) para dar la raíz del nombre de familia (ICZN 1999, art. 29). Por tanto, la cita nomenclatural correcta debe ser Acoetidae Kinberg, 1856, y no como se ha considerado en varias ocasiones; por ejemplo, Kinberg, 1858 (Imajima 1997, Fiege & Barnich 1998, Martínez *et al.* 2006) o Kinberg, 1865 (Blake 1995). Malmgren (1867) fue el primero en utilizar correctamente el sufijo de la familia Acoetidae.

Augener (1918) sinonimizó a *Acoetes* con *Polyodontes*, e introdujo el nombre Polyodontidae para reemplazar Acoetidae, aunque no brindó mayor detalle. Polyodontidae fue después ampliamente utilizado, particularmente por autores como Olga Hartman y Kristian Fauchald. Pettibone (1989), quién hizo la única revisión de la familia, demostró que el nombre Polyodontidae Augener, 1918 era un homónimo menor de la familia de peces espátula Polyodontidae Bonaparte, 1838. Por tanto, reconoció a Acoetidae como válido y restableció a *Acoetes* por presentar diferencias con *Polyodontes*.

En Acoetidae se han propuesto 11 géneros con 71 especies nominales. Los géneros son *Acoetes*, *Euarche* Ehlers, 1887, *Eupanthalis* McIntosh, 1876, *Eupolyodontes* Buchanan, 1894, *Eupompe*, *Neopanthalis* Strelzov, 1968, *Panthalis*, *Polyodontes*, *Pseudeupanthalis* Fauvel, 1957 (sinónimo menor de un género de sigaliónido), *Restio* Moore, 1903, y *Zachsiella* Buzhinskaja, 1982. No obstante, la familia contiene actualmente 53 especies válidas y ocho géneros válidos: *Acoetes* (12 especies), *Euarche* (6), *Eupanthalis* (5), *Eupolyodontes* (7), *Neopanthalis* (1), *Panthalis* (7), *Polyodontes* (14), y *Zachsiella* (1).

En América tropical se han descrito 20 especies repartidas en siete géneros: *Panthalis* (seisespecies), *Polyodontes* (cinco), *Acoetes* (tres), *Euarche* (dos), *Eupolyodontes* (una), *Eupanthalis* (dos), y *Eupompe* (una). Sin embargo, 17 de ellas son actualmente válidas; algunas han cambiado de género, la especie de *Eupompe* se transfirió a *Acoetes* y las de *Eupanthalis* a *Euarche* y *Zachsiella*. Sólo *Eupanthalis* y *Neopanthalis* faltan en América tropical. Con respecto a los registros, 20 especies válidas han sido encontradas en América tropical; aunque después de la evaluación aquí realizada, son cuestionables seis en el Pacífico oriental tropical y siete para el Gran Caribe.

Tradicionalmente, Acoetidae ha sido considerado dentro de los Phyllodocida, particularmente en Aphroditiformia (e. g., Dales 1962, Fauchald 1977b). Las relaciones filogenéticas de los Aphroditiformia han sido ampliamente estudiadas. Rouse & Fauchald (1997) consideraron Acoetidae como grupo hermano de Aphroditidae, por presentar estructuras glandulares hiladoras para la construcción de los tubos; mientras que

Polynoidae fue considerada cercana a estas dos familias por también carecer de setas compuestas. Más tarde, Wiklund *et al.* (2005) y Norlinder *et al.* (2012) determinaron mediante estudios moleculares y morfológicos que Acoetidae está más estrechamente relacionada con Polynoidae mediante estudios. Recientemente, Gonzalez *et al.* (2018) concluyeron que Iphionidae es un grupo hermano de Acoetidae mediante análisis basados en modelos, y anidados dentro de Polynoidae en los análisis de parsimonia. Zhang *et al.* (2018) también realizaron una filogenia molecular de los Aphroditiformia y sostuvieron una conclusión similar a la de Gonzalez y colaboradores para el grupo Acoetidae e Iphionidae. Aún no se ha realizado una reconstrucción filogenética de los acétidos, por lo que las relaciones evolutivas entre y dentro los géneros son desconocidas.

Morfología

Una síntesis completa sobre el conocimiento entonces vigente es la revisión de Pettibone (1989). La presente sección está basada mayormente en dicho trabajo, y complementada ocasionalmente en Blake (1995) y Hutchings (2000).

En términos generales, los acétidos tienen una región anterior bien desarrollada compuesta por diversos órganos sensoriales, tales como palpos, antenas, cirros tentaculares, y ojos. Estos últimos pueden ser simples o sésiles, o poseer un pedúnculo llamado omatóforo que sostiene un ojo hipertrofiado. Los dos pares de mandíbulas están sujetas a una faringe fuerte y musculosa, y está coronada por una serie de papilas sensoriales. El dorso del cuerpo está parcialmente cubierto por élitros que se alternan regularmente con el cirro dorsal. Los parápodos son birrámeos, aunque en apariencia parecen unirrámeos debido a la cercanía entre el notopodio y el neuropodio, y soportan únicamente setas simples. El pigidio tiene un par de cirros anales. Los caracteres utilizados tradicionalmente para diferenciar géneros y especies se encuentran localizados principalmente en el prostomio y los parápodos.

Prostomio y segmento tentacular: El prostomio está compuesto por varios apéndices y órganos sensoriales. Dos palpos ventrales, generalmente largos y gruesos, excepto en *Eupolyodontes*, que son cortos y angostos. Un par de antenas laterales insertadas ventralmente o distalmente; y una antena media presente en la mayoría de géneros, con excepción de *Eupanthalis* y algunas especies de *Eupolyodontes*. Dos pares de ojos sésiles, un par de ojos soportados por omatóforos y un par de ojos sésiles, o en ocasiones algunos de los dos tipos faltan (Fig. 1A–E). Los ojos sésiles tienen la vesícula óptica sencilla con una retina proximal compuesta por células parduscas. Los omatóforos están en posición lateral o anterior en el prostomio; cada ojo tiene una córnea delgada y un iris; y la retina está compuesta por células en forma de botella rodeadas por células distalmente anchas.

La forma del prostomio varía acorde a la posición y forma de los omatóforos. En *Euarche* y *Eupathalis* se observa la forma más sencilla (Fig. 1A), el prostomio es ovalado o ligeramente bilobulado, los ojos, de haberlos, son sésiles (sin omatóforos), y las antenas laterales son distales. En *Zachsiella* y *Eupolyodontes*, el omatóforo ocupa la mayor parte anterolateral haciendo que el prostomio tome forma de "M" (Fig. 1B), mucho más ancho que largo; asimismo, las antenas laterales se ubican distalmente sin estar ocultas por los omatóforos. En *Panthalis* (Fig. 1C), *Acoetes* (Fig. 1D) y *Polyodontes* (Fig. 1E), los omatóforos están bastante extendidos y bien separados uno del otro, y las antenas laterales están ocultas y adheridas ventralmente a dichas estructuras. Por último, los omatóforos en *Neopanthalis* Strelzov, 1968 están extendidos y fusionados; además, las antenas laterales están poco desarrolladas y ocultas por los omatóforos.

El prostomio y el primer segmento, o segmento tentacular (tentaculóforo), están casi fusionados y sólo pueden diferenciarse en vista dorsal, a veces presenta una cresta media elevada (Fig. 1D). Los cirros tentaculares están ubicados lateralmente al prostomio, y están soportados por una o dos acículas. Finalmente, el peristomio está representado solo por los labios que rodean la boca.

Faringe y mandíbulas: La faringe es una estructura voluminosa, muscular y eversible. El borde distal está rodeado por una hilera de papilas, y las medio-dorsales y medio-ventrales poseen bases anchas, ligeramente lobuladas. El número de papilas y su forma varía dependiendo del género. *Euarche* y *Eupanthalis* tienen 13 pares de papilas de tamaño similar; *Panthalis* y *Acoetes* presentan 15 pares, con el par medio-dorsal más largo; *Polyodontes* posee 19 pares, con las papilas medio-dorsales y medio-

ventrales más largas; y *Eupolyodontes* tiene hasta 39 pares de papilas compactas, las medio-dorsales y medio-ventrales muy largas y afiladas. La faringe está armada con dos pares de fuertes mandíbulas en forma de gancho, cada una con 7–17 dientes laterales. Se ha registrado la presencia de glándulas venenosas asociadas a las mandíbulas en dos especies descritas del Gran Caribe: *Polyodontes lupinus* (Stimpson, 1856) y *Euarche tubifex* Ehlers, 1887 (Wolf 1986).

Parápodos: Pueden ser birrámeos o subbirrámeos. Los primeros parápodos son más cortos que los siguientes (Fig. 2C); lo mismo ocurre con el notópodo, que es más pequeño que el neurópodo de los primeros ocho segmentos, luego ocupa la mitad del neurópodo. Los notópodos están sostenidos por una notoacícula fina, mientras que los neurópodos por una neuroacícula gruesa; algunas especies de *Eupolyodontes* tienen neuroacículas múltiples en el segmento 2. Los segmentos sin élitros presentan cirros dorsales con cirróforo y cirrostilo notorios (Fig. 2A). En los primeros parápodos, los cirróforos son cortos y cilíndricos, y los cirrostilos alargados; mientras que en los siguientes, los cirróforos son más anchos, algo hinchados, y los cirrostilos cortos y subulados, o anchos y cónicos. Los cirros ventrales están unidos cerca de la base de los parápodos (Fig. 2A–D), son subulados y cortos, a excepción del cirro ventral alargado del segmento 2, también llamado como cirro bucal (Fig. 2C). El neurópodo puede desarrollar diferentes tipos de lóbulos, tales como brácteas antero-ventrales, lóbulos presetales y lóbulos postsetales; en los setígeros 3, 6 y 8, las brácteas están más o menos desarrolladas (Fig. 2A), con el lóbulo presetal ligeramente bilobulado, y el postsetal truncado. Las glándulas hiladoras (Fig. 2B) se encuentran dentro del notópodo a partir segmento 9, prosiguen hasta mitad del cuerpo, y terminan como una pequeña hendidura notopodial.

Élitros: Son cirrostilos modificados (Fig. 1A); en los acétidos suelen ser pequeños, no cubren por completo el dorso (excepto en unos pocos segmentos anteriores), y están apenas imbricados; tienen forma oval o redonda y márgenes lisos, y están sostenidos por una proyección prominente y bulbosa llamada elitróforo (Fig. 2B). El segmento 2 lleva el primer par de élitros, luego están en los segmentos 4, 5, 7, y continúan alternantes hasta el fin del cuerpo.

Setas: Generalmente, los notópodos en ocasiones presentan un fascículo de capilares que se van reduciendo en tamaño o desapareciendo gradualmente. Por el contrario, los neurópodos son los que presentan una amplia variedad de setas. En el segmento 2, las neurosetas pueden ser lanceoladas, hirsutas y delgadas, pero en los siguientes segmentos pueden presentar hasta tres grupos de setas: (1) en el fascículo inferior, las setas son delgadas, ahusándose distalmente, un poco curvas y con una serie de hileras de espinas (Fig. 2E); (2) en la fila media, las setas son robustas, aciculares, con puntas romas o ligeramente en forma de gancho, lisas o ligeramente hirsutas, con o sin arista (Fig. 2F); y (3) en el fascículo superior, las setas pueden o no estar presentes, son lanceoladas, hirsutas, y aguzadas (Fig. 2G). En este último grupo, los parapodios desde el noveno segmento pueden dividirse en dos subgrupos conforme al tamaño de las setas: (3a) largas y gruesas, y (3b) cortas y delgadas; sin embargo, la forma depende del género.

Branquias: Se presentan en pocos géneros. Son celobranquias, extensiones de la pared corporal con cutícula gruesa y sin vascularización (Fig. 2D). Pueden ser papiliformes, filamentosas o arborescentes. Se ubican en el flanco anterior, dorsal o posterior de los parápodos, o en la base de los elitróforos. Están bien desarrolladas en especies *Eupolyodontes* y *Polyodontes*, mientras que en especies pequeñas las branquias están reducidas y son poco numerosas. También puede haber bulbos hinchados en la base del parápodo, justo detrás del cirro ventral, aunque su posición en el vientre pone en duda su capacidad branquial. Una característica inusual es la presencia de branquias en el prostomio de algunas especies de *Eupolyodontes*.

Tubos: Salvo algunas pocas excepciones, los tubos son únicos entre los poliquetos debido al material de construcción y a la ausencia de cualquier revestimiento membranoso. El tubo es fibroso, bastante resistente y consta de fibras quitinosas finas, de ahí su coloración dorado brillante. Estas fibras semejan las que componen el fieltro dorsal de los afrodítidos. Estas fibras son setas modificadas que provienen de un saco o glándula hiladora en el notópodo. Las fibras son tejidas en una espiral entrecruzada para formar el tubo, y normalmente se entremezclan con partículas minerales del sedimento circundante para formar tubos aún más gruesos y robustos. Éstos pueden alcanzar una extensión de más de un metro de largo y hasta 4 cm de ancho.

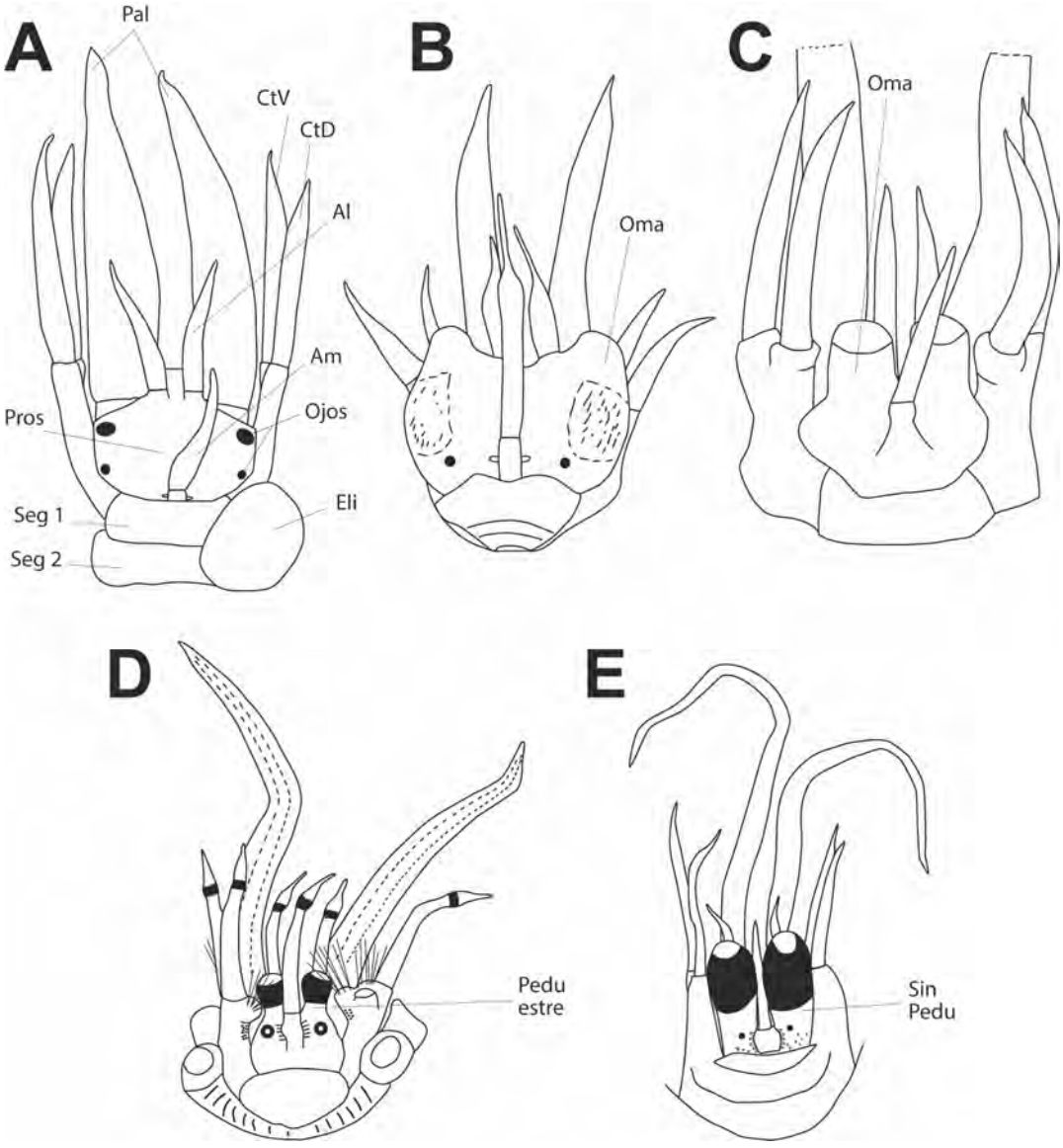


Figura 1. *Euarche tubifex*: A) Prostomio, VD; *Zachsiella nigromaculata*: B) Prostomio, VD; *Panthalis oerstedi*: C) Prostomio, VD; *Acoetes pleei*: D) Prostomio, VD; *Polyodontes texanus*: E) Prostomio, VD (Al: antena lateral; Am: antena media; CtD: cirros tentaculares dorsales; CtV: cirros tentaculares ventrales; Eli: elitro; Oma: omatóforo; Pal: palpos; Pros: prostomio; Pedu estre: pedúnculo estrecho; Seg 1: segmento 1; Seg 2: segmento 2; Sin Pedu: sin pedúnculo; VD: vista dorsal). Todas modificadas de Pettibone (1989).

Claves

Los registros de las especies consideradas en las claves se basan en los trabajos disponibles para el Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996, Dean 2012) y el Pacífico Oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), así como en trabajos posteriores (*e. g.*, Salazar-Vallejo *et al.* 2014). En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. En algunos casos se incluyen notas al pie de la clave que explican alguna perspectiva taxonómica particular.

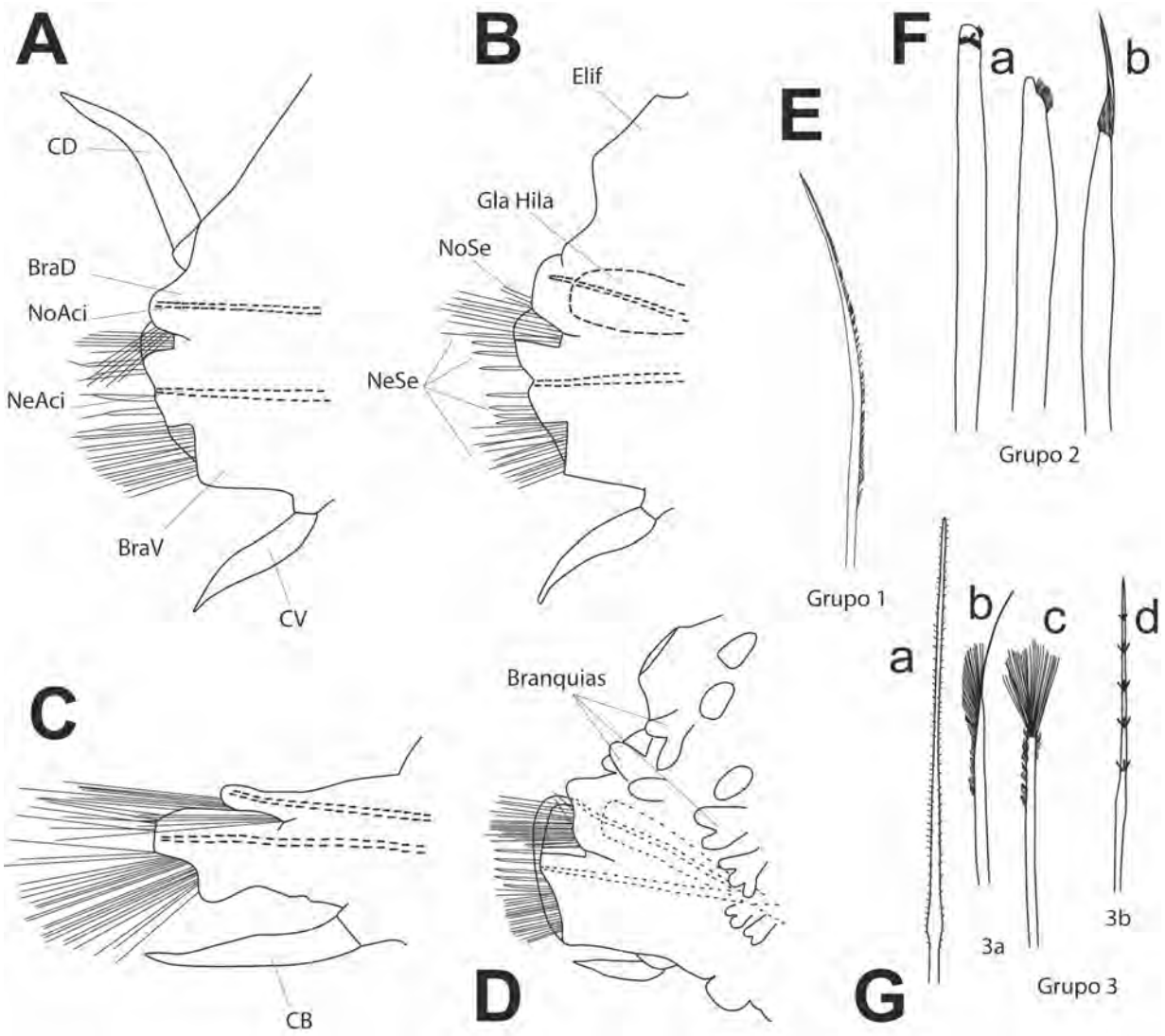


Figura 2. *Euarche mexicana*: A) Parápodo 8, B) Parápodo 9; *Acoetes pacifica*: C) Parápodo 2; *Polyodontes lupinus*: D) Parápodo 23; *Euarche tubifex*: E) Seta lanceolada, grupo 1, F (a) Setas acículadas, grupo 2; *Panthalis alaminosae*: F (b) Setas acículares, grupo 2; *Euphantalis kinbergi*: G (a) Seta lanceolada, grupo 3a; *Acoetes grubei*: G (b) Seta plumosa, grupo 3a; *Panthalis alaminosae*: G (c) Seta plumosa, grupo 3a; *Euarche tubifex*: G (d) Seta lanceolada, grupo 3b. (Elif: elitróforo; BraD: bractea dorsal; BraV: bractea ventral; CB: cirro bucal; CD: cirro dorsal; CV: cirro ventral; Gla Hila: glándula hiladora; NoAci: notoacícula; NeAci: neuroacícula; NeSe: Neurosetas; NoSe: notosetas;). Todas modificadas de Pettibone (1989).

Claves para géneros (modif. Pettibone 1989; * ausentes en América tropical)

1 Prostomio con omatóforos (ojos pedunculados) **2**
– Prostomio sin omatóforos (ojos sésiles); antenas laterales distales; sin branquias parapodiales **6**
2(1) Palpos lisos **3**
– Palpos papilados; antena media occipital ..... *Neopanthalis* Strelzov, 1968*
– Palpos con hasta 19 pares de papilas; antena media casi central **4**

3(2) Antena media grande; sin branquias parapodiales; palpos extendidos más allá del prostomio (Fig. 1B); ..... *Zachsiella* Buzhinskaja, 1982* [1]
– Antena media diminuta; con branquias parapodiales; palpos cortos, apenas se extienden más allá del prostomio … *Eupolyodontes* Buchanan, 1894 .. *E. batabanoensis* Ibarzábal, 1988[2] (G, C)

4(2) Neurosetas superiores tipo 3a, plumosas distal o subdistalmente **5**
– Neurosetas superiores tipo 3a, espinosas, no plumosas (Fig. 1G(a)); con ojos sésiles accesorios; branquias a veces presentes ..... *Polyodontes* de Blainville, 1828

5(4) Sin branquias parapodiales; sin ojos accesorios (Fig. 1C); neurosetas superiores plumosas distalmente (Fig. 1G(c))..... *Panthalis* Kinberg, 1856 . . . *P. alaminosae* Pettibone, 1989[3] (G, C)
– A veces con branquias parapodiales; con ojos sésiles accesorios (Fig. 1D); neurosetas superiores aristadas, subdistalmente plumosas, espinuladas basalmente (Fig. 1G(b)) .....*Acoetes* Audouin & Milne Edwards, 1832

6(1) Antena media occipital (Fig. 1A); segmento 2 con notosetas ..... *Euarche* Ehlers, 1887
– Sin antena media; segmento 2 sin notosetas ..... *Eupanthalis* McIntosh, 1876* [4]

Comentarios
1) *Zachsiella nigromaculata* (Grube, 1878) (Filipinas) se considera como la única especie del género registrada en América tropical. Pettibone (1989) amplió su distribución al incorporar *Eupanthalis oculata* Hartman, 1944 (Caribe colombiano), como sinónimo menor, aunque no discutió la sinonimia. Sin embargo, hay diferencias entre las dos especies según lo ilustrado por Pettibone (1989). En el holotipo de *E. oculata* los omatóforos están dispuestos regularmente en el prostomio, la antena media apenas rebasa el margen anterior del prostomio, y los palpos son tres veces más largos que los cirros tentaculares y sin pigmentación; mientras que en el ejemplar de *Z. nigromaculata* (Indonesia), los omatóforos están desplazados lateralmente en el prostomio, la antena media rebasa marcadamente el margen anterior del prostomio, y los palpos son dos veces más largos que los cirros y tienen un anillo subdistal. Consideramos que *E. oculata* debe ser restablecida y transferida a *Zachsiella*.
2) Única especie en América tropical. Se ha registrado en varias localidades del Gran Caribe; entre ellas, Cuba (descrita de Batabanó), Florida (EUA), Honduras y Venezuela. Puede distinguirse de otros *Eupolyodontes* por presentar branquias prostomiales largas, anostomosadas, y por carecer de ojos sésiles o manchas oculares (Fiege & Barnich 1998).
3) Única especie en América tropical. Se ha registrado en el Golfo de México, Puerto Rico (localidad tipo) y Caribe colombiano. La especie descrita por Wolf (1984) como *Polyodontes* sp. A corresponde a esta especie. Puede distinguirse de otros *Panthalis* por presentar omatóforos globulares, sin pedúnculo, y antenas muy largas y estrechas (Pettibone 1989).
4) Las especies descritas en este género para América tropical, así como sus registros, corresponden más bien a especies de *Euarche* (Pettibone 1989, Salazar-Vallejo *et al.* 2014). No tiene representantes en el área de estudio.

Claves para especies de América tropical

Acoetes Audouin & Milne-Edwards, 1832

1 Parápodos del segmento 2 muy amplios, con notosetas y neurosetas muy numerosas en fascículos continuos en abanico ..... *A. grubei* (Kinberg, 1856) (P; G, C Q)
– Parápodos del segmento 2 regular, con notosetas y neurosetas en fascículos separados, estrechos **2**

2(1) Pedúnculos oculares (omatóforos) cilíndricos, rectos; palpos sin papilas .... *A. pacifica* (Treadwell, 1914) (B, P; G, C Q)
– Pedúnculos oculares (omatóforos) angostos, con una constricción (Fig. 1D); palpos con papilas **3**

3(2) Prostomio con antenas delgadas, largas, dos veces más largas que el prostomio (Fig. 1D) .... *A. pleei* Audouin & Milne-Edwards, 1832 (G, C)
– Prostomio con antenas cortas, gruesas, tan largas como el prostomio .... *A. mortenseni* (Monro, 1928) (P; G, C Q)

Euarche **Ehlers, 1887**

1 Prostomio bilobulado, con surco anterior; sin ojos ..... *E. mexicana* Pettibone, 1989 (G, C)
– Prostomio entero, sin surco anterior; con ojos (Fig. 1A) 2

2(1) Ojos anteriores y posteriores de tamaño similar, bien separados entre sí (brecha 1.5–2 veces el tamaño de los ojos posteriores); palpos 3 veces más largos que las antenas laterales .... *E. perlae* (Fauchald, 1977a)[1] (P)
– Ojos anteriores dos veces más grandes que los posteriores, cercanos entre sí (brecha menor al tamaño de los ojos posteriores); palpos 5 veces más largos que las antenas laterales .... *E. tubifex* Ehlers, 1887[2] (G, C)

Comentarios
1) Pettibone (1989) la sinonimizó con *E. tubifex*. Salazar-Vallejo *et al.* (2014) reconocieron a *E. perlae*, descrita del Pacífico de Panamá, en la clave de identificación del género. La nota al pie de la clave pertenece a la especie, aunque el nombre *Euarche cristata* fue introducido erróneamente por dichos autores en el inicio del párrafo (Salazar-Vallejo com. pers. 2019).
2) Caracteres basados en la descripción original. Pettibone (1989) utilizó ejemplares de diferentes regiones, distantes entre sí, para redescribir a la especie, y mezcló los caracteres de *E. perlae* (Pacífico de Panamá) y *E. rudipalpa* (Amaral & Nonato, 1984) (Brasil), mismas que pueden distinguirse fácilmente (Salazar-Vallejo *et al.* 2014). Los registros en el Pacífico de América tropical corresponden a *E. perlae*.

Polyodontes **de Blainville, 1828**

1 Omatóforos sin cuello (Fig. 1E); cirros bucales (segmento 2) más de cuatro veces el largo del cirro ventral siguiente; cirros tentaculares largos, 1.5 veces la longitud total del prostomio incluyendo omatóforos ..... *P. texanus* Pettibone, 1989 (G, C)
– Omatóforos con cuello; cirros bucales (segmento 2) menos de dos veces el largo del cirro ventral siguiente; cirros tentaculares cortos, menores a la longitud total del prostomio incluyendo omatóforos **2**

2(1) Pedúnculos oculares alargados, tan largos como el área ocular pigmentada; cirros bucales (segmento 2) duplican el largo del cirro ventral siguiente .. *P. frons* Hartman, 1939 (P; G, C Q)
– Pedúnculos oculares reducidos, más cortos que el área ocular pigmentada; cirros bucales (segmento 2) de tamaño similar o un poco más largos que el cirro ventral siguiente **3**

3(2) Palpos con papilas; cirros bucales del segmento 2 más cortos que los neurópodos..... ..... *P. oculeus* (Treadwell, 1901)[1] (P Q; G, C)
– Palpos sin papilas; cirros bucales del segmento 2 ligera o marcadamente más largos que los neurópodos **4**
4(3) Parápodos con branquias en elitróforos; cirróforos dorsales desde segmento 10 (Fig. 2D); branquias numerosas, ovales, más largas y menos densas por el segmento 30 .... *P. lupinus* (Stimpson, 1856)[2] (P Q; G, C)
– Parápodos sin branquias, o con una branquia digitiforme desde segmento 30 ..... **5**

5(4) Antenas y cirros tentaculares medianos, antena media rebasa los omatóforos; neurópodos de segmentos medios sin brácteas anteroventrales prominentes; branquias digitiformes desde segmento 30 ..... *P. panamensis* (Chamberlin, 1919)[3] (B, P; G, C Q)

– Antenas y cirros tentaculares muy cortos, antena media alcanza la mitad de los omatóforos; neurópodos de segmentos medios con brácteas anteroventrales prominentes; sin branquias .....*P. frankenbergi* Pettibone, 1989 (G, C)

Comentarios

1) Pettibone (1989) redescribió la especie mezclando el material tipo de Puerto Rico y no tipos de diferentes localidades lejanas entre sí, entre ellos ejemplares del Pacífico oriental tropical. La especie debe ser redescrita para delimitar su morfología, y confirmar o rechazar su presencia en esta última región. El epíteto específico ha sido declinado en varias ocasiones como "*oculea*"; sin embargo, *Polyodontes* es masculino, por lo que la declinación correcta es como se indica en la clave (Pettibone 1989).
2) Redescrita por Pettibone (1989) usando ejemplares no tipo; el material original está perdido. La redescripción es una mezcla de caracteres de otras especies. *Polyodones californicus* Treadwell, 1941 (Pacífico mexicano) fue sinonimizada con *P. lupinus* por Pettibone (1989), pero hay diferencias al comparar la descripción original de la primera y las ilustraciones de Pettibone (1989) para la segunda, basadas en un ejemplar atlántico. En *P. californicus*, las antenas son más cortas que los omatóforos y los palpos son tres veces más largos que el prostomio; mientras que en *P. lupinus*, las antenas son más largas y los palpos son cuatro veces más largos, respectivamente. Sin embargo, la principal diferencia radica en la antena media, ya que en *P. lupinus* el ceratóforo es masivo y el ceratostilo es grueso, mientras que en *P. californicus* el ceratóforo es diminuto y el ceratostilo es muy delgado. Por ello, *P. californicus* Treadwell, 1941, descrito de Bahía Chamela, debe ser restablecido.
3) El único registro de la especie en el Gran Caribe, particularmente para Venezuela (Liñero-Arana 1984), posiblemente corresponda a otra especie.

Agradecimientos

La revisión detallada del documento por Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR) y João Gil (CCMAR, Portugal) enriquecieron notablemente la versión final del capítulo. Ruth Barnich (Surrey Research Park, Inglaterra) y Jorge Núñez (Universidad de La Laguna, Canarias) proporcionaron amablemente referencias indispensables para el desarrollo del mismo. TFVG agradece al CONACYT por haber otorgado el Apoyo para Estancias Posdoctorales en el Extranjero (513943).

Referencias

Andrew W & Andrew NV. 1953. Some annelid and sipunculid worms of the Bimini region. Am Mus Novit 1617: 1–16.

Augener H. 1918. Polychaeta. Beitr Kennt Meeresfauna Westafr 2(2): 67–625.

Blake JA. 1995. Family Acoetidae Kinberg, 1865. *In*: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part II vol. 5. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 167–174.

Dales RP. 1962. The polychaete stomodeum and the inter-relationships of the families of Polychaeta. Proc Zool Soc Lond 139(3): 389–428.

de Blainville HMD. 1828. Vers. Dict Sci Nat 57: 365–625.

Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.

Fauchald K. 1977a. Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. Smithson Contr Zool 221: 1–81.

Fauchald K. 1977b. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles County, Sci Ser, 28: 1–190.

Fiege D & Barnich R. 1998. Redescription of *Eupolyodontes gulo* (Grube, 1855) and partial revision of the genus *Eupolyodontes* Buchanan, 1894 (Polychaeta: Acoetidae). Ophelia 48: 83–92.

Glasby CJ & Bailey-Brock J. 2001. Bait-taking fireworms (Amphinomidae: Polychaeta) and other polychaetes. Beagle, Rec Mus Art Gall Northern Territory 17: 37–41.

Gonzalez BC, Martínez A, Borda E, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K. 2018. Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. Cladistics 34(3): 225–259.

Hartman O. 1944. Polychaetous Annelids. Allan Hancock Atl Exp Rep 3: 1–33.

Hutchings PA. 2000. Family Acoetidae. *In*: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaetes and allies: the Southern Synthesis. Fauna of Australia vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 151–155.

Hutchings PA, Wilson RS, Glasby CJ, Paxton H & Watson CR. 2000. Appendix 1. *In*: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaetes and allies: the Southern Synthesis. Fauna of Australia vol. 4A Polychaeta, Myzostomida,

Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 325–327.

ICZN (International Commission of Zoological Nomenclature). 1992. Opinion 1692. *Phyllodoce* Lamarck, 1818 and *Polyodontes* de Blainville, 1828 (Annelida, Polychaeta): conserved. Bull Zool Nom 49: 242–243.

ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. Intern Trust Zool Nomencl (Nat Hist Mus): London. 306 pp.

Imajima M. 1997. Polychaetous annelids from Sagami Bay and Sagami Sea collected by the Emperor Showa of Japan and deposited at the Showa Memorial Institute, National Science Museum, Tokyo: Families Polynoidae and Acoetidae. Nat Sci Mus Monogr 13: 1–131.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.

Kinberg JGH. 1856. Nya slägten och arter af Annelider. Öfvers Kongl Vetensk-Akad Förh, Stockholm 12(9-10): 381–388.

Kinberg JGH. 1858. Annulater. Kongliga Svenska Fregatten Eugenies Resa omkring jorden under befal af C.A. Virgin aren 1851–1853. Vetensk Iakttagelser, Zool 2: 1–32, 8 plates.

Liñero-Arana I. 1984. Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma continental nor-oriental de Venezuela. I. Acoetidae. Bol Inst Oceanogr Venez 23: 183–194.

Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandie, Islandiae et Scandinaviae. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslæ, 127 pp. & 14 plates.

Martínez A, Palermo AM, Brito MC & Núñez J. 2007. Primer registro de *Eupanthalis kinbergi* McIntosh (Polychaeta, Acoetidae) en aguas de Canarias. Vieraea 35: 1–8.

Monro CCA. 1928. Polychaeta of the families Polynoidae and Acoetidae from the vicinity of the Panama Canal, collected by Dr. C. Crossland and Dr. Th. Mortensen. J Linn Soc Lond, Ser Zool 36: 553–576.

Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F. 2012. Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28SrRNA, 16SrRNA, mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI), and morphology. Mol Phylogenet Evol 65: 490–500.

Núñez J, Barnich R, Santos L & Maggio Y. 2011. Poliquetos escamosos (Annelida, Polychaeta) colectados en las campañas "Fauna II, III, IV" (Proyecto "Fauna Ibérica") y catálogo de las especies conocidas para el ámbito íbero-balear. Graellsia 67(2): 187–197.

Palmero AM, Martínez A, Brito MC & Núñez J. 2008. Acoetidae (Annelida, Polychaeta) from the Iberian Peninsula, Madeira and Canary Islands, with description of a new species. Arquipélago 25: 49–62.

Pettibone MH. 1989. Revision of the Aphroditoid polychaetes of the family Acoetidae Kinberg (=Polyodontidae Augener) and reestablishment of the *Acoetes* Audouin and Milne-Edwards, 1832, and *Euarche* Ehlers, 1887. Smithson Contrib Zool 464: 1–138.

Pleijel F. 1991. *Phyllodoce* Lamarck, 1818 and *Polyodontes* de Blainville, 1828 (Annelida, Polychaeta): proposed conservation. Case 2765. Bull Zool Nom 48(2): 100–102.

Pleijel F. 2001. Aphroditoidea Malmgren, 1867. *In*: Rouse GW & Pleijel F (eds) Polychaetes. Oxford UnivPress, London, pp 73.

Read G. 2018. World Polychaeta database. *Polyodontes* Blainville, 1828. Consultado el 20 de agosto de 2019 en: World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=129137

Read G & Fauchald K. 2018. World Polychaeta database. Acoetidae Kinberg, 1856. Consultado el 20 de agosto de 2019 en: http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=19199

Rouse G & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol México, Ser Zool 67: 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol México, Ser Zool 75:9–97.

Salazar-Vallejo SI, Rizzo AE & Fukuda MV. 2014. Reinstatement of *Euarche rudipalpa* (Polychaeta: Acoetidae), with remarks on morphology and body pigmentation. Zoologia 31: 264–270.

Treadwell AL. 1937. The Templeton Crocker Expedition. VIII. Polychaetous annelids from the west coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. Zoologica 22(2): 139–160.

Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2005. Phylogeny of Aphroditiformia (Polychaeta) based on molecular and morphological data. Mol Phylogenet Evol 37: 494–502.

Wilkinson T, Wiken E, Bezaury CJ, Hourigan T, Agardy T, Herrmann H, Janishevski L, Madden C, Morgan L, Padilla M. 2009. Ecorregiones marinas de América del norte. Comisión para la Cooperación Ambiental: Montreal, Canadá. 200 pp.

Wolf PS. 1984. Family Polyodontidae Buchanan, 1894. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor &. Associates, Inc: Mobile, Alabama, pp: 3(22): I–10.

Wolf PS. 1986. A new genus and species of interstitial Sigalionidae and a report on the presence of venom glands in some scale worm families (Annelida, Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 99: 79–83.

Zhang Y, Sun J, Rouse GW, Wiklund H, Pleijel F, Watanabe HK, Chen C, Qian P-Y & Qiu J-W. 2018. Phylogeny, evolution and mitochondrial gene order rearrangement in scale worms (Aphroditiformia, Annelida), Mol Phylogenet Evol 125: 220-231.

Tabla 1. Especies cuyos registros en América tropical son cuestionables.

Taxón	Reportes	Comentarios
Acoetes jogasimae (Izuka, 1912)	Pacífico oriental tropical	Localidad tipo: Japón. Distribución restringida a las costas de Japón y China (Pettibone 1989). Monro (1928) la registró, pero el material fue re-identificado por Fauchald (1977a) como *Panthalis pacifica*, y confirmado por Pettibone (1989) pero como *Acoetes*.
Eupanthalis kinbergi McIntosh, 1876	Pacífico oriental tropical	Localidad tipo: Mediterráneo. Redescrita con material tipo. Distribución restringida al Mediterráneo (Pettibone 1989). Monro (1928) la registró para Panamá. Su ejemplar fue usado por Fauchald (1977a) para describir *Eupanthalis perlae*, que a su vez fue sinonimizada por Pettibone (1989) con *Euarche tubifex,* pero dicha conclusión merece reconsideración y comparar los materiales.
Eupolyodontes cornishii Buchanan, 1894	Gran Caribe	Localidad tipo: Congo. Redescrita con material tipo. Distribución restringida a las costas de África occidental (Pettibone 1989). Andrew & Andrew (1953) la reportaron para Bahamas, pero el material fue considerado por Pettibone (1989) como *Eupolyodontes batabanoensis*.
Panthalis adumbrata Hoagland, 1920	Pacífico oriental tropical	Localidad tipo: Filipinas. Sinonimizada con *Polyodontes atromarginatus* Horst, 1917. Distribución en el Indo-Pacífico (Pettibone 1989). Treadwell (1937) la registró para el golfo de California. Su material fue re-identificado por Pettibone (1989) como *Polyodontes panamensis*.
Zachsiella nigromaculata (Grube, 1878)	Gran Caribe	Localidad tipo: Filipinas. Redescrita con material tipo y no tipos, y considerada como especie de supuesta amplia distribución (Pettibone 1989). El único registro de la especie corresponde a *Eupanthalis oculata* Hartman, 1944) descrita del Caribe colombiano; aunque el ejemplar fue re-identificado por Pettibone (1989) como *Z. nigromaculata*. Esto es cuestionable, ya que probablemente *E. oculata* deba ser restablecido en *Zachsiella* (ver notas en clave a géneros).

4. Acrocirridae Banse, 1969

Sergio I. Salazar-Vallejo

El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com

Introducción

El nombre de la familia se deriva de Acrocirrus Grube, 1873. El nombre del género se formó al unir la palabra derivada del griego *acro*, que denota cima o punta, con el sufijo *cirrus*, para indicar que los cirros, o más correctamente las branquias, se limitaban al extremo anterior del cuerpo. Tal distinción permitía separar al género de los otros cirratúlidos porque tienen branquias a lo largo del cuerpo. Los acrocírridos son una familia con representantes en fondos blandos, fondos duros o mixtos, e incluso tienen representantes en la columna de agua. Se distinguen por presentar unos pocos filamentos branquiales en el extremo anterior del cuerpo, por contar con setas cubiertas de una serie de anillos de dentículos y algunos géneros pueden presentar neurosetas compuestas.

Los miembros de la familia raramente son abundantes y nunca forman tubos. El cuerpo de los que viven en playas mixtas es más robusto y a veces muy coloridos (Fig. 1A, B); los que viven en fondos blandos tienen una variable cobertura de papilas corporales y tienden a ser oscuros, y los de la columna de agua son más o menos transparentes con pocas papilas corporales (Fig. 1C, D). El que las especies sean tan poco frecuentes o abundantes explica que se desconozcan casi todos los aspectos de la biología o ecología de sus especies.

El grupo recibió atención en el pasado por haber sido considerado como muy cercano a los cirratúlidos y a los flabeligéridos, así como porque ha habido para la delimitación de la familia que se mencionarán a continuación. Los interesados en profundizar sobre el grupo deberán consultar la síntesis de Martínez *et al*. (2019).

Sistemática

La familia fue propuesta por Banse (1969) pero la delimitación de la misma se modificó (Salazar-Vallejo *et al*. 2007) porque fueron transferidos dos géneros considerados previamente como flabeligéridos, para pasar a contar con seis géneros, a los que se han agregado otros dos batipelágicos. Así, desde la concepción original del grupo, se percibió que las setas eran distintas de las de los cirratúlidos típicos porque tienen una serie de cinturones de dentículos. Con ese atributo y luego de revisar los materiales tipo, se integraron a la familia *Flabelliseta* Hartman, 1978, y *Helmetophorus* Hartman, 1978.

Cuando se terminó la primera edición de este capítulo, había un género indescrito, con afinidad hacia *Chauvinelia* Laubier, 1974, que era visible en el portal del Acuario e Instituto Marinos de la Bahía de Monterey, California. Por los esfuerzos de Karen Osborn y sus colegas, parte de ese material de la región central de California se usó para proponer dos géneros nuevos. Uno es *Swima* Osborn, Haddock, Pleijel, Madin & Rouse, 2009, que corresponde con dichos materiales y que incluye varias especies provistas de vejigas desprendibles en los primeros segmentos, por lo que se denominaron los gusanos bombarderos. El otro es el gusano calamar, *Teuthiodrilus* Osborn, Madin & Rouse, 2011, hallado como batipelágico en el Mar de Célebes, en profundidades de 2028–2830 m. El descubrimiento fue muy espectacular por varias razones y llama la atención la semejanza con algunos fósiles del cámbrico medio hallados en Burgess Shale, Canadá (Nanglu & Caron 2018) (Fig. 1E).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

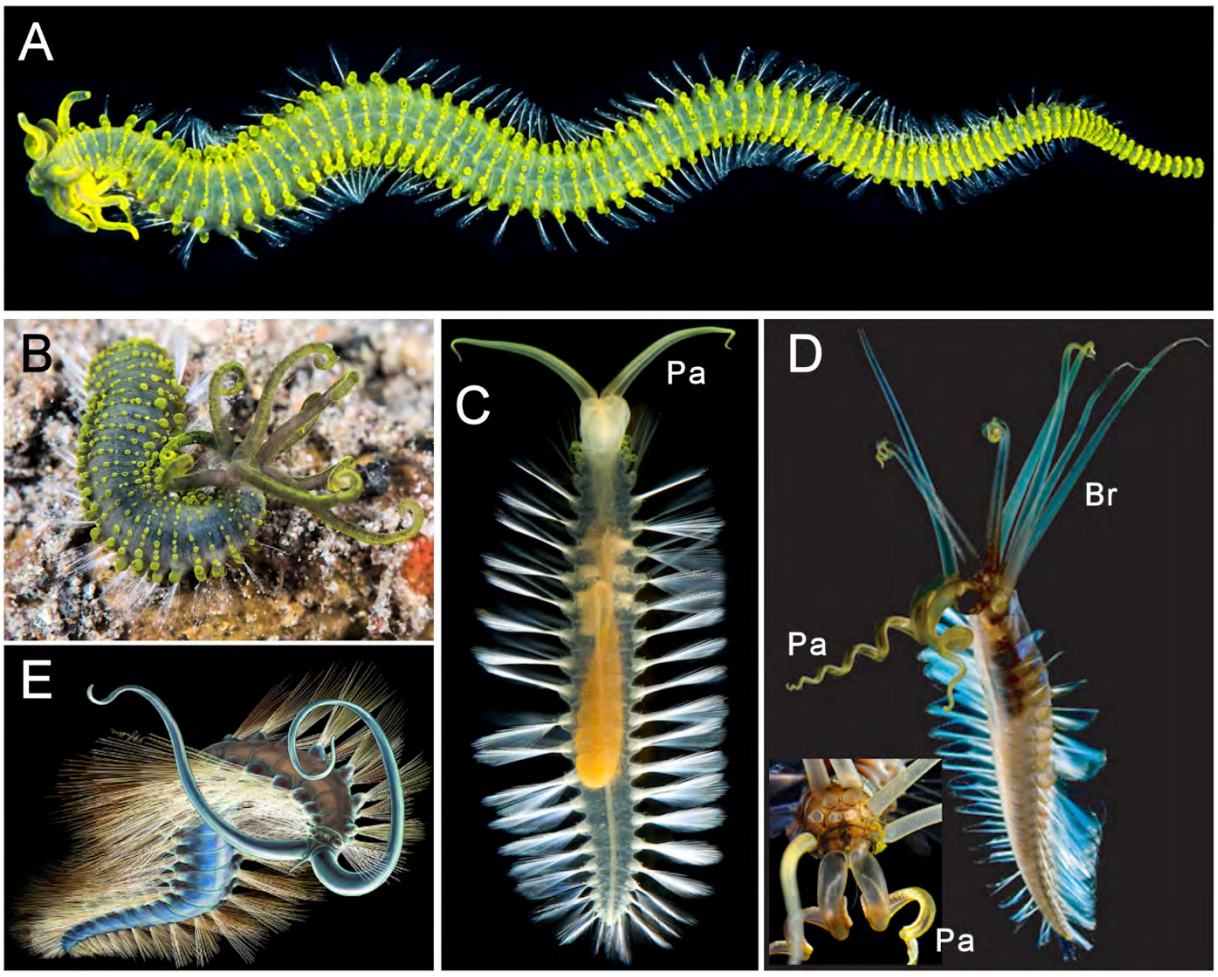


Figura 1. A) *Acrocirrus* relajado, VD; B) *Acrocirrus*, quizá la misma especie, sobre una roca, VD; C) *Swima bombiviridis* Osborn *et al*. 2009, VV; D) *Teuthiodrilus* Osborn *et al*. 2011, VV oblicua (inserto: acercamiento del extremo anterior VD); E) Reconstrucción del fósil del cámbrico medio (500 MA), *Kootenayscolex* Nanglu & Caron, 2018, muy parecido a los batipelágicos contemporáneos (Abreviaturas: Br: branquia, Pa: palpo). (Crédito de las fotos: A: Allen Meek, B: Ram Yoro, C, D: Karen Osborn, E: Danielle Default, Royal Ontario Museum).

Morfología

El cuerpo de los acrocírridos es cilíndrico, truncado anteriormente y afilado posteriormente (Figs 1A, 3A); raramente puede separarse en regiones y la relevancia de cada una es variable, pero la mayor parte de los atributos se concentran en el extremo anterior y en los setígeros anteriores.

Papilas corporales. El cuerpo de los acrocírridos puede presentar variaciones en el tipo de papilas que lo cubren y con el sedimento que adhieren, pueden tomar varias formas más o menos diagnósticas. Pueden ser sésiles o pedunculadas; algunas son esféricas, digitadas, truncadas, o afiladas y, dependiendo de su abundancia, pueden parecer desordenadas (Fig. 3B, C) o estar arregladas en series transversas (Figs 1A, B, 2C–F).

Cabeza. La cabeza incluye al prostomio y al peristomio y es más o menos eversible; a menudo, también incluye uno o varios segmentos desplazados anteriormente. El prostomio es reducido y está cubierto frecuentemente por los palpos; se pierden fácilmente, pero las cicatrices ayudan a ubicar su posición (Figs 1D, inserto, 2C–D; 3D–E), la mayoría de las especies tienen el margen anterior romo, pero unos pocos presentan una proyección anterior del mismo.

El peristomio rodea la boca y lleva los palpos situados hacia el margen anterior de la cabeza, por delante de los ojos. Los ojos pueden ser

muy grandes (Fig. 2A, B) y presentarse como dos o tres pares, pero faltan en las formas abisales. Los órganos nucales no están asociados con los palpos, como ocurre en los flabeligéridos, sino con el margen posterior del prostomio (Fig. 2E) como pasa en otras familias de poliquetos, en donde forman bandas ciliadas rectas o líneas más complejas en algunas especies abisales.

Aunque los apéndices cefálicos deben reconocerse, el que algunos géneros como *Chauvinelia*, *Flabelligella* o *Flabelliseta* puedan retraer el extremo anterior, dificulta su observación. Si el extremo anterior está ligeramente expuesto, debe usarse algún colorante temporal como el verde de metilo, para realzar la rugosidad de la porción a observar y detectar la presencia o las cicatrices de los apéndices.

Branquias. Las branquias son dehiscentes y a veces muy pequeñas, por lo que debe estudiarse el extremo anterior para buscar las cicatrices de las mismas. Es frecuente que se presenten un par de filamentos por segmento como en *Acrocirrus* (Fig. 2E), o en *Macrochaeta*, como lo es que el desplazamiento anterior resulte en que haya cuatro o más filamentos por segmento, como en *Flabelligella* (Fig. 3D–E).

Lóbulos nefridiales. En los miembros de *Acrocirrus* y de *Macrochaeta* los lóbulos nefridiales se localizan en el segundo segmento portador de branquias o branquífero (Fig. 2E), lo que Banse (1969:2597) consideró como el tercer segmento. En otros grupos no se ha documentado su ubicación de manera inequívoca.

Segmentos modificados. En varias especies de *Acrocirrus* el setígero 11 (segmento 14) presenta modificaciones marcadas (Fig. 2A, C); tiene un par de cojinetes musculares provistos con abundantes papilas y algunas setas modificadas en su interior (Fig. 2F). Como dichas setas modificadas no son expuestas todo el tiempo, deben tener alguna función específica. Por su semejanza con las setas de los segmentos modificados de *Capitella*, es posible que tengan alguna función para la copulación.

Notosetas. Las notosetas son capilares simples, cubiertos por una serie de cinturones de dentículos (Figs 2G; 3F–G). Aunque parece haber diferencias en la longitud relativa de cada cinturón a lo largo de la seta y en las de distintas especies (ver Banse 1969:2597, Fig. 1c–e), el que dicha cubierta sea tan delicada que llega incluso a perderse, limita mucho su utilidad en taxonomía. Lo que quizá tenga alguna utlidad, sería el número de notosetas y su variación a lo largo del cuerpo, aunque por su delicadeza, este atributo merece estudiarse con detalle para optimizar su uso.

Neurosetas. Las neurosetas pueden ser capilares simples o compuestos cubiertos, parecidos a las notosetas. Con más frecuencia, las neurosetas son falcígeros compuestos (Figs 2G, 3F–G) con una membrana articular bien desarrollada y con una cubierta lateral sencilla, que la protege por un solo lado, aunque también se presentan algunos falcígeros simples sin cubierta.

Las claves para géneros y especies fueron modificadas de varias fuentes: Salazar-Vallejo *et al*. (2007) para los géneros, de Kudenov (1976) las de *Acrocirrus*, de Kolmer (1985) las de *Flabelligella* y de Santos & Silva (1993) las de *Macrochaeta*. La cobertura de las claves comprende las áreas biogeográficas del Gran Caribe y del Pacífico Oriental Tropical, según las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004). Una parte de México estaría fuera del POT, por lo que se han anexado también las especies presentes en la costa occidental de Baja California porque han sido halladas en la frontera con México (Hartman 1969), especialmente porque las formas de aguas profundas no siguen la distribución de las provincias biogeográficas determinadas por la temperatura del agua superficial. En las claves, la distribución se indicará con letras: B para la costa occidental de Baja California, P para el Pacífico oriental tropical, G para el Golfo de México y C para el Caribe. Una Q indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

Las fotografías corresponden al material tipo o de algún topotipo. En las leyendas para las figuras, se abrevian las vistas como sigue: VD indica una vista dorsal, VL indica una vista lateral y VV se refiere a vista ventral.

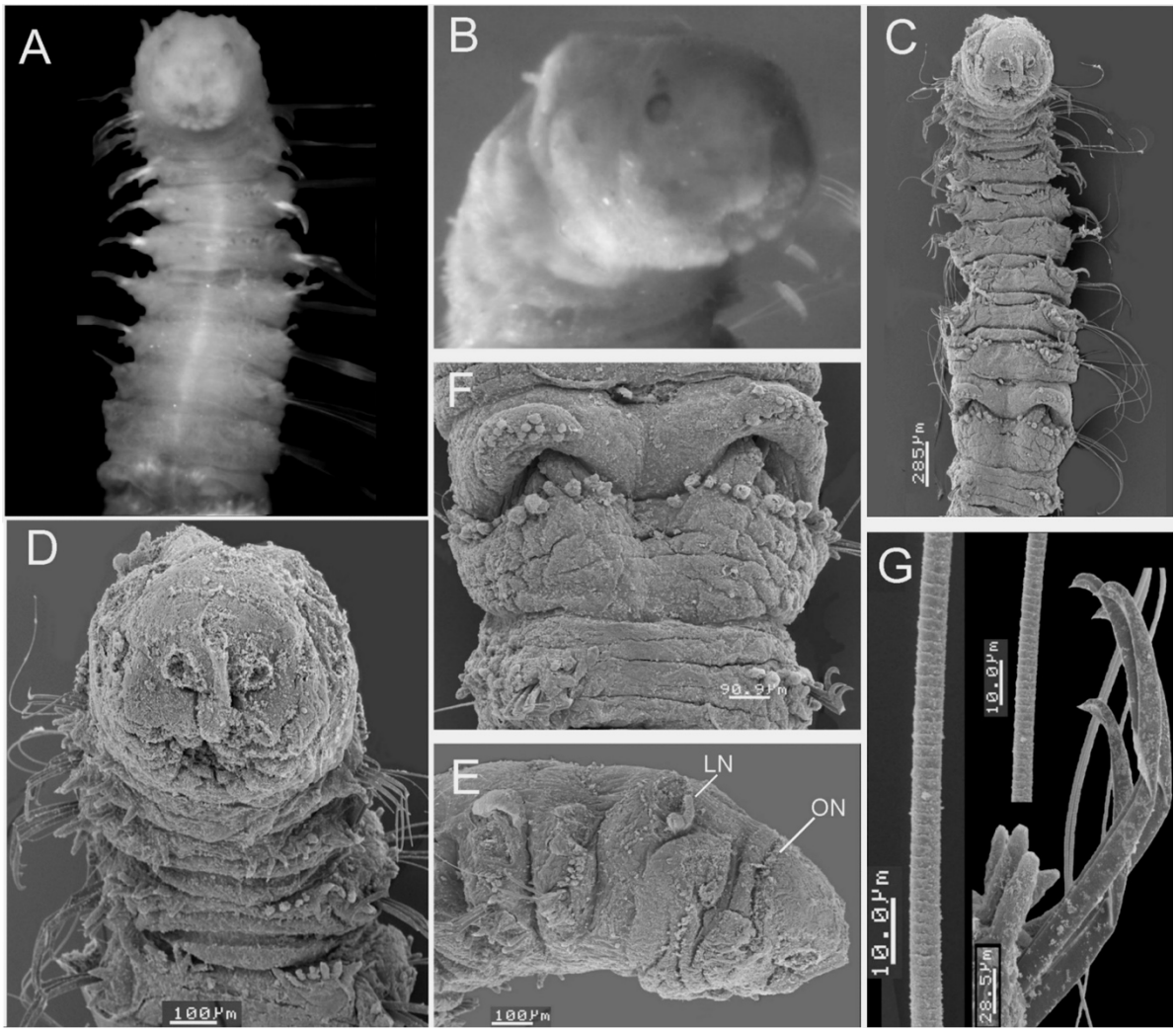


Figura 2. *Acrocirrus incisa* (todas las fotos son del mismo ejemplar): A, C) Extremo anterior, VV; B) Vista oblicua frontal de la cabeza para mostrar los ojos; D) VF, áreas circulares centrales son las cicatrices de los palpos; E) Extremo anterior, VL; F) Setígero 11, VV; G) Notosetas y falcígeros neuropodiales (Abreviaturas: LN = lóbulo nefridial, ON = órgano nucal).

Clave para todos los géneros[1]
(modificada de Salazar-Vallejo *et al*. 2007)

1 Parápodos birrámeos con notosetas y neurosetas; papilas cortas, digitadas **2**
– Parápodos unirrámeos, sólo con neurofalcígeros compuestos; algunas papilas largas, clavadas; dos pares de branquias ..... *Flabelliseta* Hartman, 1978

2(1) Extremo anterior con caperuza cefálica aqueta; neurosetas simples o espinígeros compuestos **3**
– Extremo anterior sin caperuza cefálica **4**

3(2) Neurosetas simples ..... *Helmetophorus* Hartman, 1978
– Neurosetas compuestas ..... *Chauvinelia* Laubier, 1974[2]

4(2) Neurosetas falcígeros compuestos; branquias pares en segmentos sucesivos **5**
– Neurosetas simples; branquias cuádruples en dos segmentos **9**

5(4) Branquias desde el segmento 2 ..... **6**
– Sin branquias; con palpos ..... *Flabelligena* Gillet, 2001

6(5) Hasta dos pares de branquias pequeñas **7**
– Con cuatro pares de branquias grandes, si dehiscentes, cicatrices visibles **8**

7(6) Con palpos (pedúnculo cilíndrico y punta hinchada) .....
..... *Actaedrilus* Jimi, Fujimoto & Imura, 2020[3]
– Sin palpos ..... *Flabelligella* Hartman, 1965[4]

8(6) Palpos largos (Fig. 1B), tan largos como los primeros 10 setígeros, bases de los palpos muy cercanas; tórax con 12 segmentos; neurosetas simples o compuestas .....
.....*Acrocirrus* Grube, 1872[5]
– Palpos cortos (tan largos como los primeros 1–3 segmentos), bases de los palpos separados en por lo menos la anchura de los palpos; tórax con número variable de segmentos; neurosetas casi siempre compuestas .....*Macrochaeta* Grube, 1851[6]

9(4) Neurópodos con 2–4 setas por fascículo; branquias tan largas como el cuerpo (Fig. 1D) ...
.....*Teuthiodrilus* Osborn, Madin & Rouse, 2011
– Neurópodos con abundantes setas; branquias dehiscentes (Fig. 1C), o de 1/3–1/4 del largo corporal ..... *Swima* Osborn, Haddock, Pleijel, Madin & Rouse, 2009[7]

1) La caperuza cefálica puede ser un artefacto de la fijación porque los ejemplares tienen paredes corporales con poca masa muscular; además, la presencia de branquias debe evaluarse con ejemplares adicionales porque el extremo anterior es retráctil y, por ello, puede ser difícil de ubicar la presencia o número de filamentos branquiales.
2) Ver Gillet (2001) y Aguirrezablaga & Cebeiro (2006) para especies.
3) Incluye dos especies, *A. yanbarensis* Jimi *et al*., 2020 de Japón y *A. polyonix* (Eliason, 1962) de Dinamarca.
4) Ver Kolmer (1985) para especies.
5) Ver Kudenov (1976), Banse (1979) y Magalhães & Bailey-Brock (2012) para especies.
6) Ver Santos & Silva (1993) para especies.
7) Incluye una especie con neurosetas compuestas, *S. tawitawiensis* Osborn *et al*., 2011, que podría pertenecer a *Chauvinelia* Laubier, 1974.

Clave para géneros y especies de América tropical

1 Cuatro pares de branquias grandes (si se caen, las cicatrices son evidentes) **2**
– Hasta dos pares de branquias pequeñas, dehiscentes ……. *Flabelligella* Hartman, 1965 ..... **3**

2(1) Palpos largos (longitud equivalente a 10 setígeros); tórax con 12 segmentos ……. *Acrocirrus* Grube, 1873 … neurosetas abdominales falcígeros compuestos (Fig. 2G) **4**
– Palpos cortos (longitud equivalente a 3 setígeros); tórax con número variable de segmentos *Macrochaeta* Grube, 1851 ..... **7**

3(1) Prostomio con manchas oculares; papilas corporales digitadas, bien proyectadas .....
..... *F. macrochaeta* (Fauchald, 1972) (P)
– Prostomio sin manchas oculares; papilas corporales esféricas o aguzadas, diminutas .....
..... *F. mexicana* Fauchald, 1972 (P)

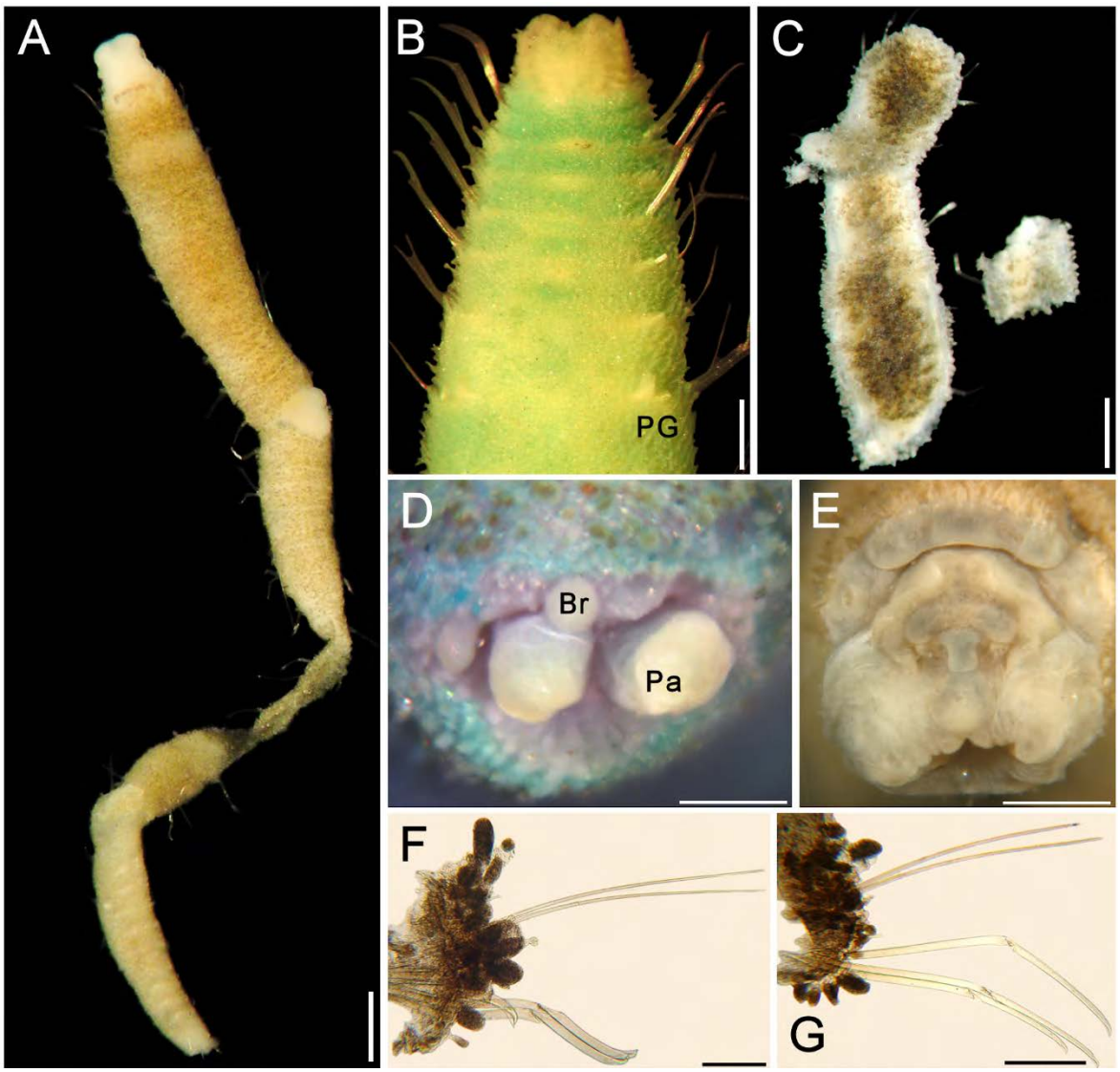


Figura 3. Especies de *Flabelligella*.- *F.* cf *biscayensis* Kolmer, 1985: A) Ejemplar completo LACM; B) Mismo, extremo anterior, VV, *F. papillata* Hartman, 1965: C) Holotipo USNM, VD; Especie no identificada SIORAS: D) Extremo anterior, VF; E) Otro ejemplar, sin apéndices, VF; F) Parápodo medio; G) Parápodo posterior (Abreviaturas: Br = branquia, Pa = palpo; PG = papila genital; Escalas.- A, C = 0.5 mm; B = 0.15 mm; D-E = 0.2 mm; F-G = 150 μm).

4(2) Setígero 11 (segmento 14) con ganchos aciculares **5**
– Setígero 11 (segmento 14) sin ganchos; primeras neurosetas desde el cuarto branquífero .... *A. crassifilis* Moore, 1923 (B, P)

5(4) Con cirros notopodiales; lóbulos parapodiales enteros **6**
– Sin cirros notopodiales; lóbulos parapodiales incisos ..... *A. incisa* Kudenov, 1975 (P)

6(5) Prostomio aguzado anteriormente; dos pares de ojos, los anteriores mucho mayores que los posteriores; setas especiales del setígero 11 (segmento 14) sin depresión subrostral .... *A. frontifilis* (Grube, 1860) (G, C Q)
– Prostomio romo anteriormente; tres pares de ojos, los intermedios de mayor tamaño; setas especiales del setígero 11 con depresión subrostral ..... *A. frontifilis* sensu Wolf, 1984 (G)

7(2) Segmento 1 visible dorsalmente; papilas no arregladas en hileras transversas .....
..... *M. clavicornis* (Sars, 1835) (G, C Q)
– Segmento 1 no visible dorsalmente; papilas pedunculadas arregladas en hileras transversas
..... *M. multipapillata* Westheide, 1982 (P)

Estudios futuros

Hay varios problemas que merecen atención. Por ejemplo, entre las especies de aguas someras, es enigmático cómo pueden encontrarse los adultos para la reproducción, porque son muy raros. En sistemática, faltan revisiones de varios géneros; además, las diferencias entre *Acrocirrus* y *Macrochaeta* deben resolverse, así como los afines a *Flabelligella* porque no se conoce la estructura del acrón y de la relevancia del número y patrón espacial de las branquias. Entre los batipelágicos se indicaron cuatro géneros diferentes, incluyendo *Swima* y *Teuthiodrilus*, y los otros deben bautizarse. También deben resolverse las afinidades con los otros batipelágicos (*Chauvinelia* y *Helmetophorus*).

Agradecimientos

El respaldo generoso de Leslie Harris y David Ocker, del Natural History Museum of Los Angeles County (LACM), de los finados Kristian Fauchald y Len Hirsch, del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), y de Nataliya Budaeva y Andrey Gebruk del Instituto Shirshov de Oceanología, de Moscú (SIORAS) fueron fundamentales para la primera edición de esta contribución. Anna Zhadan facilitó los trámites de visa y estancia en Rusia. La lectura cuidadosa por María Elena García, Patricia Salazar-Silva, J. Rolando Bastida-Zavala y un revisor anónimo, mejoró la claridad del texto de esa edición. Dicha contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas," de CONACYT (61609). La segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Aguirrezabalaga F & Cebeiro A. 2006. *Flabelligena gascognensis* sp. nov. (Polychaeta: Acrocirridae), a new species from the Capbreton Canyon, (Bay of Biscay, NE Atlantic). Scient Mar 70:141–147.

Banse K. 1969. Acrocirridae n. fam. (Polychaeta Sedentaria). J Fish Res Bd Can 26:2595–2620.

Banse K. 1979. *Acrocirrus columbianus* and *A. occipitalis*, two new polychaetes (Acrocirridae) from the Northeast Pacific Ocean. Proc Biol Soc Wash 91:923–928.

Gillet P. 2001. *Flabelligena amoureuxi* new genus, new species (Polychaeta: Acrocirridae) from Crozet Islands (Indian Ocean). Bull Mar Sci 68:125–131.

Hartman O. 1969. Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, Los Angeles, 812 pp.

Jimi N, Fujimoto S & Imura S. 2020. A new interstitial genus and species of Acrocirridae from Okinawa-jima Island, Japan. Zoosymposia 19: 164–172.

Kolmer DW. 1985. Acrocirridae (Annélides polychètes) abyssaux: Golfe de Gascogne et Méditerranée; pp 355–364 *In*: Peuplements profonds du golfe de Gascogne. Ifremer, 630 pp.

Kudenov JD. 1976. Polychaeta from Southeastern Australia, 1. Acrocirridae Banse, 1969, from Victoria and New South Wales. Rec Austr Mus 30:137–149.

Magalhães WF & Bailey-Brock JH. 2012. A new species of *Acrocirrus* (Polychaeta: Acrocirridae) from Coconut Island, Oahu, Hawaii. J Mar Biol Ass UK 92:1019–1022.

Martínez A, Worsaae K & Nüñez J. 2019. Acrocirridae Banse, 1968 (sic); pp 422–439 *In*: Purschke G, Böggemann M y Westheide W (Eds), Handbook of Zoology: Annelida, 1. DeGruyter, Berlin, 480 pp.

Nanglu K & Caron J-B. 2018. A new Burgess Shale polychaete and the origin of the annelid head revisited. Curr Biol 28:319–326.

Osborn K, Madin LP & Rouse GW. 2011. The remarkable squidworm is an example of discoveries that await in Deep-pelagic habitats. Biol Letters 7:449–453.

Osborn K, Haddock SHD, Pleijel F, Madin LP & Rouse GW. 2009. Deep-sea, swimming worms with luminescent 'bombs'. Science 325:964.

Osborn K, Haddock SHD & Rouse GW. 2011. *Swima* (Annelida, Acrocirridae), holopelagic worms from the deep Pacific. Zool J Linn Soc 163:663–678.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67:11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75:9–97.

Salazar-Vallejo SI, Gillet P y Carrera-Parra LF. 2007. Revision of *Chauvinelia*, redescriptions of *Flabelliseta*

incrusta and *Helmetophorus rankini*, and their recognition as acrocirrids (Polychaeta: Acrocirridae). J Mar Biol Assoc UK 87:465–477.

Santos PJP & Silva VMAP. 1993. *Macrochaeta westheidei* n. sp.: First record of Acrocirridae for the Brazilian coast (Annelida; Polychaeta). Neritica 7:7-12.

Wolf PS. 1984. Family Acrocirridae Banse, 1969; pp 13.1–13.7 *In*: Uebelacker JM y Johnson PG (Eds), Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor, Mobile, 7 vols.

5. Alciopidae Ehlers, 1864

María Ana Fernández-Álamo

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias
mafa@ciencias.unam.mx

Introducción

Los alciópidos son exclusivamente pelágicos y tienen una amplia distribución en todos los mares y océanos del mundo. Se distinguen del resto de los poliquetos, y de los anélidos, por tener un par de ojos grandes con desarrollo excepcional, que conforman prácticamente toda la cabeza; por su complicada organización se deduce que deben formar imágenes (Day 1967). Estos ojos son comparables a los de los moluscos cefalópodos y los vertebrados, y Wald & Rayport (1977) consideraron sería una extraordinaria evolución convergente de esos tres grupos. Otro carácter sobresaliente de los alciópidos es tener estructuras glandulares abultadas en la parte posterior de los parápodos, las cuales reciben el nombre de glándulas segmentales; la mayoría de las veces con un pigmento pardo en forma de gránulos, contenido en células columnares rodeadas por células secretoras de moco (Dales 1955). El pigmento también puede extenderse en la región lateral del segmento y hacia sus regiones dorsal y ventral, resultando en patrones de coloración característicos en algunas especies.

Los alciópidos son, en general, animales con cuerpos muy largos, delgados, frágiles y transparentes en vivo (Fig. 1). Por lo regular, en las muestras por arrastres con redes, se encuentran fragmentados, por lo que en la mayoría de los casos es imposible precisar el tamaño corporal (Støp-Bowitz 1948). Sobre unas pocas especies se conoce el tamaño completo; por ejemplo, *Alciopina parasitica* desde 1.5 hasta 10 mm y *Plotohelmis capitata* va de 4.5 a 15 mm de largo, *Plotohelmis tenuis* mide unos 20–30 mm, y *Vanadis formosa* rebasa los 300 mm (Ushakov 1972; Fernández-Álamo 1983). Tebble (1960, 1962) notó que se registran más géneros y especies de alciópidos en las regiones tropicales y subtropicales que en las subpolares, tanto en el Atlántico Sur como en el Pacífico Norte, con lo que se puede inferir que existe una mayor riqueza de estos poliquetos en los ambientes más cálidos del planeta.

Dales (1955) revisó las adaptaciones de los alciópidos a la vida pelágica, indicando que la complejidad de los ojos y de la faringe son especializaciones para una forma de alimentación depredadora, en el sentido de detectar y atrapar a las presas, que pueden ser pequeños crustáceos y taliáceos. También mencionó que muchos alciópidos han desarrollado mecanismos copuladores, por los cuales el esperma es transferido a las hembras, que los almacenan en receptáculos hasta que son requeridos.

Lo Bianco (1919) sugirió que las glándulas segmentarias pigmentadas de *Krohnia lepidota* podrían ser órganos fotógenos. Harvey (1952) indicó que *Alciopina, Krohnia* y *Rhynchonerella* tienen luminiscencia y Clark (1970) describió las glándulas de moco de *R. angelini* sugiriendo que pueden producir material luminiscente. Sin embargo, Dales (1971) opinó que aunque la bioluminiscencia ha sido registrada en algunas especies de alciópidos, no se han descrito órganos fotógenos.

La distribución del grupo ha sido considerada en amplias regiones del planeta; por ejemplo, Greeff (1876), Apstein (1900), Granata (1911), Izuka (1914), Wesemberg-Lund (1939), Treadwell (1943), Støp-Bowitz (1948), Dales (1957), Tebble (1960, 1962), Orensanz & Ramírez (1973), Ushakov (1972), Fernández-Álamo (1983) y Pleijel & Dales (1991).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

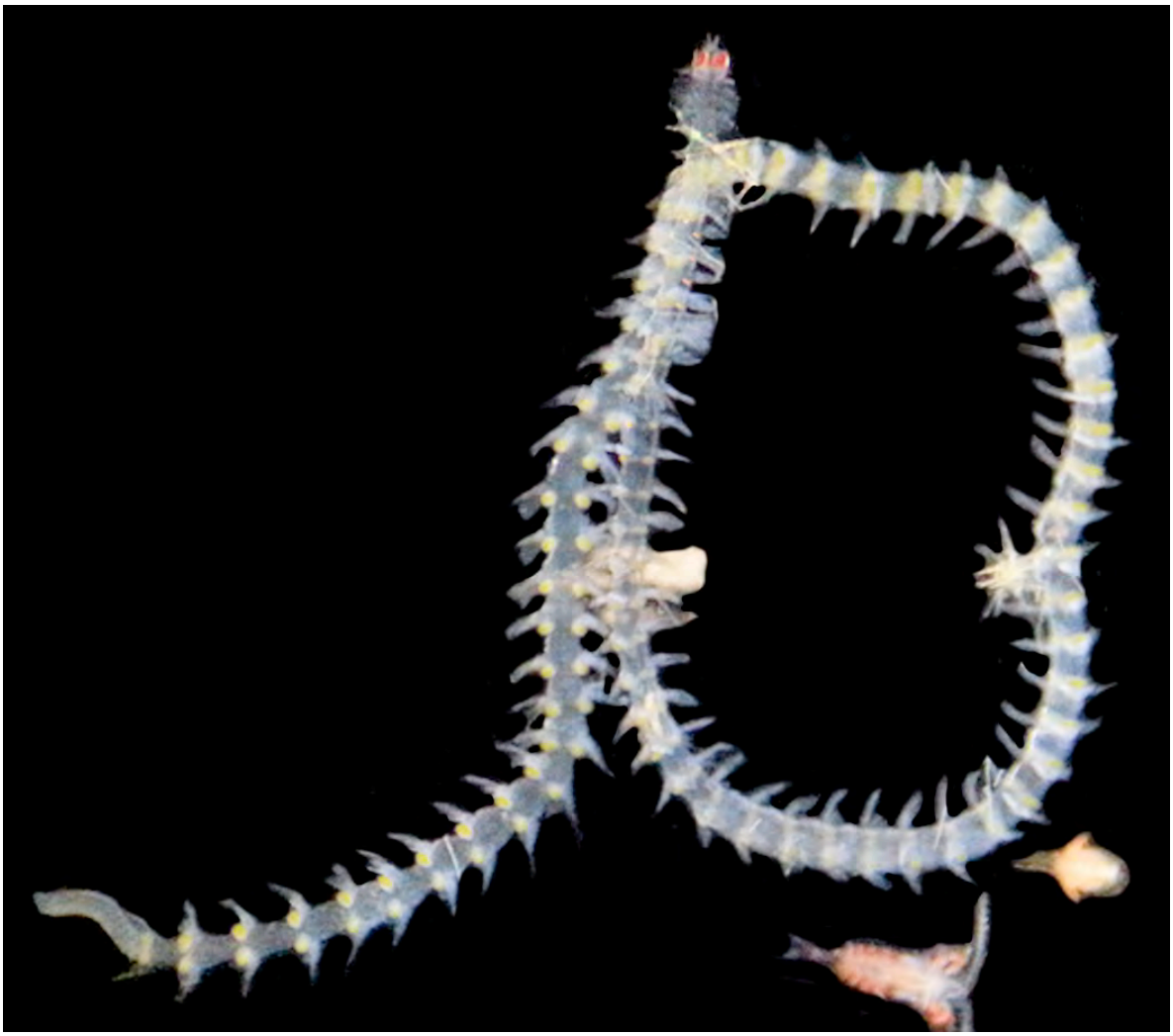


Figura 1. Ejemplar vivo de la familia Alciopidae, el extremo posterior está en regeneración.

Sistemática

Ushakov (1972) hizo una revisión histórica de los filodócidos indicando que el grupo Phyllodoceae fue establecido por Öersted en 1843 y en él se incluían varios géneros y familias diversas, entre ellas a los alciopidos. Grube (1850) le dio a este grupo la categoría de familia con el mismo nombre e incluyó los géneros de los hesiónidos y de igual forma a los alciópidos, que posteriormente Ehlers (1864) separó como familias independientes. Esta última posición ha sido seguida por los principales estudiosos de los poliquetos pelágicos desde Apstein (1899, 1900) hasta nuestros días. Dales (1955) con base en las adaptaciones morfológicas a la vida pelágica revisa su relación con los filódocidos, apoyando esta tendencia e indicando que existen suficientes divergencias para incluirlos en una familia independiente, posiblemente derivada del linaje de *Eulalia* Savigny, 1822. Sin embargo, anteriormente Southern (1911) discutió que la morfología de estos animales es básicamente de filodócidos, y que las diferencias como los ojos complejos y la transparencia del cuerpo, entre otras, son adaptaciones especiales a la vida pelágica, considerándolos como la subfamilia Alciopinae. Nuevamente, en el siglo actual, algunos autores que analizaron las relaciones filogenéticas de Annelida, como Pleijel (2001) y Rouse & Pleijel (2001, 2003 [pag. 185], 2006) consideraron a Alciopidae como sinónimo junior de Phyllodocidae, y a los alciópidos como una

tribu, con el nombre de Alciopini. Los análisis moleculares proporcionan fuertes evidencias de la afinidad de los alciópidos y los filodócidos (Struck *et al*. 2007 y Halanych *et al*. 2007) apoyando estos últimos autores la propuesta de considerarlos como el taxón Alciopini. En cuanto a las relaciones de parentesco dentro de la familia, basadas en caracteres morfológicos, Hering (1892), Apstein (1900), Støp-Bowitz (1948), Dales (1955), Ushakov (1972), Rice (1987) y Wu & Hua (1994) propusieron con diferentes criterios que los géneros se pueden dividir en dos grupos; Dales (1955) incluyó un diagrama de las posibles relaciones entre estos taxones y los últimos autores presentaron un cladograma, utilizando al filodócido *Eulalia* como grupo externo, en el que se basan para sugerir la creación de dos subfamilias Alciopinae y Watelinae.

Los trabajos de Støp-Bowitz (1948), Dales (1956), Tebble (1960, 1962), Dales & Peter (1972) y Orensanz & Ramírez (1973) incluyen valiosa información sobre taxonomía, sinonimias, localización de los tipos, localidades tipo, etc. De acuerdo con Støp-Bowitz (1948), Dales (1955), Tebble (1962), Dales & Peter (1972), Orensanz & Ramírez (1973), Rice (1987), Wu & Hua (1994), la familia está integrada por nueve géneros, que en orden alfabético son: *Alciopa* Audouin & Milne-Edwards, 1833, *Alciopina* Claparède & Panceri, 1867, *Krohnia* de Quatrefages, 1866, *Naiades* delle Chiaje, 1830, *Plotohelmis* Chamberlin, 1919, *Rhynchonerella* Costa, 1864, *Torrea* de Quatrefages, 1850, *Vanadis* Claparède, 1870 y *Watelio* Støp-Bowitz, 1948. Støp-Bowitz (1991) describió un género adicional, *Pseudoalciopa*, del material recolectado en el Golfo de Guinea en África, con lo que el número de géneros descritos para la familia Alciopidae es de diez.

Las principales características usadas en el arreglo taxonómico de los alciópidos son la forma del prostomio y sus apéndices, la morfología de la faringe, el número y forma de los cirros tentaculares en los tres primeros segmentos, la morfología de los parápodos, así como el tipo y la distribución de las setas (Rice 1987). A nivel de géneros, la estructura de los parápodos y las setas es utilizada para su separación. Tebble (1962) consideró los siguientes caracteres diagnósticos de los parápodos para separar los géneros en los alciópidos: la estructura o forma de las setas (capilares, simples o compuestas y aciculares, simples o compuestas), y la presencia, o ausencia, de los apéndices digitiformes en los lóbulos setales. En lugar de presentar una clave tradicional elaboró una tabla usando estos caracteres, que es bastante clara y de mayor utilidad, facilitando la determinación a nivel de género. Esta información fue utilizada para elaborar, mediante el programa DELTA, la clave para la determinación de los géneros, incluyendo el género nuevo descrito por Støp-Bowitz, en 1991, que integran a la familia Alciopidae.

Morfología

El cuerpo es alargado y presenta numerosos segmentos similares (homómero), los cuales llevan glándulas segmentarías en la región posterior y lateral de cada parápodo, pudiendo extenderse a las regiones dorsales o ventrales de cada segmento. Las características morfológicas de utilidad para la determinación de géneros y especies son: la forma del prostomio y la de los apéndices cefálicos (antenas), la estructura de la faringe y sus papilas, el número, situación y forma de los apéndices peristomiales (cirros tentaculares), derivados de los tres primeros segmentos del cuerpo que se integran a la cabeza (proceso de cefalización) y los atributos de los parápodos, como son los lóbulos setígeros, sus cirros dorsales y ventrales, así como los tipos y forma de las setas (Fig 2).

En la identificación de los fragmentos es necesario tener la cabeza y los parápodos anteriores para hacer una determinación confiable, sólo en pocas especies, cuyo cuerpo presenta ornamentaciones particulares, se pueden reconocer a este nivel, con fragmentos sin cabeza (Tebble 1962). La cabeza tiene un prostomio pequeño y redondeado, con una antena media (algunas veces, reducida o vestigial), dos pares de antenas frontales y sólo en una especie, también una pequeña antena ventral media.

Para la familia Phyllodocidae, Rouse & Pleijel (2001) describieron al prostomio como usualmente redondeado o alargado, con un par



Figura 2. Ejemplar vivo de *Alciopina parasitica* Claparède & Panceri, 1867.

de antenas dorsales y un par de palpos ventrales, aclarando que tradicionalmente éstos han sido referidos como antenas; sin embargo, no incluyen el fundamento histológico de su origen ontogenético en el sistema nervioso. Orrhage & Müller (2005) han señalado que la organización del sistema nervioso central es útil para dilucidar las interrelaciones de las familias de poliquetos. Particularmente entre los Phyllodocidae, proporcionan un esquema de *Eulalia*, donde el par de supuestas antenas ventrales tiene sus raíces en los conectivos circunfaríngeos y por ello corresponderían a los palpos en otras familias de poliquetos.

El carácter más sobresaliente de los alciópidos, como ya se mencionó, es la presencia de un par de ojos enormes de compleja estructura, con retina principal, retinas accesorias, conspicuos cristalinos globosos, cornea, iris, nervio óptico y músculos especializados (Greeff 1875, Béraneck 1892, Demoll 1909, Hermans & Eakin 1974 y Wald & Rayport 1977). Tienen una faringe muscular protráctil, con papilas marginales de diferentes formas (redondeada, triangular), y algunas veces con proyecciones laterales alargadas y raramente con dentículos córneos. Los tres primeros segmentos del cuerpo se fusionan con la cabeza y contribuyen con tres, cuatro o cinco pares de cirros tentaculares (Fig. 3 AI, AII, BI y CII; Fig. 4 AI, AII, BI y BII). El número y forma de estas estructuras tiene importancia en la taxonomía, por lo que Bergström (1914) propuso la utilización de una fórmula para describir su distribución; Day (1967) de forma clara indicó que ésta consta de un número entero y números denominadores y numeradores (que señalan ventral o dorsal) separados por el signo +, que distingue a cada segmento entre sí y a la vez las características de sus cirros. Particularmente en alciópidos la formula tentacular, por ejemplo, 1+ 1/1+ 1/1 contiene la siguiente información: el primer número entero denota que el primer segmento lleva sólo un par de cirros, mientras que los dos segmentos siguientes tienen dos pares de cirros dorsales y ventrales (1 indica que es un típico cirro tentacular, mientras que N significa que es un cirro “normal” similar al de los parápodos), siendo el resultado final que hay cinco pares cirros tentaculares, uno de ellos en forma lanceolada. Muchos autores consideran estos tres segmentos en el conteo de los segmentos corporales con lo cual se genera confusión en algunas características diagnósticas de ciertas especies. El criterio usado en este trabajo es que estos tres segmentos forman parte de la cabeza, debido al proceso de cefalización y por lo tanto no se incluyen en los conteos de los segmentos del tronco.

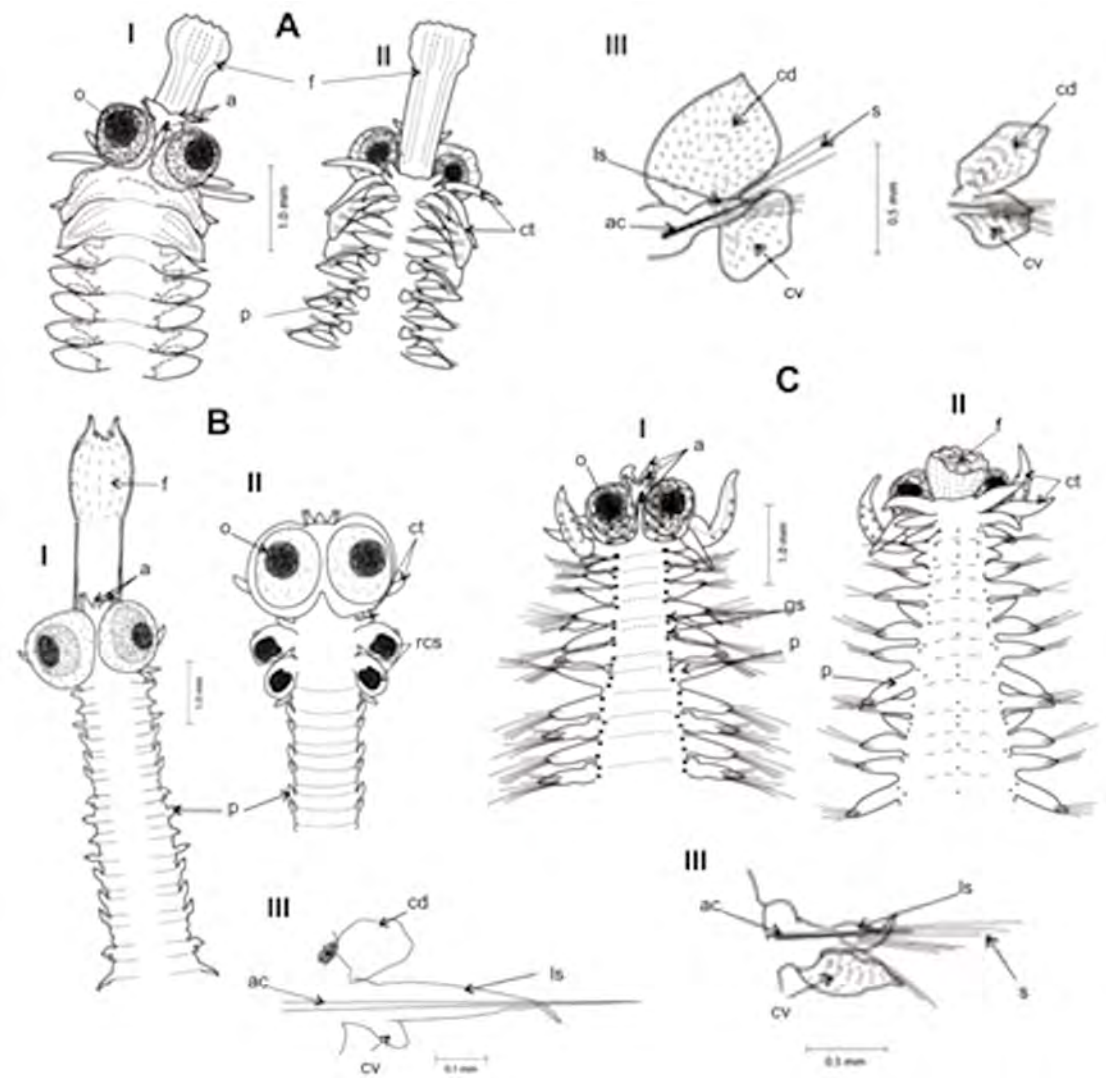


Figura 3. Géneros de alciópidos registrados en costas mexicanas. A. *Rhynchorella moebi*. I. Región anterior, vista dorsal: a = antena, o = ojo, f = faringe, p = parápodo. II. Región anterior, vista ventral: ct = cirros tentaculares, f = faringe, p = parápodo. III. Parápodos: ac = acícula, cd = cirro dorsal, cv = cirro ventral, ls = lóbulo setígero, s = setas. B. *Vanadis tagensis*. I. Macho, región anterior: a = antena, f = faringe, p = parápodo. II. Hembra, región anterior: ct = cirros tentaculares, o = ojo, p = parápodo, rcs = receptáculo seminal. III. Parápodos: ac = acícula, cd = cirro dorsal, cv = cirro ventral, ls = lóbulo setígero. C. *Krohnia lepidota*. I. Región anterior, vista dorsal: a = antena, gs = glándulas segméntales, o = ojo, p = parápodo. II. Región anterior, vista ventral: ac = acícula, ct = cirros tentaculares, f = faringe, p = parápodo. III. Parápodos: cd = cirro dorsal, cv = cirro ventral, ls = lóbulo setígero, s = setas. Modificado de Fernández-Álamo (1983).

El tronco es homómero y tiene parápodos unirrámeos (Ushakov, 1972) con lóbulos setales cónicos, con setas simples o compuestas y de tipo capilar, es decir largas, delgadas y abundantes o de tipo acicular más gruesas y menos numerosas, principalmente en los parápodos de los segmentos anteriores y reduciendo su número en la región corporal posterior. Los parápodos tienen cirros dorsal y ventral, regularmente foliáceos (Fig 3 AIII, BIII y CIII; Fig. 4 AIII y BIII). Ushakov (1972) indicó que la naturaleza unirrámea de los parápodos en los filodócidos, no deriva de la reducción del notopodio, ya que en el proceso ontogénetico, las nectoquetas siempre presentan un solo paquete de setas y opina que esta condición tiene un carácter autopomórfico, del cual derivó el estado birrámeo como una adaptación a una gradual diversificación de funciones, además de la locomotora.

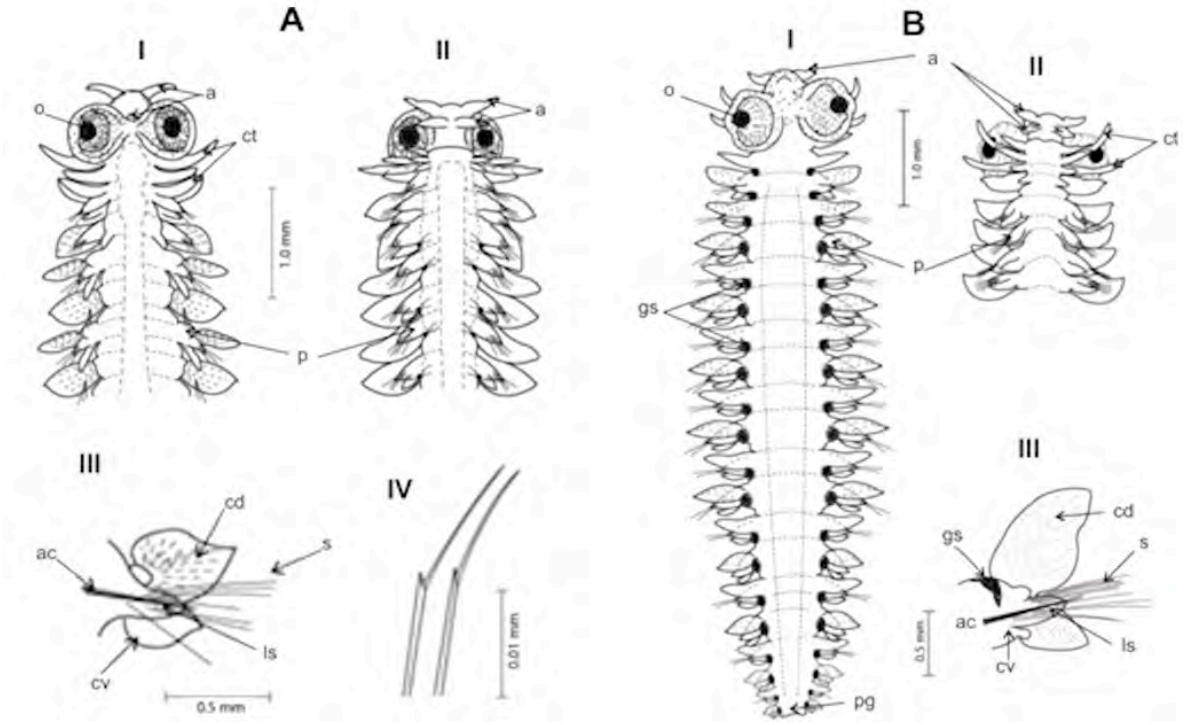


Figura 4. Otros alciópidos registrados en costas mexicanas. A. *Plotohelmis capitata*. I. Región anterior, vista dorsal: a = antena, o = ojo, p = parápodo. II. Región anterior, vista ventral: a = antena, p = parápodo. III. Parápodos: ac = acícula, cd = cirro dorsal, cv = cirro ventral, ls = lóbulo setígero, s = setas. IV. s = setas. B. *Alciopina* I. Organismo completo, vista dorsal: a = antena, o = ojo, gs = glándulas segméntales, p = parápodo, pg = pigidio. II. Región anterior, vista ventral: a = antena, ct = cirros tentaculares, p = parápodo. III. Parápodos: c = acícula, cd = cirro dorsal, cv = cirro ventral, gs = glándulas segméntales, ls = lóbulo setígero, s = setas (modificado de Fernández-Álamo 1983).

Cada segmento lleva glándulas mucosas denominadas segmentales, en posición postero-lateral, con mayor o menor cantidad de pigmento; en las hembras de algunas especies los cirros dorsales del cuarto y quinto segmento se modifican y funcionan como receptáculos seminales, mientras que los machos de algunas otras especies presentan papilas genitales en la región ventral de ciertos segmentos del cuerpo. Sin embargo, se conoce poco sobre la reproducción de estos organismos; Goodrich (1900) y Dales (1955) realizaron descripciones cuidadosas acerca de los gonoductos por los que salen los productos sexuales en dos especies, observando que existe una fusión de los conductos genitales y los conductos nefridiales, siendo el poro nefridial el que funcionalmente actúa como poro genital. Por la presencia de estas estructuras, en algunas especies de esta familia es posible hacer una diferenciación de los sexos por un simple examen de la anatomía externa, aunque no es posible definir el grado de madurez sexual de los individuos (Fig. 3 BII). En las especies de algunos géneros un número variable de los primeros segmentos del cuerpo tienen parápodos más o menos reducidos, con los cirros dorsal y ventral de menor talla, el lóbulo setal como un pequeño mamelón sostenido por la acícula y generalmente desprovisto de setas; en varias especies los cirros dorsales del primero y segundo par de estos parápodos se modifican para albergar el esperma con lo que se transforman en vesículas seminales. El pigidio tiene un par de cirros anales; sin embargo, en la mayoría de las especies no han sido descritos por las condiciones de fragmentación corporal en que regularmente se recolectan estos gusanos.

Claves para géneros y especies

1 Lóbulo setal con dos apéndices ..... **Alciopa* Audouin & Milne-Edwards, 1829[1]
- Lóbulo setal con un sólo apéndice o ninguno **2**

2(1) Un apéndice **3**
- Ningún apéndice **6**

3(2) Setas capilares compuestas **4**
- Setas capilares simples **5**

4(3) Setas aciculares compuestas o simples ..... *Rhynchonerella* Costa, 1862
- Setas aciculares ausentes ..... *Vanadis* Claparède, 1870

5(3) Setas aciculares simples ..... *Krohnia lepidota* de Quatrefages, 1865[2]
- Setas aciculares ausentes ..... **Watelio gravieri* Støp-Bowitz, 1948[3]

6(2) Setas capilares compuestas **7**
- Setas capilares simples **8**

7(6) Setas aciculares simples ..... *Plotohelmis* Chamberlin, 1919
- Setas aciculares ausentes ..... *Torrea candida* de Quatrefages, 1850[4]

8(6) Setas aciculares simples ..... *Alciopina parasitica* Claparède & Panceri, 1867[5]
- Setas aciculares ausentes **9**

9(8) Setígeros 1–3 reducidos ..... *Naiades cantraini* delle Chiaje, 1830[6]
- Setígeros 1–3 completos ..... * *Pseudoalciopa* Støp-Bowitz, 1991[7]

Comentarios

* No registrado en aguas mexicanas.

1) *A. reynaudi* no ha sido registrada en las costas mexicanas; sin embargo, fue localizada por Dales (1957) en el Pacífico nororiental, en la Corriente de California y por Fernández-Álamo (1983) en la región ecuatorial y sur del Pacífico Tropical Oriental. Chamberlin (1919) la registró como *Halodora reynaudi* en numerosas localidades frente a Perú y en las Islas Galápagos.

2) Se encuentra en las regiones tropicales y subtropicales de los océanos Atlántico, Indíco y Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas mexicanas ha sido registrada en el Golfo de California, las costas de los estados de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, y en las aguas del Canal de Yucatán. Chamberlin (1919) la registra como *Rhynchonerella cincinata* frente a las costas de Costa Rica y Perú y cerca de las Islas Galápagos.

3) Tiene una amplia distribución en el Pacífico y en el Atlántico, pero con escasos registros. Benham (1929) la encontró cerca de Nueva Zelanda y Støp-Bowitz (1948) frente a las Islas Azores en el Atlántico Oriental, mientras que Dales (1957) y Fernández-Álamo (1983) la colectaron en la Corriente de California y en la región ecuatorial del Pacífico Tropical Oriental, respectivamente. Esta especie no ha sido registrada en las costas mexicanas.

4) Ha sido registrada ampliamente en el Mediterráneo y en menor extensión en las aguas cálidas de las regiones norte de los océanos Atlántico y Pacífico. En las costas mexicanas esta especie se ha encontrado en la costa occidental de Baja California Sur y en la costa de Quintana Roo en el Mar Caribe. Chamberlin (1919) describió a *Torrea pelagica* para el Pacífico oriental desde Galápagos hasta la Isla de Pascua incluyendo Perú. Sin embargo, su descripción e ilustración corresponden a *Vanadis*, posiblemente *V. minuta*; por lo tanto, es necesario corroborar este registro revisando el material tipo.

5) Habita las aguas cálidas de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas mexicanas esta especie ha sido ampliamente registrada en la costa occidental de Baja California Sur, en el Golfo de California, en las costas de los estados de Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca, en el Golfo de Tehuantepec y como *Corynocephalus paumotamus* en la costa de Quintana Roo en el Mar Caribe. En América tropical la observó Chamberlin (1919), como *C. paumotanus* frente a

Perú y Treawell (1928, 1943) con el mismo nombre en el golfo de Panamá, y las Islas Galápagos y Coco y frente a Colombia y Perú, así como un registro en el Mar Caribe frente a la isla Martinica. En las costas del Atlántico se registró en Venezuela por Díaz-Díaz *et al.* (2009), Cárdenas-Oliva *et al.* (2010) y Márquez-Rojas *et al.* (2013); Carrillo-Baltodano *et al.* (2018) la observaron en el Caribe de Costa Rica.

6) Habita las aguas cálidas de los océanos Atlántico y Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas mexicanas esta especie sólo ha sido registrada en la costa occidental de Baja California Sur.

7) Este género se describe con características intermedias entre *Alciopa* y *Naiades* y sólo ha sido registrado en su localidad tipo que es el Golfo de Guinea.

Plotohelmis **Chamberlin, 1919***

(Clave para especies tomada de Day 1967)

1 Ojos dirigidos hacia delante; cirro tentacular dorsal del setígero 2 más largo que el del 3; antena media digitiforme ..... *P. tenuis* Apstein, 1900[1]

- Ojos dirigidos lateralmente; cirro tentacular dorsal del setígero 2 más corto que el del 3; antena media no digitiforme **2**

2(1) Machos con 9–10 papilas genitales; cromatóforos ventrolaterales no ramificados ..... *P. alata* Chamberlin, 1919[2]

- Machos con 3–4 papilas genitales; cromatóforos ventrolaterales ramificados .... *P. capitata* Greeff, 1876[3]

Comentarios

* La mayoría de los especialistas, como Støp-Bowitz (1948), Dales (1957), Berkeley & Berkeley (1963), Dales & Peter (1972), entre otros, consideran que este género incluye tres especies. Sin embargo, Tebble (1962) no encontró ejemplares que fundamenten la separación de éstas, por lo que este taxón requiere una revisión cuidadosa.

1) Habita las aguas cálidas de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. En las costas mexicanas sólo ha sido registrada en la costa occidental de Baja California Sur y en las aguas del Canal de Yucatán. En América tropical se ha observado en las costas del Atlántico en Venezuela por Díaz-Díaz (2009) y Márquez-Rojas *et al*. (2013).

2) Registrada en varias localidades del Pacífico y en el Índico. En las costas mexicanas únicamente se ha localizado en la costa occidental de Baja California Sur y frente a las costas de Guerrero.

3) Registrada en aguas cálidas del Atlántico y del Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas de México se ha encontrado en la costa occidental de Baja California Sur, en el Golfo de California, en las costas de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, en el Golfo de Tehuantepec y en las aguas del Canal de Yucatán. En América tropical el primer registro fue hecho en las costas del Atlántico de Venezuela por Díaz-Díaz (2009) y Márquez-Rojas *et al*. (2013).

Rhynchonerella **Costa, 1862**

(Clave para especies tomada de Day 1967)

1 Setas aciculares simples **2**

- Setas aciculares compuestas **3**

2(1) Segmentos 4-6 con 2–7 setas aciculares simples y cirros dorsales mucho más largos y redondeados que los posteriores ..... *R. moebi* Apstein ,1900[1]

- Segmentos 4-6 con 1–2 setas aciculares simples y pocas espinígeras; cirros dorsales de los primeros pares de parápodos iguales a los posteriores .... *R. gracilis* Costa, 1862[2]

3(1) Setas aciculares con borde liso; prostomio y región dorsal anterior oscuros; cuerpo muy largo (hasta 120 mm) ..... *R. angelini* Kinberg, 1866[3]
- Setas aciculares con borde aserrado; prostomio no pigmentado; cuerpo pequeño (menor a 30 mm) ..... *R. petersi* Langerhans, 1880[4]

Comentarios

1) Registrada en aguas cálidas del Atlántico y del Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas de México se ha encontrado en las costas de Baja California Sur, el Golfo de California, las costas de Guerrero y Oaxaca, el Golfo de Tehuantepec, las aguas del Canal de Yucatán y las costas de Quintana Roo en el Caribe.
2) Registrada en el Mediterráneo en regiones tropicales y subtropicales del Pacífico, Atlántico e Índico. En las costas mexicanas se ha localizado en el Golfo de California, frente a las costas de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, el Golfo de Tehuantepec, las aguas del Canal de Yucatán y las costas de Quintana Roo en el Caribe.
3) Habita las aguas cálidas y frías de los océanos Atlántico y Pacífico. En las costas mexicanas ha sido registrada en Baja California Sur, frente a Guerrero y Oaxaca y en las costas de Quintana Roo. Chamberlin (1919) hizo un registro frente a Perú y Treadwell (1928) cerca de las Galápagos, ambos como *R. pycnocera*.
4) Se ha localizado en las regiones tropicales y subtropicales del Mediterráneo, Atlántico, Pacífico e Índico. En las costas mexicanas tiene registros en el Golfo de California y en Quintana Roo en el Caribe. Treawell (1943) la registró como *Corynochephalus magnachaetus* frente a las costas de Perú.

Vanadis **Claparède, 1870**

(Clave para especies tomada de Day 1967)

1 Con setas desde el segmento 3 ..... *V. formosa* Claparède, 1870[1]
- Con setas desde el segmento 6–7 ..... **2**

2(1) Faringe con dos pares de cuernos ..... *V. tagensis* Dales, 1955[2]
- Faringe con un par de cuernos o sin ellos **3**

3(2) Faringe sin cuernos ..... *V. longissima* Levinsen, 1885[3]
- Faringe con un par de cuernos **4**

4(3) Antena media digitiforme ..... *V. crystallina* Greeff, 1876[4]
- Antena media no digitiforme **5**

5(4) Hembras con receptáculos seminales en el segmento 2; pigmentos distinguibles a partir del segmento 11 ..... *V. minuta* Treadwell, 1906[5]
- Hembras con receptáculos seminales en segmentos 1 y 2; pigmentos distinguibles a partir del segmento 7 ..... *V. studeri* Apstein, 1893[6]

Comentarios

1) Se distribuye en el Mediterráneo y en las regiones tropicales y subtropicales de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico Para las costas de México se ha registrado únicamente en las costas de Baja California Sur.
2) Parece tener una distribución limitada a las aguas profundas; sin embargo, existen registros en aguas superficiales en algunas regiones con surgencias, como en el Pacífico ecuatorial y en México, en el Golfo de Tehuantepec donde estos fenómenos han sido bien documentados.
3) Se ha registrado principalmente en aguas templadas del Atlántico y Pacífico. En las costas mexicanas se ha localizado en las costas de Baja California Sur y en el Golfo de Tehuantepec.

4) Ha sido observada en el Mediterráneo y en las regiones tropicales y subtropicales de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En las costas mexicanas se ha encontrado en las costas de Baja California Sur, y costa de Campeche y aguas del Canal de Yucatán en el Golfo de México. Treadwell (1928) la registró al sureste de las Galápagos.

5)Tiene un mayor número de registros en el Pacífico y también se ha observado en los océanos Atlántico e Indico. En las costas de México se ha observado en las costas de Baja California Sur, en el Golfo de California, las costas de Guerrero y en las aguas del Canal de Yucatán. En América tropical los registros fueron hechos por Díaz-Díaz *et al*. (2009) y Márquez-Rojas *et al*. (2013) en las costas del Atlántico de Venezuela.

6) Según Orensanz & Ramírez (1973) parece ser una especie con amplía distribución mundial; sin embargo, es frecuente confundirla con *V. minuta*, por lo que resulta difícil concluir algo definitivo y se requiere de una cuidadosa revisión. En las costas mexicanas se ha encontrado en las costas de Baja California Sur, en el Golfo de California, frente a las costas de Guerrero y Oaxaca y en el Canal de Yucatán.

Agradecimientos

Un reconocimiento muy especial a: Adrián Fernández por digitalizar los dibujos y preparar las fotografías; a Magali Roa Venicio por la organización de las referencias y la edición del manuscrito, y a Gerardo Rivas por asesorar en la elaboración de algunas claves.

Referencias

Apstein C. 1899. Vorbericht über die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton Expedition. Ergebn Plankton Exp 1: 135-138.

Apstein C. 1900. Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton Expedition. Ergebn Plankton Exp 11: 1-61.

Benham WB. 1929. The pelagic Polychaeta. Brit Antarctic (Terra Nova) Exped 1910. Brit Mus Nat Hist, Rep Zool, 7: 183-201.

Béraneck E. 1892. Étude sur l´embryogenie et sur l'histologie de l´oeil des Alciopides. Rev Swis Zool, 1: 65-111.

Bergström E. 1914. Zur Systematik des Polychaeten Familie der Phyllodociden. Zool Bidrag Uppsala, 3: 37-324.

Berkeley E & Berkeley C. 1963. Notes on some pelagic and some swarming Polychaeta taken off the coast of Peru. Can J Zool, 42: 121-134.

Cárdenas-Oliva, A. V., Díaz-Díaz, O. & Márquez-Rojas, B. 2010. Caracterización taxonómica de los poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma norte de la Península de Paria y Golfo de Paria, Venezuela. Bol Inst Oceanogr. Venezuela, 49 (1): 53-63.

Carrillo-Baltodano A, Moralez-Ramirez AV, Sibaja-Cordero & Cortés J. 2018. New records of marine planktonic invertebrates from the Caribbean coast of Costa Rica. Rev Biol Trop 66 (Supl 1): 66-82.

Clark RB. 1970. Mucus glands in the central nervous system of the alciopid polychaete Rhynchonerella angelini. J Mar Biol Assoc UK, 50: 421-427.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool Harvard, 48: 1-514.

Dales RP. 1955. The evolution of the pelagic alciopid and phyllodocid polychaetes. Proc Zool Soc Lond, 125: 411-420.

Dales RP. 1956. An annotated list of the pelagic Polychaeta. Ann Mag Nat Hist, ser 9 (12): 434-444.

Dales RP. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. Bull. Scripps Inst Oceanogr Univ Calif, 7: 99-168.

Dales RP. 1971. Bioluminescence in pelagic polychaetes. J Fish Res Bd Can 28: 1487-1489.

Dales RP & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic Polychaeta. J Nat Hist 6: 55-92.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of southern Africa, Part 1. Errantia. Brit Mus (Nat Hist) Publ 656: 1-458.

Demoll R. 1909. Die Augen von Alciopa cantraini. Zool Jb (Anat), 27: 651-686.

Díaz Díaz OF, Radha Henriquez E, Liñero-Arana I & Marín B. 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. Ciencia Mar XIII (38): 15-26.

Ehlers E. 1864. Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda) nach Systematischen und Anatomischen Untersuchungen. Leipzig, pp 176-181.

Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacífico Tropical Oriental: Sistemática y Zoogeografía. Tes Doc Univ Nal Autón México 481 pp.

Goodrich ES. 1900. On the nephridia of Polychaeta, 3. The Phyllodocidae, Syllidae, Amphinomidae etc with summary and conclusions. Quart J micr Sci, 43: 699-748.

Granata L. 1911. Annelidi Alciopidi e Fillodocidi raccolte planktoniche fatte dalla RS Liguria nel vaggio di circamnvigazione del 1903-1905 sotto il

commando di SAR di Savoia Duca degli Abruzzi. Pubbl R Inst Firenze, 1911 2: 49-69.

Greeff R. 1875. Ueber die Augen insbesondere die Retina der Alciopiden. Sitzb Ges Marburg (1875): 3-24.

Greeff R. 1876. Untersuchungen uber die Alciopiden. Nova Acta K Leop-Carol Deutsch Akad Naturf 39: 33-132.

Grube AE. 1850. Die Familien der Anneliden. Arch Naturg 16: 249-364.

Halanych KM, LN Cox & TH Struck. 2007. A brief review of holopelagic annelids. Integr Comp Biol 47(6): 872-879.

Harvey EN. 1952. Bioluminescence. Academic Press, New York, 1-649.

Hering E. 1892. Zur Kenntniss der Alciopiden von Messina. Sitzb Akad wiss Wien Math-Nat, Kl 101: 713-768.

Hermans CO & Eakin RM. 1974. Fine structure of the eyes of an alciopid polychaete, Vanadis tagensis (Annelida). Zeits Morph Tiere, 79: 245-267.

Izuka A. 1914. On the pelagic annelids of Japan. J Coll Sci Imp Univ Tokyo, 36: 1-14.

Jiménez-Cueto S., Juárez-Morales E. 2008. An account of Alciopina, Torrea, and Rhynchonereella (Polychaeta: Alciopidae) of the western Caribbean Sea. Belg J Zool, 138 (1): 70-80.

Lo Bianco S. 1919. Notizie biologische riguardanti specilmente il periodo di maturitá sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt Zool Stat Neap, 19: 513-761.

Márquez-Rojas B. Díaz-Díaz O & Balza MA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. Pam-Am J Aquat Sci 8 (3):160-165.

Örsted A. 1843. Gronlands Annulata Dorsibranchiata. K danske Vidensk Seisk Afh Nat Mar, 10: 153-216.

Orensanz JM & Ramírez FC. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico Sudoccidental. Bol Inst Biol Mar, Mar Plata 21: 1-86.

Orrhage L. & Müller MCM. 2005. Morphololy of the nervous system of Polychaeta (Annelida). Hydrobiologia 535/536: 79-111.

Pleijel F. 2001. Phyllodocidae Orsted, 1845. In: GW Rouse & F Pleijel (eds) Polychaetes. Oxford University Press New Cork, pp 132-135.

Pleijel F & Dales RP. 1991. Polychaetes: British Phyllodocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans. Synop Br Fauna N S, 45: 1-202.

Rice SA. 1987. Reproductive biology, systematics and evolution in the polychaete family Alciopidae. Biol Soc Wash Bull, 7: 114-127.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press, New York, 1-354.

Rouse GW & Pleijel F. 2003. Problems in polychaetes systematics. Hydrobiology 496: 175-189.

Rouse GW & Pleijel F. 2006. Annelid Phylogeny and Systematics. In: GW Rouse & F Pleijel (eds). Reproductive Biology and Phylogeny of Annelida Vol. 4 Series: Reproductive Biology and Phylogeny. University of Queensland Science Publishers New Hampshire, 1-688.

Southern R. 1911. Polychaeta of the coasts of Ireland, 3. The Alciopinae, Tomopteridae and Typhloscolecidae. Scient Invest Fish Branch Ireland, 3: 1-37.

Støp-Bowitz C. 1948. Polychaeta. Rep. "Michael Sars" North Atlantic Deep-Sea Exp 1910, 5(8): 1-91.

Støp-Bowitz C. 1991. Some new or rare species of pelagic polychaetes from the Gulf of Guinea, Atlantic Ocean. Ophelia Suppl, 5:261-270.

Struck TH, N Schult, T Kusen, E Hickman, C Bleidorn, D McHugh & KM Halanych. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evol Biol, 7: 1-57.

Tebble N. 1960. Distribution of pelagic polychaetes in the South Atlantic Ocean. Discovery Rep, 30: 161-300.

Tebble N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. Bull Brit Mus (nat Hist) Zool, 7: 371-492.

Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic expedition. Zoologica 8: 449-468.

Treadwell AL 1943 Polychaetous annelids. Biology 4. Carnegie Inst Wash Publ 555: 31-59.

Ushakov, PV. 1972. Fauna of the U.S.S.R. Polychaetes. Vol. 1. Acad. Sc. U.S.S.R. Zool. Inst. New Series, 102, 1-86.

Wald G & Rayport S. 1977. Vision in Annelid Worms. Science, 196: 1434-1439.

Wesemberg-Lund E. 1939. Pelagic polychaetes of the families Aphroditidae, Phyllodocidae, Typhloscolecidae and Alciopidae. Rep Danish Oceanogr Exped 1908-1910 Biology, 2: 1-46.

Wu BL & Hua L. 1994. Phylogeny of Alciopidae (pelagic polychaetes): a cladistic analysis. In: Dauvin JC, L Laubier & DJ Reish (eds) Actes de la 4ème Conferénce Internationale des Polychètes. Mem Mus Nat Hist Nat 162: 317-321.

6. Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1980

Vivianne Solís-Weiss & Pablo Hernández-Alcántara

Laboratorio de Ecología y Biodiversidad de Invertebrados Marinos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México
(solisw@cmarl.unam.mx)

Introducción

La familia Alvinellidae fue propuesta en 1986 por Desbruyères & Laubier, después de haber descrito ellos mismos a los primeros miembros de esta, cuando iniciaron los muestreos faunísticos en las entonces recientemente descubiertas (en 1977) ventilas hidrotermales (Desbruyères & Laubier 1980) en el Pacífico tropical. Sin embargo, en un inicio, los consideraron como una subfamilia de los Ampharetidae, que diagnosticaron y nombraron como la subfamilia Alvinellinae (Desbruyères y Laubier 1980). La primera especie descrita, *Alvinella pompejana* (Figs. 1, 2E, F) fue descubierta a 2400 m de profundidad, en las ventilas hidrotermales del sitio conocido como "21º N" situado al oeste de Manzanillo, en el Pacifico Oriental Tropical de México, uno de los primeros en ser explorados en el mundo.

Hay que notar que Salazar Vallejo y Zhadan (2007) consideraron que, por "principio de coordinación", el año de nombramiento de la familia debería ser 1980, aunque los mismos descriptores la habían incluido en la familia Ampharetidae, y solo hasta 1986 la separaron en una familia distinta. Entonces, aunque la autoridad actual sobre el tema, WoRMS (World Register of Marine Species) (Read & Fauchald, consultado en abril 2019), declara como año de creación de la familia 1986, aquí se respetará el principio de coordinación evocado por Salazar Vallejo y Zhadan.

Los nombres del género tipo y de la familia fueron escogidos en honor al sumergible de 3 plazas, DSRV "ALVIN" (perteneciente a los Estados Unidos), a bordo del cual se llevaron a cabo, en su mayoría, los descubrimientos y muestreos asociados a las ventilas hidrotermales, incluyendo el descubrimiento de los poliquetos de esta familia. Los miembros de la familia Alvinellidae son exclusivos de las ventilas hidrotermales del Océano Pacífico.



Figura 1. *Alvinella pompejana* Desbruyères & Laubier, 1980 (Foto: Ségonzac *et al*., 2006).

Los organismos de la primera especie descrita, *A. pompejana,* son gusanos tubícolas no obligatorios, ya que pueden abandonar su tubo para buscar alimento. Son relativamente grandes (de hasta 10-13 cm) con el prostomio adornado de branquias de un color rojo intenso (Fig. 1), asomando de los tubos que se encuentran adheridos a las paredes de los volcanes

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

submarinos, de donde fluye agua a temperaturas por encima de los 360ºC.

Por vivir en contacto con los volcanes activos de las ventilas hidrotermales, también se les conoce con el nombre común de "gusanos de Pompeya", aludiendo a la famosa ciudad romana del mismo nombre, situada cerca de Nápoles en el sur de Italia, que fue totalmente destruida por la erupción del volcán Vesubio en el año 79 AC.

Al inicio de los estudios sobre la fauna de las ventilas hidrotermales, no se entendía cómo estos organismos podían vivir en condiciones de temperatura y toxicidad tan extremas (Desbruyères & Laubier 1991, Desbruyères *et al.* 1998), ya que los volcanes activos de las ventilas típicamente emiten, en su apogeo, emanaciones ricas en ácido sulfhídrico y compuestos metálicos tóxicos (como plomo, zinc, calcio y cobre) (Desbruyères & Laubier 1993) junto con agua que puede alcanzar 300ºC o hasta picos de 400ºC, todo lo cual resulta letal para la mayoría de los seres vivos.

Aun así, los gusanos de Pompeya viven muy cerca de dichas emanaciones, más que los demás organismos típicos de las ventilas hidrotermales, lo que los convierte en los animales que resisten las más altas temperaturas que se conozcan a la fecha en nuestro planeta, puesto que viven expuestos a temperaturas de hasta unos 80ºC a su alrededor, y resisten cambios drásticos en ellas que pueden variar de 5 a 105°C. También resisten, toda su vida, cambios bruscos en la composición química del agua circundante y por ello son considerados extremófilos.

Por cierto, los tardígrados, que pueden soportar hasta 150º C y condiciones extremas más espectaculares que *Alvinella pompejana*, no son considerados extremófilos, pues si bien soportan condiciones muy extremas, no las toleran; es decir, no viven una vida normal cuando son expuestos a ellas, solo las soportan un tiempo definido (Wikipedia, Tardígrada).

Estas temperaturas son incompatibles con la síntesis de muchas proteínas y otros procesos necesarios para la vida de los eucariontes tal como la conocemos en general, por lo que el fenómeno despertó gran interés y ha sido estudiado desde que fueron descubiertos, llegándose a resultados muy novedosos e interesantes. Por ejemplo, los tubos blancos donde vive *A. pompejana* son del grosor de una hoja de papel, y se encuentran adheridos a las paredes externas de las chimeneas hidrotermales, formando densas colonias no muy alejadas de la boca de esos volcanes activos o ventilas hidrotermales. Estas chimeneas son de poca altura (hasta unos 10 m en la cuenca de Guaymas), y vida limitada a unos 10 a 30 años. Dentro de este delgado tubo, el animal se fabrica una "cobija térmica" de aproximadamente un centímetro de espesor, gracias a la secreción de un mucus rico en azúcares y enzimas euritérmicas (Grime & Simon, 2012) que produce a partir de diminutas glándulas que posee en el dorso y que alimentan a abundantes colonias de bacterias quimiolitotróficas filamentosas, en especial de la especie *Nautilia profundicola* (Cary et al. 1997). Estas le dan a su dorso un aspecto hirsuto y le proporcionan un eficaz aislamiento de las temperaturas extremas. Probablemente, de paso desintoxican en el tubo las aguas calientes cargadas de esos metales. Así, el extremo posterior de *A. pompejana* queda expuesto a menudo a temperaturas de hasta 80˚ C, mientras que la cabeza que sale del tubo queda expuesta a temperaturas mucho más bajas, de unos 22°C, que son producto de la mezcla de las emanaciones a superiores a 300º C de las chimeneas hidrotermales con las gélidas aguas circundantes de esas profundidades. A su vez, las bacterias obtienen alimento y protección en el tubo, en esta peculiar, funcional y exitosa relación simbiótica. Se cree que estas bacterias también pueden servir de alimento a los gusanos y también que poseen o adquieren de las glándulas del gusano unas enzimas euritérmicas (Grime & Simon, 2012). Ninguna de las otras especies de alvinélidos conocidas a la fecha despliega una tolerancia tan grande a los cambios de temperatura.

Su estudio experimental (tanto de la especie como de sus simbiontes) para comprender bien los procesos biológicos que permiten estos modos de vida, hasta ahora no han sido exitosos, por la imposibilidad de mantener en vida a esta especie fuera de su ámbito natural; es decir, no ha sobrevivido a los cambios de presión al ser traída a la superficie. Cuando la tecnología lo permita, se pueden prever avances considerables en la industria bioquímica, farmacéutica, textil, del papel, y hasta de detergentes (Enciclopedia Wikipedia, internet).

Los alvinélidos son consumidores de depósito selectivos cuyas necesidades nutricionales son cubiertas en gran medida, si no es que totalmente, por las bacterias quimiolitotróficas, base de las redes tróficas en las ventilas hidrotermales. Los organismos de esta familia se alimentan de estas bacterias, ya sea de las que se alojan en sus tubos, de las que viven sobre las paredes de su cuerpo, o de las que están en el agua a su alrededor y que capturan con sus branquias y partes bucales desde su tubo o saliendo ocasionalmente de él (Campbell *et al*. 2003).

La información sobre la biología reproductiva y la estructura poblacional de los Alvinellidae es notable dadas las dificultades para muestrear en el ambiente en que habitan, solo accesible en submarinos muy especializados y con costos de operación exorbitantes. Una primera recopilación importante de la información que hasta entonces existía sobre la familia fue realizada por Desbruyères *et al.* (1998). Sin embargo, el interés que sigue despertando el estudio de las ventilas hidrotermales ha permitido el avance en el conocimiento del grupo, siendo *A. pompejana* la especie más estudiada de la familia en estos últimos años. Esta es una especie gonocórica con gametogénesis extra-ovárica (Pradillon & Gaill 2003). Durante el apareamiento que se hace por seudo-cópula, el esperma es transferido y almacenado en la hembra en espermatecas especiales lo cual, según Zal *et al.* (1994), incrementa las probabilidades de éxito reproductivo en la especie. Estudios más recientes sobre su dinámica reproductiva, como el de Faure *et al*. (2008), indicaron que su fecundidad celómica se encuentra entre las más altas que se conocen en los anélidos poliquetos, ya que se encontraron hasta 978 000 oocitos en una sola hembra, y unos 200 000 en promedio en ese estudio. También se encontró que su reproducción es semicontinua durante un ciclo anual. El reclutamiento de las larvas parece ser discontinuo en las especies de esta familia y se ha observado una producción prácticamente continua de gametos (Zal *et al*. 1995, Pradillon & Gaill 2003, Copley *et al.* 2003) y almacenamiento continuo de oocitos maduros y/o de esperma. Esto último parece ser un patrón generalizado en los poliquetos habitantes de ventilas hidrotermales (Faure *et al.* 2008) lo cual, estiman los autores citados, sería una estrategia que debería favorecer la supervivencia de la especie en estos ambientes extremos.

La estructura poblacional es aún poco conocida en la familia excepto en *A. pompejana*, donde se ha registrado una estructura polimodal asociada a un reclutamiento discontinuo (Jollivet 1993). Esto era de esperarse en ambientes tan inestables como las ventilas hidrotermales que de un momento a otro pueden acabar con la vida de todas las poblaciones locales; por ejemplo, si de pronto se rompe o colapsa la chimenea hidrotermal, cubrirá de lava hirviente todo a su alrededor. Curiosamente, se ha publicado (Chevaldonné 1991, Zal *et al.* 1995) que, aunque casi contínuo, el ciclo reproductivo en esta especie puede ser influenciado en parte por factores externos y muy alejados de estos hábitats, como el ciclo lunar. Quedan, desde luego, aun muchos huecos que cubrir como el entender bien los mecanismos de dispersión de las larvas o su estructura.

Morfología

Los Alvinellidae son poliquetos alargados con segmentos similares a lo largo del cuerpo, sin división entre tórax y abdomen (Fig. 1, 2A, E), generalmente con dimorfismo sexual consistente en que el macho presenta un par de tentáculos bucales grandes, ausentes en la hembra (Zal *et al.* 1994, Jouin-Toulmond *et al.* 1997). El prostomio es muy reducido y no presenta apéndices como ojos u órganos nucales (Fig. 2C). Se presentan tentáculos bucales retráctiles de por lo menos dos tipos (Fig. 2A, B, C, E), como en los de la familia Ampharetidae. Un gran número de estos son pequeños, acanalados (Fig. 2B, C), asociados a un órgano impar complejo en la parte superior interna de la cavidad bucal, y un par es mucho más grande, acanalado o lobulado, en la parte ventral de la boca; este último sólo se presenta en los machos (Rouse & Pleijel 2001, Jouin-Toulmond *et al.* 1997). En la parte ventral de la boca se observan unos dientecillos.

Después del peristomio sigue un segmento asetígero en el que se encuentra un par de branquias. A continuación, los segmentos portan setas y, desde el 2 hasta el 5, también portan un par de branquias cada uno (Fig. 2), cuya forma distingue a *Alvinella* (tallo grueso con dos series de lamelas en un solo segmento) (Fig. 2E) de *Paralvinella* (hileras múltiples de filamentos branquiales simples, distribuidas en los cuatro

segmentos) (Fig. 2A, B). Un poro genital único se observa en la base de las branquias.

En general, los parápodos son birrámeos. Los notópodos presentan setas capilares a veces modificadas y con numerosos lóbulos digitiformes. Los neurópodos son tori (singular: torus) uncinígeros con uncinos de un solo tipo (Fig. 2D, F). Después del segmento asetígero, hay 4 a 31 segmentos que presentan únicamente setas notopodiales; en algunas especies de *Paralvinella,* estas se acompañan de cirros dorsales. En los setígeros 4 y 5 de *Alvinella* y 7 de *Paralvinella*, se presentan setas notopodiales gruesas. Los parápodos birrámeos pueden presentarse desde el setígero 5 (*P. pandorae*) hasta el 34 (*P. bactericola*). Los neurópodos están constituidos por una hilera de uncinos con un diente pequeño superior y uno grande inferior.

Las regiones media y posterior de la mayoría de las especies de *Alvinella*, en particular *A. pompejana*, están dotadas de prolongaciones digitiformes cubiertas de bacterias típicas de las ventilas que les sirven de alimento y, como ya se dijo, ayudan a su aislamiento del rigor térmico. En *Paralvinella,* en cambio, se presentan pequeños cirros dorsales en segmentos anteriores.

El pigidio puede presentar pequeños lóbulos, pero no cirros (Fig. 2A, E).

Las especies del género *Alvinella* construyen tubos de textura similar al pergamino recubierto por partículas de H_2S (ácido sulfhídrico) y pueden encontrarse formando grandes conglomerados. Por otro lado, las especies de *Paralvinella* no construyen tubos; si lo hacen, se trata de tubos casi transparentes, o de tipo mucoso y no forman conglomerados.

Sistemática

Los integrantes de la familia Alvinellidae, al inicio fueron colocados dentro de la familia Ampharetidae con quien tienen claras afinidades (como tentáculos bucales múltiples retraíbles en la boca), por sus primeros descriptores (Desbruyères & Laubier 1980).

Más adelante, estos mismos autores, profundizando en la estructura de los parápodos y características setales, así como después de efectuar pruebas de polimorfismo proteínico, decidieron separarlos en una familia distinta con seis formas diferentes conocidas, hasta entonces (Desbruyères & Laubier 1986), considerando que se trataba de un grupo plesiomórfico de los Terebellida, en lugar de muy afines a los Ampharetidae. Esta postura fue confirmada por los estudios de Féral *et al.* (1994), quienes utilizando técnicas moleculares (RNA ribosomal 28S) demostraron la monofilia del grupo y lo colocaron en un clado que incluía a las familias Terebellidae y Trichobranchidae. Sin embargo, los análisis morfológicos y cladísticos efectuados por Fauchald y Rouse (1997), los colocaron como más afines ("sister group") a los Ampharetidae que a los Terebellidae.

Al no existir consenso, Rousset *et al.* (2003), efectuaron un importante estudio para determinar las relaciones filogenéticas de la familia Alvinellidae, basándose en un análisis cladístico en el que combinaron datos morfológicos y moleculares de las familias cercanas (Ampharetidae, Terebellidae, Trichobranchidae y agregando la familia Pectinariidae). Sus resultados indican que existe evidencia para continuar a considerar a los alvinélidos como familia monofilética, aunque también descubrieron que sus afinidades con las familias Ampharetidae y Terebellidae no son tan cercanas como se creía, y que en realidad esta familia es más cercana a los Terebellinae teniendo como grupo hermano ("sister group") a la familia Trichobranchidae.

Los alvinélidos son poliquetos tubícolas, sedentarios, relativamente grandes y alargados (15 a 100 mm, con 60 a 200 segmentos) sin diferenciación corporal entre tórax y abdomen (Fig. 2A, E). Este último rasgo los diferencía fundamentalmente de las demás familias del grupo de los Terebellida. Además, a diferencia de los Ampharetidae, en los que fueron incluidos inicialmente, en los adultos se presenta variación en el número de segmentos. Finalmente, presentan notópodos en todos los parápodos.

La mayoría de las publicaciones sobre las especies del grupo son de Desbruyères & Laubier (1980, 1982, 1986, 1991, 1993). La familia incluye dos géneros: *Alvinella* (con dos especies nominales: *A. pompejana* y *A. caudata*) y *Paralvinella* (con tres subgéneros: *Paralvinella, Nautalvinella* y

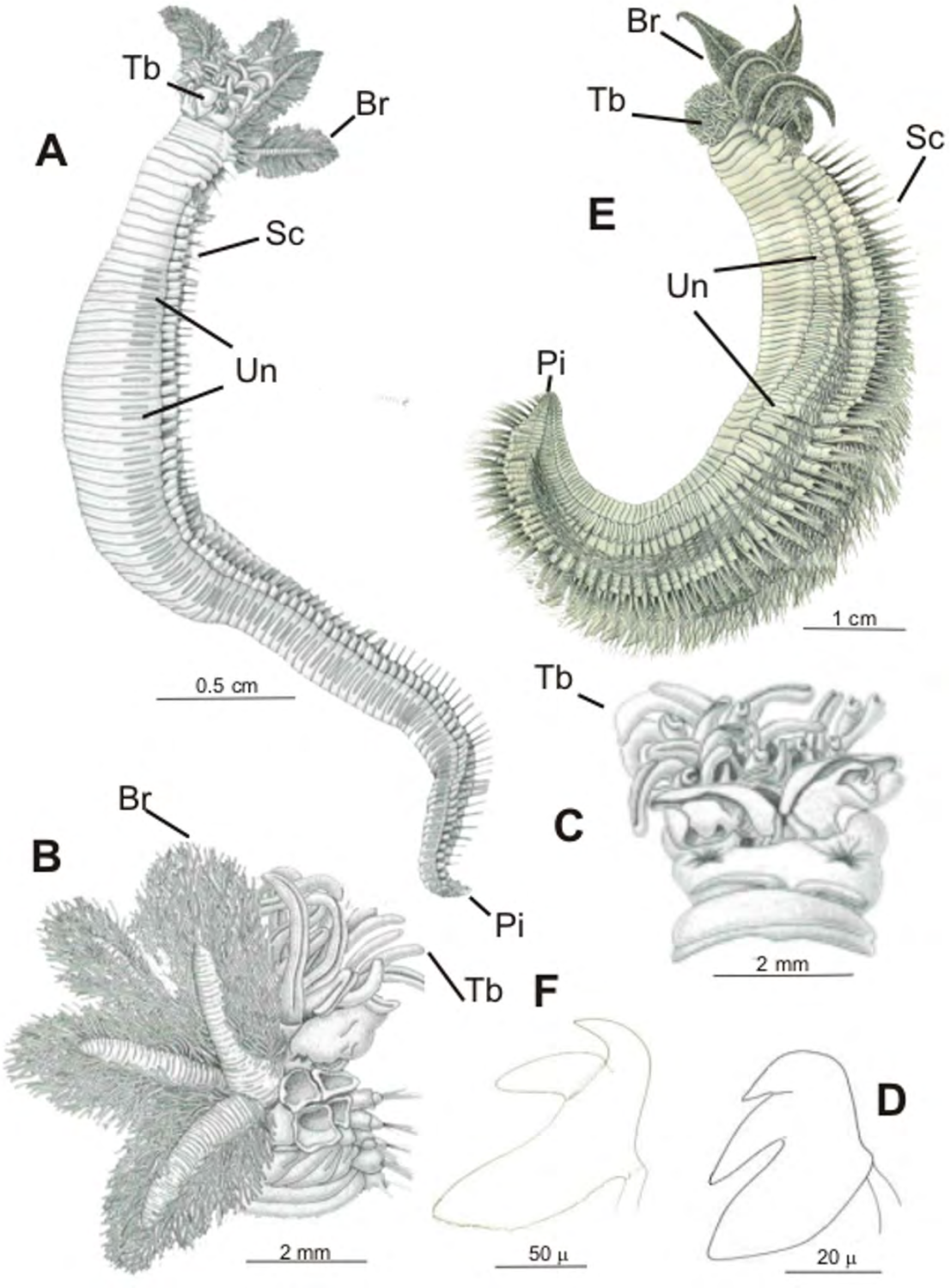


Figura 2. *Paralvinella grasslei* A. Adulto entero VL, B. Extremo anterior, vista dorsal, C. Extremo anterior, vista ventral. D. Uncino abdominal. *Alvinella pompejana* (Holotipo), E organismo adulto entero, VL. F. Uncino abdominal (Abreviaturas: Br= branquias; Pi= pigidio; Sc= Setas capilares; Tb= tentáculos bucales; Un= uncinos). (A-D Modificadas de Desbruyères & Laubier 1982. E, F Modificadas de Desbruyères & Laubier 1980).

Miralvinella) que incluyen 12 especies o subespecies) (Desbruyères & Laubier 1993, Read & Fauchald 2019).

Para identificar y diferenciar a las especies en esta familia deben observarse:

El setígero que porta las setas modificadas (4, 5 o 7);
Las branquias (lameladas ó filamentosas);
Distribución de las branquias en los segmentos anteriores;
Estructura del prostomio.
Tentáculos peribucales no ciliados y pareados similares en aspecto a los órganos trífidos descritos por Salazar Vallejo & Zhadan (2007) para los Flotidae, se encuentran según Zal et al. (1994), Jouin-Toulmond (1997) y Zhadan et al. (2000) en la región anterior de los machos de *Paralvinella grasslei, P. palmiformis* y *P. fijensis*.

En México, se han registrado cuatro especies en ambientes asociados a ventilas hidrotermales: *Alvinella pompejana* Desbruyères & Laubier, 1980, y *Alvinella caudata* Desbruyères & Laubier, 1986, en la localidad denominada 21º N (al oeste de Manzanillo, en el Pacifico Oriental Tropical), *Paralvinella bactericola* Desbruyères & Laubier, 1991, en la Cuenca de Guaymas, Golfo de California, y *Paralvinella grasslei* Desbruyères & Laubier, 1982, en ambas regiones hidrotermales. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe.

Clave para géneros y especies

1 Setígeros 4 y 5 modificados; branquias pedunculadas con dos series de lamelas en un solo segmento (Fig. 1E) ..... *Alvinella* **2**
- Setígero 7 modificado; branquias no pedunculadas, con hileras múltiples de filamentos simples, distribuidas en cuatro segmentos (Fig. 1B) ..... *Paralvinella* **3**

2(1) Metastomio largo (hasta 200 segmentos), parápodos posteriores con numerosas expansiones digitiformes recubiertas de bacterias .... *A. caudata* Desbruyères & Laubier, 1986 (P)
- Metastomio corto (menos de 100 segmentos), parápodos anteriores y posteriores idénticos, sin expansiones digitiformes (Fig. 1E) *A. pompejana* Desbruyères & Laubier, 1980 (P, G, C)

3(1) Uncinos neuropodiales a partir de los setígeros 35-37; dos segmentos pre-branquiales asetígeros ..... *P. bactericola* Desbruyères & Laubier, 1991[1] (P)
- Uncinos neuropodiales (fig. 1D) a partir de los setígeros 12-18; un sólo segmento pre-branquial asetígero .....*P. grasslei* Desbruyères & Laubier, 1982 (G, C, P)

1) Es importante aclarar que la anotación *P. bactericola* 1989, utilizada por los descriptores de la especie, es un *nomen nudum* según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, pues falta al artículo 13.1.1., al haber sido publicado el nombre efectivamente en 1991 y no en 1989 (Salazar Vallejo, com. pers., 2020)

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a Laura Sanvicente A. y sobre todo a Ricardo Rojas López por su ayuda en la composición de la figura, así como a los revisores de este capítulo, en especial Sergio Salazar-Vallejo, cuyos comentarios coadyuvaron a mejorar el manuscrito.

Referencias

Campbell BJ, Jeffrey J, Stein L & Cary S C 2003 Evidence of chemolithoautotrophy in the bacterial community associated with *Alvinella pompejana*, a hydrothermal vent polychaete. Appl Environm Microbiol (99): 5070-5078.
Craig Cary S., MT. Cottrell, JL. Stein, F. Camacho, & D. Desbruyères 1997 Molecular identification and localization of filamentous symbiotic bacteria associated with the hydrothermal vent annelid

Alvinella pompejana. Appl Environm Microbiol. 63(3):1124–1130.

Copley JTP, Tyler PA, Van Dover CL & Philip SJ 2003 Spatial variation in the reproductive biology of *Paralvinella palmiformis* (Polychaeta: Alvinellidae) from a vent field on the Juan de Fuca Ridge. Mar Ecol Prog Ser 255: 171-181.

Desbruyères D & Laubier L 1980 *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la ride Est-Pacifique. Oceanol Acta 3(3): 267-274.

Desbruyères D & Laubier L 1982 *Paralvinella grasslei*, new genus, new species of Alvinellidae (Polychaeta: Ampharetidae) from the Galapagos rift geothermal vents. Proc Biol Soc Wash 95(3): 484-494.

Desbruyères D & Laubier L 1986 Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous-marines: systématique, biologie et écologie. Can J Zool 64: 2227-2245.

Desbruyères D & Laubier L 1991 Systematics, phylogeny, ecology and distribution of the Alvinellidae (Polychaeta) from deep-sea hydrothermal vents. Ophelia Suppl 5: 31-45.

Desbruyères D & Laubier L 1993 New species of Alvinellidae (Polychaeta) from the North Fiji back-arc Basin hydrothermal vents (Southwestern Pacific). Proc Biol Soc Wash 106: 225-236.

Desbruyères D, Chevaldonné P, Alayse AM, Jollivet D, Lallier FH, Jouin-Toulmond C, Zal F, Sarradin PM, Cosson R, Caprais JC, Arndt C, O'Brien J, Guezennec J, Hourdez S, Riso R, Gaill F, Laubier L, Toulmond A 1998 Biology and ecology of the "Pompeii worm" (*Alvinella pompejana* Desbruyères and Laubier), a normal dweller of an extreme deep-sea environment: a synthesis of current knowledge and recent developments. Deep Sea Res II 45: 383–422.

Fauchald K & Rouse GW 1977 Polychaetes systematics: past and present. Zool Scripta 26: 71-138.

Faure B, Chevaldonné P, Pradillon F, Thiebaut E & Jollivet D 2007 spatial and temporal dynamics of reproduction and settlement in the Pompeii worm *Alvinella pompejana* (Polychaeta: Alvinellidae), Mar Ecol Prog Ser 348:197-211

Féral, JP, Phillipe H, Desbruyères D, Laubier L, Derelle E & Chenuil A 1994 Phylogénie moléculaire de polychètes Alvinellidae des sources hydrothermales actives de l'océan Pacifique. C R Hebdom Séances Acad Sci 317: 771-779.

Gagnière N, Jollivet D, Boutet I, Brélivet Y, Busso D, Da Silva C, Gaill F, Higuet D, Hourdez S, Knoops B, Lallier F, Leize-Wagner E, Mary J, Moras F, Perrodou E, Rees JF, Segurens B, Shillito B, Tanguy A, Thierry JC, Weissenbach J, Wincker P, Zal F, Poch O, Lecompte O 2010 Insights into metazoan evolution from *Alvinella pompejana* cDNAs. BMC Genomics 11: 634.

Grime, JP & Simon P 2012 The evolutionary strategies that shape ecosystems. Wiley-Blackwell . pp. 121–123.

Jollivet D 1993 Distribution et évolution de la faune associée aux sources hydrothermales profondes a 13° N sur la dorsale du Pacifique oriental : le cas particulier des polychaetes Alvinellidae. Vol 1. Thèse Doctorat. Univ Bretagne Occidentale.

Jouin-Toulmond C, Zal F & Hourdez S 1997 Genital apparatus and ultrastructure of the spermatozoon in *Alvinella pompejana* (Annelida: Polychaeta). Cah Biol Mar 38: 128-129.

Pradillon F & Gaill F 2003 Oogenesis characteristics in the hydrothermal vent polychaete *Alvinella pompejana*. Invert Repr Dev 43(3): 223-235.

Read G & Fauchald K (Ed.) 2019 World Polychaeta database. Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1986 http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=233985

Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford Univ Press, 354 pp.

Rousset V, Rouse GW, Féral JP, Desbruyères D & Pleijel F 2003 Molecular and morphological evidence of Alvinellidae relationships (Terebelliformia, Polychaeta, Annelida). Zool Scripta 32(2): 185–19.

Salazar Vallejo SI & Zhadan AE 2007. Revision of *Buskiella* McIntosh, 1885 including *Flota* (Hartmann 1967) and description of its trifid organ (Polychaeta, Flotidae). Invert Zool 4(1): 65-82.

Zadhan AE, AB Tzetlin, & MA Safronova 2000 Anatomy of some representatives from the family Alvinellidae (Polychaete Terebellida) from the Pacific hydrothermal habitats. Zool Zh-79: 141–160 (en ruso)

Zal F, Desbruyères D & Jouin-Toulmond C 1994 Sexual dimorphism in *Paralvinella grasslei*, a polychaete annelid from deep-sea hydrothermal vents. C R Acad Sci, Paris, Sci Vie 317: 42-48.

Zal F, Chevaldonné P & Desbruyères D 1995 Reproductive biology and population dynamics od the deep sea hydrothermal vent worm *Paralvinella grasslei* (Polychaeta: Alvinellidae) at 13o N on the East Pacific Rise. Mar Biol 122: 637-648.

7. Ampharetidae Malmgren, 1866

Pablo Hernández-Alcántara, Vivianne Solís-Weiss
& Diana Carapia-Alvarado

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
(pabloh@cmarl.unam.mx; solisw@cmarl.unam.mx; diana.carapia@ciencias.unam.mx)

Introducción

Los anfarétidos son gusanos tubícolas pequeños (Hilbig 2000), generalmente de 10-60 mm de longitud (Fig. 1A), aunque se han observado individuos de especies de *Melinna* Malmgren, 1866 de 70 mm de largo; sin embargo, las formas que habitan en el mar profundo suelen ser más pequeñas, inferiores a 3.6 mm (Uebelacker 1984). Los ejemplares vivos son generalmente amarillentos o blancos, aunque algunas especies presentan pigmentación en la parte anterior del cuerpo, a menudo como bandas sobre las branquias.

Los anfarétidos se localizan en todos los mares del mundo, desde la zona intermareal hasta profundidades de 8292 m (Jirkov 2011). Esta amplia distribución geográfica y batimétrica está probablemente asociada a su fácil adaptación a nuevos ambientes (Hilbig 2000). Virtualmente todos los anfarétidos son marinos y pocas especies han sido registradas en áreas con fluctuaciones amplias de salinidad. Entre ellas, *Hobsonia florida* (Hartman, 1951), que ha sido recolectada en aguas estuarinas del Atlántico oeste tropical, *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877) (aceptada como *Hobsonia florida*) e *Hypania invalida* (Grube, 1860) que han sido registradas en áreas de mínima salinidad del Mar Caspio. Particularmente, en los mares de América tropical esta familia es muy diversa y hasta el momento se han registrado 65 especies, pertenecientes a 20 géneros; debe mencionarse que el número de géneros se redujo, de los 30 previos, como resultado de la sinonimización de varios géneros propuesta por Jirkov (2011) y enlistados por Read & Fauchald (2019) en la lista de especies marinas World Register of Marine Species (WoRMS). A pesar de que los estudios sobre esta familia en la región tropical de América han sido relativamente pocos, es conveniente resaltar que casi una cuarta parte de las especies registradas aquí (17 especies) tienen su localidad tipo en estos mares tropicales (Hernández-Alcántara *et al*. 2008). En primera instancia, esto implicaría que muchas de las especies que se distribuyen en las costas de América tropical aún son desconocidas y podrían corresponder a especies no descritas, pero también que es necesario implementar y profundizar los estudios sobre la taxonomía y distribución de esta familia. Estos esfuerzos se verán reflejados en un incremento en el número de especies descritas en esta región, pero también en conocer con mayor detalle la sistemática y el papel ecológico que juegan estos poliquetos en los mares tropicales.

Estos poliquetos habitan en sedimentos blandos y son relativamente comunes en aguas someras, aunque su presencia se incrementa con la profundidad (Day 1967). En el mar profundo los anfarétidos se encuentran entre los organismos más diversos y representan la mayor proporción de los invertebrados que construyen madrigueras en esos ambientes (Rouse & Pleijel 2001). En la plataforma continental también pueden alcanzar densidades elevadas (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1993), y a través de la formación de tubos pueden incrementar las tasas de sedimentación (Fauchald & Jumars 1979). Un número importante de especies han sido recolectadas en ventilas hidrotermales (Solís-Weiss 1993, Solís-Weiss & Hernández-Alcántara 1994, Desbruyères & Laubier 1996), pero no parecen tener una relación simbiótica con las bacterias quimiotróficas como lo hacen los alvinélidos, que también se desarrollan en estos hábitats (Desbruyères & Laubier 1982).

Los anfarétidos construyen tubos frágiles, están formados por una pared interna de mucina y una cubierta de partículas que pueden ser muy gruesas en ambientes con sedimentos finos; ocasionalmente los tubos se fijan a esponjas, ascidias o conchas de moluscos vivos (Hutchings 2000). El

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

moco para los tubos es producido por las grandes glándulas que forman los escudos ventrales, y aunque generalmente los tubos son construidos con lodo y fragmentos de conchas, pueden incorporar una amplia variedad de partículas (Warwick & Davies 1977). Los tubos son considerablemente más largos que la longitud del gusano y generalmente están extendidos horizontalmente sobre el substrato y la cabeza del gusano, incluidas las branquias, sobresalen de él; a menudo también exponen sus extremos posteriores para expulsar las heces (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). Aunque normalmente se consideran sésiles, los anfarétidos pueden tener cierto nivel de locomoción a través de la construcción continua de sus tubos (Hessler & Jumars 1974).

Son consumidores de depósito de superficie, se alimentan sacando del tubo la parte anterior del cuerpo y extendiendo sus tentáculos sobre el sedimento. La selectividad de las partículas puede ocurrir en especies simpátricas (Fauchald & Jumars 1979; Jumars *et al*. 2015). Las partículas alimenticias son transportadas por los tentáculos hacia la boca (Fig. 3G, I) y algunos tamaños puede ser seleccionados durante el proceso de transporte (Fauchald & Jumars 1979): ingieren ciertas partículas y utilizan otras para la construcción del tubo, desechando las restantes en el área de alimentación adyacente (Hutchings 2000). Los pocos análisis del contenido estomacal que se han realizado revelan que consumen detritos, larvas de invertebrados y algas unicelulares, aparentemente sin mostrar preferencia por el tipo de alimento, aunque *H. florida* evita la ingestión de cianofitas (Hilbig 2000). *Amphicteis scaphobranchiata* Moore, 1906 utiliza las branquias en forma de cuchara no solamente para la respiración, ya que también intervienen en el proceso de alimentación al catapultar las heces (Nowell *et al*. 1984).

El sistema circulatorio es cerrado, se presenta un corazón asociado con los vasos sanguíneos dorsales (Kennedy & Dales 1958). El pigmento sanguíneo en *Ampharete* Malmgren, 1866 es clorocruorina y en *Melinna palmata* Grube, 1870 hemoglobina (Magnum & Dales 1965). Los sexos son generalmente separados. Se conoce poco sobre el proceso reproductivo y el desarrollo larval. Estudios realizados en *Hobsonia florida* por Zottoli (1974), muestran que los gametos se desarrollan en el celoma y posteriormente son liberados dentro del tubo de las hembras durante el verano; las larvas probablemente dejan el tubo en sus primeros estadios y continúan su desarrollo sobre la superficie del sedimento. La liberación de gametos en la columna de agua puede ocurrir en *Amphisamytha* Hessle, 1917, *Ampharete* Malmgren, 1866, *Melinna* Malmgren, 1866 y *Phyllocomus* Grube, 1877 (Rouse & Pleijel 2001). En todos los casos, durante las etapas larvarias los anfarétidos no se alimentan y las larvas son lecitotróficas con una corta fase pelágica transicional (Rouse 2000).

Russell (1987) describió un pequeño anfarétido (hasta 2 mm de largo), *Paedampharete acutiseries*, encontrando que hay una progresión de las características juveniles a las de adultos, sobretodo en el número de branquias, el número de uncinígeros torácicos y la presencia o ausencia de paleas; caracteres que son diagnósticos a nivel de género en esta familia. Sin embargo, casi todos los paratipos mantienen características juveniles aun cuando sean maduros y tengan ovocitos en el celoma. En este sentido, el examen de especímenes adultos en los anfarétidos es esencial para una identificación adecuada, pero si un carácter diagnóstico se modifica durante la ontogenia no debería descartarse su uso con fines taxonómicos, sino entender su variación y ser lo suficientemente cuidadoso para complementarlo con otras características diagnósticas (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Sistemática

Los primeros anfarétidos fueron descritos por Sars (1835), aunque originalmente fueron asignados a la familia Terebellidae: *Amphitrite gunneri* (ahora *Amphicteis*) y Sabellidae: *Sabella octocirrata* (ahora *Ampharete*). Posteriormente, Sars (1864) y Grube (1860), entre otros, identificaron otras especies antes de que Malmgren (1866) estableciera formalmente el nombre de Ampharetidae para este grupo de poliquetos. En ese entonces solo había ocho géneros, de los cuales Malmgren propuso seis: *Ampharete*, *Lysippe*, *Sosane*, *Amage*, *Samytha* y *Melinna*, basándose principalmente en el número total de setígeros y el desarrollo del prostomio, la presencia de parápodos con paleas, el número de notópodos torácicos y el tipo de tentáculos. Posteriormente, Grube (1871) indicó que el número de notópodos torácicos no era adecuado para separar los géneros, sobre todo si la diferencia era de solo un setígero. Fauvel (1897), siguiendo la propuesta de Grube

(1871) consideró importante tomar en cuenta la distribución de los nefridios y el segmento donde aparece el primer neurópodo. Hessle (1917) realizó un estudio extensivo sobre las familias de terebelomorfos y siguiendo los planteamientos de Fauvel (1897) realizó modificaciones sobre la forma de contar los segmentos, proponiendo un sistema de numeración de los segmentos anteriores y el uso de características nefridiales para establecer los géneros y ordenar los taxones, aunque admitió que la distribución de los nefridios no era constante, incluso dentro de un mismo género. En la práctica, éste último carácter sólo puede ser observado después de tediosos procesos de disección por lo que es difícil de utilizar durante la identificación taxonómica.

Chamberlin (1919) dividió a los anfarétidos en tres subfamilias: Ampharetinae Malmgren, 1866, Melinninae Chamberlin, 1919 y Samythinae Chamberlin, 1919, basado en la presencia de paleas y ganchos postbranquiales. Day (1964) sugirió que una clasificación genérica basada en la distribución nefridial no era adecuada, y propuso utilizar el número de branquias y de segmentos torácicos con uncinos para establecer los géneros, agrupándolos, además, en solo dos subfamilias: Ampharetinae y Melinninae, propuesta que es empleada en la actualidad. Desde ese tiempo se resaltó el elevado número de géneros monotípicos (27 de los 49 géneros conocidos en esa época) que presentaba esta familia. Aunque la revisión de Day (1964) redujo considerablemente el número de géneros monotípicos (reconociendo 33 géneros), es discutible si los caracteres utilizados para discriminar los géneros son los más adecuados (Fauchald 1977a), ya que, desafortunadamente, sus guías taxonómicas no tuvieron el éxito esperado y el número de géneros monotípicos siguió siendo elevado. Desbruyères y Laubier (1996) resaltaron que 24 de los géneros establecidos hasta antes de la revisión de Day (1964) permanecían como monotípicos tres décadas después.

Holthe (1986), propuso ocho tribus dentro de las subfamilias, aunque su planteamiento no ha sido empleado por otros autores, ya que no estableció la relación entre las tribus y no tomó en cuenta el elevado número de taxones con afinidades inciertas. Además, colocó a *Uschakovius* Laubier, 1973 en una subfamilia propia, Uschakovinae, siendo muy probable que este taxón incluso no pertenezca a los Ampharetidae, ya que los palpos de los espioniformes no pueden retraerse en la cavidad bucal. Williams (1987), por su parte, llevó a cabo una revisión de los anfarétidos de California basada en material tipo y realizó reasignaciones genéricas de varias especies, y cambios nomenclaturales.

Chardy & Desbruyères (1979) analizaron las características fenéticas de 129 taxa empleando 24 caracteres morfológicos, principalmente los de la región anterior del cuerpo asociados con la alimentación, respiración y reproducción, y concluyeron que muchos de los géneros son parafiléticos e incluso polifiléticos. Posteriormente, Rouse & Fauchald (1997) ubicaron a los Ampharetidae como un grupo hermano de los Terebellidae, dentro del clado Terebellida, ya que el análisis de los tentáculos bucales en los terebelomorfos demostró que el arreglo dorsal en el que están insertos en la cavidad bucal es una autopomorfía para la familia (Holthe 1986).

Recientemente, Jirkov (2001, 2008, 2011) realizó un amplio estudio de la familia, separando las características morfológicas correspondientes a géneros o especies, indicando que la variabilidad de los caracteres inter-específicos era inadecuada para diferenciar a los géneros, por lo que los géneros deberían establecerse de acuerdo con caracteres sinapomórficos. Particularmente, en su trabajo de 2011, este autor examinó la morfología de alrededor de la mitad de las especies válidas de anfarétidos (25% material tipo), presentando cambios importantes en la diagnosis de los géneros y proponiendo una reducción considerablemente en el número de géneros descritos. Sin embargo, algunas de sus conclusiones sobre la variabilidad morfológica de los anfarétidos podrían ser injustificadas y para esclarecer esto es urgente realizar un análisis filogenético de la familia entera, usando el mayor número de caracteres posibles e incluir, al menos, la especie tipo para cada género. Además, se deben usar datos moleculares para clarificar la aparente amplia distribución de algunas especies, y a partir de esta información, generar un análisis filogenético de la familia para establecer la validez de los géneros (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Es evidente la necesidad de una revisión detallada de la familia, ya que su sistemática es, en términos generales, poco clara, como resultado de que las diagnosis a nivel de género son reducidas, y de que la variabilidad de los caracteres diagnósticos

de los géneros y las especies prácticamente se desconoce. En la actualidad, la familia Ampharetidae tiene cerca de 230 especies en alrededor de 62 géneros, de los cuales 37 son monotípicos (Jumars *et al*. 2015, Read & Fauchald 2019), sugiriendo que las diferencias diagnósticas a nivel de género, en efecto, son muy estrechas y que la existencia de más del 50% de géneros monotípicos no representa un sistema natural (Jirkov 2011). Notables esfuerzos se han realizado para revisar, actualizar y dar mayor consistencia a las definiciones genéricas, y alrededor de 38 géneros han sido sinonimizados o cambiado su *status* taxonómico (Read & Fauchald 2019); sin embargo, aún se está lejos de alcanzar un consenso sobre las diagnosis adecuadas para reducir el número de géneros (Jirkov 2011, Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Morfología

Morfológicamente, los anfarétidos son muy parecidos a los terebélidos, incluso fueron incluidos dentro de esta familia hasta antes de la obra de Malmgren (1866). Sin embargo, pueden diferenciarse de los terebélidos por sus branquias simples (Fig. 1A-H), en lugar de las palmadas o dendríticas, porque están arregladas en forma transversal en un sólo segmento (con algunas excepciones en dos o tres segmentos) (Fig. 2B), más que en un abanico que incluye varios segmentos, y porque los tentáculos se originan en la cavidad bucal y pueden ser retraídos (Figs, 1C, D, 3G, I) en lugar de emerger libremente de la porción ventral del prostomio, aunque el género *Melinnopsis* McIntosh, 1885 presenta un tentáculo largo aparentemente no retráctil. A pesar de que dos tipos o tamaños de tentáculos podrían estar presentes en la misma especie y de que es necesario estudiar con detalle su homología, el análisis de esos diferentes tipos o tamaños de tentáculos podría ser utilizado para separar los géneros (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Además de la complejidad de sus estructuras morfológicas, los anfarétidos son difíciles de identificar debido a que la mayoría de los caracteres diagnósticos están asociados con las partes blandas del cuerpo, y si los ejemplares están mal preservados o incompletos es muy complicada su identificación. La anatomía externa (Hessle 1917, Mackie 1994, Purschke & Tzelin 1996, entre otros) e interna (Fauvel 1897, Day 1961, 1964, entre otros) han sido ampliamente estudiadas en esta familia. En principio, se ha considerado que el peristomio de los anfarétidos se restringe a los labios, como parte de la región bucal (Fauchald & Rouse 1997), ya que existen dos segmentos sin setas previos al segmento branquial (Day 1961, Fauvel 1927). Day (1964) mencionó que el segmento con paleas (cuando están presentes) corresponde con el tercer segmento. Grehan *et al*. (1991) al analizar el desarrollo de *Melinna palmata* Grube, 1870 también distinguieron la presencia de dos segmentos sin setas, mientras que Holthe (1986) e Hilbig (2000) mencionaron que los dos primeros segmentos están reducidos y frecuentemente fusionados. En este mismo sentido, Uebelacker (1984) mencionó que el peristomio está formado por dos segmentos dorsalmente reducidos y ventralmente forman el labio inferior de la boca, mientras que Hessle (1917) incluyó al peristomio y al primer segmento como un sólo segmento con dos anillos. Es evidente que la naturaleza segmentada del peristomio ha provocado confusión en la ubicación de las características diagnósticas en los segmentos corporales, por lo que hay que tener mucho cuidado al interpretar las descripciones de los anfarétidos y considerar la forma en que cada autor indica la posición de los caracteres a lo largo del cuerpo.

Sin embargo, estudios larvales han sugerido que el peristomio forma un anillo alrededor de la boca y que hay un sólo segmento sin setas detrás de él (Cazaux 1982). Esto, junto con la serie de argumentos esgrimidos por Uschakov (1955) y Rouse & Pleijel (2001) en el sentido de que antes de las branquias sólo hay un segmento sin setas, parece correcto, además de que no es claro el motivo por el cual la región bucal fue originalmente designada como un segmento. Posteriormente, Orrhange (2001) analizó la anatomía del sistema nervioso central y los apéndices anteriores de Ampharetidae, Pectinariidae y Terebellidae, concluyendo que los miembros de estas familias no poseen antenas ni palpos y que sus tentáculos bucales están asociados con el tracto alimenticio, pero también que, al igual que previamente Nilsson (1912) y Hessle (1917) habían observado, no hay evidencias de la presencia de un segmento aqueto intercalado entre el segmento bucal y el primer setígero. Por tanto, las paleas de los anfarétidos, cuando están presentes, se localizan en el segundo segmento.

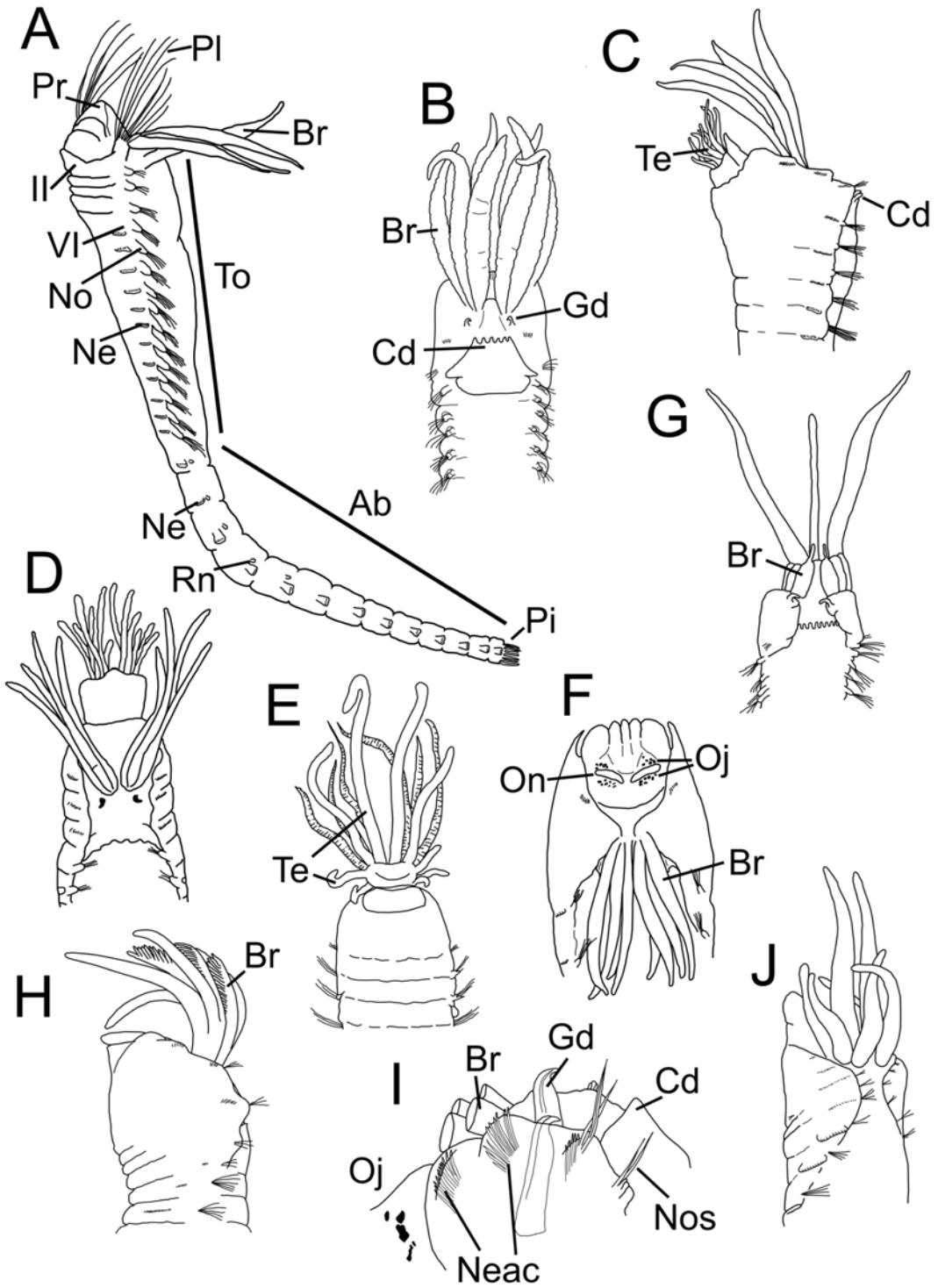


Figura 1. A) *Ampharete acutifrons*, VL (números romanos= número de segmento); B) *Melinna exilia*, parte anterior, VD; C) *M. heterodonta*, parte anterior, VL; D) *M. palmata*, parte anterior, VD; E) *M. parumdentata*, parte anterior, VV; F) *M. oculata*, parte anterior, VD; G) *M. tentaculata*, parte anterior, VD; H) *Isolda bipinnata*, parte anterior, VL; I) *I. pulchella*, segmentos III-VI, VL; J) *Melinnopsis abysalis* (=*Amelinna*), parte anterior, VD. (Abreviaturas: Ab= abdomen; Br= branquia; Cd= cresta dorsal; Gd= gancho dorsal; Pl= palea; Pr= prostomio; Ne= neurópodo; No= notópodo; Nos= notosetas; On= órganos nucales; Oj= ojos; Pi= pigidio; Rn= rudimento notopodial; Te= tentáculo bucal; To= tórax; VD= vista dorsal; VL= vista lateral; VV= vista ventral). Modificados de: A, C y F de Hilbig (2000); B y G de Fauchald (1972); D de Fauvel (1927); E de Ehlers (1887); H de Fauchald (1977b); I de Uebelacker (1984).

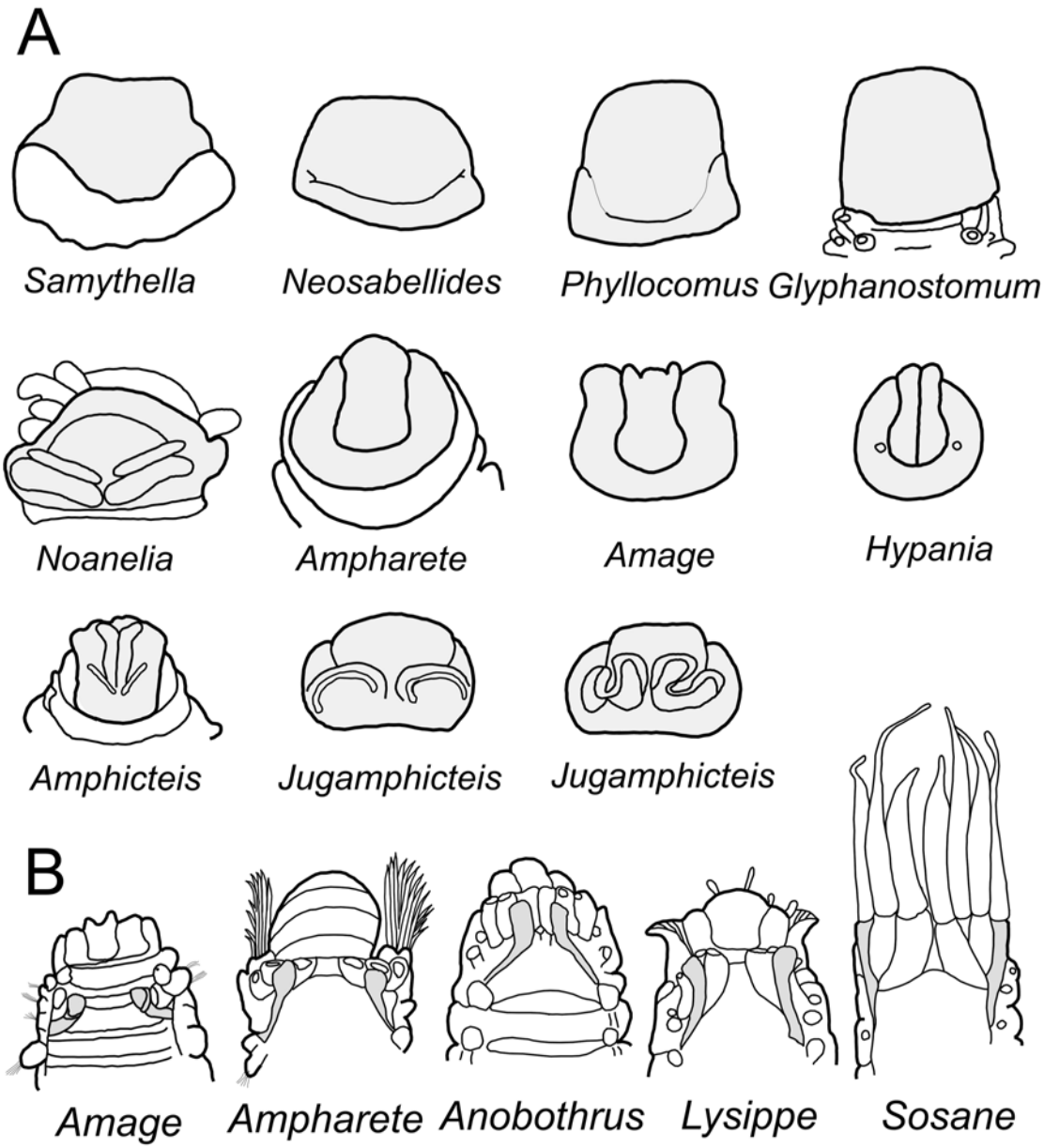


Figura 2. A) Tipos de prostomio (sombreado) de algunos géneros de anfarétidos. B) Origen de las branquias en diferentes géneros de anfarétidos (las sombreadas corresponden al segmento VI). Modificados de: A y B de Jirkov (2001, 2008, 2011).

Esta última interpretación, retomada en el presente capítulo, sobre la presencia de un sólo segmento aqueto aqueto antes del segmento branquial (Fig. 1A), necesariamente altera el conteo del número total de segmentos, del número de segmentos donde se ubican las branquias o donde se insertan las paleas, por ejemplo. Esto es muy importante porque muchas de las claves taxonómicas y de las diagnosis de las especies que se han utilizado hasta ahora distinguen la presencia de dos segmentos anteriores aquetos (Uebelacker 1984, Hilbig 2000, Hutchings 2000). A pesar de esto, es claro que aún es necesario realizar estudios ontogenéticos que aclaren la naturaleza de los segmentos aquetos y revisiones cuidadosas sobre la taxonomía de las especies para resolver este y varios problemas relacionados con la sistemática de la familia.

Cuerpo. Los anfarétidos tienen una región torácica anterior claramente distinta de la posterior o abdomen (Fig. 1A). El tórax presenta parápodos birrámeos, mientras que la región abdominal porta sólo neurópodos, aunque en algunos géneros se presentan notópodos rudimentarios en todos o algunos segmentos abdominales. El tórax incluye entre nueve (género *Mugga* Eliason, 1955; ahora *Sosane*) y 17 uncinígeros; la parte ventral de todos los segmentos, pero sobre todo la de los uncinígeros, presenta una pared corporal glandular, en la cual pueden distinguirse escudos glandulares. Debido a su gran tamaño, las células que forman esos escudos fueron nombradas "células ventrales gigantes" (o "Bauchriesenzellen" en alemán) por Hessle (1917).

El cambio entre el tórax y abdomen puede detectarse por la ausencia de notosetas y por la reducción (rudimentarios) o la completa pérdida de los notópodos (Fig. 1A). El número de segmentos en el abdomen incluye desde siete en *Grassleia* Solís-Weiss, 1993 hasta 90 en *Irana* Wesenberg-Lund, 1949 (ahora *Isolda*), y es muy variable dentro de los géneros, por lo que no es utilizado como carácter diagnóstico. El pigidio posee un ano terminal, frecuentemente con dos cirros laterales, rodeado por lóbulos o papilas (Fig. 4J, L).

Usualmente, la taxonomía de los anfarétidos se ha basado en el número de segmentos torácicos, número de branquias y la presencia/ausencia de paleas, entre otros. Sin embargo, numerosos caracteres han sido propuestos para separar a los anfarétidos, tanto a nivel de género como de especie (Jirkov 2011). La utilidad de estos caracteres ha estado bajo discusión y Salazar-Vallejo & Hutchings (2012) realizaron un análisis detallado de ellos, indicando la potencialidad y utilidad taxonómica de estas estructuras morfológicas. A continuación, se presenta un resumen de sus observaciones, que son muy valiosas para guiar la identificación de los anfarétidos:

Prostomio. El prostomio de los anfarétidos no presenta antenas, los ojos son simples y se distribuyen en hileras o en forma de manchas oculares (Fig. 1F); generalmente están presentes, aunque en los ejemplares preservados en alcohol pueden ser difíciles de observar. Los órganos nucales están situados en la parte posterior del lóbulo medio-superior (Fig. 1F), en algunos géneros también se presentan anillos glandulares en la parte posterior del prostomio. A pesar de que la forma del prostomio cambia por el movimiento de la boca y el nivel de extensión de los tentáculos bucales, su valor diagnóstico parece ser relevante (Fig. 2A) (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). El prostomio es relativamente pequeño, alargado, redondeado o puntiagudo (Fig. 2A) (Uebelacker 1984, Hilbig 2000, Hutchings 2000). Cuando los tentáculos están extendidos, los lóbulos no se distinguen, pero el prostomio frecuentemente se divide en un lóbulo medio-superior y un lóbulo posterior que rodea al superior en tres porciones, de tal manera que el margen prostomial anterior parece trilobulado (Fig. 1F). Varios tipos de prostomio, basados en su forma, han sido descritos (Jirkov 2001, 2008, 2011), y en la figura 2A se muestran los principales.

Papilas nefridiales. El tamaño relativo de los nefridios fue considerado por Hesle (1917) como un carácter diagnóstico. Se ha detectado la presencia de entre dos y cinco pares de nefridios, el primer par es excretor, se ubica y abre al exterior alrededor del quinto segmento; los nefridios restantes actúan como gonoductos y están presentes sólo en algunos segmentos anteriores. En varios géneros el primer par de nefridióporos puede migrar a la línea medio-dorsal y formar un anillo excretorio detrás de las branquias, sin embargo, no hay una explicación clara sobre la aparente ausencia de esta última condición en varias especies del mismo género. En este sentido, la una o dos papilas observadas entre las branquias del extremo izquierdo y derecho son las aperturas del primer par de nefridios. Por tanto, es necesario realizar estudios más detallados y análisis filogenéticos profundo para confirmar su utilidad taxonómica en la diferenciación de los taxa (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Bandas torácicas musculares. Estas bandas son similares a las registradas en algunos sabélidos, aunque en los anfarétidos es un carácter difícil de observar. En los sabélidos estas bandas son glandulares y su anchura relativa varía en el setígero 2, y aunque Jirkov (2008) separó a los géneros de anfarétidos con bandas completas de aquellos con bandas reducidas a un anillo dorsal, la visibilidad de esta banda varía en individuos de la misma especie, por lo que es necesaria una evaluación más detallada de sus características y variaciones para verificar su utilidad taxonómica (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Notópodos modificados. Los parápodos de los anfarétidos no poseen acículas y el número de notópodos modificados es una característica muy útil para separar grupos de géneros (Jirkov 2008, Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). En principio, la forma de los segmentos II al V es muy importante para la identificación a nivel genérico, pueden estar fusionados y formar alas laterales con neurosetas muy finas (subfamilia Melinninae), o estar más o menos libres entre sí y portar un número variado de notópodos, pero nunca neurosetas (subfamilia Ampharetinae). El primer notópodo puede estar alargado y orientado hacia adelante portando setas especializadas (paleas).

El segmento IV es el último del tórax anterior (Fig. 1A) y se separa del segmento V (primero del tórax posterior), por un diafragma, la única pared intersegmental interna en el tórax de los anfarétidos; ambos segmentos son unirrámeos. El segmento VI es reconocido por tener parápodos birrámeos (Fig. 1A), los notópodos son generalmente simples y cilíndricos, pero pueden tener pequeños lóbulos pre- y postsetales y cirros ventrales; los neurópodos son alargados con una sola hilera de numerosos uncinos y en algunas ocasiones pueden presentar un cirro dorsal.

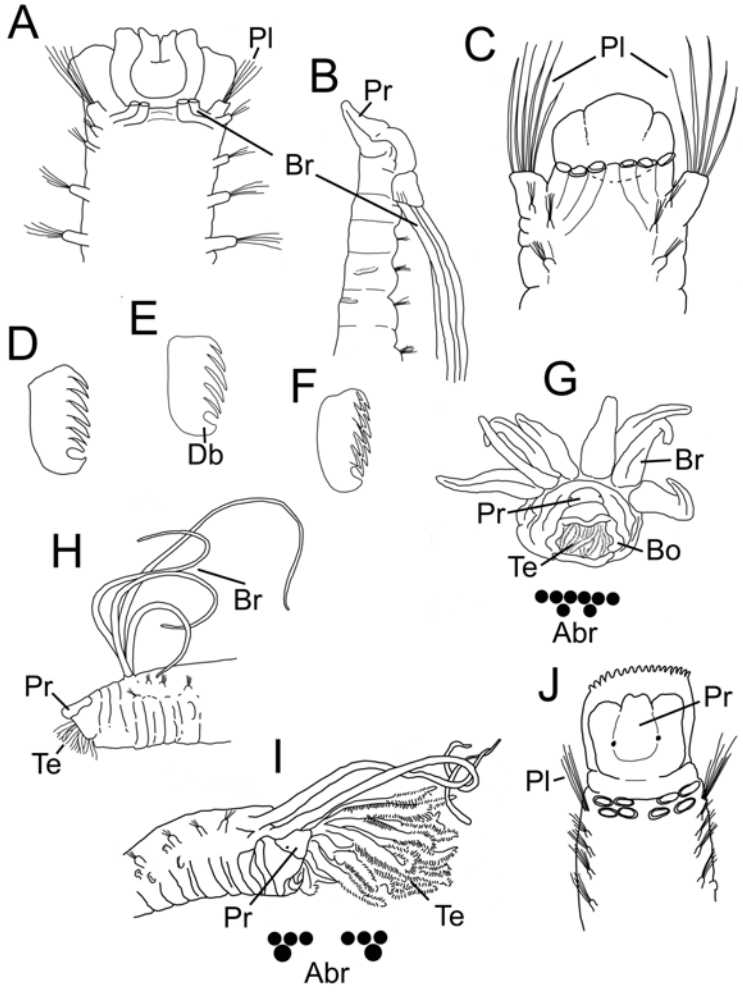


Figura 3. A) *Ecamphicteis elongata*, parte anterior, VD; B) *Auchenoplax crinita*, parte anterior, VL; C) *Eclysippe trilobata*, parte anterior, VD; D) *Melinnampharete gracilis*, uncino torácico; E) *Samytha californiensis*, uncino torácico; F) *Samytha sexcirrata*, uncino torácico; G) *Ampharete oculata* (= *Sabellides*), VF y arreglo branquial; H) *A. octocirrata* (= *Sabellides*), parte anterior, VL; I) *A. manriquei* (= *Sabellides*), parte anterior, VL y arreglo branquial; J) *Lysippe mexicana* (= *Pseudoampharete*), parte anterior, VD. (Abreviaturas: Abr= arreglo branquial; Bo= boca; Br= branquia; Db= diente basal; Pl= palea; Pr= prostomio; Te= tentáculo bucal; VD= vista dorsal; VL= vista lateral). Modificados de: A de Fauchald (1972); B de Ehlers (1887); C y J de Hilbig (2000); D, E y F de Hartman (1969); G e I de Salazar-Vallejo (1996); H de Holthe (1986).

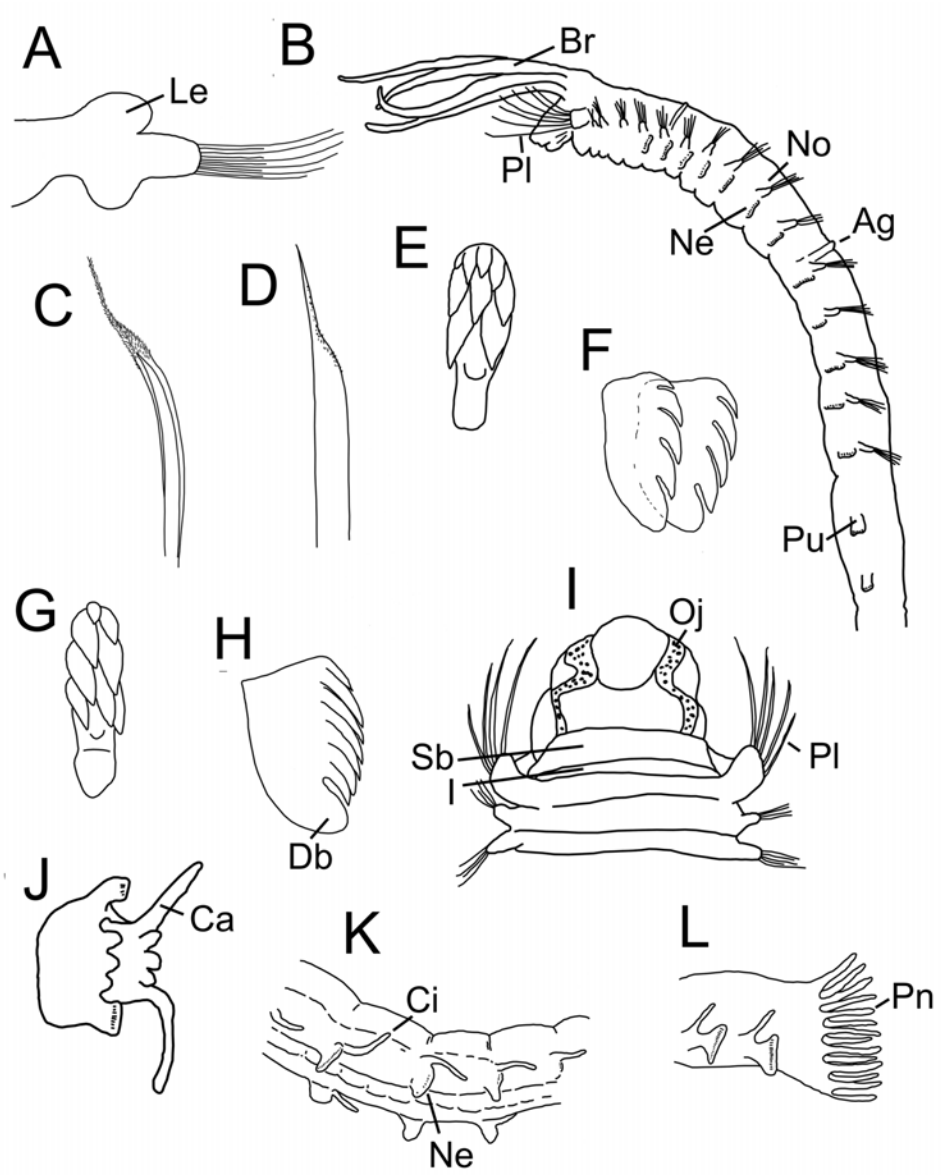


Figura 4. A) *Anobothrus trilobatus*, parápodo torácico; *A. gracilis*: B) región anterior, VL, C) notoseta modificada del setígero 8; D) *A. bimaculatus*, notoseta modificada; E) *Sosane sulcata*, uncino torácico; F) *S. procera*, uncino torácico; G) *Ampharete parvidentata*, uncino torácico; H) *A. e homa*, uncino torácico; I) *A. labrops*, parte anterior, VV (número romano= número de segmento); J) *A. finmarchica*, pigidio; *A. acutifrons*: K) segmentos abdominales, VL, L) pigidio. (Abreviaturas: Ag= anillo glandular; Br= branquia; Ca= cirro anal; Ci= cirro; Db= diente basal; Le= lóbulo neuropodial; Ne= neurópodo; No= notópodo; Oj= ojo; Pl= palea; Pn= papila anal; Pu= pínnula uncinígera; Sb= segmento bucal; VL= vista lateral; VV= vista ventral). Modificados de: A de Hartman (1969); B, C, I y J de Hilbig (2000); D de Fauchald (1972); E y G de Uebelacker (1984); F de Ehlers (1887).

El abdomen no porta notosetas y en algunos géneros se pueden presentar notópodos vestigiales (rudimentarios) en forma de lóbulos o papilas (Fig. 5B, D). Los uncinígeros siempre presentan una hilera de uncinos y pueden tener pequeños cirros dorsales (Figs. 4K, 6H) en el margen superior de los neurópodos (Holthe 1986, Fauchald & Rouse 1997).

Muchos autores no consideran al segmento con paleas como el primer setígero (Day 1964, Fauchald 1977a, Holthe 1986), mientras que otros sí lo incluyen (Hessle 1917, Hartmann-Schröder 1971). Esto implica que muchas de las diagnosis de los taxa no sean consistentes, especialmente si el término palea es utilizado únicamente para designar a las

setas claramente más grandes. Para evitar este tipo de confusiones en la clave taxonómica del capítulo, se indican los detalles generales del tamaño de las setas del segmento II, y este segmento siempre se incluye en el conteo del número de setígeros en el tórax. Sin embargo, además de que la parte anterior del tórax presenta una reducción y fusión diferencial de los segmentos, que en algunos casos varía incluso a nivel intraespecífico, el número de setígeros torácicos como característica diagnóstica es poco práctica. En su lugar, el uso del número de uncinígeros torácicos ha sido un carácter mejor aplicado en la discriminación de géneros y especies (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Número de uncinígeros torácicos. Los setígeros torácicos con notópodos modificados, junto con el tipo de neurópodos han sido ampliamente aceptados como características diagnósticas para identificar a los géneros de los anfarétidos. Particularmente, el número de segmentos torácicos con uncinígeros es uno de los caracteres más importantes que separan a los géneros (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). Jirkov (2008) rechazó su utilidad taxonómica; sin embargo, su argumento fue que encontró discrepancias en alrededor de 1% de los especímenes que examinó y que debido a que el número de animales analizados fue bajo, era necesario revisar más ejemplares para verificar su utilidad taxonómica. Es conveniente, para futuros trabajos taxonómicos, tener en mente la propuesta de Mackie (1994) de incluir en el conteo de los setígeros torácicos al primer setígero abdominal, ya que presenta el mismo tipo de neurópodo.

Setas y paleas. Con excepción de las setas modificadas que generalmente son anchas con las puntas hirsutas, como en los géneros *Anobothrus* Levinsen, 1884 y *Sosane* Malmgren, 1866, y la presencia de paleas (Fig. 1A), todas las setas de los anfarétidos son básicamente similares: limbadas en todos los parápodos birrámeos y algunas veces capilares en el tórax anterior. Las palea difieren de las setas capilares típicas al ser anchas y frecuentemente más largas que las notosetas de los parápodos vecinos. Las notosetas muy pequeñas son difíciles de caracterizar como más anchas que las notosetas siguientes, y a pesar de que su grosor relativo es poco notable, pueden catalogarse como paleas si están ubicadas en el segmento correcto, como indican Salazar-Vallejo & Hutchings (2012). Las paleas han sido utilizadas para separar los géneros desde Malmgren (1866); sin embargo, su asignación como un carácter diagnostico también ha sido cuestionado, debido a los problemas asociados con el conteo de los segmentos anteriores y la delimitación del primer segmento, que hace difícil comparar los primeros fascículos setales entre los taxa (Day 1964). A pesar de que no hay información sobre el número de ejemplares analizados, sobre la variabilidad observada ni si las variaciones están asociadas con el desarrollo de la región anterior del cuerpo, Jirkov (2008) indicó que dentro de un mismo género la forma de las paleas puede variar significativamente, que en dos especies clasificadas como *Ampharete* no hay paleas, y que las paleas pueden estar ausentes en algunos ejemplares de *Ampharete safronovae*. En este sentido, Hilbig (2000) recomendó transferir las especies sin paleas a otro género, indicando que las notosetas del segundo segmento deberían ser consideradas como paleas, independientemente de su tamaño, y seguir usando su presencia o ausencia para separar los géneros. Desde luego, es necesario realizar estudios detallados para definir correctamente los segmentos aquetos en los anfarétidos adultos y clarificar la posición de las setas anteriores (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Debido a la fusión de los segmentos anteriores hay una pérdida de setas en algunos géneros. En la subfamilia Ampharetinae el segmento II puede estar ensanchado y portar paleas o capilares delgados, o carecer de setas. Generalmente las notosetas limbadas aparecen a partir del segmento IV y están bien desarrolladas en el segmento VI. Las neurosetas faltan entre los segmentos II y V (Fig. 1A), aunque en la subfamilia Melinninae se presentan espinas, llamadas setas aciculares, en los neurópodos de los segmentos II-IV ó II-V (Fig. 1I); en algunos géneros de esta subfamilia también faltan las neurosetas en el segmento VI. En algunos géneros de Melinninae, sobre el segmento III (algunas veces en el IV) se presenta un par de ganchos gruesos en posición dorsal (Fig. 1I). Esta subfamilia, además, se característica por la presencia de una membrana dorsal, lisa o crenulada, en el segmento V (Fig. 1B, D, I), que usualmente es llamada cresta dorsal.

Los uncinos invariablemente inician en el segmento VI, pueden tener formas distintas entre las especies. Los uncinos se asientan en tori que surgen de la pared corporal como proyecciones llamadas pínnulas uncinígeras (Fig. 5D) (Rouse & Pleijel 2001). En general, un uncino es una pequeña placa

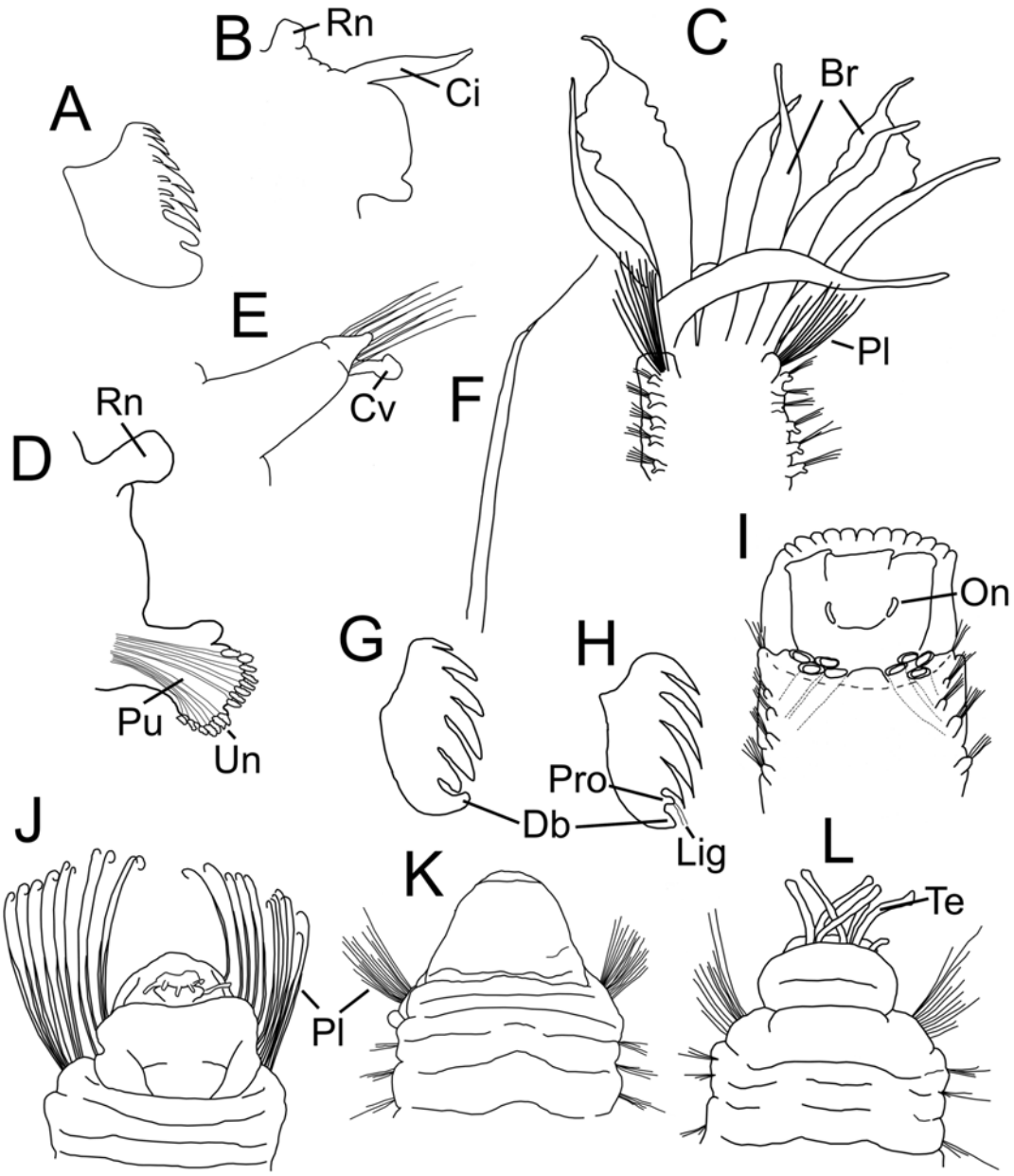


Figura 5. A) *Lysippe annectens* (=*Paralysippe*), uncino torácico; B) *Hobsonia florida*, parápodo abdominal; *Amphicteis scaphobranchiata*: C) región anterior, VD, D) parápodo abdominal; *A. mucronata*: E) parápodo torácico, F) palea; G) *A. gunneri*, uncino torácico; H) *A. glabra*, uncino torácico; I) *L. labiata*, parte anterior, VD; J) *A. uncopalea*, parte anterior, VV; K) *A. obscurior*, parte anterior, VV; L) *A. orphnius*, parte anterior, VV. (Abreviaturas: Br= branquia; Ci= cirro; Cv= cirro ventral; Db= diente basal; Lig= ligamento; On= órgano nucal; Pl= palea; Pro= punto rostral; Pu= pínnula uncinígera; Rn= rudimento notopodial; Te= tentáculo bucal; Un= uncino; VD= vista dorsal; VV= vista ventral). Modificados de: A, C, E, F, e I de Hilbig (2000); B de Banse (1979); D y G de Uebelacker (1984); H de Hartman (1969); J, K y L de Chamberlin (1919).

comprimida triangular o rectangular (Fig. 4E-H), con una hilera longitudinal de dientes, de diferente tamaño en Melinninae, y de una a cinco hileras, generalmente irregulares, en Ampharetinae. Además de estos dientes, existe un pequeño diente en la base del uncino llamado "punto rostral" que sirve para fijar un ligamento (Fig. 5H), y un "diente basal" redondeado, frecuentemente grande, situado en la base del uncino (Figs. 3D–F, 5G).

En los adultos todos los uncinos son similares, pero en juveniles su forma y tamaño varían ampliamente, incluso entre los ubicados en la parte superior e inferior de la misma rama parapodial (Uebelacker 1984). Aparentemente, los primeros uncinos de las larvas son pequeños y con una cresta de dientes, posteriormente son más grandes con pocas hileras de dientes. El número de hileras es con frecuencia constante a nivel de género. Por ejemplo, en *Amphicteis* Grube, 1850, *Isolda* Müller, 1858 y *Melinna* Malmgren, 1866 tienen una sola hilera (pectinados), mientras que en *Ampharete* Malmgren, 1866 los dientes están arreglados en dos hileras. De la misma manera, el número de dientes por hilera es generalmente constante entre las especies (Rouse & Pleijel 2001).

Tentáculos. La presencia de diferentes tipos de tentáculos, lisos, pinnados o papilosos podrían ser usados para separar géneros; sin embargo, dos tipos o tamaños de tentáculos podrían estar presentes en la misma especie y por tanto, una evaluación más detallada sobre su homología es requerida para verificar su utilidad taxonómica. Además, es necesario considerar que los tentáculos pueden perderse durante la fijación y preservación, o que su tamaño relativo puede cambiar durante la ontogenia o durante los procesos de regeneración. A pesar de esto, Hilbig (2005) estableció que el tamaño de los tentáculos debería ser usado para separar algunos géneros de Melinninae. Los tentáculos se pueden dividir en tres tipos de acuerdo con la ornamentación de su superficie: lisos, pinnados o papilosos. Los dos últimos deberían ser considerados como distintos debido a la abundancia relativa de las proyecciones a lo largo del tentáculo: si las proyecciones de la pared tentacular son laterales son referidas como pinnados, mientras que si las proyecciones son abundantes y arregladas en forma irregular son considerados como papilosos (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

La cavidad bucal está ubicada debajo del prostomio (Fig. 1C, E). Los delgados tentáculos bucales están insertos en la parte dorsal dentro de la cavidad bucal y pueden ser retraídos dentro de ella. Ocasionalmente, uno o dos tentáculos son más grandes y no pueden ser retraídos en la cavidad bucal (Rouse & Pleijel 2001). En términos generales, los tentáculos de los poliquetos poseen un canal cilado, pero en los anfarétinos, además, presentan proyecciones carnosas. Aparentemente *Gnathampharete* Desbruyères, 1978 no presenta tentáculos, aunque esto parece ser un error de interpretación (Mackie 1994). Estudios larvales han mostrado que los tentáculos, o al menos parte de ellos, se originan por delante de la prototroca larvaria (Cazaux 1982), y por tanto, serían de origen prostomial (Rouse & Pleijel 2001). En los adultos, como los tentáculos emergen de la cavidad bucal, se les ha asignado un origen peristomial (Fauchald & Rouse 1997). De hecho, parece ser que algunos de ellos son prostomiales y otros peristomiales, ya que en varias especies dos tipos de tentáculos pueden estar presentes. Desde luego, es necesaria una evaluación más profunda sobre la homología de los tentáculos, sobre todo porque pueden perderse durante la fijación y preservación, o su tamaño relativo puede cambiar durante la ontogenia o por procesos de regeneración (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Tzetlin (2005) observó que, aparte de los tentáculos, existen órganos faríngeos (maxilas) bien desarrollados en la parte ventral de la cavidad bucal de algunas especies de anfarétidos (*Adercodon pleijeli* Mackie, 1994), sugiriendo que estos dientes son funcionales y podrían estar presentes en muchos anfarétidos.

Branquias. Las branquias se presentan en todos los anfarétidos, excepto en *Emaga* Hartman, 1978 y *Uschakovius* Laubier, 1973, aunque esta condición es cuestionable debido a dudas sobre la taxonomía de estos géneros (Rouse & Pleijel 2001). El número de pares branquiales es un carácter taxonómico importante, aunque frecuentemente se pierden y sólo se observan las cicatrices; pueden presentar dos, tres o cuatro pares de branquias (Fig. 2B). Generalmente son lisas y cilíndricas (Fig. 1A), pero también pueden ser foliáceas (Fig. 5C), pinnadas (papilas laterales) (Fig. 1H) e incluso tener una serie de lamelas laterales. Las branquias están usualmente desplazadas anteriormente y varias agrupadas como dos pares sobre cada uno de los segmentos siguientes, o agrupadas como tres pares sobre un segmento y un par adicional ligeramente atrás de las branquias precedentes (Fig. 2B). Están asociadas con los segmentos II al V cómo máximo, aunque hay una tendencia a que los segmentos se fusionen diferencialmente durante el desarrollo de la especie. Regularmente están distribuidas en una hilera más o menos transversal sobre los segmentos II y III (Fig. 2B). En ejemplares pequeños o maltratados es casi imposible determinar el número de branquias.

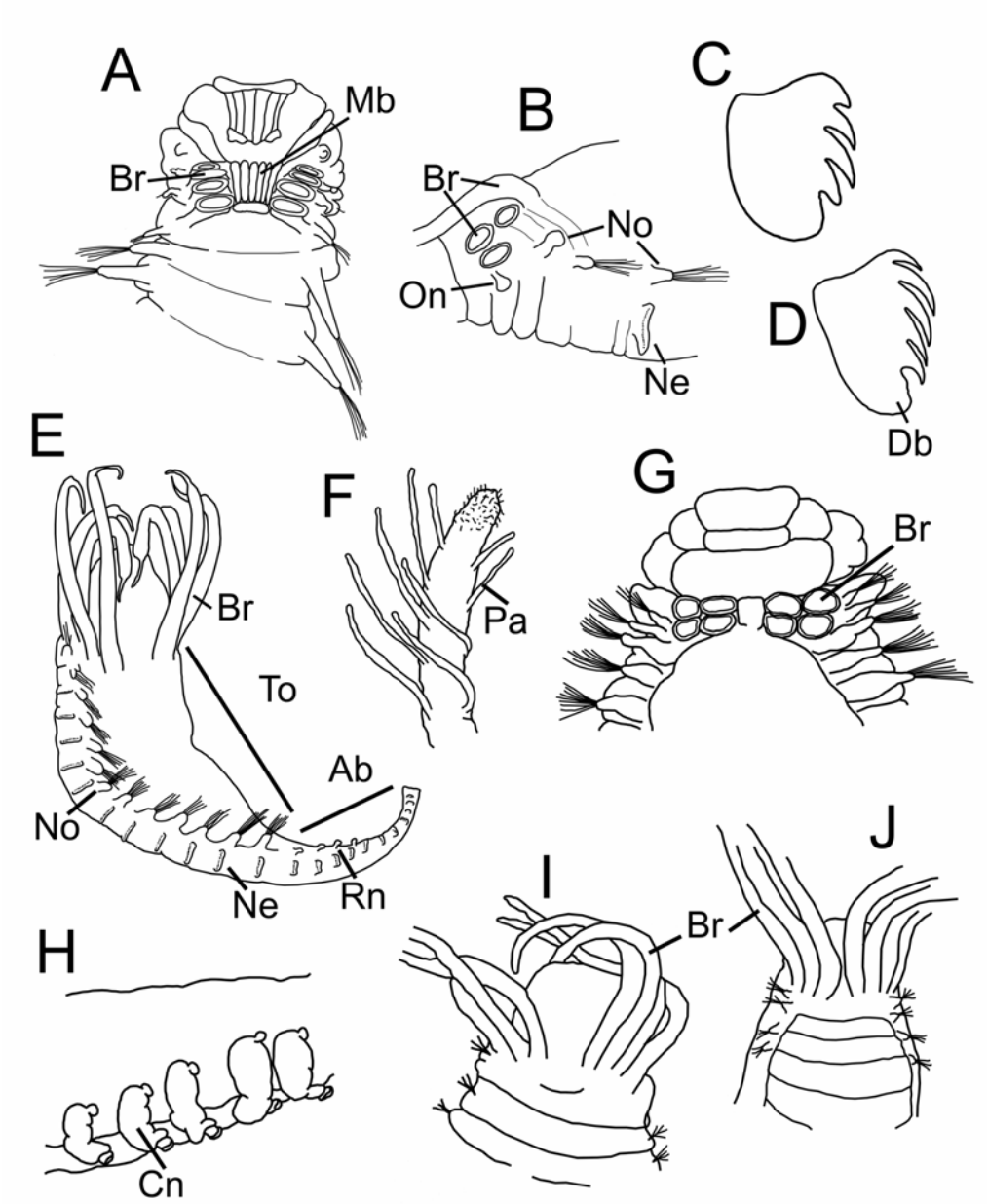


Figura 6. A) *Amage corrugata* (=*Mexamage*), parte anterior, VD; B) *Amage scutata* (=*Paramage*), segmentos anteriores, VL; *A. tumida*: C) uncino torácico con cuatro dientes, D) Uncino torácico con cinco dientes; E) *A. anops*, cuerpo, VD; F) *Ampharete lineata* (=*Asabellides*), punta del tentáculo bucal; *Amphysamyta bioculata* (=*Mooresamytha*): G) región anterior, VD, H) segmentos abdominales, VL; I) *A. galapagensis*, parte anterior, VD; J) *A. fauchaldi*, VD. (Abreviaturas: Ab= abdomen; Br= branquia; Cn= cirro neuropodial; Db= diente basal; Mb= membrana branquial; Ne= neurópodo; No= notópodo; On= órgano nucal; Pa= papila; Rn= rudimento notopodial; To= tórax; VD= vista dorsal; VL= vista lateral). Modificados de: A de Fauchald (1972); B, E y F de Hilbig (2000); C y D de Ehlers (1887); G y H de Williams (1987); I y J de Solís-Weiss & Hernández-Alcántara (1994).

Russell (1987) describió *Paedampharete acutiseries*, encontrando una progresión en varias características morfológicas desde juveniles hasta adultos: en juveniles hay dos pares de branquias, pocos tentáculos largos, notosetas cubiertas en setígeros anteriores y pocos uncinígeros torácicos y abdominales. Por tanto, el análisis de ejemplares adultos es esencial para una adecuada identificación de los anfarétidos (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Filamentos branquiales. Las diferencias en las características de la superficie de las branquias entre los taxa no son claras, y según Jirkov (2008), las branquias pinnadas se desarrollan a partir de branquias lisas. A pesar de esto, los filamentos branquiales podrían caracterizar a los géneros, ya que pueden ser: lisas, frecuentemente ensanchadas en la parte media, pinnadas (con pocas papilas laterales), con muchas papilas laterales, o papilosas (con abundantes papilas en toda la superficie branquial) (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). *Isolda* y *Phylloamphicteis* con dos pares de branquias pinnadas y dos pares lisos (Fauchald 1977a), e *Irana* con dos pares de branquias pinnadas y un par liso, son los únicos géneros con branquias mixtas, lisas y pinnadas.

Claves

En particular, la clave taxonómica que se presenta en este capítulo incluye las 65 especies registradas hasta el momento en los mares de América tropical, pertenecientes a 20 géneros (después de las sinonimizaciones propuestas por Jirkov (2011)). Debido a que este trabajo no tiene el objetivo de ser un catálogo de ilustraciones de las especies, las ilustraciones de referencia utilizadas en la clave en algunas ocasiones no corresponden directamente a cada una de las especies referidas, ya que la estructura de las figuras tiende a mostrar el detalle morfológico del carácter o la combinación de los caracteres diagnósticos que definen y separan a las especies.

Dentro de la clave taxonómica de los géneros y al final del nombre de las especies en las claves respectivas, y con el fin de orientar al usuario sobre la taxonomía de estos taxa y facilitar su identificación, se incluyen entre paréntesis los géneros que han sido sinonimizados de acuerdo con la propuesta de Jirkov (2011) y enlistados por Read & Fauchald (2019) en el World Register of Marine Species (WoRMS). Debido a la elevada cantidad de géneros monotípicos y al incremento en el número de géneros sinonimizados en los últimos años, esta información adicional será muy útil para relacionar más fácilmente los datos que sobre su taxonomía y distribución han sido registrados previamente en la literatura regional. Además, se incluye información sobre la presencia de cada especie en las cuatro grandes áreas marinas de América tropical: Costa occidental de Baja California (B), Pacífico oriental tropical, incluyendo el golfo de California (P), golfo de México (G) y Caribe (C). Los registros considerados con una distribución cuestionable son indicados con una Q.

En este mismo sentido, a pesar de que no todos los géneros de anfarétidos han sido registrados en los mares de América tropical, y con el único fin de apoyar las futuras identificaciones de estos poliquetos, en la figura 1 también se presentan ilustraciones sobre los principales tipos de prostomio (Fig. 2A) y sobre el origen de las branquias (Fig. 2B) de diferentes géneros, de acuerdo con las propuestas de Jirkov (2001, 2008, 2011).

Clave a subfamilias y géneros

1 Segmentos II-IV ó II-V con neurosetas aciculares finas, neurópodos de segmentos restantes con uncinos; con o sin ganchos dorsales post-branquiales (Fig. 1I) ……. Melinninae **2**
– Segmentos II-V sin neurosetas; sin ganchos dorsales post-branquiales ... Ampharetinae **4**

2(1) Con ganchos dorsales post-branquiales (usualmente un par) (Fig. 1I) **3**
– Sin ganchos dorsales post-branquiales (Fig. 1J); segmento V con cresta dorsal entre notópodos; 10–12 uncinígeros torácicos .... *Melinnopsis* McIntosh, 1885 (= *Amelinna* Hartman, 1969; *Melinnexis* Annenkova, 1931)

3(2) Cuatro pares de branquias lisas; cresta dorsal sobre el segmento V con margen crenulado (Fig. 1B, D, G) ..... *Melinna* Malmgren, 1866
– Dos pares de branquias lisas y dos pares de branquias pinnadas; cresta dorsal sobre el segmento V con margen liso (Fig. 1H, I) ..... *Isolda* Müller, 1858

4(1) Con dos pares de branquias **5**
– Con tres o más pares de branquias **6**

5(4) Catorce uncinígeros torácicos; primer setígero con paleas (Fig. 3A) .....
…… *Ecamphicteis* Fauchald, 1972 *E. elongata* Fauchald, 1972 (B, P)
– Doce uncinígeros torácicos; primer setígero sin paleas; primeros uncinos arreglados en una hilera larga; prostomio puntiagudo (Fig. 3B) ..... *Auchenoplax* Ehlers, 1887.....
..... *A. crinita* Ehlers, 1887 (C)

6(4) Con 3 pares de branquias (Fig. 3C) **7**
– Con 4 pares de branquias (Fig. 3G, I) **10**

7(6) Con paleas en el primer setígero (Fig. 3C) **8**
– Sin paleas en el primer setígero **9**

8(7) Segmento V o VI con cresta dorsal; paleas poco desarrolladas .....
..... *Melinnampharete* Annenkova, 1937
– Sin cresta dorsal; paleas bien desarrolladas (Fig. 3C) ……. *Eclysippe* Eliason, 1955 .....
..... *E. trilobata* (Hartman, 1969) (B, P)

9(7) Con 15 setígeros torácicos ..... *Samythella* Verrill, 1873 (Fig. 2A) .....
..... *S. elongata* Verrill, 1873 (B, P, Q en ambas)
– Con 17 setígeros torácicos ..... *Samytha* Malmgren, 1866

10(6) Prostomio sin lóbulos (Fig. 2A) **11**
– Prostomio trilobulado (Fig. 2A) **13**

11(10) Tres pares de branquias lameladas y un par cilíndrico (Fig. 5C); cada grupo branquial arreglado en dos pares anteriores y dos posteriores .....
……. *Phyllocomus* Grube, 1877 (Fig. 2A) (= *Schistocomus* Chamberlin, 1919) .....
..... *P. hiltoni* (Chamberlin, 1919) (P) (C, Q)
– Cuatro pares de branquias cilíndricas **12**

12(11) Branquias en dos segmentos, 3 pares en el segmento II y un par en el segmento III; neurópodos abdominales sin cirros dorsales .....
..... *Amphisamytha* Hessle, 1917 (= *Mooresamytha* Williams, 1987)
– Branquias en tres segmentos, II, III y IV ..... *Decemunciger* Zottoli, 1982 ... diez uncinígeros torácicos ..... *D. apalea* Zottoli, 1982 (C)

13(10) Prostomio trilobulado tipo *Amphicteis*, con órganos nucales prominentes transversos, lóbulo medio simple, anteriormente redondeado (Fig. 2A) ..... *Amphicteis* Grube, 1850
– Prostomio trilobulado tipo *Ampharete* o *Amage*, sin órganos nucales (si presentes, poco prominentes) (Fig. 2A, B) **14**

14(13) Uncinígeros torácicos posteriores desplazados dorsalmente; branquias en una hilera transversa; paleas desarrolladas (Fig. 4B) **15**
– Uncinígeros torácicos no modificados; branquias en dos grupos de dos pares cada una; paleas pequeñas o ausentes **16**

15(14) Notópodos torácicos ligeramente desplazados dorsalmente, conectados por un anillo glandular (Fig. 4B), generalmente el quinto (4–6) a partir del último parápodo torácico .... *Anobothrus* Levinsen, 1884 (Fig. 2B)
– Notópodos torácicos posteriores aplanados y desplazados dorsalmente, el último, segundo o tercero a partir del último parápodo torácico ..... *Sosane* Malmgren, 1866 (Fig. 2B)

16(14) Con setas (paleas) a partir del segmento II (Fig. 1A) **17**
– Sin setas (paleas) en el segmento II (setas a partir del segmento III) (Fig. 6A, E); con 11 o menos uncinígeros torácicos; lóbulo medio del prostomio relativamente grande, con incisión anterior (Fig. 6E) ..... *Amage* Malmgren, 1866 (Fig. 2A, B) (= *Egamella* Fauchald, 1972; *Mexamage* Fauchald, 1972; *Paramage* Caullery, 1944)

17(16) Con hasta 11 uncinígeros torácicos; segmentos III y IV con notópodos reducidos; prostomio sin crestas glandulares ..... *Edencamera* Zottoli, 1982 . *E. palea* Zottoli, 1982 (C)
– Con más de 11 uncinígeros torácicos; notópodos de tamaño similar en todo el tórax **18**

18(17) Notópodos torácicos con cirros ventrales; uncinos torácicos con una sola hilera de dientes; lóbulos notopodiales rudimentarios (Fig. 5B) ..... *Hobsonia* Banse, 1979 .... *H. florida* (Hartman, 1951) (G, C)
– Notópodos torácicos sin cirros ventrales; uncinos torácicos con más de una hilera de dientes **19**

19 (18) Con 12-14 uncinígeros torácicos; labio bucal inferior prolongado, en forma de cuchara, crenulado (Fig. 5I) ..... *Lysippe* Malmgren, 1866 (Fig. 2B) (= *Paralysippe* Williams, 1987; *Pseudampharete* Hilbig, 2000)
– Con 11–12 uncinígeros torácicos; labio bucal inferior no prolongado, liso o crenulado; con cuatro pares de branquias; tentáculos bucales pinnados (papilosos) .... *Ampharete* Malmgren, 1866 (Fig. 2A, B) (= *Asabellides* Annenkova, 1929; *Sabellides* Milne-Edwards *in* Lamarck, 1838)

Clave a especies
Amage **Malmgren, 1866**

1 Dos pares de branquias, nueve uncinígeros torácicos; primeros uncinos arreglados en hilera corta, similar a la hilera de los restantes uncinígeros .... *A. quadribranchiata* (Fauchald, 1972) (= *Egamella*) (B, P)
– Cuatro pares de branquias, más de nueve uncinígeros torácicos **2**

2(1) Branquias parcialmente arregladas en segmentos sucesivos: 2 pares en II y 1 par en III y IV (Fig. 6B), cuerpo alargado con prostomio pequeño (Fig. 6B) .... *A. scutata* (Moore, 1923) (= *Paramage*) (B, P)
– Branquias arregladas sobre cuatro segmentos sucesivos (II a V) **3**

3(2) Con 11 setígeros torácicos, todos uncinígeros; labio inferior bucal y membrana branquial claramente crenuladas (Fig. 6A) ..... *A. corrugata* (Fauchald, 1972) (= *Mexamage*) (B)
- Con 14 setígeros torácicos; 11 uncinígeros torácicos **4**

4(3) Branquias largas, más del doble del ancho del cuerpo (casi de la mitad del largo el cuerpo) ..... *A. delus* (Chamberlin, 1919) (B, P)
– Branquias cortas, alrededor del doble del ancho del cuerpo (Fig. 6E) **5**

5 (4) Uncinos torácicos con 4–5 dientes sobre el diente basal (Fig. 6C, D) ..... *A. tumida* Ehlers, 1887 (C)
– Uncinos torácicos con 6 dientes sobre el diente basal ..... *A. anops* (Johnson, 1901) (B)

Ampharete **Malmgren, 1866**

1 Segmento II sin setas, doce uncinígeros torácicos ..... *A. lineata* (Berkeley & Berkeley, 1943) (= *Asabellides*) (B, P, Q en ambas)
– Segmento II con setas **2**

2(1) Con 11 uncinígeros torácicos **3**
– Con 12 uncinígeros torácicos **5**

3(2) Branquias arregladas en hilera continua con seis filamentos, y dos posteriores entre las branquias internas (Fig. 3G); uncinos torácicos con 2 hileras de 4–5 dientes ..... *A. oculata* (Webster, 1879) (= *Sabellides*) (C)
– Branquias arregladas en dos grupos separados entre sí (Fig. 3I); uncinos torácicos con una hilera de 3–5 dientes **4**

4(3) Branquias largas (Fig. 3H); cada grupo branquial arreglado en hilera transversa ..... *A. octocirrata* (Sars, 1835) (= *Sabellides*) (C, Q)
– Branquias cortas arregladas en dos grupos, cada uno con tres filamentos, y uno en posición ligeramente posterior (Fig. 3I) ..... *A. manriquei* (Salazar-Vallejo, 1996) (= *Sabellides*) (B, P)

5(2) Segmento II con setas capilares delgadas **6**
– Segmento II con setas gruesas y anchas (paleas) (Fig. 4I) **7**

6(5) Segmento II con pocas setas capilares, muy cortas (difíciles de observar); uncinos torácicos con dos hileras de 3–4 dientes cada una (Fig. 4G) ..... *A. parvidentata* Day, 1973 (C)
– Segmento II con 11 setas capilares con punta fina, recta o ligeramente curvada; uncinos torácicos con una hilera de 6–7 dientes sobre el diente basal (Fig. 4H) ..... *A. homa* Chamberlin, 1919 (P)

7(5) Porción ventral del prostomio con una banda de manchas oculares (Fig. 4I); segmento bucal y segmento I separados ..... *A. labrops* Hartman, 1961 (B, P)
– Labio superior bucal sin manchas oculares; segmento bucal y segmento I fusionados ventralmente (forman un labio) **8**

8(7) Abdomen con 17 uncinígeros ..... *A. goesi* Malmgren, 1866 (P, Q)
– Abdomen con menos de 17 uncinígeros **9**

9(8) Abdomen con más de 12 uncinígeros **10**
– Abdomen con 12 uncinígeros **11**

10(9) Con un par de cirros anales, sin papilas anales; uncinos torácicos con 8–9 dientes sobre el diente basal; abdomen con 13 uncinígeros ..... *A. arctica* Malmgren, 1866 (B, P, Q en ambas)
– Con 2 cirros anales y alrededor de 6–8 papilas redondeadas (no cirros) (Fig. 4J); uncinos torácicos con doble hilera de dientes con 5-6 dientes sobre diente basal; abdomen con 13 (12–14?) uncinígeros ..... *A. finmarchica* (Sars, 1864) (B)

11(9) Últimos 14 uncinígeros (últimos 2 torácicos y 12 abdominales) con un cirro largo sobre cada neurópodo (Fig. 4K); con 2 cirros anales largos, y largas papilas cirriformes (Fig. 4L) ... . *A. acutifrons* (Grube, 1860) (P, Q)
– Todos los neurópodos abdominales con cirros reducidos o sin cirros **12**

12(11) Uncinígeros abdominales con cirros cortos sobre los neurópodos; con 2 cirros anales largos y varios cortos ..... *A. lindstroemi* Malmgren, 1867 (G, Q)
– Uncinígeros abdominales sin cirros sobre los neurópodos; con 2 cirros anales largos, y pequeñas papilas redondeadas ..... *A. sombreriana* McIntosh, 1885 (C)

Amphicteis **Grube, 1850**

1 Par branquial anterior foliáceo con margen festoneado, otras branquias cilíndricas (Fig. 5C) .. .. *A. scaphobranchiata* Moore, 1906 (B, P) (G, C, Q en ambas)
– Todas las branquias cilíndricas **2**

2(1) Paleas con mucrones largos, delgados, puede estar redondeada si el mucrón está desgastado (Fig. 5F) ..... *A. mucronata* Moore, 1923 (B)
– Paleas terminan en punta, sin mucrón **3**

3(2) Paleas largas con la punta muy delgada que se dobla formando un rizo (Fig. 5J) .... *A. uncopalea* Chamberlin, 1919 (P)
– Paleas uniformemente curvas en toda su longitud, con punta recta **4**

4(3) Uncinos torácicos con 4–6 dientes sobre el diente basal, en una sola hilera **5**
– Uncinos torácicos con 7 dientes sobre el diente basal, en una sola hilera **6**

5(4) Prostomio con muchas manchas oculares; uncinos torácicos con 6 dientes sobre el diente principal (Fig. 5G) ..... *A. gunneri* (Sars, 1835) (P, G, C, Q en todas)
– Prostomio sin manchas oculares; uncinos torácicos con 4–6 dientes sobre el diente principal (Fig. 5H) ..... *A. glabra* Moore, 1905 (P, Q)

6(4) Con un largo y bien definido labio inferior bucal (Fig. 5K) .... *A. obscurior* Chamberlin, 1919 (P)
– Con un conspicuo labio inferior bucal, que junto con los márgenes laterales le dan una forma semicircular (Fig. 5L) ..... *A. orphnius* Chamberlin, 1919 (P)

Amphisamytha **Hessle, 1917**

1 Cada grupo branquial arreglado en dos branquias anteriores y dos posteriores (Fig. 6G); neurópodos abdominales con cirros dorsales (Fig. 6H) .... *A. bioculata* (Moore, 1906) (= *Mooresamytha*) (B, P)
– Cada grupo branquial arreglado en tres branquias anteriores y una posterior; neurópodos abdominales sin cirros dorsales **2**

2(1) Grupos branquiales bien separados entre sí (Fig. 6I) ..... *A. galapagensis* Zottoli, 1983 (P)
– Grupos branquiales contiguos (Fig. 6J) .... *A. fauchaldi* Solís-Weiss & Hernández–Alcántara, 1994 (P)

Anobothrus **Levinsen, 1884**

1 Notópodos torácicos posteriores con lóbulos expandidos (Fig. 4A) .... *A. nasuta* (Ehlers, 1887) (C)
– Notópodos torácicos posteriores sin lóbulos expandidos **2**

2(1) Setígero 10 ó 12 modificados con un anillo glandular (Fig. 4B); setas modificadas con punta pilosa (Fig. 4C) **3**
– Setígero 10 modificado, sin anillo glandular; con setas modificadas oblicuamente terminadas en punta pilosa (Fig. 4D) ..... *A. bimaculatus* Fauchald, 1972[1] (B, P)

3(2) Anillo glandular en el setígero 12 (uncinígero 8); 16 setígeros torácicos (12 uncinígeros) (Fig. 4B) ..... *A. gracilis* (Malmgren, 1866) (B)
– Anillo glandular en el setígero 10 (uncinígero 7); 14 setígeros torácicos (11 uncinígeros) .... *A. mancus* Fauchald, 1972[1] (P)

Comentario
1) *Anobothrus bimaculatus* y *A. mancus* fueron descritas con 11 uncinígeros torácicos; sin embargo, es necesario revisar con detalle los tipos para verificar esta condición, de no confirmarse podrían ser ubicados en otro género.

Isolda **Müller, 1858**

1 Notosetas a partir del setígero 2 (Fig. 1H) ..... *I. bipinnata* Fauchald, 1977 (P, Q) (C)
– Notosetas a partir del setígero 3 (Fig. 1I) ..... *I. pulchella* Müller, 1858 (B, P, Q en ambas) (G, C)

Lysippe **Malmgren, 1866**

1 Con 15 setígeros torácicos (sin incluir las paleas); con 12 uncinígeros torácicos, paleas pequeñas (Fig. 3J) ..... *L. mexicana* Fauchald, 1972 (= *Pseudampharete*) (B, P)
– Con más de 15 setígeros **2**

2(1) Con 16 setígeros torácicos (sin incluir paleas); con 13 uncinígeros torácicos; labio inferior bucal grande (Fig. 5I) ..... *L. labiata* Malmgren, 1866 (B)
– Con 17 setígeros torácicos (sin incluir paleas); con 14 uncinígeros torácicos, prostomio sin anillos glandulares ..... *L. annectens* Moore, 1923[2] (= *Paralysippe*) (B, P) (C, Q)

Comentario
2) En el Golfo de México ha sido registrada una forma cercana a *Paralysippe annectens* que es necesario revisar con detalle; a pesar de la variabilidad intra-específica que muestran varios caracteres morfológicos en esta especie, los ejemplares podrían corresponder a una especie distinta.

Melinna **Malmgren, 1866**

1 Tórax con 15 setígeros ..... *M. plana* Fauchald, 1972[3] (P)
– Tórax con más de 15 setígeros **2**

2(1) Tórax con 17 setígeros ..... *M. profunda* Augener, 1906 (C)
– Tórax con más de 17 setígeros **3**

3(2) Con noto- y neurosetas en el segmento V (Fig. 1C) **4**
– Sin neurosetas en el segmento V (setígero 4), sólo con notosetas **7**

4(3) Cresta dorsal forma un canal profundo angosto, el margen crenulado ocupa menos de 1/4 del ancho del cuerpo (Fig. 1B) ..... *M. exilia* Fauchald, 1972 (P)
– Cresta dorsal forma una bolsa superficial, el margen crenulado ocupa más de la mitad del ancho del cuerpo (Fig. 1D) **5**

5(4) Quince segmentos con notosetas (a partir del segmento V); cresta dorsal con crenulaciones centrales mayores que las laterales (Fig. 1C) ..... *M. heterodonta* Moore, 1923 (P)
– Dieciséis segmentos con notosetas (a partir del segmento IV, muy pequeñas); cresta dorsal con crenulaciones similares (Fig. 1G) **6**

6(5) Numerosos tentáculos bucales de tamaño similar, casi de la misma longitud que las branquias; cresta dorsal con 10–20 crenulaciones ..... *M. cristata* (Sars, 1851) (G, C)
– Con 10 tentáculos bucales, el par medio mayor; cresta dorsal con 8–10 crenulaciones (Fig. 1E) ..... *M. parumdentata* Ehlers, 1887 (C)

7(3) Todas las branquias de tamaño y forma similar **8**
– Par branquial central menor, digitiforme ..... *M. tentaculata* Fauchald, 1972 (P)

8(7) Branquias con bandas transversas obscuras; con 2 hileras transversas de manchas oculares sobre el prostomio (Fig. 1F) ..... *M. oculata* Hartman, 1969 (B, P)
– Branquias sin bandas pigmentadas (Fig. 1D); con 2 pequeñas manchas oculares sobre el prostomio **9**

9(8) Cresta dorsal fuertemente festoneada con 7–20 crenulaciones ..... *M. maculata* Webster, 1879 (G, C)
– Cresta dorsal ligeramente festoneada con 4–8 crenulaciones pequeñas y redondeadas (Fig. 1D) ..... *M. palmata* Grube, 1870 (C, Q)

Comentario

3) Es necesario hacer una revisión detallada para ubicar correctamente a *Melinna plana*. La diagnosis original, basada en un sólo ejemplar, menciona que la cresta dorsal es lisa (característica que compartiría con *Isolda*) y no menciona la morfología branquial, aunque los dibujos muestran las cuatro branquias lisas, característica de *Melinna*.

Melinnampharete **Annenkova, 1937**

1 Con 14 setígeros torácicos; uncinos torácicos con 7 dientes sobre el diente basal (Fig. 3D) ..... *M. gracilis* Hartman, 1969 (B, P)
– Con 17 setígeros torácicos; uncinos torácicos con 5 dientes sobre el diente basal ..... *M. eoa* Annenkova, 1937 (P)

Melinnopsis **McIntosh, 1885**

1 Con 10 uncinígeros torácicos; todos los tentáculos bucales de tamaño similar ..... *M. moorei* (Hartman, 1960) (B, P)
– Con más de 10 uncinígeros torácicos **2**

2(1) Con 12 uncinígeros torácicos; un tentáculo bucal largo .... *M. abyssalis* Hartman, 1969 (= *Amelinna*) (P)
– Con 13 uncinígeros torácicos ..... *M. monocera* Augener, 1906 (= *Melinnexis*) (C)

Samytha **Malmgren, 1866**

1 Abdomen con más de 19 setígeros; dientes de los uncinos torácicos en una sola hilera (Fig. 3E) ..... *S. californiensis* Hartman, 1969 (B)
– Abdomen con 13 setígeros; dientes de los uncinos torácicos en varias hileras (Fig. 3F) .... *S. sexcirrata* Sars, 1856 (P, Q)

Sosane **Malmgren, 1866**

1 Uncinos torácicos con tres hileras de 2–5 dientes cada una (Fig. 4E) .... *S. sulcata* Malmgren, 1865 (P, G, C, Q en todas)
– Uncinos torácicos con una hilera de 5 dientes (Fig. 4F) ..... *S. procera* (Ehlers, 1887)[4] (C)

Comentario

4) La posición taxonómica de *Sosane procera* necesita ser revisada, la descripción original no indica las características de los notópodos modificados, factor determinante para ubicarla correctamente.

Agradecimientos

Agradecemos la valiosa revisión y acertados comentarios de Sergio Salazar-Vallejo que contribuyeron significativamente a mejorar el escrito.

Referencias

Banse K. 1979. Ampharetidae (Polychaeta) from British Columbia and Washington. Can J Zool 57(8): 1543–1552.

Cazaux C. 1982. Dévelopment larvaire de l'ampharetidae lagunaire *Alkmaria romijni* Horst 1919. Cah Biol Mar 23: 143–157.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Reports of the "Albatross" expeditions: 1890-1891, 1899-1900, 1904-1905. Mem Mus Comp Zool Harv 48: 1–514.

Chardy P & Desbruyères D. 1979. La classification multicritère. Application à la révision de la sous-famille des Ampharetidae (Annélides Polychètes). Ann Biol Paris 18: 521–537.

Day JH. 1961. The Polychaet (*sic*) fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dredged off Cape coasts with a few new records from the shore. J Linn Soc Lond (Zool) 44(299): 463–560.

Day JH. 1964. A review of the family Ampharetidae (Polychaeta). Ann S Afr Mus 48: 97–120.

Day JH. 1967. A monograph of the Polychaeta of Southern Africa. Part 2. Sedentaria. Brit Mus Nat Hist Publ (656): 459–878.

Desbruyères D & Laubier L. 1982. *Paralvinella grasslei*, new genus, new species of Alvinellidae (Polychaeta: Ampharetidae) from the Galapagos rift geothermal vents. Proc Biol Soc Wash 95: 484–494.

Desbruyères D & Laubier L. 1996. Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sousmarines: systématique, biologie et écologie. Can J Zool 64: 2227–2245.

Ehlers E. 1887. Reports on the results of dredging, under the direction of L. F. Pourtalès, during the years 1868-1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), and in the Caribbean Sea (1878-79), in the U.S. Coast Survey steamer "Blake", Lieut-Com. C. D. Sigsbee, U.S.N. and Commander J. R. Bartlett, U.S.N., commanding. XXXI. Report on the Annelids. Mem Mus Comp Zool Harvard 15: 1–335.

Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off western Mexico and adjacent areas in the eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1-575.

Fauchald K. 1977a. The Polychaete Worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28: 1–190.

Fauchald K. 1977b. Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. Smithson Contrib Zool 221: 1–81.

Fauchald K & Rouse GW. 1977. Polychaetes systematics: past and present. Zool Scripta 26: 71–138.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Fauvel P. 1897. Recherches sur les Ampharétiens. Bull Sci Fr Belg 30: 1–212.

Fauvel P. 1927. Polychètes Sédentaires. Addenda aux

Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. Faune de France 16: 1–494.
Grehan A, Retière C & Keegan B. 1991. Larval development in the ampharetid *Melinna palmata* Grube (Polychaeta). Ophelia Suppl 5: 321–332.
Grube AE. 1860. Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. Arch Natur Berlin 26: 71–118.
Grube AE. 1871. Bemerkungen über die Amphicteneen und Amphareteen Mgn. Jahres-Bericht Schl Gesellsch vaterland Cultur, Breslau, 48: 68–84.
Hartman O. 1969. Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif: USA. 812 pp.
Hartmann-Scröder G. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Tierwelt Deutschl 58: 1–594.
Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss P. 1993. Distribución latitudinal y batimétrica de los anélidos poliquetos del Orden Terebellomorpha de la plataforma continental del Golfo de California, México. Cuad Mex Zool 1(2): 65–72.
Hernández-Alcántara P, Tovar-Hernández MA & Solís-Weiss V. 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described for the Mexican Pacific: an historical review and an updated checklist. Lat Am J Aquat Res 36(1): 37–61.
Hessle C. 1917. Zur Kenntnis der terebellomorphen Polychaeten. Zool Bidr Uppsala 5: 39–258.
Hessler RR & Jumars PA. 1974. Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. Deep-Sea Res 21: 185–209.
Hilbig B. 2000. Family Ampharetidae 1867. *In:* JA Blake, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Vol 7. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp 169–230.
Hilbig B. 2005. Results of the Diva-1 Expedition of RV Meteor (Cruise M48/1). *Melinnopsis angolensis* (Annelida: Polychaeta: Ampharetidae), a new species from the Angola Basin. Org Divers Evol 5: 215–220.
Holthe T. 1986. Polychaeta Terebellomorpha. Mar Invert Scandinavia 7: 1–194.
Hutchings PA. 2000. Family Ampharetidae. *In:* PL Beesley, GJB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes & allies. The southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ, Melbourne, pp 204–208.
Jirkov IA. 2001. [Polychaeta of the Arctic Ocean] Moskva: Yanus-K. 632 pp.
Jirkov IA. 2008. Revision of Ampharetidae (Polychaeta) with modified thoracic notopodia. Invert Zool 5: 111–132.
Jirkov IA. 2011. Discussion of the taxonomic characters and classification of Ampharetidae (Polychaeta). Ital J Zool 78(S1): 78–94.
Jumars PA, Kelly MD & Lindsay SM. 2015. Diets of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497–520.
Kennedy GY & Dales RP. 1958. The function of the heart body in polychaetes. J Mar Biol Ass UK 37: 15–31.
Mackie ASY. 1994. *Adercodon pleijeli* gen. et sp. nov. (Polychaeta, Ampharetidae) from the Mediterranean Sea. Mém Mus natn Hist nat 162: 243–250.
Magnum CP & Dales RP. 1965. Products of haem synthesis in polychaetes. Comp Biochem Physiol 15: 237–257.
Malmgren AJ. 1866. Nordiska Hafs-Annulater. Öfvers Kongliga Vetensks-Akad Forhandl 22: 355–410.
Nilsson D. 1912. Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Polychaeten. Zool Bidr Uppsala 1: 87–161.
Nowell ARM, Jumars PA & Fauchald K. 1984. The foraging strategy of a subtidal and deep-sea deposit feeder. Limnol Oceanogr 29: 645–649.
Orrhage L. 2001. On the anatomy of the central nervous system and the morphological value of the anterior end appendages of Ampharetidae, Pectiariidae and Terebellidae (Polychaeta). Acta Zool 82: 57–71.
Purschke G & Tzelin AB. 1996. Dorsolateral ciliary folds in the polychaete foregut: structure, prevalence and phylogenetic significance. Acta Zool 77: 33–49.
Read G & Fauchald K. 2019. World Polychaeta database. Ampharetidae Malmgren, 1866. Consultado el 13 de julio de 2019 a través de World Register of Marine Species en: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=981 on 2019-07-13
Rouse GW. 2000. Classification of the Annelida and Polychaeta. Class Polychaeta. *In*: PL Beesley, GJB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes & allies. The southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ, Melbourne, pp 51–53.
Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.
Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press, 354 pp.
Russell DE. 1987. *Paedampharete acutiseries*, a new genus and species of Ampharetidae (Polychaeta) from the North Atlantic *Hebble* area, exhibiting progenesis and broad intraspecific variation. Bull Biol Soc Wash 7: 140–151.
Salazar-Vallejo SI. 1996. *Sabellides manriquei* new species from the Eastern Pacific, and redescription of *Sabellides oculata* Webster from the Northwestern Atlantic (Polychaeta: Ampharetidae). Bull Mar Sci 59: 142–149.
Salazar-Vallejo SI & Hutchings P. 2012. A review of characters useful in delineating ampharetid genera (Polychaeta). Zootaxa 3402: 45–53.
Sars M. 1835. Beskrivelser og Iagttagelser over nogle markelige eller I Havet ved den Bergenske Kyst Levende Dyr af Polyperns, Acephalernes, Radiaternes, Annelidernes og Molluskermes Classer, med en kort Oversigt over de hidtil af Forfatteren sammesteds fundne Arter og deres Forekommen. Bergen, 81 pp.
Sars M. 1864. Fortsatte Bidrag til Kundskaben om Norges Annelider. Forhandelingar I Videnskaps Selskapet I

Kristiania 1864: 5–20.

Solís-Weiss V. 1993. *Grassleia hydrothermalis*, a new genus and species of Ampharetidae (Annelida: Polychaeta) from the hydrothermal vents off the Oregon coast (USA) at Gorda Ridge. Proc Biol Soc Wash 106: 661–665.

Solís-Weiss W & Hernández-Alcántara P. 1994. *Amphisamytha fauchaldi*: A new species of ampharetid (Annelida: Polychaeta) from the Hydrothermal Vents at Guaymas Basin, México. Bull So Cal Acad Sci 93(3): 127–134.

Tzetlin, AB. 2005. Ultrastructural study of the jaw structures in two species of Ampharetidae (Annelida: Polychaeta). Acta Zool 85(3): 171–180.

Uebelacker JM. 1984. Chapter 51. Ampharetidae. *In*: JM Uebelacker & PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama, pp 51.1–51.32.

Uschakov PV. 1955. Polychaeta of the Far Eastern Seas of the USSR. Keys to the fauna of the USSR 56: 1-445.

Warwick RM & Davies JR. 1977. The distribution of sublittoral macrofauna communities in the Bristol Channel in relation to the substrate. Estuar Coast Mar Sci 5: 267–288.

Williams SJ. 1987. Taxonomic notes on some Ampharetidae (Polychaeta) from southern California. Biol Soc Wash Bull 7: 251–258.

Zottoli RA. 1974. Reproduction and larval development of the ampharetid polychaete *Amphicteis floridus*. Trans Amer Micros Soc 93: 78–89.

8. Amphinomidae Savigny *in* Lamarck, 1818

Beatriz Yáñez-Rivera[1] & Elizabeth Borda[2]

1) CONACYT-CIAD, A.C., Unidad Mazatlán, México
beyariv7@gmail.com, beyariv@ciad.mx
2) Texas A&M University San Antonio, San Antonio, Texas, EU

Introducción

Las características morfológicas que caracterizan a primera vista a los anfinómidos son la presencia de la carúncula y las setas calcificadas (Fig. 1); otras relevantes son un cordón tetraneural y la cutícula engrosada en la faringe muscular eversible (Salazar-Vallejo 1997, Fauchald & Rouse 1997). Se conocen comúnmente como gusanos de fuego; no obstante, la sensación de quemadura sólo la produce el contacto con las setas de algunas especies como *Eurythoe complanata* (Pallas, 1766; Fig. 1A-B) y *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766; Fig. 1E-F). Sin embargo, el contacto con las especies de *Notopygos* (Fig. 1C) no tiene efectos negativos (Kudenov 1980), por lo que, en sentido estricto, el apelativo de "gusanos de fuego" sólo sería aplicable a las especies que producen la sensación de quemadura (Kudenov 1995). Se ha investigado el origen de las toxinas que producen dicha sensación, generando inflamación local y en algunos casos, parálisis temporal; se pensó que la reacción se trataba de una alergia a los microorganismos asociados a las setas ya que no se han encontrado glándulas secretoras en su base (Eckert 1985). No obstante, recientemente se demostró que los organismos del género *Eurythoe, Hermodice y Paramphinome* tienen elementos genéticos comúnmente reconocidos en animales que producen veneno (Verdes *et al*. 2018). Lo cual, es la confirmación de que estos anfinómidos pueden sintetizar compuestos tóxicos para vertebrados (Nakamura *et al*. 2008, 2010).

La familia contiene dos subfamilias, 21 géneros y cerca de 180 especies (Borda *et al*. 2015, Barroso *et al*. 2017, Sun & Li 2017). Los anfinómidos se encuentran globalmente distribuidos desde la zona intermareal al mar profundo, con algunas especies en ambientes quimiosintéticos o en madera por lo que serían especies xilofílicas (Borda *et al*. 2012, 2013, Barroso *et al*. 2018). Son abundantes en sustratos rocosos someros, pero se encuentran en toda la franja arrecifal (Wolf *et al*. 2014). Si bien se pueden encontrar algunos ejemplares solitarios, es común observar varios organismos juntos debajo de las rocas. Entre los registros de mayor densidad destacan las agregaciones de *H. carunculata*, asociadas a encierros de maricultura para engorda de peces en las islas Canarias, con cúmulos de 50 gusanos (Monterroso *et al*. 2004, Riera *et al*. 2014). Y los parches de reclutamiento de *Chloeia pinnata* al sur de California en verano, donde se alcanzan densidades promedio de 605 ind / m^2 y en una estación insular a 105 m de profundidad se encontraron 2,404 ind / m^2 (Jones & Thompson 1987).

Conforman un grupo morfológicamente diverso, presentan una pigmentación brillante y algunos pueden alcanzar tamaños superiores a los 50 cm de longitud (Hutchings 2000, Pleijel 2001). En relación con los otros grupos de anélidos los anfinómidos han sido poco estudiados, no existe una revisión sistemática completa. Sin embargo, los trabajos recientes con descripciones de especies incluyen características morfológicas y moleculares (eg. Borda *et al*. 2015, Wang *et al*. 2019). Lo cual resulta necesario, ya que se ha demostrado que en este grupo la variación morfológica no es suficiente para identificar especies por la plasticidad fenotípica en respuesta a condiciones ambientales (Grimes *et al*. 2020), lo que resulta en especies ampliamente distribuidas donde las poblaciones mantienen gran conectividad genética, a pesar de exhibir diferentes morfotipos (Ahrens *et al*. 2013). Además, de la existencia de especies crípticas (Barroso *et al*. 2010, Borda *et al*. 2013). Los recursos genómicos disponibles en las bases de datos son limitados, prácticamente sólo se cuenta con el transcriptoma de tres especies (Verdes *et al*. 2018). No obstante, para varias especies se encuentran los marcadores moleculares más

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

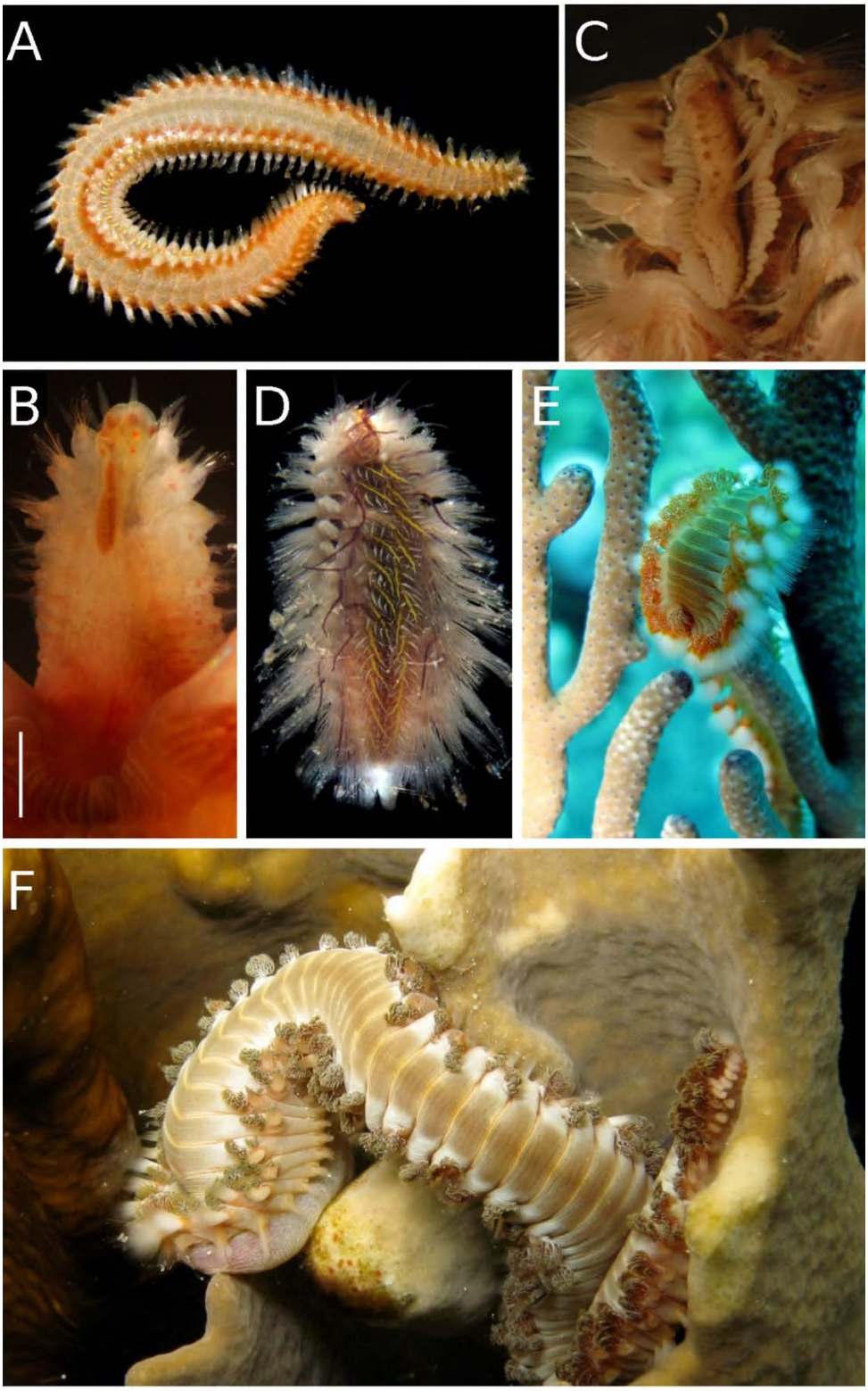


Figura 1. *Eurythoe complanata*: A) organismo completo en vivo, VD; B) organismo en regeneración en vivo, VD; *Notopygos caribea*: C) Carúncula, VD; *Chloeia pseudeuglochis* : D) organismo completo en vivo, VD; *Hermodice carunculata*: E) consumiendo porciones del octocoral *Plexaura* sp., F) consumiendo el coral de fuego *Millepora complanata*; Fotos: A, D, E-F Humberto Bahena-Basave.

comunes (los nucleares 18S y 28S; y los mitocondriales COI y 16S), por lo que se facilita el estudio de los anfinómidos en un contexto filogenético (Borda *et al*. 2015).

Recientemente el interés en el grupo se ha incrementado porque se han propuesto como posibles bioindicadores, ya que tienen una respuesta de marcadores celulares e inmunológicos a mezclas de contaminantes y metales pesados (Zapata-Vívenes *et al*. 2018). También representan un modelo particular para caracterizar el proceso de regeneración (Fig. 1B), ya que pueden regenerar tanto el extremo anterior como el posterior; se conocen los detalles ultraestructurales e histológicos (Müller *et al*. 2003, Ahrens *et al*. 2014), donde destaca la capacidad de movilizar reservas energéticas (Yáñez-Rivera & Méndez 2014) y la formación del tejido muscular (Weidhase *et al*. 2016).

En los sistemas arrecifales el papel ecológico de *H. carunculata* como depredador de corales se ha evaluado a detalle principalmente por ser vector potencial de patógenos asociados al blanqueamiento (Sussman *et al*. 2003). Sin embargo, se ha demostrado que más bien es un depredador omnívoro con preferencias relacionadas con el tamaño de los gusanos (Wolf *et al*. 2014). En general se consideran depredadores móviles con hábitos carroñeros que consumen un continuo de organismos sésiles o presas dañadas con movimiento lento. También consumen foraminíferos y hay ejemplos de especies con dietas selectivas hasta omnívoras (Jumars *et al*. 2015). Se ha demostrado que partes del cuerpo de los anfinómidos son consumidos por damiselas, pero los peces evitan los parapódios con las setas (Simonini *et al*. 2016).

Los estudios sobre la reproducción en los anfinómidos son escasos, ya que sólo se han estudiado tres especies, *E. complanata sensu lato* (Kudenov 1974), *H. carunculata* (Toso *et al.* 2020) e *Hipponoe gaudichaudi* Audouin & Milne Edwards, 1830 (Kudenov 1977), pero no se ha logrado la caracterización larval completa y metamorfosis de ninguna especie (Reish & Pernet 2009). Además, *H. gaudichaudi* representa un caso particular porque es una especie asociada a percebes del género *Lepas*, que incuba a los juveniles (Kudenov 1977). Se consideran gonogóricos y se ha descrito una diferencia de coloración entre machos y hembras maduros debido a la presencia de gametos en el celoma (Allen 1957, Kudenov 1974). La fecundación se presenta en la columna de agua, por lo que la transferencia de gametos no involucra contacto entre los organismos parentales (Kudenov 1974). Tanto machos como hembras levantan y oscilan la región anterior del cuerpo para facilitar la liberación de gametos (Toso *et al*. 2020). Se desconocen los detalles que controlan la sincronización de la liberación de gametos en anfinómidos; sin embargo, en otras familias se ha demostrado que son procesos complejos regulados por factores endócrinos, ambientales y de comunicación química (Murray *et al*. 2011). Donde la temperatura juega un papel central para la regulación del desove y para el desarrollo de las larvas (Toso *et al*. 2020, Yáñez-Rivera 2015)

Sistemática

La familia constituye un taxón monofilético con dos subfamilias bien definidas, Archinominae que incluye los géneros con cuerpos fusiformes en algún momento del desarrollo, carúnculas trilobuladas y cirro dorsal accesorio; y Amphinominae con los géneros de cuerpos elongados, carúnculas de otro tipo y sin cirro dorsal accesorio (Borda *et al*. 2015). Ambos clados están bien soportados y fueron identificados previamente en análisis cladísticos (Wiklund *et al*. 2008, Borda *et al*. 2012, 2013).

El nombre de Archinominae se relaciona con los cambios taxonómicos que ocurrieron para llegar a la propuesta del clado monofilético. Kudenov (1991) propuso la familia Archinomidae y el nuevo género *Archinome*, con la especie *Archinome rosacea* (Blake, 1985). La especie fue encontrada en ventilas hidrotermales y presenta características intermedias entre eufrosínidos y anfinómidos, destaca la carúncula trilobulada fusionada, común en los eufrosínidos. Las evidencias moleculares en publicaciones posteriores sustentaron que *A. rosacea* está filogenéticamente más relacionada a *Chloeia* (Wiklund *et al*. 2008) y *Notopygos* (Borda *et al*. 2015), dentro del clado de anfinómidos con cuerpos fusiformes (Borda *et al*. 2013), por lo que se consideró como subfamilia en Amphinomidae y se denomina Archinominae (Borda *et al*. 2015).

Amphinominae alberga a los anfinómidos más conocidos como *E. complanata* y *H. carunculata*; ya se mencionó que especies de esta subfamilia tienen elementos genéticos relacionados con la producción de veneno (Verdes *et al*. 2018). Por ello, deberá explorarse si estos atributos pueden ser parte de los caracteres que soportan el clado, cuando se cuente con más genomas disponibles.

Los anfinómidos junto con los eufrosínidos conforman Amphinomida, uno de los clados basales de los anélidos, por lo que el estudio de los miembros de esta familia es fundamental para incrementar la comprensión de los aspectos evolutivos en los anélidos (Weigert & Bleidorn 2016). Si bien el grupo se ha reconocido desde las clasificaciones más tempranas, basadas en caracteres morfológicos y sin una metodología cladista; la posición filogenética dentro de Annelida es la que ha cambiado.

Básicamente el taxón equivalente a Amphinomida, Amphinomae se reconoció por primera vez por Savigny en 1822 (Rouse & Pleijel 2007). En la propuesta de Hartmann-Schröder (1996), Amphinomidae y Euphrosinidae conforman el Orden Amphinomida dentro de la subclase Errantia. En esta propuesta también se incorporó a Spintheridae, un grupo particular de anélidos discoidales comensales de esponjas, con una posición filogenómica tentativament cercana a los orbinidios (eg. *Naineris*; Andrade *et al*. 2015), y no corresponde a Amphinomida.

En las propuestas filogenéticas se corroboró la cercanía de Euphrosinidae como clado hermano a Amphinomidae (Borda *et al*. 2012), aunque anteriormente Rouse & Fauchald (1997) los ubicaron dentro de Eunicida pero en trabajos posteriores se trataron como un clado independiente dentro de la categoría no lineana de Aciculata (Rouse & Pleijel 2001, 2007). Las evidencias más actuales ubican a Amphinomida como un grupo hermano de Pleistoanelida (Sedentaria + Errantia) de acuerdo con análisis con varios marcadores moleculares y transcriptómica (Struck *et al*. 2015, Weigert *et al*. 2014, Weigert & Bleidorn 2016). Estas hipótesis filogenéticas suponen que Amphinomida sería cercano a Sipuncula, al parecer, también habría evidencias morfológicas relacionadas con la ultraestructura de la cutícula que podrían ser parte de las autoapomorfías de Amphinomida, Sipuncula y Pleistoannelida (Purschke *et al*. 2014).

En los aspectos nomenclaturales, destaca que la autoridad de la familia se puede encontrar referida a Savigny, 1818, Lamarck, 1818 o Savigny *in* Lamarck, 1818. Esto se debe a que Lamarck utilizó ilustraciones y notas de Savigny; sin embargo, la publicación oficial de Savigny fue hasta 1822. Como en el trabajo de Lamarck para la familia (p. 568) y el género *Chloeia* (p. 570) se hace explícito que se consultó y resumió el trabajo de Savigny, Hartman (1959) y Fauchald (1977) asignaron a Savigny, 1818 la autoría de la familia. Esta cita como tal no es precisa, la autoría correcta debe ser Savigny *in* Lamarck, 1818, siguiendo la recomendación 51E del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (2000). Cabe destacar que se ha sugerido revisar cada taxón para determinar si aplica o no utilizar Savigny *in* Lamarck, 1818 (Bieler & Petit 2011). En este caso se confirma que a pesar de la sugerencia en las bases de datos (WoRMS Editorial Board 2021) y otras referencias es incorrecto utilizar Lamarck, 1818 como autor de la familia.

Hacen falta revisiones detalladas y extensivas con descripciones estandarizadas que aclaren la delimitación de las especies, e incluso de algunos géneros (Kudenov 1995, Hutchings 2000). El desconocimiento del grupo se evidencia con la descripción de dos géneros en la última década: *Cryptonome* Borda, Kudenov, Bienhold & Rouse, 2012 y *Alleurythoe* Sun & Li, 2017, así como alrededor de 10 especies de ambientes someros o del mar profundo. Donde destacan las descripciones de especies de *Archinome* (Borda *et al*. 2013), *Chloeia* (Barroso & Paiva 2011, Wang *et al*. 2019); *Notopygos* (Yáñez-Rivera & Carrera-Parra 2012, Borda *et al*. 2015) y los análisis con implicaciones filogenéticas (Wiklund *et al*. 2008, Borda *et al*. 2015).

Desde una perspectiva histórica las primeras aportaciones sobre la familia los comenzó Savigny (1822) y Kinberg (1857, 1867), seguidos de los trabajos monográficos realizados por Baird (1864, 1870) y Horst sobre la fauna de Indonesia (Horst 1909, 1910, 1911a, 1911b) y la descripción de las especies de la expedición Siboga (Horst 1912). Potts (1909) estudió los anfinómidos del océano Índico.

Bindra (1927) revisó el género *Eurythoe*; sin embargo, incluyó especies que por sus características no pertenecen al género. Gustafson (1930) realizó un análisis detallado de la familia basado principalmente en anatomía comparada, que se han actualizado con detalles ultraestructurales por Purschke *et al.* (2014, 2017) y Weidhase *et al.* (2016). Por último, Kudenov ha contribuido en gran medida al conocimiento del grupo desde descripciones de varias especies, mismas que continúan hasta la fecha, incluyendo aportaciones sobre aspectos reproductivos (Kudenov 1974, 1977, 1995).

Morfología

Los anfinómidos son poliquetos corpulentos que se contraen fácilmente al ser fijados, por lo que es deseable observarlos en vivo y relajarlos antes de fijarlos.

El prostomio es pequeño, en función del resto del cuerpo y por la contracción durante la fijación es cubierto por la carúncula y los primeros setígeros. La mayoría de los anfinómidos tienen dos pares de ojos, pero hay especies con un par, o sin ellos. Presentan una antena media y un par de antenas laterales (Hutchings 2000). Los palpos se encuentran en el borde lateral de los labios y su forma es similar a la de las antenas laterales (Fig. 2A).

Al referirse a los apéndices del prostomio se ha seguido la terminología propuesta por Orrhage (1990). En el borde posterior del prostomio se desarrolla la carúncula, la cual tiene una gran variedad de formas; puede ser sencilla, como una placa simple, o formar una estructura compleja con una gran cantidad de lóbulos y rebordes (Figs. 2B, C, E-H; 3A-D) (Kudenov 1995). Los órganos nucales corren a través de la carúncula, cuya forma y extensión son caracteres diagnósticos para separar a los géneros, e incluso para algunas especies en el mismo género (Bindra 1927). No obstante, las variaciones finas pueden relacionarse con el tamaño corporal o con los cambios debidos a la fijación (BYR obs. pers.).

El cuerpo de los anfinómidos puede tener más de 100 setígeros en algunas especies, mientras que otras presentan un número limitado (<30). Los parápodios son birrámeos, con una gran cantidad y variedad de setas. El arreglo de los músculos parapodiales representa una red compleja de distintas fibras musculares con haces de músculos longitudinales, dorsales y ventrales bien desarrollados; así como músculos transversos externos (Weidhase *et al*. 2016).

Las especies de Amphinominae presentan un cirro dorsal y un cirro ventral (Fig. 2D); y en Archinominae, además presentan el cirro dorsal accesorio (Fig. 2L). El cirro dorsal es un órgano sensorial con gran densidad y variedad de células mecanorreceptoras y un vaso sanguíneo ciego; con algunas células fotorreceptoras en la base, cuya funcionalidad sería indicar si el parápodo se encuentra enterrado o no en el sustrato (Purschke *et al*. 2017).

Las branquias generalmente son ramificadas, con pocos filamentos terminales o hasta más de 150 en una misma branquia. Se ubican en el notópodo, cerca del cirro dorsal, justo después de las notosetas y pueden presentarse en todo el cuerpo; desde el primero al último setígero, o estar restringidas a la región anterior del cuerpo. Las branquias presentan una cutícula fina subepitelial con espacios sanguíneos intradérmicos que facilitan el intercambio de gases y bandas de cilios móviles, así como células receptoras que funcionarían en la modulación de la ventilación de las branquias (Purschke *et al*. 2017). El tipo de ramificación de las branquias es variable ya que pueden ser dendríticas, bipinadas o palmadas (Kudenov 1995). La cantidad de filamentos branquiales se consideró como un atributo para delimitar especies cercanas (Yáñez-Rivera & Salazar-Vallejo 2011); sin embargo, se ha demostrado que esta variación morfológica se relaciona con la plasticidad fenotípica de las especies y que es resultado de las condiciones ambientales (Ahrens *et al*. 2013, Grimes *et al*. 2020).

Los patrones de pigmentación son importantes en la identificación de las especies, particularmente en los géneros *Chloeia* y *Notopygos,* por lo que se debe procurar la documentación del patrón (Borda *et al*. 2015). Los pigmentos de estos ejemplares son resistentes al alcohol; se han observado materiales conservados por más de 100 años que aún conservan el patrón de coloración; sin embargo, la exposición a la luz puede atenuar el pigmento y modificar el patrón (Salazar-Vallejo 2021, com. pers.).

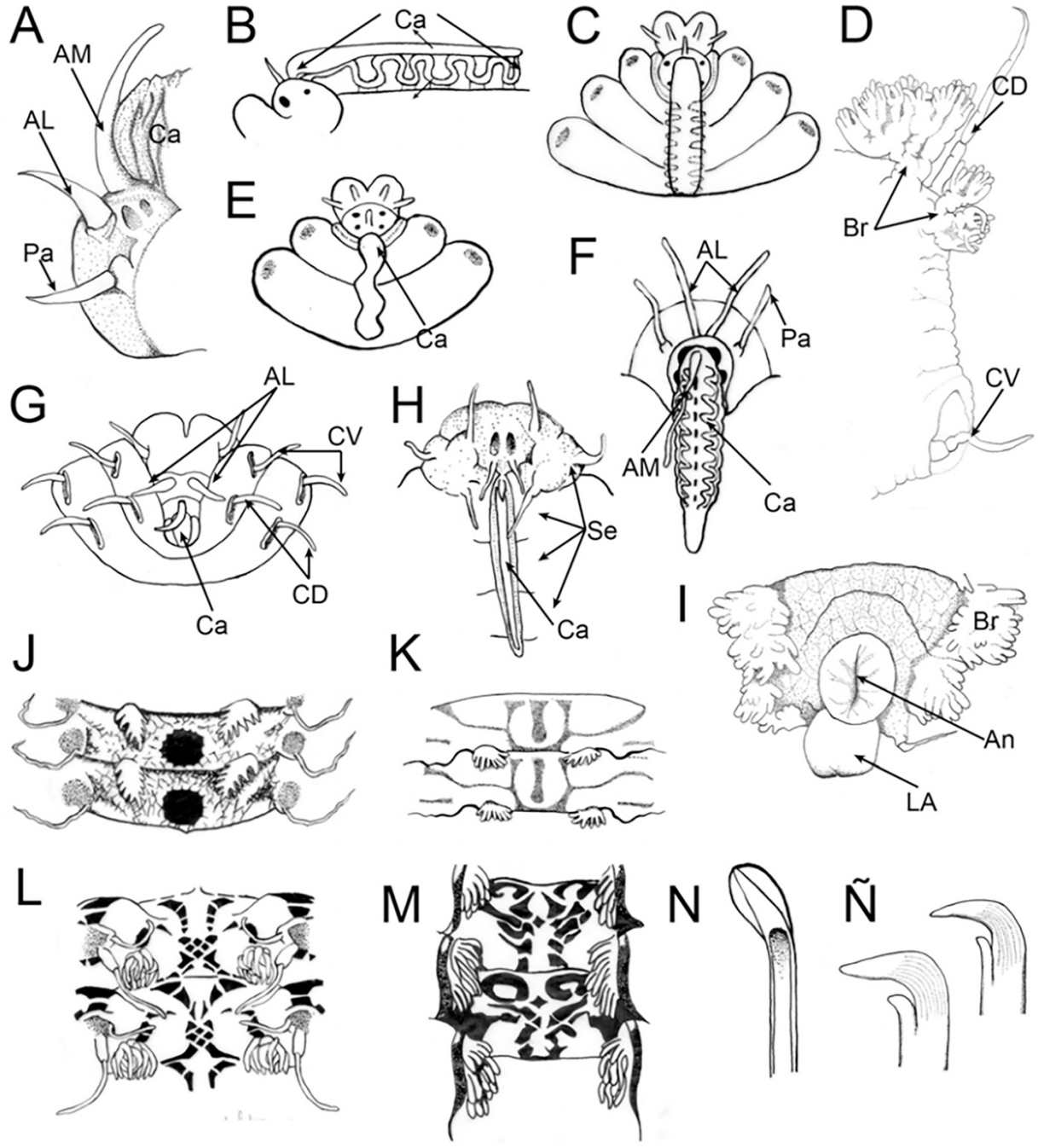


Figura 2. *Hermodice carunculata:* A) Prostomio, VL; *Eurythoe complanata*: B) Carúncula, VL, C) Región anterior, VD; *H. carunculata*: D) Parápodo; *Pareurythoe japonica*: E) Región anterior, VD; *Chloeia pinnata:* F) Prostomio y carúncula, VD; *Benthoscolex cubanus*: G) Región anterior; *Archinome rosacea*: H) Prostomio y carúncula, VD; *H. carunculata*: I) Pigidio, VD; *C. flava*: J) Región media, VD; *C. conspicua*: K) Región media, VD; *Notopygos ornata*: L) Región media, VD; *N. hispidus*: M) Región media, VD; *E. complanata mexicana*: N) seta modificada; *Hipponoe gaudichaudi*: Ñ) ganchos simples (Abreviaturas: AM= antena media, AL= antena lateral, Br=branquia, Ca= carúncula, CD= cirro dorsal, CV= cirro ventral, Se= setígeros, VD= vista dorsal, VL= vista lateral). B), C) y E) modificadas de Gustafson 1930, F) y G) de Hartman 1968, 1942, H) de Blake 1985, J) y K) de Horst 1912, L) de Monro 1933, M) de Potts 1909, N) de Berkeley & Berkeley 1939 y Ñ) de Salazar-Vallejo 1992.

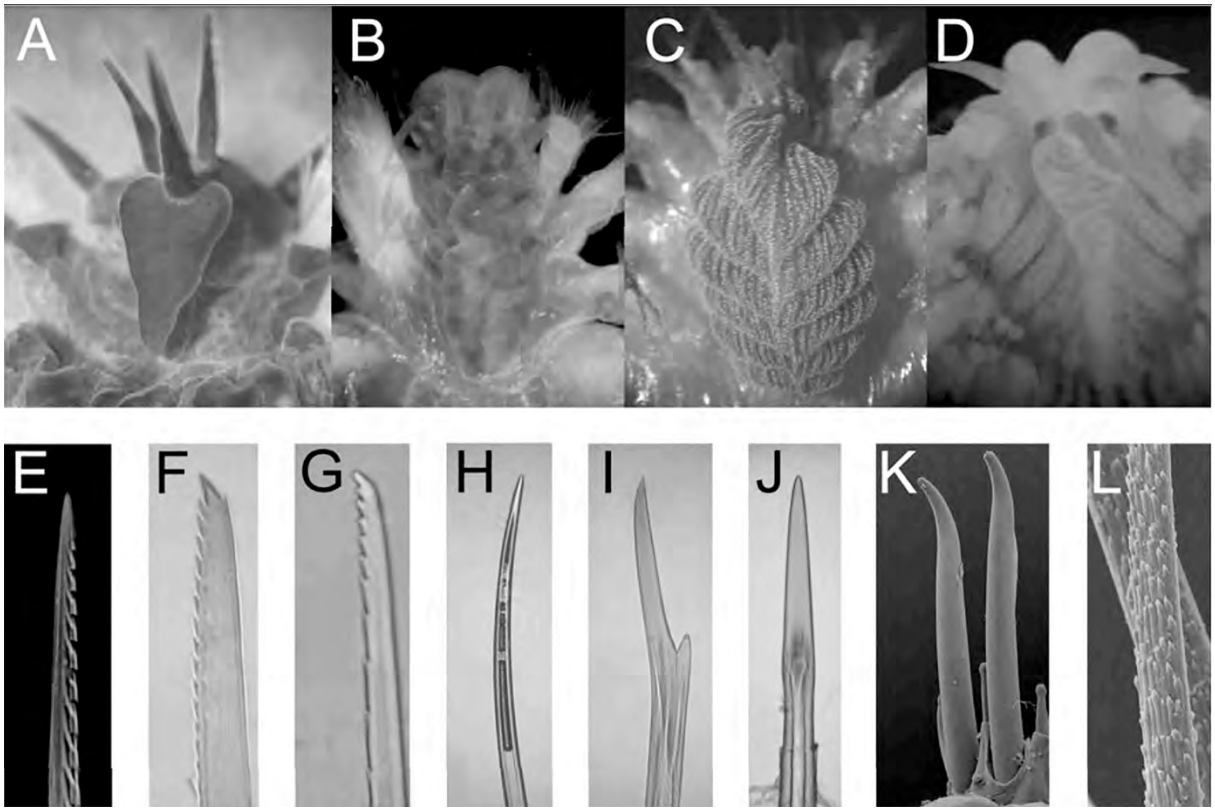


Figura 3. *Amphinome rostrata:* A) Carúncula en vivo, VD; *Eurythoe complanata*: B) Carúncula en vivo, VD; *Hermodice carunculata*: C) Carúncula en vivo, VD; *Pherecardia striata*: D) Carúncula, VD, E) seta tipo arpón, F) neuroseta; *H. carunculata:* G) neuroseta; *E. complanata*: H) notoseta curvada, I) neuroseta furcada, J) acícula; *A. rostrata*: K) neurosetas y acículas, SEM, L) denticiones en la notoseta capilar, SEM.

En otros géneros, como *Hermodice*, se han observado variaciones en la coloración *in vivo* sin valor taxonómico, aunque en este género no hay patrones definidos sino variantes de color.

En el pigidio, posterior al ano dorso-terminal o medio-dorsal, los anfinómidos presentan una proyección en forma de una placa o lóbulo (Fig. 2I), o dos proyecciones cirriformes; este carácter no se ha considerado en las descripciones de las especies, pero es posible que pueda ser de importancia taxonómica, ya que existen varios tipos diferentes.

Las setas de los anfinómidos se han considerado particulares por presentar cierto grado de calcificación por lo que se rompen y erosionan fácilmente, pero la composición no se había investigado sino hasta hace poco. La setas de *Hermodice* tienen una composición de carbonato de calcio, quitina, cristalina y apatito (Righi *et al*. 2021), pero la caracterización como vehículo de veneno es cuestionada y no tiene fundamento (Tilic & Bartolomaeu 2021). En general, los anfinómidos presentan una gran variedad de setas, desde capilares largas sin ornamentación o con una serie de dientes muy pequeños (Fig. 3L); otras más cortas y robustas con un pequeño espolón y/o con serración distal (Fig. 3F-G); curvadas (Fig. 3H, K); furcadas (Fig. 3I); ganchos simples (Fig. 2Ñ); y las características setas tipo arpón (Fig. 3E), las cuales lanzan como mecanismo de defensa (BYR obs. pers.). Además, presentan una serie de acículas (Fig. 3J), las cuales tienen un arreglo circular en el notópodo y un arreglo lineal en el neurópodo. Cabe destacar que los diferentes tipos de setas presentan un arreglo específico, generalmente en series concéntricas (Gustafson 1930).

Claves

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una serie de letras entre paréntesis, las cuales, refieren la región en la que han sido registradas. Las especies que se

distribuyen en el Pacifico Este se indican con **B** para la costa occidental de Baja California y con **P** para el Pacífico Oriental Tropical. Las especies que se encuentran en el Atlántico Oeste se indican con **G** para los registro en el Golfo de México y con **C** para la región del Gran Caribe. Adicionalmente, si la especie registrada corresponde a un registro cuestionable, puesto que se encuentra fuera del área de distribución potencial y/o que en la descripción se encuentran características diferentes a la especie designada, se indica con **Q** y los comentarios al respecto se explican al final de la clave.

Clave para géneros y especies de géneros monotípicos o con una sola especie registrada en la región (modificada de Yánez-Rivera 2009 y Borda *et al*. 2015)

1 Carúncula trilobulada; cirro dorsal accesorio presente (Fig. 2D) al menos en setígeros anteriores ..... Archinominae **2**
– Carúncula variable; sin cirros dorsales accesorios ..... Amphinominae **5**

2(1) Carúncula estrecha, con lóbulos lisos fusionados (Fig. 2E); con escudos musculares medioventrales; sin patrón dorsal de pigmentación ..... *Archinome*[1]
– Carúncula ancha, con el lóbulo central plegado, los laterales extendidos o estrechos (Figs. 1C, 2F); sin escudos musculares medioventrales; patrón dorsal de pigmentación variable **3**

3(2) Con ojos, carúncula variable **4**
– Sin ojos; carúncula en forma de "L", con los tres lóbulos longitudinales paralelos, plegados ..... *Chloenopsis* ..... *C. atlantica* (McIntosh, 1885)[2] (G, Q)

4(3) Branquias bipinadas (Fig. 2J-K); cirro dorsal accesorio presente únicamente en los setígeros anteriores; ano en posición dorsoterminal en el último segmento ..... *Chloeia*
– Branquias digitiformes (Fig. 2L-M); cirro dorsal accesorio presente a lo largo del cuerpo; ano en posición dorsal en segmentos posteriores ..... *Notopygos*

5(1) Neurosetas como ganchos simples (Fig. 2Ñ); sin carúncula, con órgano nucal medio; asociado a percebes del género *Lepas* ..... *Hipponoe* ..... *H. gaudichaudi* Audouin & Milne-Edwards, 1830[3] (P, G, C, Q)
– Sin ganchos simples en las neurosetas; carúncula variable, órganos nucales como bandas ciliadas en la carúncula **6**

6(5) Carúncula corta e inconspicua, no excede los dos primeros setígeros **7**
– Carúncula larga, se extiende sobre los primeros tres setígeros **12**

7(6) Carúncula con proyecciones triangulares libres, en forma de corazón (Fig. 3A); neurosetas unidentadas (Fig. 3K) ..... *Amphinome* ..... *A. rostrata* (Pallas, 1766)[4] (P, G, C, Q)
– Sin carúncula o carúncula sésil, conformada por un pliegue sin proyecciones libres; neurosetas de varios tipos **8**

8(7) Branquias limitadas a la región anterior del cuerpo **9**
– Branquias presentes en la región posterior del cuerpo **10**

9(8) Sin ganchos curvos en las notosetas ..... *Linopherus*
– Con ganchos curvos en las notosetas ..... *Paramphinome*

10(8) Carúncula estrecha y alargada, sinusoidal (Fig. 2E) ..... *Pareurythoe*
– Carúncula redonda, cuadrangular o sin carúncula **11**

11(10) Carúncula con tres rebordes longitudinales paralelos (Fig. 2G); sin ojos; commensal del erizo *Archaeopneustes hystrix* (A. Agassiz, 1880) ……. *Benthoscolex* .... *B. cubanus* Hartman, 1942 (C)
– Carúncula redondeada; con ojos; en madera (xilofílico) ……. *Cryptonome* .... *C. parvecarunculata* (Horst 1912)[5] (C, Q)

12(6) Carúncula tan ancha como larga, rugosa, con bloques o rebordes transversales **13**
– Carúncula más larga que ancha, con lóbulo superior liso, lóbulo inferior crenulado (Figs. 1B-C; 2B) ..... *Eurythoe*

13(12) Con una serie de rebordes carunculares transversales **14**
– Solo un par de rebordes carunculares transversales …… *Branchamphinome* .... *B. tropicalis* Barroso, Ranauro & Kudenov, 2017 (C)

14(13) Rebordes carunculares transversales dirigidos hacia atrás (V) (Fig. 3C) .... *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766) (G, C)
– Rebordes carunculares dirigidos hacia delante (^), con un lóbulo medio (Fig. 3D) .... *Pherecardia striata* (Kinberg, 1857) (P)

Comentarios

1) Las dos especies de *Archinome* solo se pueden distinguir mediante identificación molecular con las secuencias de referencia COI JX028059 para *A. rosacea* (Blake, 1985) y COI JX028080 para *A. levinae* Borda, Kudenov, Chevaldonné, Blake, Desbruyères, Fabri, Hourdez, Pleijel, Shank, Wilson, Schulze & Rouse, 2013.
2) Descrita al sur de las islas Canarias, a más de 2700 m de profundidad, con dos ejemplares asociados a la esponja *Poliopogon amadou* Thomson, 1873. La ilustración de la especie es errada, ya que el dibujo del ejemplar tiene más de 25 segmentos, no presenta carúncula y lleva dos pares de ojos, cuando en la descripción se resalta la estructura de carúncula y la ausencia de ojos. Los sintipos (BMNH 1885.12.1.11) tienen 19 y 18 setígeros (Salazar-Vallejo 1997). El registro del Gran Caribe fue en Barbados, a 500 m de profundidad e indica un prostomio muy pigmentado (Augener 1906).
3) Asociada a más de una especie de percebe, es posible que se trate de más de una especie (Salazar-Vallejo 1997).
4) Borda *et al.* (2012), consideraron que el género podría ser monoespecífico y posiblemente cosmopolita; no obstante, sugieren una revisión con la incorporación del material tipo. McIntosh (1885) consideró que la verdadera *A. rostrata* únicamente se distribuye en el Índico. Muestras de México, Australia e islas Marianas indicaron una similitud genética (Borda *et al.* 2012).
5) Esta especie se describió en *Eurythoe* y se transfirió a *Cryptonome* por la extensión y forma de la carúncula; sin embargo, Borda *et al.* (2012) sugieren revisar la variación morfológica y molecular para determinar si realmente se trata de una especie con amplia distribución, ya que la localidad tipo es Sumbawa, Indonesia.

Claves para especies
Chloeia **Savigny *in* Lamarck, 1818**

1 Cirros ventrales de tamaño similar a lo largo del cuerpo **2**
– Cirros ventrales del setígero 2 marcadamente más largos que los otros; dorso sin pigmentación **7**

2(1) Dorso pigmentado **3**
– Dorso sin pigmentación; cirros dorsales púrpura, o por lo menos los cirróforos; ojos grandes ..... *C. pinnata* Moore, 1911 (B, P)

3(2) Manchas mediodorsales circulares, cada una con halo pálido .....
..... *C. flava* (Pallas, 1766)[1] (P, Q)
– Manchas mediodorsales más largas que anchas **4**

4(3) Manchas mediodorsales con constricción media **5**
– Manchas mediodorsales con forma de T- o Y; líneas adicionales transversas fusionadas medialmente antes del márgen posterior de cada segmento .....
..... *C. viridis* Schmarda, 1861 (G, C)

5(4) Manchas mediodorsales más anchas anteriormente, con bandas transversas adicionales .
..... **6**
– Manchas mediodorsales rodeadas por un área circular pálida sobre un fondo más oscuro proyectada lateralmente como una banda por lado .....*C. conspicua* Horst, 1910[2] (P, Q).

6(5) Manchas mediodorales afiladas posteriormente, dentro de dos manchas laterales separadas por una banda parda ancha ..... *C. euglochis* Ehlers, 1887 (G)
– Manchas medidorsales romas posteriormente, dentro de dos manchas pálidas separadas por una banda olivo transversa, angosta ..... *C. pseudeuglochis* Augener, 1922 (P)

7(2) Cirros dorsales púrpura; carúncula pálida, rectangular .....
..... *C. entypa* Chamberlin, 1919 (P, B)
– Cirros dorsales pálidos; carúncula negra, afilada .....*C.* sp B Yánez-Rivera, 2015 (P)

Comentarios
1) Descrita del océano Índico.
2) Registrada para el golfo de California por Fauvel (1943). Sin embargo, el registro es cuestionable ya que se describió para Java.

Eurythoe **Kinberg, 1857**

1 Con setas en arpón **2**
– Sin setas tipo arpón .....*E. laevisetis* (Fauvel, 1914) (C)

2(1) Notosetas externas con espinas aguzadas distalmente **3**
– Notosetas externas con espinas distalmente ensanchadas o con capuchón (Fig. 2N) .....
.....*E. complanata mexicana* Berkeley & Berkeley, 1960 (P)

3(2) Espinas ligeramente curvas ..... *E. complanata* (Pallas, 1766) *sensu lato*[1] (G, C, P, Q)
– Espinas completamente rectas ..... *E.* sp B Yáñez-Rivera, 2015[2] (G, C, P, Q)

Comentarios
1) Esta especie se indica con Q porque en realidad corresponde al menos a dos especies que no se pueden distinguir morfológicamente; con diferencias genéticas cercanas al 17%, por lo que se pueden identificar a nivel molecular (Yáñez-Rivera 2015). El taxón que se encuentra en el Atlántico sería el que correspondería al descrito por Pallas como *E. complanata* (Pallas, 1766) y el taxón con distribución en localidades de Nayarit y Sinaloa podría corresponder a *E. pacifica* Kinberg, 1857.
2) Este taxón fue nombrado como *Eurythoe armata* por Barroso *et al.* (2010), y de acuerdo a la identificación molecular se distribuye tanto en localidades del Atlántico como del Pacífico americano (Yáñez-Rivera 2015).

Linopherus **de Quatrefages, 1866**

1 Sin ojos **2**
– Con ojos **3**

2(1) Con 4-5 pares de branquias, a partir del cuarto setígero, con más de 20 filamentos .... *L. abyssalis* (Fauchald, 1972) (P)
– Con más de 20 pares de branquias, a partir del tercer setígero; setas furcadas lisas .... *L. tripunctata* (Kudenov, 1975)[1] (P, Q)

3(1) Con un par de ojos; setas furcadas denticuladas .... *L. paucibranchiata* Fauvel, 1932[2] (G, Q)
– Con dos pares de ojos **4**

4(3) Branquias desde el segundo setígero; con 7-15 pares de branquias, con pocos filamentos cortos; antenas y cirros articulados ..... *L. canariensis* Langerhans, 1881 (G, C)
– Branquias desde el tercer setígero **5**

5(4) Ojos grandes, los anteriores de mayor tamaño que los posteriores; con 15-28 pares de branquias, con un incremento gradual desde 6 hasta 50 filamentos, seguidos de una disminución gradual; cirros y antenas articulados .. *L. kristiani* Salazar-Vallejo, 1987 (P, B)
– Ojos diminutos, a penas se distinguen; con 40 pares de branquias, con un rápido incremento, al quinto setígero ya conforman manojos conspicuos de filamentos; cirros y antenas lisas . ..... *L. ambigua* (Monro, 1933) (P, B)

Comentarios
1) Kudenov (1975) indicó que el ejemplar presenta branquias desde el tercer setígero hasta el final del cuerpo; si es el caso, esta especie no cabría en el género, así que debe revisarse el material tipo (AHF1100). Incluso en la discusión, Kudenov sugiere que se puede tratar de un nuevo género, debido a la presencia de setas furcadas.
2) Descrita para el canal de Suez, el registro para Florida es cuestionable.

Notopygos **Grube, 1855**

1 Con patrón de pigmentación complejo **2**
– Sin patrón de pigmentación complejo, dorso pálido o con bandas transversas irregulares; branquias desde el quinto setígero ..... *N. crinita* Grube, 1855 (G, C)

2(1) Branquias comienzan en el cuarto setígero **3**
– Branquias comienzan en el quinto setígero o subsecuentes **4**

3(2) Patrón de pigmentación con una cobertura del 50% (Fig. 2L); ano dorsal en el setígero 24 ..... *N. ornata* Grube, 1856 (P, B)
– Patrón de pigmentación con un 90% de cobertura; ano dorsal en el setígero 29 ..... *N. kekooa* Borda, Yanez-Rivera, Ochoa, Kudenov, Sanchez-Ortiz, Schulze & Rouse, 2015 (P)

4(2) Branquias comienzan en el quinto setígero; patrón de pigmentación con un 90% de cobertura (Fig. 1C) ..... *N. caribea* Yáñez-Rivera & Carrera-Parra, 2012 (G)
– Branquias comienzan en el sexto setígero; patrón de pigmentación con un 60% de cobertura (Fig.2M) ..... *N. hispidus* Potts, 1909[1] (P, Q)

Comentario
1) Descrita para el océano Índico, en el archipiélago Almirante, islas Seychelles, con organismos recolectados a 50-150 m de profundidad, asociados a pedacería de coral. El registro de Fauvel (1943)

para el Pacífico oriental es cuestionable ya que en la caracterización del material especifica que las branquias comienzan en el cuarto setígero y carece de la línea negra en el borde medio de la carúncula, ambas características diagnósticas de la especie.

Paramphinome **Sars, 1872**

1 Branquias comienzan en el tercer setígero ..... *P. pacifica* Fauchald & Hancock, 1981 (B)
– Branquias comienzan en el sexto setígero ..... *P. posterobranchiata* Barroso & Paiva, 2008 (C)

Pareurythoe **Gustafson, 1930**

1 Cirros lisos **2**
– Cirros seudoarticulados ..... *P. spirocirrata* (Essenberg, 1917) (P)

2(1) Carúncula sinuosa **3**
– Carúncula con forma de signo de interrogación ..... *P. americana* Hartman, 1951 (G)

3(2) Branquias desde el primer setígero ..... *P. paupera* (Grube, 1856)[1] (P, B, Q)
– Branquias desde el tercer setígero ..... ?*P. elongata* (Treadwell, 1931)[2] (C, Q)

Comentarios

1) Chile es la localidad tipo y se ha registrado para México; *P. californica* Johnson, 1897, descrita para California, se considera como sinónima menor; sin embargo, en las descripciones originales se pueden advertir diferencias como el setígero donde inician las branquias, por lo que debe revisarse.
2) El registro es cuestionable, al igual que su ubicación en el género. Treadwell (1931) la caracterizó e ilustró con un solo ejemplar, proveniente de Puerto Rico, sin carúncula, como *Hipponoe*. Sin embargo, Hartman (1956) revisó el organismo y caracterizó la carúncula en forma de "V". El material tipo debe revisarse (AMNH 2067).

Agradecimientos

A todo el comité editorial por su empatía y comprensión. A Luis F. Carrera-Parra y Ángel de León por favorecer la consolidación de este capítulo. A Sergio Salazar-Vallejo por su apoyo y valioso aporte en la clave de *Chloeia*. A Mariana Tovar por su asesoría y por compartir literatura.

Referencias

Ahrens JB, Borda E, Barroso R, Paiva PC, Campbell AM, Wolf A, Nugues MM, Rouse GW & Schulze A. 2013. The curious case of *Hermodice carunculata* (Annelida: Amphinomidae): evidence for genetic homogeneity throughout the Atlantic Ocean and adjacent basins. Mol Ecol 22: 2280-2291.

Ahrens JB, Kudenov JD, Marshall CD & Schulze A. 2014. Regeneration of posterior segments and terminal structures in the bearded fireworm, *Hermodice carunculata* (Annelida: Amphinomidae). J Morphol 275: 1103-1112.

Allen MJ. 1957. The breeding of polychaetous annelids near Parguera, Puerto Rico. Biol Bull 113: 49–57.

Andrade S, Marta N, Kawauchi GY & Rouse GW. 2015. Articulating "archiannelids": phylogenomics and annelid relationships, with emphasis on meiofaunal Taxa. Mol Biol Evol 32: 2860–2875.

Baird W. 1864. Description of a new species of annelid belonging to the family Amphinomidae. Trans Linn Soc Lond 24: 449–450.

Baird W. 1870. Contributions towards a monograph of the species of annelids belonging to the Amphinomacea with a list of the known species and a description of several new species belonging to the group contained in the national collection of the British Museum, to which is appended a short account of two hitherto nondescript Annulose Animals of a larval character. J Linn Soc Lond Zool 10: 215–250.

Barroso R & Paiva PC. 2011. A new deep-sea species of *Chloeia* (Polychaeta: Amphinomidae) from southern Brazil. J Mar Biol Assoc UK 91: 419–423.

Barroso R, Klautau M, Solé-Cava AM & Paiva PC. 2010. *Eurythoe complanata* (Polychaeta: Amphinomidae), the 'cosmopolitan' fireworm, consists of at least three cryptic species. Mar Biol 157: 69–80.

Barroso R, Ranauro N & Kudenov JD. 2017. A new species of *Branchamphinome* (annelida:

Amphinomidae) from the south-western atlantic, with an emendation of the genus. J Mar Biol Assoc UK 97: 835-842.

Barroso R, Kudenov JD, Halanych KM, Saeedi H, Sumida PYG & Bernardino AF. 2018. A new species of xylophilic fireworm (Annelida: Amphinomidae: *Cryptonome*) from deep-sea wood falls in the SW Atlantic. Deep Sea Res 137: 66-75.

Bieler R & Petit RE. 2011. Catalogue of Recent and fossil "worm-snail" taxa of the families Vermetidae, Siliquariidae, and Turritellidae (Mollusca: Caenogastropoda). Zootaxa 2948: 1-103.

Bindra SS. 1927. A study of the genus *Eurythoe* (Family Amphinomidae). Fauna of Karachi, Mem Dept Zool, Panjab Univ 1:1–18.

Blake JA. 1985. Polychaeta from the vicinity of deep-sea geothermal vents in the eastern Pacific 1 Euphrosinidae, Phyllodocidae, Hesionidae, Nereididae, Glyceridae, Dorvilleidae, Orbiniidae and Maldanidae. Bull Biol Soc Wash 6: 67–101.

Borda E, Kudenov JD, Beinhold C & Rouse GW. 2012. Towards a revised Amphinomidae (Annelida: Amphinomida): description and affinities of a new genus and species from the Nile Deep-sea Fan, Mediterranean Sea. Zool Scr 41: 307–325.

Borda E, Kudenov JD, Chevaldonné P, Blake JA, Desbruyères D, Fabri MC, Hourdez S, Pleijel F, Shank TM, Wilson NG, Schulze A & Rouse GW. 2013. Cryptic species of *Archinome* (Annelida: Amphinomida) from vents and seeps. P Roy Soc B: Biol Sci 280: 20131876.

Borda E, Yáñez-Rivera B, Ochoa G, Kudenov JD, Sánchez-Ortiz C, Schulze A & Rouse GW. 2015. Revamping Amphinomidae (Annelida: Amphinomida), with the inclusion of *Notopygos*. Zool Scr 44: 324-333.

Eckert GJ. 1985. Absence of toxin-producing parapodial glands in amphinomid polychaetes (fireworms). Toxicon 23: 350–353.

Fauchald K & Rouse GW. 1997. Polychaete systematics: past and present. Zool Scr 26: 71–138.

Grimes CJ, Paiva PC, Petersen LH & Schulze A. 2020. Rapid plastic responses to chronic hypoxia in the bearded fireworm, *Hermodice carunculata* (Annelida: Amphinomidae). Mar Biol 167: 140.

Gustafson G. 1930. Anatomische Studien über die Polychaeten-Familien Amphinomidae und Euphrosynidae. Zool Bidrag Uppsala 12: 301–471.

Hartmann-Schröder G. 1996. Annelida Borstenwürmer Polychaeta. 2nd revised ed. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise, 58. Gustav Fischer: Jena. 648 pp.

Horst R. 1909. Sur la synonymie d'*Eucarunculata grubei* Mal. et Deh. et *Pherecardia lobata* Horst. Zool Anz 34: 299–300.

Horst R. 1910. On the genus *Chloeia* with some new species from the Malay Archipielago, partly collected by the Siboga-Expedition. Notes Leyden Mus 32: 169–175.

Horst R. 1911a. On the genus *Notopygos*, with some new species from the Malay Archipelago collected by the Siboga-Expedition. Notes Leyden Mus 33:241–247.

Horst R. 1911b. On the synonymy of *Pherecardia lobata* Horst. Notes Leyden Mus 34:17–21.

Horst R. 1912. Polychaeta errantia of the Siboga Expedition. Part 1, Amphinomidae. Siboga-Expeditie Leyden 24a: 1–43.

Hutchings PA. 2000. Family Amphinomidae. *In*: Beessly PL, Ross GB & Glasby CJ (eds.) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipunculida. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, pp: 107–110.

International Commission of Zoological Nomenclature. 2000. International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. International Trust of Zoological Nomenclature, London.

Jones GF & Thompson BE. 1987. The distribution and abundance of *Chloeia pinnata* Moore, 1911 (Polychaeta: Amphinomidae) on the southern California borderland. Pacific Sci 41: 122-131.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7:497-520.

Kinberg JGH. 1857. Nya slägten och arter af Annelider. Öfvers K Vetensk-Akad Förh 14: 11-14.

Kinberg JGH. 1867. On Amphinomernas systematic. Öfvers K Vetensk-Akad Förh 24: 83–91.

Kudenov JD. 1974. The reproductive biology of *Eurythoe complanata* (Pallas, 1766), (Polychaeta: Amphinomidae). Ph. D. Dissertation, Univ Arizona, Tucson. 128 pp.

Kudenov JD. 1975. Errant polychaetes from the Gulf of California, Mexico. J Nat Hist 9: 65–91.

Kudenov JD. 1977. Brooding behavior and protandry in *Hipponoe gaudichaudi* (Polychaeta: Amphinomidae). Bull So Cal Acad Sci 76: 85–90.

Kudenov JD. 1980. Annelida: Polychaeta (Bristleworms). *In:* R.C. Brusca (ed.) Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California, 2nd ed., Univ. Arizona Press, Tucson, pp. 77–123

Kudenov JD. 1991. A new family and genus of the order Amphinomida (Polychaeta) from Galapagos hydrothermal vents. *In*: Petersen ME & JKirkegaard JB (eds.) Proceedings of the 2nd International Polychaeta Conference, Copenhagen, 1986. Systematics, Biology and Morphology of World Polychaeta. Ophelia 5, Supplement, pp: 111–120.

Kudenov JD. 1995. Family Amphinomidae Lamarck, 1818. *In*: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds.) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol. 5. The Annelida Part 2. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, pp: 207–215.

Monterroso O, Núñez J & Riera R. 2004. Macrofauna de fondos blandos en las concesiones de acuicultura de

la bahía de Igueste de San Andrés. Rev Acad Canar Cienc 15: 77–86.

Müller M, Berenzen A & Westheide W. 2003. Experiments on anterior regeneration in *Eurythoe complanata* ("Polychaeta", Amphinomidae): reconfiguration of the nervous system and its function for regeneration. Zoomorphology 122: 95–103.

Murray JM, Watson GJ, Giangrande A, Bentley MG & Farrell P. 2011. Reproductive biology and population ecology of the marine fan worm *Sabella pavonina* (Savigny)(Polychaeta: Sabellidae). Invertebr Reprod Dev 55: 183–196.

Nakamura K, Tachikawa Y, Kitamura M, Ohno O, Suganuma M & Uemura D. 2008. Complanine, an inflammation-inducing substance isolated from the marine fireworm *Eurythoe complanata*. Org Biomol Chem 6: 2058–2060.

Nakamura K, Tachikawa Y, Ohno O, Kitamura M, Suganuma M & Uemura D. 2010. Neocomplanines A and B, a complanine family isolated from the marine fireworm. J Nat Prod 73: 303–305.

Pleijel F. 2001. Amphinomida Lamarck, 1818. *In*: Rouse GW & Pleijel F (eds.) Polychaetes. Oxford University Press, New York, USA, pp: 145–147.

Potts FA. 1909. Polychaeta of the Indian Ocean, 1. The Amphinomidae. Trans Linn Soc Lond Ser 12: 355–371.

Purschke G, Bleidorn C, Struck T. 2014. Systematics, evolution and phylogeny of Annelida —a morphological perspective. Mem Mus Vic 71: 247–269.

Purschke G, Hugenschütt M, Ohlmeyer L, Meyer H & Weihrauch D. 2017. Structural analysis of the branchiae and dorsal cirri in *Eurythoe complanata* (Annelida, Amphinomida). Zoomorphology 136: 1–18.

Reish DJ & Pernet B. 2009. Life cycle cultures of annelids: a review. *In*: Shain DH (ed.) Annelids as model systems in the biological sciences. Wiley-Blackwell, New Jersey, pp: 47–62.

Riera R, Pérez O, Rodríguez M, Ramos E & Monterroso O. 2014. Are assemblages of the fireworm *Hermodice carunculata* enhanced in sediments beneath offshore fish cages?. Acta Oceanol Sin 33: 108–111.

Righi S, Savioli M, Prevedelli D, Simonini R & Malferrari D. 2021. Unravelling the ultrastructure and mineralogical composition of fireworm stinging bristles. Zoology 144: 125851.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press, New York, U.S.A.

Rouse GW & Pleijel F. 2007. Annelida. Zootaxa, 1668: 245–264.

Salazar-Vallejo SI. 1997. Anfinómidos y eufrosínidos (Polychaeta) del Caribe mexicano con claves para las especies reconocidas del Gran Caribe. Rev Biol Trop 44 / 45: 379–390.

Savigny JC. 1822 Systeme des Annélides, principalement de celles des cotes de L'Egipte et de la Syrie, offrant les caracteres tant distinctifs que naturels des ordres, familles et genres, avec la description des especes. 1St edition In: Description de L'Egypte. 1:1–128, Paris (Imprimerie Impériale) [according to Opinion 1461, Bull Zool Nomen, 44: 219–220 (Sep 1987)].

Simonini R, Fai S, Righi S & Prevedelli D. 2016. Palatabilità di diverse parti del corpo di *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766)(Annelida: Amphinomidae). Biol Mar Mediterr 23: 247-248.

Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke FA, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM. 2015. The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. Curr Biol 25: 1993–1999.

Sun Y & Li X. 2017. A new genus and species of bristle worm from Beibu Gulf, South China Sea (Annelida, Polychaeta, Amphinomidae). ZooKeys. 708: 1–10.

Sussman M, Loya Y, Fine M & Rosenberg E. 2003. The marine fireworm *Hermodice carunculata* is a winter reservoir and spring summer vector for the coral bleaching pathogen *Vibrio shiloi*. Environ Microbiol 5: 250–255.

Tilic E & Bartolomaeus B. Commentary on: "Unravelling the ultrastructure and mineralogical composition of fireworm stinging bristles" by Righi et al. 2020. Zoology 144: 125890.

Toso A, Boulamai S, Lago N, Pierri C, Piraino S & Giangrande A. 2020. First description of early developmental stages of the native invasive fireworm *Hermodice carunculata* (Annelida, Amphinomidae): a cue to the warming of the Mediterranean Sea. Mediterr Mar Sci 21: 442–447.

Verdes A, Simpson D, Holford M. 2018. Are fireworms venomous? Evidence for the convergent evolution of toxin homologs in three species of fireworms (Annelida, Amphinomidae). Genome Biol Evol 10: 249–268.

Wang Z, Zhang Y, Xie YJ & Qiu JW. 2019. Two Species of Fireworms (Annelida: Amphinomidae: *Chloeia*) from Hong Kong. Zool Stud 58: e22.

Weidhase M, Bleidorn C, Beckers P & Helmet C. 2016. Myoanatomy and anterior muscle regeneration of the fireworm *Eurythoe* cf. *complanata* (Annelida: Amphinomidae). J Morphol 277: 306-315.

Weigert A & Bleidorn C. 2016. Current status of annelid phylogeny. Org Divers Evol 16: 345–362.

Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH. 2014. Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. Mol Biol Evol 31: 1391–1401.

Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2008. Amphinomidae, Archinomidae and Euphrosinidae (Amphinomidae: Aciculata: Polychaeta), inferred from molecular data. J Mar Biol Ass UK 83: 509–513.

Wolf AT, Nugues MM & Wild C. 2014. Distribution, food preference, and trophic position of the corallivorous

fireworm *Hermodice carunculata* in a Caribbean coral reef. Coral Reefs 33: 1153–1163.

WoRMS Editorial Board. 2021. World Register of Marine Species. Available from http://www.marinespecies.org at VLIZ. Accessed 2021-03-10. doi:10.14284/170

Yáñez-Rivera B. 2009. Familia Amphinomidae Savigny *in* Lamarck, 1818. *In*: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds.) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp: 77–87.

Yáñez-Rivera, B. 2015. *Chloeia*, *Eurythoe* y *Notopygos* (Polychaeta: Amphinomidae): Revisión de las especies registradas en México y aspectos reproductivos. Tesis de Doctorado, PCML, ICML, UNAM. 154 pp.

Yáñez-Rivera B & Carrera-Parra LF. 2012. Reestablishment of *Notopygos megalops* McIntosh, description of *N. caribea* n. sp. from the Greater Caribbean and barcoding of "amphiamerican" *Notopygos* species (Annelida, Amphinomidae). Zookeys 223: 69–84.

Yáñez-Rivera B & Mendez N. 2014. Regeneration in the stinging fireworm *Eurythoe* (Annelida): Lipid and triglyceride evaluation. J Exp Mar Biol Ecol 459: 137–143.

Yáñez-Rivera B & Salazar-Vallejo SI. 2011. Revision of *Hermodice* Kinberg, 1857 (Polychaeta: Amphinomidae). Sci Mar 75: 251–262.

Zapata-Vívenes E, Valle-Marcano L & Acosta V. 2018. Immunological responses, lysosomal stability and micronucleus frequency in *Eurythoe complanata* (Polychaeta: Amphinomidae) exposed to an aqueous fraction of used motor vehicle lubricants. Rev Int Contam Ambient 34: 297–305.

9. Aphroditidae Malmgren, 1867

Christopher Cruz-Gómez[1], Paulina Hernández-Moreno[2]
& J. Rolando Bastida-Zavala[2]

1) El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Chetumal
christopher.cruz-gomez@hotmail.com
2) Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM),
Universidad del Mar, campus Puerto Ángel

Introducción

Los afrodítidos son llamados ratones marinos por la presencia de setas capilares iridiscentes y alargadas que forman una felpa que cubre el dorso (Chambers & Muir 1997, Hutchings 2000). De acuerdo con Rouse & Pleijel (2001), el origen del nombre tuvo lugar en el norte de Europa (~s. XVIII), donde a estos gusanos se les conoce como 'ratones marinos'. En el argot escandinavo 'ratón' era el término vulgarmente usado para referirse a los genitales humanos femeninos, y algún pescador observador reconoció la similitud con estos gusanos afelpados. Posteriormente Linneo, quien conocía de la expresión, la formalizó mediante la descripción de *Aphrodita aculeata* Linnaeus, 1758, indicando que el nombre genérico proviene de la diosa griega del amor (Rouse & Pleijel 2001).

Los afrodítidos son poliquetos errantes cuyo cuerpo se caracteriza por ser, generalmente, deprimido y con forma ovalada. El número de segmentos es muy variable, llegando a tener desde 32 hasta 52 segmentos. En general tienden a ser de gran tamaño, algunos alcanzan a medir más de 300 mm y otros solo miden unos cuantos milímetros (Hutchings 2000, Jumars *et al.* 2015). Presentan colores muy llamativos y brillantes por la asombrosa iridiscencia de las setas que cubren sus cuerpos, las cuales actúan como cristales fotónicos (McPhedran *et al*. 2001, Böggemann 2009).

Los afrodítidos se encuentran en todos los océanos y están representados principalmente por especies de aguas profundas y algunas especies intermareales y submareales, formando parte de la epifauna e infauna (Rouse & Pleijel 2001). Usualmente se encuentran en fondos lodosos o arenosos ya que están adaptados para excavar el sedimento y habitar debajo de este (Blake 1995, Hutchings 2000).

Estos gusanos son considerados carnívoros pasivos y oportunistas (Fauchald & Jumars 1979); sin embargo, la observación de organismos vivos (*Laetmonice producta* Grube, 1877) ha permitido clasificarlos como depredadores activos (Mettam 1980), y como consumidores de sedimentos y detritus (Böggemann 2009, Jumars *et al*. 2015). A través de la disección de intestinos de distintas especies de afrodítidos (*L. producta*, *L. filicornis*, *A. aculeata*, *A. hastata*) se ha evidenciado la diversidad de presas que consumen; encontrando diatomeas, esponjas, hidrozoos, poliquetos, priapúlidos, ofiuroideos, holoturoideos, pequeños moluscos, isópodos, anfípodos y picnogónidos (Pettibone 1953, Piraino & Montiel 2001, Parapar *et al*. 2013). Jumars *et al*. (2015) hicieron una síntesis sobre las estructuras bucales de la familia concluyendo que no tienen mandíbulas, aunque sí podrían presentar una faringe ligeramente esclerotizada.

Los afrodítidos también presentan estrategias activas ante el estrés. Tal es el caso de los ejemplares de la Antártida de *Laetmonice producta*, que en cautiverio han mostrado que utilizan la gran diversidad de formas de sus setas para su protección. Además, si el estrés continúa, estos gusanos expulsan un líquido marrón viscoso por el ano, como una aparente defensa química (Parapar *et al*. 2013). Asimismo, los afrodítidos pueden mostrar asociaciones con otros invertebrados, ya sea como ocupantes en galerías de equiuros y decápodos (Martin & Britayev 2018) o como sustrato para otros invertebrados.

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

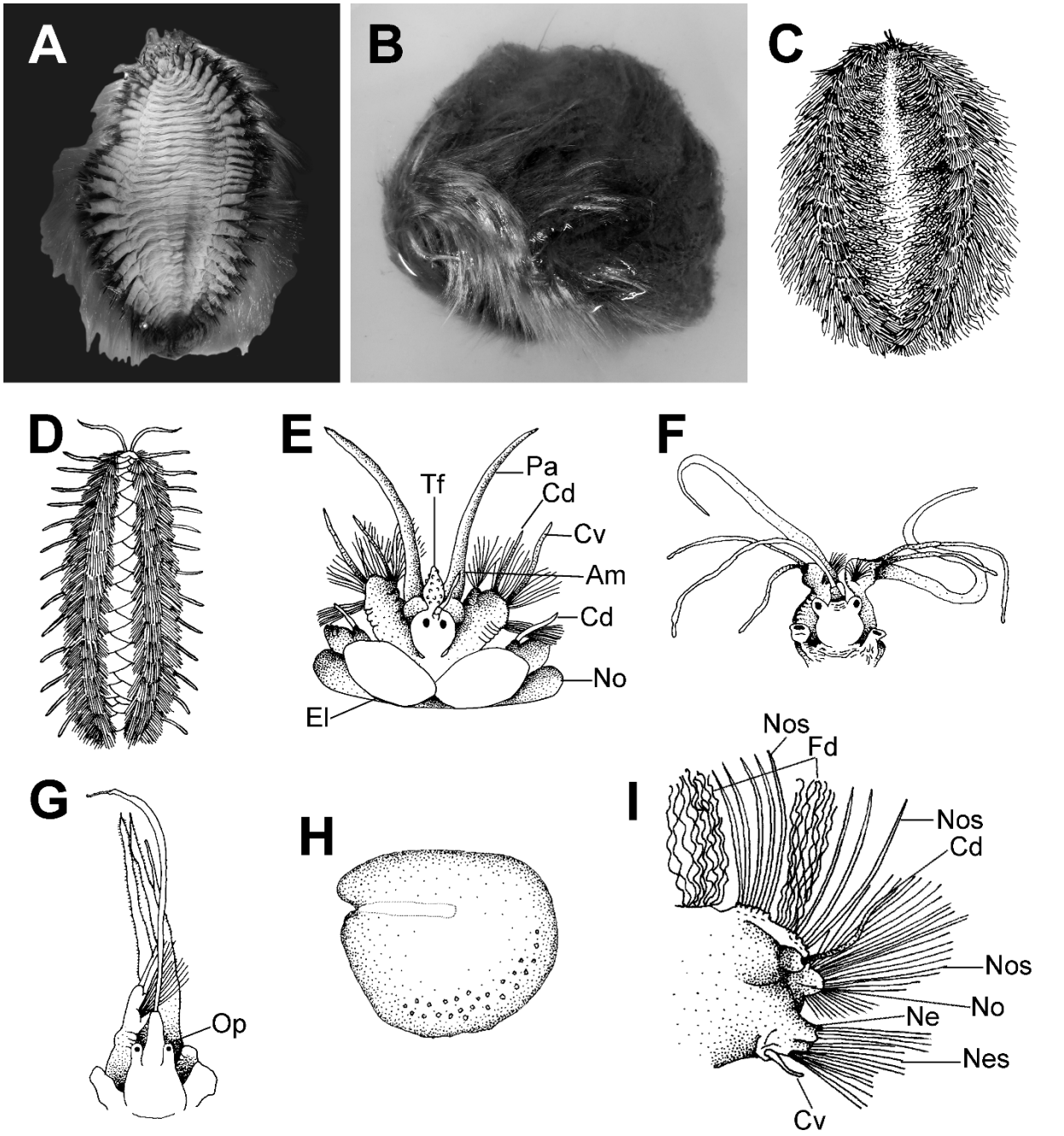


Figura 1. *Aphrodita*: A) Cuerpo vista ventral, B) cuerpo vista lateral, C) cuerpo vista dorsal, E) prostomio; *Laetmonice*: D) cuerpo completo vista dorsal; *Pontogenia:* F) prostomio; *Laetmonice*: G) prostomio, I) parápodo del segmento cirrígero; *Aphrodita sonorae:* H) élitro izquierdo. Abreviaturas: Am= antena media; Cd= cirro dorsal; Cv= cirro ventral; El= élitro; Fd= felpa dorsal; Ne= neurópodo; Nes= neurosetas; No= notópodo; Nos= notosetas; Op= ojos pedunculados; Pa= palpos; Tf= tubérculo facial. Ilustraciones modificadas de: C, F-G Hutchings & McRae (1993), D-E, I) Blake (1995), H) Kudenov (1975).

Sobre las setas de estos gusanos se pueden encontrar protozoos, esponjas, hidrozoos, briozoos, poliquetos espirórbinos y tunicados, que utilizan estas estructuras como sustrato o refugio (Hutchings 2000, Parapar *et al*. 2013). También sobre la superficie ventral de *A. refulgida* Moore, 1910, se encuentra el bivalvo, *Pseudopythina rugifera* (Carpenter, 1864), adaptado para capturar las

pequeñas partículas de sedimento alrededor de su hospedero (Narchi 1969); además, se han encontrado endosimbiontes en la cavidad celómica: quistes de protozoos, protozoos adultos, poliquetos dorviléidos, filodócidos y lumbrinéridos (Piraino & Montiel 2001, Micaletto *et al*. 2003, Parapar *et al*. 2013, Jimi *et al*. 2021).

Dentro de lo poco que se conoce sobre su reproducción, se sabe que son gonocóricos, además de presentar los pares de nefridios en la parte posterior de los parápodos, que funcionan tanto como poros genitales como para la excreción de desechos (Pettibone 1953, Micaletto *et al*. 2003). De acuerdo con Hutchings (2000) se puede considerar que la mayoría de los afrodítidos presentan una etapa pelágica; sin embargo, el género *Palmyra* Savigny, 1822 tiene huevos (300–400 μm) con vitelo masivo, lo que sugiere un desarrollo béntico directo que limitaría su dispersión (Watson-Russell 1989). En cuanto a los gametos masculinos, han sido observados los de *L. producta* descritos como aquaesperma en forma de copa (Micaletto *et al*. 2003).

En la familia Aphroditidae se incluyen nueve géneros y 77 especies (Pettibone 1982, Hutchings & McRae 1993, Read & Fauchald 2021). Para el Pacífico oriental tropical se han registrado tres géneros y 14 especies, de los cuales tres son registros cuestionables (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), mientras que en el Gran Caribe está representado por siete géneros y 13 especies, siendo también tres los registros cuestionables (Salazar-Vallejo 1996, Dean 2012).

Sistemática

La familia Aphroditidae fue establecida por Malmgren (1867) y no se ha vuelto a revisar de manera completa desde entonces (Hutchings & McRae 1993, Rouse & Pleijel 2001). Los trabajos de los afrodítidos realizados por Horst (1916a-b, 1917), como resultado de la expedición del Siboga fue, durante muchos años, el único sumario de especies de esta familia, donde describió un nuevo género y 21 nuevas especies (Blake 1995). Después, Pettibone (1966) redefinió algunos géneros, describió uno nuevo y realizó una clave de identificación.

Fauchald (1977a) colocó la familia Aphroditidae dentro de la superfamilia Aphroditacea, del suborden Aphroditiformia, que a su vez está incluida en el orden Phyllodocida y reconoció siete géneros. Uno de ellos, *Tricertia* Haswell, 1883 fue sinonimizado posteriormente con *Pontogenia* Claperède, 1868 por Hutchings & McRae (1993). Los otros seis géneros reconocidos por Fauchald (1977a), han sido revisados por Hutchings & McRae (1993), excepto los géneros *Hermionopsis* Seidler, 1923 y *Heteraphrodita* Pettibone, 1966.

El género *Aphroditella* fue establecido por Roule (1898) para incluir la especie *A. pallida* Roule, 1898. El único carácter que tomó en cuenta para la segregación de este género fue la pubescencia distal de las neurosetas. Posteriormente, Pettibone (1966), consideró a *Aphroditella* como un sinónimo menor de *Aphrodita* Linnaeus, 1758. Sin embargo, Orensanz (1972) consideró que es necesario redefinir el género *Aphroditella* para incluir una serie de afrodítidos generalmente incluidos en el género *Aphrodita* y caracterizados por la espesa felpa dorsal, la forma de las notosetas y otros caracteres de menor importancia. Si se aceptara la propuesta de Orensanz (1972) habría que buscar otro nombre genérico, ya que es homónimo de *Aphroditella* Lendenfeld, 1887, un género de esponjas establecido con anterioridad (Read & Fauchald 2021).

Watson Russell (1989) transfirió al género monoespecífico *Palmyra*, que anteriormente se consideraba miembro de la familia Chrysopetalidae por Day (1967), o Palmyridae por Fauchald (1977a), a la familia Aphroditidae, realizando una diagnosis extensa que justifica la inclusión de este género carente de élitros.

Por otro lado, Hutchings & McRae (1993) publicaron una monografía de los afrodítidos de Australia y revisaron las especies recolectadas durante la expedición del Siboga; asimismo, incluyeron diagnosis de cinco géneros y 34 especies, siete de ellas nuevas para la ciencia.

Rouse & Fauchald (1997) realizaron el primer estudio sobre las relaciones filogenéticas de este grupo, donde la familia Acoetidae aparece formando un solo clado con Aphroditidae. Recientemente, Gonzalez *et al*. (2017) generaron un árbol filogenético a través de un análisis conjunto de caracteres moleculares y morfológicos, que colocó a los afrodítidos como un clado aparte del

resto de los afroditiformes, asociándolos con la familia Eulepethidae (*i.e.* la presencia tubérculos dorsales en segmentos no-elitrígeros), siendo estas dos familias las más basales en este orden.

Los estudios regionales en América incluyen los registros de Hartman (1939) y Pettibone (1953), referidos al Pacífico oriental; Hartman (1968) para California, donde redescribió algunas especies de Moore (1903, 1905, 1910); así como el trabajo de Kudenov (1975) para el golfo de California. Para el Gran Caribe resaltan los trabajos de Gathof (1984) y Barnich *et al.* (2013) para el golfo de México, el de Díaz-Díaz *et al.* (2013) quienes realizaron el primer registro de un afrodítido para Venezuela, y el de Craveiro *et al.* (2019) quienes ampliaron la distribución de *Aphrogenia alba* Kinberg, 1856 hacia el norte de Brasil.

Morfología

El cuerpo de los afrodítidos es relativamente alargado y ancho, oval u oblongo, ventralmente aplanado y dorsalmente arqueado, cubierto por setas finas (Fig. 1A-D). Poseen desde 32 (*Aphrogenia* Kinberg, 1856) hasta 52 segmentos (*Aphrodita*). La superficie ventral del cuerpo y los parápodos están cubiertos por diminutas papilas esféricas o cónicas (Pettibone 1966). En general, la forma de los afrodítidos permite el reconocimiento de la familia, pero sin tanta utilidad entre géneros y especies (Hutchings & McRae 1993). Las especies de *Aphrodita, Aphrogenia* Kinberg, 1856 y *Pontogenia* tienen una forma corporal similar con una región caudal muy atenuada, sobre todo en *Aphrodita;* en cambio *Laetmonice* Kinberg, 1856 se caracteriza por su mayor alargamiento corporal. Los principales caracteres diagnósticos usados para la identificación a nivel específico incluyen la forma del prostomio, ojos, notosetas capilares que forman la felpa, así como la morfología de las notosetas y neurosetas (Gathof 1984).

Prostomio: La forma del prostomio es similar en la mayoría de las especies; es pequeño, oval, redondeado (Hutchings & McRae 1993), o parcialmente bilobulado, con una antena media insertada frontalmente y con un ceratóforo pequeño, un tubérculo facial localizado ventralmente entre el par de palpos alargados y anterior a la boca (Fig. 1E). Cuando están presentes los ojos pueden ser sésiles o localizados sobre pedúnculos oculares (Gathof 1984). El desarrollo de los pedúnculos oculares o las manchas oculares es variable en cada género (Fig. 1F-G), por lo que son caracteres importantes para su identificación. En *Aphrodita,* cuando los ojos están presentes son sésiles y el número de pares varía (Fig. 1E); especies de *Aphrogenia* tienen pedúnculos oculares muy largos pero los ojos carecen de pigmento; en *Laetmonice* hay pedúnculos oculares con ojos poco pigmentados y de distinto tamaño; en *Pontogenia* los pedúnculos oculares son muy largos (Fig. 1G).

Por otro lado, la antena media presenta variedad de formas: abultadas, filamentosas, bulbosas y alargadas, más grandes o del mismo tamaño que el prostomio. En algunas especies de *Aphrodita* la antena media es biarticulada pero en otras especies parece una estructura simple y la separación entre el ceratostilo y el ceratóforo no es evidente (Fig. 1E). Son pocos los géneros que tienen cerátoforos sin papilas como *Pontogenia,* que tiene un ceratóforo liso o finamente papilado (Hutchings & McRae 1993).

Respecto al tubérculo facial, es importante mencionar que es uno de los caracteres más importantes para distinguir a las especies. Su longitud es un carácter consistente; sin embargo, podría ser afectado por la fijación. Su superficie puede ser crenulada o finamente papilada (Fig. 1E) y, en general, presenta ornamentaciones que son útiles al momento de comparar con otras especies.

Los palpos también son estructuras importantes para la identificación a nivel específico, sobretodo por su longitud y si la superficie es lisa o finamente papilada (Fig. 1E). Respecto a su longitud, aunque en ocasiones es útil, es poco confiable para la identificación de especies de *Laetmonice,* ya que se presentan en tres estados que no han sido estandarizados: palpo largo, mediano y corto (Hutchings & McRae 1993).

Peristomio: Consiste en la fusión de los primeros segmentos y la boca. El primer segmento (tentacular) se proyecta lateralmente o ventralmente al prostomio y posee dos pares de cirros tentaculares largos (Pettibone 1966). La faringe es eversible y muscular con un par de mandíbulas quitinosas o desprovista de ellas (Chambers & Muir 1997) y con varias hileras de numerosas papilas suaves alrededor de la abertura (Pettibone 1966).

Élitros: Son estructuras planas ubicadas dorsalmente, con formas alargadas, ovaladas (Fig. 1H) y traslapadas, unidas por elitróforos de aspecto muscular. Generalmente hay de 15 a 20 pares de élitros localizados en los segmentos 2, 4, 5, 7 y luego en segmentos alternos hasta el segmento 25, después de ahí los élitros se ubican en cada tercer segmento. En cada segmento sin élitros hay cirros dorsales alargados (Pettibone 1966). El número de pares de élitros es constante entre los géneros *Aphrodita* y *Pontogenia,* mientras que entre *Laetmonice* y *Aphrogenia* varía de acuerdo con las especies. La forma y el punto en que se adhiere al elitróforo difiere a lo largo del cuerpo, y esto puede ser un carácter diagnóstico entre especies. En *Laetmonice* los élitros son similares, sólo los dos últimos pares tienen diferentes estructuras elitrígeras. En *Aphrogenia* la forma de los élitros parece uniforme; sin embargo, varía la ornamentación por lo que este último es un carácter útil para diferenciar las especies de este género (Hutchings & McRae 1993).

Parápodos: Todas las especies de afrodítidos tienen el primer segmento con parápodos unirrámeos y los subsecuentes son birrámeos (Fig. 1I). El notópodo es más pequeño que el neurópodo y lleva el elitróforo o el cirro dorsal de manera alternada. Todos los parápodos poseen cirros ventrales cortos y generalmente papilados, excepto el par de parápodos del segundo segmento lateral a la boca, que los tiene largos (Pettibone 1966). La relación entre la longitud del cirro dorsal y ventral difiere entre las especies. En el género *Pontogenia*, la forma de los neurópodos del segundo y tercer segmento difieren del cuerpo, además de ser distintos entre las especies; sin embargo, esto puede ser resultado del proceso de fijación (Hutchings & McRae 1993).

Setas: Las setas se presentan en fascículos (Fig. 1I), donde a su vez forman distintas hileras a lo largo del eje lateral del cuerpo. Los caracteres importantes de una seta son su morfología, distribución a lo largo del cuerpo y número.

Notosetas: Son simples y de varios tipos (Fig. 2A-H), incluyendo setas capilares, aciculares, puntiagudas, serradas, lisas, con forma de arpón o de espinas (Gathof 1984).

Las notosetas capilares largas forman la felpa dorsal y las cortas no llegan a formarla. La felpa dorsal está presente en casi todas las especies excepto en el género *Aphrogenia*. También hay notosetas capilares iridiscentes proyectadas lateralmente que están presentes en varias especies de *Aphrodita*; en *Pontogenia* y *Aphrogenia* el número y ubicación de estas setas son diagnósticas a nivel genérico (Hutchings & McRae 1993).

En *Aphrodita* se reconocen varios tipos de notosetas aciculares (finas, lisas, rígidas, puntiagudas, con forma de garfio y cubiertas de tubérculos). En *Laetmonice* sólo hay notosetas aciculares simples y con forma de arpón (Fig. 2A). En *Pontogenia* las notosetas son aplanadas y su estructura varía en cada especie, están cubiertas por espinas, tubérculos o con denticiones que les otorga una apariencia aserrada (Fig. 2B). En *Aphrogenia* son gruesas, lisas y con forma de sable (Fig. 2C), las cuales se curvan sobre el dorso (Hutchings & McRae 1993).

Neurosetas: Las neurosetas son un carácter importante y debe revisarse el número de setas presentes en cada una de las hileras en los parápodos anteriores, medios y posteriores (Hutchings & McRae 1993). Las neurosetas en segmentos anteriores son delgadas, traslúcidas, simples y bipinadas (Fig. 2I), en el resto de los segmentos pueden ser gruesas, oscuras, simples, falcadas, con o sin espinas basales, colocadas en tres hileras (Fig. 2J-R), aunque pueden ser más hileras y de varios tipos en algunos segmentos medios y posteriores (Pettibone 1966).

Las neurosetas bipinadas son las más abundantes y se presentan en los segmentos 2 y 3 en todas las especies de *Aphrodita, Laetmonice* y *Pontogenia*. Sin embargo, en algunas especies de *Laetmonice* también las presentan en el segmento 4 y en *Pontogenia* el número y disposición puede variar, o incluso carecer de ellas (Pettibone 1966). En *Laetmonice* las neurosetas tienen una espina basal con fimbrias distales (Fig. 2K), o bien, presentan dientes adicionales (Fig. 2L, Q) y otras más son pilosas (Fig. 2I, K); en *Pontogenia* son gruesas con variada ornamentación; en *Aphrogenia* y *Aphrodita* son gruesas, sólo que en este último género son lisas con espinas laterales, con o sin puntas curvas, garfios, con capucha (Fig. 2R) o pilosas (Fig. 2P).

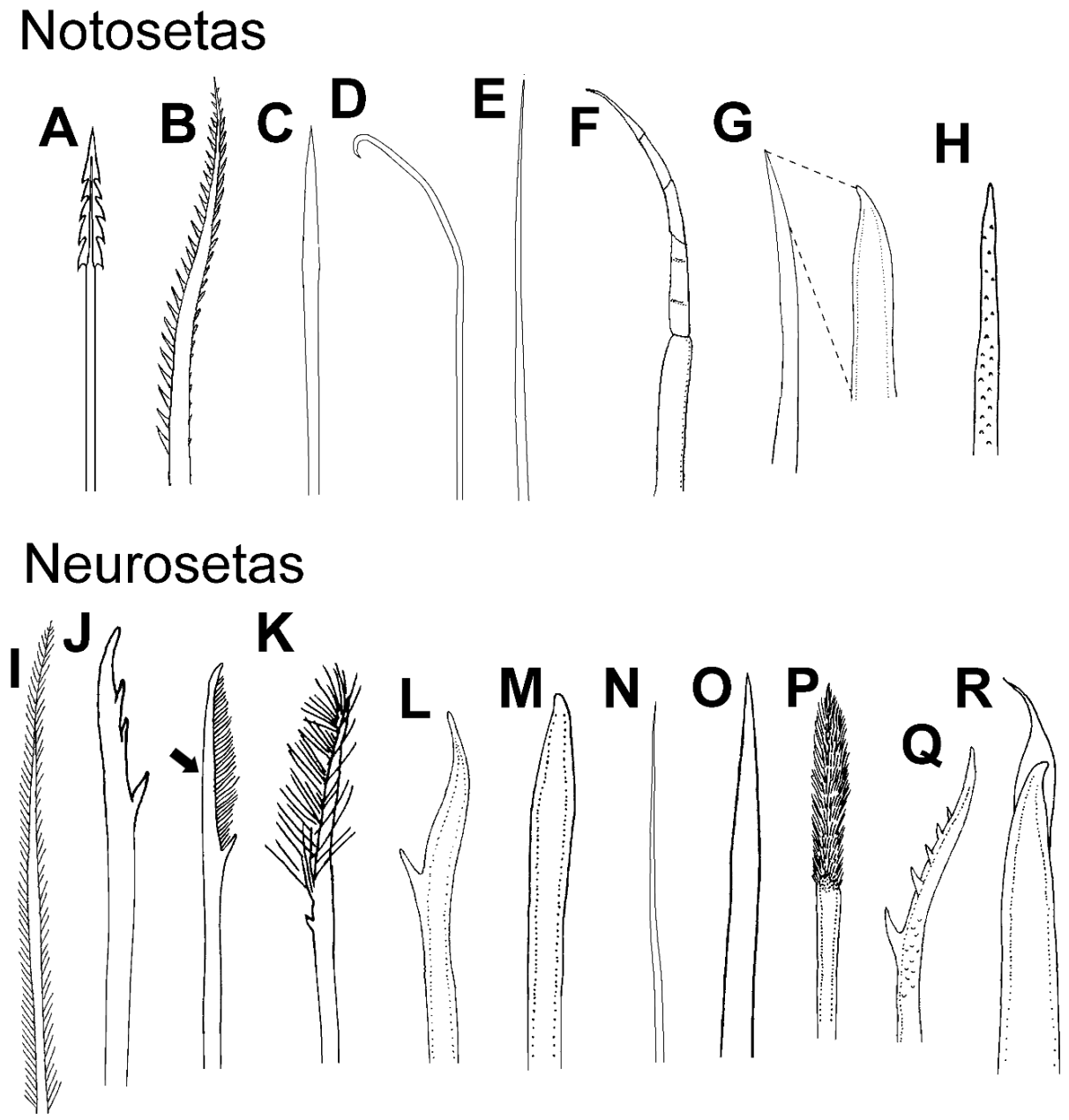


Figura 2. Notosetas: *Hermonia hystrix*: A) con forma de arpón; B) serrada; C) con forma de sable; *Aphrodita parva:* D) con punta de garfio; E) capilar; *A. castanea*: F) articulada; G) acicular lisa y puntiaguda; H) acicular con tubérculos. Neurosetas: I) bipinada; *Hermonia:* J) con espinas; *Laetmonice filicornis*: K) con fimbrias unilaterales y espina basal (flecha indica el diente principal); *A. parva:* L) con espina subdistal; *A. refulgida:* M) con punta ensanchada; N) capilar; *A. refulgida*: O) rígida y entera; P) pilosa; Q) dentadas y con espina basal; R) lisa y con capucha. Ilustraciones modificadas de: A, C, E, G, K, N) Chambers & Muir (1997), D) Blake (1995), B, F, I, Q) Rioja (1962), H, L, O) Banse & Hobson (1974); J) Fauvel (1923), M-R) Hartman (1939), P) Kudenov (1975).

Otros caracteres: Los afrodítidos tienen su intestino bifurcado hacia cada lado de los segmentos; las estructuras nefridiales están presentes en la mayor parte de los segmentos y su sistema circulatorio es cerrado (Fauchald & Rouse 1997); las estructuras branquiales casi siempre están cubiertas por la felpa dorsal, cuya función es mantener a las branquias libres de sedimento fino,

el cual puede interferir con la respiración (Gathof 1984); el pigidio es muy pequeño, con un par de cirros anales adaptados para excavar en fondos blandos (Pettibone 1966).

Consideraciones para el uso de las claves

La clave siguiente es para las áreas biogeográficas del Gran Caribe y del Pacífico oriental tropical de acuerdo con las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Dean 2012).

La clave para las especies del género *Aphrodita* aquí incluida, se basó en la primera versión de este capítulo (Hernández-Moreno 2009); para las especies de los demás géneros se utilizaron referencias especializadas.

Nomenclatura de regiones biogeográficas

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una letra entre paréntesis, la cual, refiere la región en la que ha sido registrada:
B: Costa occidental de la península de Baja California.
C: Gran Caribe (mar Caribe hasta el norte de Brasil).
G: Golfo de México (desde la frontera de México con Estados Unidos hasta Puerto Progreso, Yucatán).
P: Pacífico oriental tropical (desde el golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular).
Q: Especies cuestionables (todas aquellas especies de distribución dudosa en una región).

Clave para los géneros de Aphroditidae

1 Dorso cubierto completamente por felpa (Fig. 1B); élitros ocultos (Fig. 1C) **2**
– Dorso parcialmente cubierto por felpa o sin ella (Fig. 1D); élitros visibles (Fig. 1D) **3**

2(1) Sin pedúnculos oculares (Fig. 1E); notosetas gruesas; neurosetas puntiagudas **5**
– Con pedúnculos oculares (Fig. 1G); notosetas delgadas con forma de arpón (Fig. 2A); neurosetas con espinas (Fig. 2J) … *Hermonia* Hartman, 1959[1] … antena media más larga que el tubérculo facial y papilada ..... *H. hystrix* (Savigny, 1822)[2] (C)

3(1) Notosetas con forma de arpón (Fig. 2A); neurosetas anteriores bipinadas (Fig. 2I) y el resto con fimbrias unilaterales y con una espina basal (Fig. 2K) .... *Laetmonice* Kinberg, 1856
– Sin notosetas con forma de arpón; neurosetas anteriores bipinadas (Fig. 2I) y no bipinadas (Fig. 2E, N) **4**

4(3) Notosetas aplanadas, serradas marginalmente (Fig. 3G) y forman escasa felpa dorsal ... . *Pontogenia* Claparède, 1868
– Notosetas aplanadas con forma de sable y lisas (Fig. 2C); sin formar felpa dorsal … *Aphrogenia* Kinberg, 1856 … ojos pedunculados cortos; tubérculo facial rugoso y sobresale por delante de los ojos ..... *A. alba* Kinberg, 1856 (G, C)

5(2) Neurosetas puntiagudas, con fimbrias unilaterales; con espina subdistal (Fig. 3K) … *Heteraphrodita* Pettibone, 1966 … sin notosetas gruesas; sin tubérculo facial .... *H. intermedia* (McIntosh, 1885)[3] (C)
– Neurosetas puntiagudas, con o sin fimbrias; sin espina subdistal (Fig. 2M) .... *Aphrodita* Linnaeus, 1758

Comentarios

1) Hartman (1959) cambió el nombre del género *Hermione* Blainville, 1828 y lo reemplazó por *Hermonia*, ya que *Hermione* refería a un género de dípteros. Por lo tanto, el nombre válido es *Hermonia hystrix* (Savigny, 1822). Posteriormente, Barnich & Fiege (2003) consideraron que el género *Hermonia* Hartman, 1959 es un sinónimo menor de *Laetmonice* Kinberg, 1856, ya que anteriormente Savigny (1822) había decidido abandonar el nombre de *Hermione* y transferir las especies al género

Laetmonice, pero su propuesta no ha sido ampliamente aceptada. La única especie de *Hermonia* tiene el cuerpo completamente cubierto de felpa, mientras que en *Laetmonice* solo está parcialmente cubierto. *Hermonia hystrix* fue descrita del Mediterráneo, registrada en el Gran Caribe por Augener (1906) y en el Pacífico americano por Monro (1933). De acuerdo con Chambers & Muir (1997) esta especie presenta una amplia distribución que incluye el Atlántico europeo, el Mediterráneo, mar Rojo, e incluso del océano Índico. Los registros de la especie en el Gran Caribe y el Pacífico Oriental Tropical se consideran cuestionables debido a las evidentes limitaciones oceánicas y biológicas, ya que presentan larvas de corta duración (Watson-Russell 1989), por lo que es improbable que la especie logre cruzar un océano para llegar a costas americanas.

2) Treadwell (1934) describió a *Melaenis tropicus* Treadwell, 1934 de Islas Vírgenes como un polinóido, más tarde Hartman (1938) revisó los ejemplares tipo de las especies descritas por Treadwell y reasignó a la especie a la familia Aphroditidae dentro del género *Hermione*, ahora *Hermiona*. No obstante, la descripción es muy breve y en WoRMS se mantiene como válido a *M. tropicus* y dentro de los Polynoidae (Read & Fauchald 2021), por lo que es necesaria la revisión del estado de esta especie.

3) McIntosh (1885) describió a *Aphrodita intermedia* McIntosh, 1885 de isla Sombrero, en las Antillas. Lamentablemente la descripción fue muy breve y solo ilustró una neuroseta. Posteriormente, Pettibone (1966) reasignó a la especie al género *Heteraphrodita* Pettibone, 1966, haciendo énfasis en la ausencia de notosetas protectoras y la forma de las neurosetas.

Claves para las especies de Aphroditidae

Aphrodita Linnaeus, 1758[1]

1 Palpos 11 veces más largos que el prostomio; todas las neurosetas con puntas capilares (Fig. 2N) ..... *A. longipalpa* Essenberg, 1917 (B)
– Palpos 2–7 veces más largos que el prostomio; neurosetas con o sin puntas capilares **2**

2(1) Adultos de cuerpo pequeño con menos de 30 mm de longitud; con 25–35 setígeros **3**
– Adultos de cuerpo alargado con más de 30 mm de longitud; con más de 40 setígeros **6**

3(2) Manchas oculares discoidales; tubérculo facial aparentemente rugoso (Fig. 3A); neurosetas cubiertas por fimbrias ..... *A. obtecta* Ehlers, 1887[2] (G, C)
– Sin manchas oculares discoidales; tubérculo facial liso (Fig. 3B); neurosetas con espinas basales o subdistales (Fig. 2L) **4**
4(3) Cuerpo con 6–9 mm de longitud; tubérculo facial más corto que el prostomio .... *A. parva* Moore, 1905[3] (B)
– Cuerpo con 22–25 mm de longitud; tubérculo facial más largo que el prostomio **5**

5(4) Élitros reniformes con manchas en los bordes ..... *A. diplops* Fauchald, 1977b (C)
– Élitros ovalados con espinas dispersas ..... *A. falcifera* Hartman, 1939 (B)

6(2) Tubérculo facial más largo que el prostomio; antena media más corta o tan larga como el prostomio **7**
– Tubérculo facial más corto que el prostomio; antena media por lo menos más larga que el prostomio **13**

7(6) Notosetas con punta falcada (con forma de garfio) (Fig. 2D) **8**
– Notosetas con punta aguzada (Fig. 2G) **11**

8(7) Antena media con forma de garrote; notosetas ásperas (Fig. 2H) .... *A. negligens* Moore, 1905[4] (B)
– Antena media con otra forma; notosetas lisas **9**

9(8) Palpos lisos cuatro veces más largos que el prostomio; notosetas que forman la felpa dorsal de color castaño claro ..... *A. castanea* Moore, 1910[5] (B)
– Palpos rugosos cinco veces más largos que el prostomio; notosetas que forman la felpa dorsal de color pardo oscuro **10**

10(9) Antena media con forma de papila; neurosetas ásperas, rígidas y enteras (Fig. 2O) .... *A. mexicana* Kudenov, 1975 (P)
– Antena media con otra forma; neurosetas finas, con puntas pilosas o cubiertas por espinas prominentes (Fig. 2P) ..... *A. solitaria* Essenberg, 1917[6] (B)

11(7) Tubérculo facial con forma bulbosa; élitros redondos; neurosetas a veces con espina subdistal … ..... *A. acuminata* Ehlers, 1887 (G, C)
– Tubérculo facial sin forma bulbosa; élitros ovalados, alargados o con forma de pétalos; neurosetas sin espina subdistal (Fig. 3C) **12**

12(11) Antena media con forma de papila; palpos cuatro veces más largos que el prostomio; élitros con superficie rugosa; neurosetas rígidas y distalmente pilosas (Fig. 3C) .... *A. sonorae* Kudenov, 1975 (P)
– Antena media con forma clavada (mazo); palpos más cortos que el prostomio; élitros con superficie lisa; neurosetas rígidas y distalmente curvas o enteras .... *A. defendens* Chamberlin, 1919[7] (P)

13(6) Notosetas más inferiores cobrizas o doradas; neurosetas con puntas curvas o capilares (parecidas a cabello) (Fig. 3D) ..... *A. japonica* von Marenzeller, 1879[8] (B, P, Q)
– Notosetas más inferiores de color verde brillante; neurosetas con puntas ensanchadas (Fig. 2M) ..... *A. refulgida* Moore, 1910[9] (B)

Comentarios

1) Linnaeus (1758) describió a *Aphrodita aculeata* sin especificar su localidad tipo y sin designar material tipo; sin embargo, ha sida registrada en diversas partes del mundo, incluyendo Cuba (Suárez & Fraga 1978 *In:* Dean 2012). De acuerdo con Barnich & Fiege (2000), la especie se distribuye en el noreste del Atlántico y Mediterráneo, asimismo, indicaron que puede ser confundida con otras especies del género debido a los cambios en la morfología de las setas conforme el gusano crece. El registro de esta especie en el Caribe es cuestionable.
2) Diaz *et al*. (2013) mencionó que el tubérculo facial es rugoso, pero lo ilustra liso.
3) *Aphrodita parva* había sido transferida a *Aphroditella* por Orensanz (1972), una propuesta no aceptada hasta el momento (Read & Fauchald 2021); posiblemente al seguir a Pettibone (1966), quien considera a *Aphroditella* un sinónimo menor de *Aphrodita*.
4) Fue descrita por Moore (1905) y su localidad tipo es Honshu, Japón, a 62 m de profundidad; también la registró en el Pacífico norte, en Seattle cerca de Port Townsend, Washington. De acuerdo con Fauchald (1972) se distribuye desde Japón a lo largo de la costa del Pacífico oriental tropical hasta Panamá en profundidades abisales. Esta especie también fue considerada como *Aphroditella negligens* por Orensanz (1972).
5) *Aphrodita castanea*, descrita para California, fue sinonimizada con *A. negligens*, descrita para Japón, por Pettibone (1953) y con *Aphroditella negligens* por Orensanz (1972); sin embargo, aquí se mantiene precautoriamente a *A. castanea* válida, en espera de una revisión más profunda de ambos taxones.
6) *Aphrodita solitaria*, descrita para California, fue sinonimizada con *A. refulgida*, descrita también para California, por Hartman (1959) y con *Aphroditella japonica* (Marenzeller, 1879), descrita para Japón, por Orensanz (1972). Sin embargo, consideramos que se requiere realizar una revisión profunda de los ejemplares tipo de estas especies para determinar su validez.
7) A pesar de la detallada descripción, Chamberlin (1919) no realizó figura alguna de *A. defendens*.
8) La localidad tipo de *A. japonica* es el sur de Japón. Según Hartman (1939) se distribuye en el Pacífico norte y sur de California hasta Ecuador, desde el litoral hasta el sublitoral (75 m). Ha sido registrada a lo largo del Pacífico oriental tropical en localidades como Costa Rica por Dean (1996), California por Moore (1910) y Hartman (1968), Colombia por Laverde-Castillo (1986) y en el golfo de California por Sartí-Martínez & Solís-Weiss (1988). Fauchald (1977b) consideró que esta especie se

dispersa ampliamente en el norte y oriente del océano Pacífico; sin embargo, consideramos cuestionable que esta especie tenga tan amplia distribución, por lo que amerita una revisión profunda.

9) *Aphrodita refulgida* había sido sinonimizada con *A. japonica* por Pettibone (1953) y con *Aphroditella japonica* (Marenzeller, 1879) por Orensanz (1972). Sin embargo, estas sinonimias no han sido aceptadas del todo (Read & Fauchald 2021); por lo que se requiere un mayor estudio con base en material tipo y de la selección de caracteres consistentes para diferenciar ambas especies.

Laetmonice **Kinberg, 1856**[1]

1 Con notosetas en forma de arpón (Fig. 2A).....**2**
– Sin notosetas en forma de arpón.....**4**

2(1) Cuerpo con hasta 43 segmentos; 18 pares de élitros; notosetas gruesas y puntiagudas (Fig. 3F) ..... *L. wyvillei* McIntosh, 1885[3] (P, Q)
- Cuerpo con hasta 36 segmentos; 15 pares de élitros; notosetas delgadas y puntiagudas (Fig. 3E) 3

3(2) Cuerpocubierto por felpa fina; tubérculo facial papilado; neurosetas con hilera de filamentos sobre el diente principal (Fig. 2K) ..... *L. filicornis* Kinberg, 1856[2] (G, C, Q)
- Cuerpo cubierto por felpa gruesa; tubérculo facial liso; neurosetas sin hilera de filamentos sobre el diente principal ..... *L. tunicata* Barnich, Beuck & Freiwald, 2013[4] (G)

4(1) Cuerpo con 30 segmentos; 15 pares de élitros; notosetas articuladas largas y filamentosas distalmente (Fig. 2F); neurosetas no espinosas, distalmente curvas y dentadas ..... *L. kinbergii* Baird, 1865[5] (P, C, Q)
– Cuerpo con 40 segmentos; 18 pares de élitros; notosetas lisas, finas y gruesas espinuladas o serradas (Fig. 2B); neurosetas espinosas con una espina subdistal más larga que el resto (Fig. 2Q) ..... *L. nuchipapillata* (Augener, 1906) (C)

Comentarios

1) La localidad tipo de la *L. pellucida* Moore, 1903 es el mar de Bering, tanto a 1,100 m como a 7 m de profundidad (Moore 1903). Esta especie fue registrada por Méndez (2006) en el golfo de California a 1,400 m de profundidad; sin embargo, el estudio no contiene una diagnosis o ilustración de la especie, por lo que la fiabilidad del registro no es clara. Por otro lado, la localidad tipo está a más de 7,000 km de distancia del golfo de California, lo que complica el alcance de la especie a costas del Pacífico tropical americano. La especie se caracteriza por tener 33 segmentos en organismos adultos, 15 pares de élitros, los cuales son blandos, lisos y pelúcidos (Moore 1903).

2) Fue descrita por Kinberg (1856) para la costa occidental de Suecia, y de acuerdo con Pettibone (1963) se distribuye en Groenlandia, Irlanda, Atlántico norte, las Antillas, golfo de México y Australia en profundidades desde 19 m hasta 2,620 m; mientras que Chambers & Muir (1997) la registran hasta los 3,500 m de profundidad en el norte de Europa. Se considera cuestionable que esta especie tenga tan amplia distribución geográfica y batimétrica y amerita una revisión profunda.

3) *Laetmonice wyvillei* fue descubierta en la isla Marión, Sudáfrica, entre el océano Índico y Antártico, a 70 m de profundidad. Fauchald (1972) registró esta especie para las aguas batiales y abisales (1,000–4,068 m) del Pacífico mexicano; sin embargo, es dudoso que esta especie tenga tan amplia distribución geográfica y batimétrica.

4) Fue descrita por Barnich *et al.* (2013) de aguas profundas del Golfo de México (458–652 m). Asociada a sustratos arenosos y coral muerto, o como epibionte de crinoideos.

5) La localidad tipo de *L. kinbergii* son las islas Shetland, al norte de Reino Unido. Treadwell (1928) registró esta especie en profundidades sublitorales a batiales, frente a la costa oriental de Estados Unidos (109–694 m), *sensu* Beebe (1926) al norte de las islas Galápagos (272–1,636 m), por lo que este último podría ser el único registro para el Pacífico oriental tropical, el cual se considera cuestionable por su amplia distribución geográfica y batimétrica que aparenta tener.

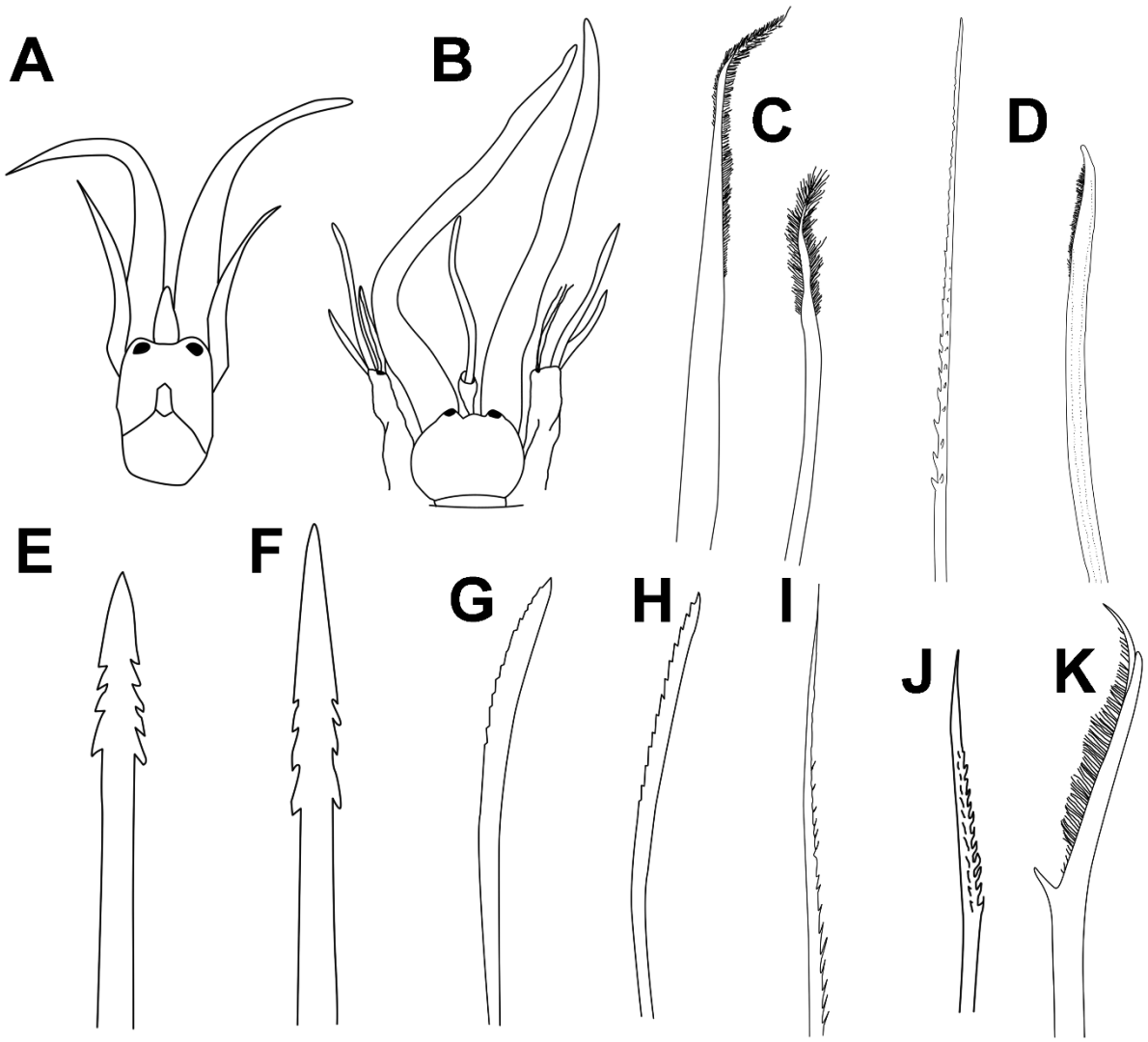


Figura 3. *Aphrodita obtecta*: A) prostomio; *A. parva*: B) prostomio; *A. sonorae*: C) neurosetas; *A. japonica*: D) neurosetas; *Heteraphrodita intermedia*: K) neuroseta; *Laetmonice filicornis*: E) neuroseta; *L. wyvillei*: F) neuroseta; *Pontogenia chrysocoma*: G) neuroseta; *P. sericoma*: H) neuroseta; *P. maggiae*: I) neurosetas; *P. laeviseta*: J) neuroseta. Ilustraciones modificadas de: A) Díaz-Díaz *et al.* (2013), B) Blake (1995), C) Kudenov (1975), D) Imajima (2003), E) Jirkov (2001), F) Chamberlin (1919), G) Day (1967), H) Ehlers (1887), I) Augener (1906), J) Hartman (1939), K) McIntosh (1885).

Pontogenia **Claparède, 1868**

1 Notosetas serradas o espinuladas (Fig. 2B) **2**
– Notosetas lisas **3**

2(1) Ojos pedunculados; antena media multiarticulada; neurosetas lisas o con espinas laterales subdistales, dentadas y gruesas, con filamentos amplios sobre la superficie (Fig. 3G) ..... *P. chrysocoma* (Baird, 1865)[1] (C, Q)
– Manchas oculares hemisféricas; antena media no articulada; con neurosetas rígidas, pardas, dentadas y delgadas (Fig. 3H) ..... *P. sericoma* Ehlers, 1887 (C)

3(1) Antena media más corta que los cirros dorsales; con neurosetas capilares y neurosetas más inferiores gruesas, dentadas y largas (Fig. 3I) ..... *P. maggiae* Augener 1906 (C)
– Antena media más larga que los cirros dorsales; sin neurosetas capilares y neurosetas más inferiores delgadas, dentadas y cortas (Fig. 3J) **4**

4(3) Notosetas superiores curvas y dentadas, sin materia externa adherida; notosetas inferiores capilares (Fig. 2E) ..... *P. laeviseta* Hartman, 1939 (P)
– Notosetas superiores curvas y lisas, aunque adhieren materia externa; sin notosetas inferiores capilares ..... *P. curva* Chamberlin, 1919 (G)

Comentario

1) *Pontogenia chrysocoma* fue descrita para el Mediterráneo como *Hermione chrysocoma* y Fauvel (1923) la transfirió al género *Pontogenia*. Según Amaral & Nonato (1982), la distribución de *P. chrysocoma* abarca desde el mar Mediterráneo, las costas Atlántica e Índica de África y el norte de Brasil. En el Atlántico occidental tropical fue registrada por Rullier (1974) en Cuba, a 9 m de profundidad y por Rullier & Amoreux (1979), al noreste de Brasil, a 39–49 m de profundidad. Su presencia en aguas tropicales de América se considera cuestionable.

Agradecimientos

Hacemos patente nuestro agradecimiento a Jesús Ángel de León-González (UANL) por la invitación para actualizar este capítulo de afrodítidos. También, a Yessica Chávez-López (ECOSUR) por amablemente acceder a tomar las fotografías de *Aphrodita* sp. para la Figura 1A–B. También a Juan Moreira (UAM) quien gracias a sus comentarios y sugerencias esta contribución mejoro su calidad. Esta segunda versión fue alentada por la beca de maestría para el primer autor, financiado por el CONACYT (CV916456). Uno de nosotros (JRBZ) agradece a Emilia González y Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR, Chetumal) por su gentileza y hospitalidad en el verano de 2019, mientras se preparaba este capítulo. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Amaral ACZ & Nonato EF. 1982. Anelídeos poliquetos da Costa Brasileira. Aphroditidae e Polynoidae. Cons Nal Desenvol Cient Tecn Brasilia 3: 1–46.

Augener H. 1906. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea, and on the East coast of the United States, 1877 to 1880, by the U.S. Coast Survey Steamer Blake, Lieut. Commander C.D. Sigsbee, U.S.N., and Commander J.R. Bartlett, U.S.N. commanding. 42. Westindische Polychaeten. Mus Comp Zool Harv Coll 43(4): 91–196.

Banse K & Hobson KD. 1974. Benthic errantiate polychaetes of British Columbia and Washington. Bull Fish Res Bd Can 185: 1–111.

Barnich R & Fiege D. 2003. The Aphroditoidea (Annelida: Polychaeta) of the Mediterranean Sea. Abh Sencken Nat Ges 559: 1–167.

Barnich R, Beuck L & Freiwald A. 2013. Scale worms (Polychaeta: Aphroditiformia) associated with cold-water corals in the eastern Gulf of Mexico. J Mar Biol 93(8): 2129–2143.

Beebe W. 1926. The Arcturus Oceanographic Expedition. Zoologica 8(1): 1–45.

Blake JA. 1995. Family Aphroditidae Malmgren 1867. *In*: Blake JA, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 2 vol. 5. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 99–104.

Böggemann M. 2009. Polychaetes (Annelida) of the abyssal SE Atlantic. Org Divers Evol 9: 251–428.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the Albatross Tropical Pacific Expedition 1891-1905. Mem Mus Comp Zool Harvard Coll 48: 1–514.

Chambers SJ & Muir AI. 1997. Polychaetes: British Chrysopetaloidea, Pisionoidea and Aphroditoidea. *In:* RSK Barnes & JH Crothers (eds) Synopses of the British Fauna (new ser.) The Linnean Society of London 54: 1–202.

Creveiro N, Alves-Júnior FA & Rosa-Filho JS. 2019. New record of *Agrophenia alba* Kinberg, 1856 from Brazilian waters: a rare Aphroditidae species. Lat Am J Aquat Res 47(1): 175–178.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part I. Errantia. Brit Mus Nat Hist Publ London 458 pp.

Dean HK. 1996. Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev Biol Trop 3: 69–80.

Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.

Díaz-Díaz O, Bone D & López A. 2013. First record of Aphroditidae (Annelida, Polychaeta) from Venezuela. Pan-Amer J Aquat Sci 8(3): 199–203.

Ehlers E. 1887. Reports on the results of dredging, under the direction of L. F. Pourtalès, during the years 1868-1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), and in the Caribbean Sea (1878-79), in the U.S. Coast Survey steamer "Blake", Lieut-Com. C. D. Sigsbee, U.S.N. and Commander J. R. Bartlett, U.S.N., commanding. XXXI. Report on the Annelids. Mus Comp Zool Harv Coll. 15: 335.

Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1–575.

Fauchald K. 1977a. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Publ Sci Ser 28: 1–188.

Fauchald K. 1977b. Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. Smith Contr Zool 221: 1–81.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. Zool Scripta 26(2): 71–138.

Fauvel P. 1923. Polychètes Errantes. Faune de France 5: 1–488.

Gathof JM. 1984. Family Aphroditidae Malmgren, 1867. *In:* Uebelacker JM & PG Johnson(eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor Mobile, 7 vols.

Gonzalez BC, Martínez A, Borda E, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K. 2017. Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. Cladistics 34(3): 225–259.

Hartman O. 1938. The types of the polychaete worms of the families Polynoidae and Polyodontidae in the United States National Museum and the description of a new genus. Proc USNM 86: 107–134.

Hartman O. 1939. Polychaetous annelids Part I Aphroditidae to Pisionidae. Allan Hancock Pac Exped 7(1): 1–156.

Hartman O. 1959. Catalogue of the polychaetous annelids of the world. Allan Hancock Occ Pap 23: 1–979.

Hartman O. 1968. Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, 828 pp.

Hernández-Moreno P. 2009. Aphroditidae Malmgren, 1867. *In*: de León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo & V Solís-Weiss (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical. Monterrey, Universidad Autónoma de Nuevo León, pp: 89–99.

Horst R. 1916a. On a genus of Aphroditidae from the Netherlands East Indies. Zool Medel Deei II, Leiden 2: 63–64.

Horst R. 1916b. Malayan species of the genera *Aphroditella, Hermione, Laetmonice* and *Aphrogenia*. Zool Medel Deei II, Leiden 2: 65–77.

Horst R. 1917. Polychaeta Errantia of the Siboga-Expedition Part 2. Aphroditidae and Chrysopetalidae. Siboga-Expeditie Uitkomsten Zool, Bon, Oceanogr Geol gebied verzameld Nederlandsch Oost-Indië 1899-1900, 24b: 1–140.

Hutchings PA. 2000. Family Aphroditidae. *In:* Beasley PL, GB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes and Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, pp: 158–162.

Hutchings PA & McRae J. 1993. The Aphroditidae (Polychaeta) from Australia, together with a redescription of the Aphroditidae collected during the Siboga expedition. Rec Austral Mus 45: 279–363.

Imajima M. 2003. Polychaetous Annelids from Sagami Bay and Sagami Sea Collected by the Emperor Showa of Japan and Deposited at the Showa Memorial Institute. Nat Sci Mus Tokyo (II): 221 pp.

Jirkov I. 2001. Polychaeta of the North Polar Basin. Ynus-K 36 (434): 1–630.

Jimi N, Kimura T, Ogawa A & Kajihara H. 2021. Alien worm in worm: a new genus of endoparasitic polychaete (Phyllodocidae, Annelida) from scale worms (Aphroditidae and Polynoidae, Annelida). Syst Biodivers 19(1): 13–23.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.

Kinberg JGH. 1856. Nya Stägten och Arter af Annelider I. Aphroditea. Ofv Kongl Vetensk Akad Förh 12: 381–388.

Kudenov JD. 1975. Two new species of errant polychaetes from the Gulf of California, Mexico. Bull South Calif Acad Sci 74(2): 75–80.

Laverde-Castillo JJA. 1986. Lista anotada de los poliquetos (Annelida) registrados para el Pacifico Colombiano, con notas preliminares sobre su zoogeografía. Actualidades Biológicas 15(58): 123–130.

Linnaeus C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Laurentius Salvius Holmiae: Estocolmo. 824 pp.

Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiæ, Greonladiæ, Islandiæ et Scandinaviæ. Hactenus cognita. Ex Officina Frenckelliana Helsingforslæ: Helsinki. 127 pp.

Martin D & Britayev TA. 2018. Symbiotic poychaetes revised: an update of the known species and relationships (1998–2017). Oceanogr Mar Biol an Annual Review 56: 371–448.

McIntosh WC. 1885. On the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. Challenger Rep 12: 1–554.

McPhedran RC, Nicorovici NA, Mc Kenzie DR, Botten LC, Parker AR & Rouse GW. 2001. The sea mouse and the photonic crystal. Austral J Chem 54: 241–244.

Méndez N. 2006. Deep-water polychaetes (Annelida) from the southeastern Gulf of California, Mexico. Rev Biol Trop 3: 773–785.

Mettam C. 1980. On the feeding habits of *Aphrodita aculeata* and commensal polynoids. J Mar Biol Ass UK 60: 833–834.

Micaletto G, Gambi MC & Piraino S. 2003. Observations on population structure and reproductive features of *Laetmonice producta* Grube (Polychaeta, Aphroditidae) in Antartic waters. Polar Biol 26: 327–333.

Monro CCA. 1933. The Polychaeta Errantia collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". Proc Zool Soc Lond 1933: 1–96.

Moore JP. 1903. Polychaeta from the coastal slope of Japan and from Kamchatka and Bering Sea. Proc Acad Nat Sci Phil 55: 401–490.

Moore JP. 1905. New species of Polychaeta from the North Pacific, chiefly from Alaskan waters. Proc Acad Nat Sci Phil 57: 525–554.

Moore JP. 1910. The polychaetous annelids dredged by the USS "Albatross" off the coast of southern California in 1904. II. Polynoidae, Aphroditidae and Segaleonidae (*sic*). Proc Acad Nat Sci Phil 62: 328–402.

Narchi W. 1969. On *Pseudopythina rugifera* (Carpenter, 1864) (Bivalvia). The Veliger 12(1): 43–52.

Orensanz JM. 1972. Los anélidos poliquetos de la provincia biogeográfica Argentina. II. Aphroditidae. Physis 31(83): 503–518.

Parapar J, Moreira J, Gambi MC & Caramelo C. 2013. Morphology and biology of *Laetmonice producta producta* Grube (Polychaeta: Aphroditidae) in the Bellingshausen Sea and Antarctic Peninsula (Southern Ocean, Antartica). Ital J Zool 80: 255–272.

Pettibone MH. 1953. Some scale-bearing polychaetes of Puget Sound and adjacent waters. University of Washington Press, Seattle, 89 pp.

Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England region. 1: Aphroditidae through Trochochaetidae. Bull US Natl Mus 227(1): 1–356.

Pettibone MH. 1966. *Heteraphrodita altoni*, a new genus and species of polychaete worm (Polychaeta, Aphroditidae) from deep water off Oregon, and a revision of the Aphroditid genera. Proc Biol Soc Wash 79: 95–108.

Pettibone MH. 1982. Annelida. *In*: Parker SP (ed) Synopsis and classification of living organisms. McGraw-Hill, Nueva York, 2: 1–43.

Piraino S & Montiel A. 2001. Polychaeta autum diversity and reproductive biology. *In*: Arntz WE & Brey T (eds) The expedition ANTARKTIS XVII/3 (EASIZ III) of RV "Polastern" in 2000. Berichte Polarforschung Meeresforschung 402, Alemania, 98–103.

Read G & Fauchald K. 2021. World Polychaeta database. Aphroditidae Malmgren, 1867. Consultado el 11 de enero de 2021 en: World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=938

Rioja E. 1962. Estudios Anelidológicos XXVI: Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol UNAM 33(1–2): 131–229.

Roule L. 1898. Notice préliminaire sur les espèces d'annélides recueillies dans les explorations sous-marines du Travailleur et du Talisman. Bull Mus Hist Nat Paris 4(1): 190–195.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scripta 26(2): 139–204.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press, Hong Kong, 354 pp.

Rullier F. 1974. Quelques annélides polychétes de Cuba recueillies dans des éponges. Trav Mus Hist Nat Grigori Antipa 14: 9–77.

Rullier F & Amoreux L. 1979. Campagne de la Calypso au large des Cotes Atlantiques de L´Amérique du Sud (1961-1962). I. Annélides Polychétes. Ann Inst Oceanogr 55: 146–218.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol UNAM, Ser Zool 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol UNAM 75(1): 9–97.

Sartí-Martínez AL & Solís-Weiss V. 1988. Estudio prospectivo de la distribución, abundancia y diversidad de los anélidos poliquetos de la zona norte del golfo de California. Mem V Simp Biol Mar p: 53–70.

Savigny J-C. 1822. Système des annèlides, principalement de celles des cotes de l'Egypte et de la Syrie, offrant les caractères tant distinctifs que naturels des Ordres, Familles et generes, avec la description des Espèces. Description de l'Egypte ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'Expedition de l'Armée Française, publié par les Ordres de sa Majesté l'Empereur Napoleón le Grand, Histoire Naturelle, Paris 1(3): 1–128.

Suárez AM & Fraga R. 1978. Poliquetos bentónicos cubanos 1: Lista de poliquetos errantes. Investigaciones Marinas (Havana) 33: 1–60.

Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic Expedition. Zoologica 8(8): 449–485.

Treadwell AL. 1934. Reports on the collections obtained by the first Johnson– deep-sea expedition to the Puerto Rican deep. New Polychaetous annelids. Smith Misc Collect 91(8): 1–9.

Watson Russell C. 1989. Revision of *Palmyra* Savigny (Polychaeta: Aphroditidae) and redescription of *Palmyra aurifera*. Beagle, Rec North Terr Mus Arts Sci 6: 35–53.

Capitellidae Grube, 1862

María Elena García-Garza

Universidad Autónoma de Nuevo León Facultad de Ciencias Biológicas
maria.garciagza@uanl.edu.mx; mgarcia97@ hotmail.com

Introducción

Los capitélidos representan a uno de los grupos de poliquetos más antiguos para la ciencia Blake (2000), son habitantes típicos de fondos blandos y pueden llegar a ser muy numerosos; por su abundancia tienen importancia en la energética de esos ambientes. Su morfología es simple, tienen forma de lombriz de tierra, generalmente viven enterrados en la arena o el lodo, y se alimentan ingiriendo la materia orgánica adherida al sedimento. Su rango de distribución es desde la zona de entre mareas hasta el mar profundo y son a menudo dominantes de la infauna, especialmente en aquellos sedimentos enriquecidos orgánicamente.

Debido a esta diversidad de hábitat, no es sorprendente que los capitélidos presenten una gran variabilidad en tamaño; algunos ejemplares adultos pueden ser de unos milímetros *Capitella* Blainville, 1828, *Mediomastus* Hartman, 1944 hasta alrededor de treinta cm *Notomastus* Sars, 1851, *Dasybranchus* Grube, 1850. Son los que mejor reflejan el grado de contaminación orgánica, en particular *Capitella capitata* Fabricius, 1780 fue una de las primeras especies designadas como indicadora de contaminación, por tener la capacidad de reproducirse y establecerse en condiciones muy adversas, en sedimentos con alta concentración de materia orgánica Reish 1955, 1957, Grassle & Grassle 1974, Pearson & Rosenberg 1978.

Dada su importancia como bioindicadores, los capitélidos han sido sujetos de numerosos estudios ecológicos. Sin embargo, la falta de investigaciones taxonómicas, en las cuales se analicen sus variaciones, han provocado errores al nombrar especies que ahora se consideran de dudosa distribución.

Dentro de la familia se consideran 200 especies incluidas en 43 géneros a nivel mundial. Magalhaes & Bailey-Brock (2017) y Silva & Amaral (2019) y para los litorales mexicanos se conocen 31 especies en el pacífico y 35 para las costas del golfo de México y caribe mexicano.

Sistemática

La familia Capitellidae, una de las más antiguas para el estudio de poliquetos ya que la especie *Capitella capitata* fue descrita por Fabricius, 1780 como *Lumbricus capitata*. En (1823) de Blainville, erigió el género *Capitella* y Grube (1862) establece el termino Capitellidae, e incluye los géneros *Capitella*, *Dasybranchus* Grube, 1850 y *Notomastus* Sars, 1851.

Eisig (1887) publicó una revisión monográfica de la familia aportando información sustancial sobre la morfología y anatomía, propuso siete géneros siendo este trabajo, uno de los más importantes hasta la fecha. Hartman (1947) hizo una contribución en la que definió once de los veintiún géneros conocidos y describió e ilustró dieciocho especies, incluyendo seis que fueron nuevas; posteriormente en 1969 la misma autora publicó el atlas de los poliquetos sedentarios de California, reportando veinticinco especies.

Fauchald (1977) reportó treinta y seis géneros, dieciséis de ellos monotípicos, incluyendo una tabla con los caracteres críticos de cada género, una clave y una breve diagnosis para cada uno de ellos. Desde 1977 se han descrito nueve géneros más; todos monotípicos, basados en el número de segmentos torácicos y la distribución setal: *Amastigos* Piltz, 1977, *Paraleiochrides* Zhang & Sun, 1977, *Dodecaseta* McCammon & Stull, 1978, *Neopseudocapitella* Rullier & Amoreux, 1979, *Nonatus* Amaral, 1987, *Octocapitella* Brown, 1987 *Paracapitella* Carrasco & Gallardo, 1987, *Pseudonotomastus* Warren & Parker, 1994 y *Dodecamastus* Blake, 2000. El género *Capitella* fue revisado por Warren (1976, 1991) y se ha demostrado que *C. capitata* constituye un complejo

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

de especies hermanas (Grassle & Grassle 1976). Warren et al. (1994) revisaron *Mediomastus* (Hartman, 1944) por presentar algunas dificultades, porque dos especies: *M ambiseta* Hartman, 1947 y *M. californiensis* Hartman, 1947 habían sido reportadas como dominantes tanto para la costa este como para la costa oeste de América. *Notomastus* Sars, 1851, fue redefinido por Ewing (1982) no hay una revisión posterior a la monografía de Hartman (1947). Ewing (1984) enmendó la definición de *Mastobranchus* (Eisig, 1887) y *Peresiella* (Harmelin, 1968) y describió nuevas especies para ambos géneros del golfo de México. Green (2002) describió dieciséis nuevas especies y un género para el mar de Andaman, Tailandia.

En los últimos diez años se han realizado cambios en la sistemática de la familia Capitellidae, El género *Dodecastea* es sinonimizado a *Notodasus* (García-Garza et. al., 2017); La especie *Notomastus americanus* Day, 1953 a *N. hemipodus* (García-Garza et. al., 2012). Nueve especies se han descrito para el golfo de California: *Dasybranchetus pacífica* García-Garza et. al., 2009; *Decamastus okuilin* Hernández-Alcántara et. al., 2019*; Notomastus fuachaldi,* García-Graza et. al., 2015*, N. landin* García-Garza et. al., 2015, *N. lobulatus* García-Garza et. al., 2015, *N. mazatlanensis* García-Garza et. al., 2019*; Notodasus harrisae*, García-Garza et. al., 2009*; N. hartmanae* García-Garza et. al., 2009 y *N. salazari* García-Garza et. al., 2009.

Morfología

Los caracteres morfológicos usados para la identificación de capitélidos han sido discutidos en detalle por Hartman (1947), Day (1967), Ewing (1984), Warren (1991) y Warren *et al*. (1994).

Región cefálica. El prostomio presenta poca variación. Puede ser redondeado, cónico, o elongado formando un palpo. La forma del palpo puede variar entre las especies; sin embargo, suele ser retráctil y se puede observar en distintas posiciones, por lo que no constituye un buen carácter diagnóstico. Las estructuras sensoriales incluyen un par de órganos nucales eversibles localizados cerca del borde posterior del prostomio y, ocasionalmente, ojos que tienden a ser pequeños, subdérmicos y a aparecer como manchas en pares simples o múltiples localizadas en la región dorso lateral de la parte posterior del prostomio. La proboscis está invaginad a menudo, pero cuando está evertida varía de ser globosa en forma de saco a ligeramente lobulada. Su superficie es lisa o papilada, y la densidad de papilas puede variar entre las regiones distal y proximal. Se ha observado que varios géneros comparten características similares en la proboscis, sin embargo, cuando existe suficiente variación en la anatomía, se puede considerar como un carácter taxonómico adicional. El peristomio es un anillo completo que limita la región bucal, carece de setas y puede confundirse con el primer segmento cuando está retraído. Diversos autores, como Eisig (1887), Hartman (1947) o Fauchald (1977), lo han considerado un segmento más del tórax. Sin embargo, estudios sobre el desarrollo embrionario (Beesley *et al*. 2000) demuestran que el peristomio es derivado de un grupo de células distintas a las que originan el resto de los segmentos. Por esta razón, el peristomio no es un segmento torácico (Fig. 1A).

Tórax y abdomen. La transición de la región torácica y la abdominal puede o no ser visible siendo más evidente en organismos más grandes. El tórax se caracteriza por ser robusto y bien definido, con un número determinado de segmentos, seguido de la región abdominal, más frágil y formada por un número variable de segmentos. La separación entre tórax y abdomen en capitélidos se ha definido típicamente por el cambio en la forma y tamaño de los segmentos abdominales y la presencia de lóbulos parapodiales (Fig. 1A).

Poros Genitales. Los poros genitales pueden aparecer alineados entre los límites de los segmentos torácicos, pero siempre posteriores respecto a los órganos laterales. En el abdomen, los poros genitales aparecen en los límites anteriores de un segmento, alineados y posteriores a los órganos laterales del segmento precedente. Estas estructuras pueden no ser detectadas en todos los especímenes de una especie e inclusive en aquellos del mismo tamaño y de la misma colecta, lo que ha hecho pensar que solo aparecen en la madurez sexual de los individuos.

Órganos laterales. Los órganos laterales se localizan entre el notopodio y neuropodio, más cercanos al primero, y alineados sobre la pared del cuerpo. Aparecen desde el primer segmento con setas capilares, pero no se presentan en el

peristomio y en los segmentos abdominales se observan como pequeñas protuberancias (Fig. 1A). En especímenes con el primer segmento unirrámeo, aparecen ventrales respecto al notopodio y en línea con los órganos laterales de los segmentos subsecuentes. En algunos géneros son evidentes en el tórax y el abdomen, en otros solamente en el tórax y en algunos géneros o especímenes muy pequeños, son imperceptibles.

Lóbulos parapodiales. Los lóbulos parapodiales están reducidos en el tórax, con setas que emergen formando fascículos alineados a la pared del cuerpo. Algunas especies pueden presentar un lóbulo medio dorsal, ubicado entre los notopodios. Por el contrario, los parapodios abdominales pueden presentar lóbulos noto y neuropodiales bien desarrollados o muy
reducidos. El desarrollo de lóbulos parapodiales ha sido considerado como un carácter propio de cada especie. En el género *Notomastus*, esta estructura aparece con una gran variabilidad interespecífica.

Branquias. Las branquias, localizadas en los segmentos abdominales posteriores, pueden ser ramificadas o simples protuberancias digitiformes, retractiles o no. En algunos casos, los lóbulos parapodiales se han descrito erróneamente como branquias. La localización y el aspecto de las branquias son diagnósticos a nivel de especie. Considero que la presencia de branquias como carácter a nivel genérico merece una evaluación adicional

Setas capilares. La apariencia y localización de las setas capilares en los segmentos torácicos ha sido la principal característica diagnóstica usada para definir los géneros. Aunque la mayoría de las diagnosis a nivel género enfatizan la transición entre el tórax y el abdomen, la presencia de solo capilares y fascículos mezclados en los segmentos abdominales también es importante. La presencia de espinas especializadas ha sido considerada diagnóstica de algunos géneros; por ejemplo, las espinas genitales en *Capitella*, las espinas aciculares notopodiales en *Pulliella* (Fauvel, 1929) y las espinas en la placa anal de *Scyphoproctus* (Gravier, 1904).

Ganchos cubiertos. Los ganchos cubiertos presentan un mango recto, con un engrosamiento o nodo desde donde emerge la cubierta. La parte distal posee un colmillo principal coronado por una serie de hileras de pequeños dientes (Fig. 1B) y una cubierta que la rodea; el tamaño y complejidad de todo el conjunto dependerá de la especie. La estructura y el número de ganchos por fascículo es distintivo a nivel específico. Los ganchos cubiertos pueden variar en apariencia y longitud entre el tórax y el abdomen, y entre el notopodio y el neuropodio. Green (2002) estudió la relación entre las proporciones de los ganchos y los describió como largos, moderados y cortos; los
largos son aquellos en que la longitud del mango anterior excede sustancialmente a la longitud del hombro (Fig. 1C), en los moderados la longitud del mango anterior es similar a la distancia del hombro a la cresta y en los cortos la longitud del mango anterior es claramente menor que la longitud del hombro a la cresta.

Pigidio. El pigidio normalmente es simple, parte de un lóbulo formado por la fusión de segmentos terminales. Sin embargo, existen especies que presentan cirros caudales o anales, cuyos número y forma varían dependiendo del género Fig. 1D). La mayoría de las descripciones de las especies se han basado en fragmentos anteriores, ya que estos organismos se autotomizan como una medida de protección y difícilmente se encuentran organismos completos. No obstante, el pigidio es indispensable para la determinación de algunos géneros, ya que aporta importantes características para diferenciar las especies, tal es el caso de *Scyphoproctus* y *Pulliella*, quienes presentan una placa anal distintiva en cada especie.

Consideraciones para este capítulo

Se recomienda enfáticamente antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

La tabla contiene los nombres de las especies registradas para América tropical hasta el primer trimestre de 2020, su localidad tipo (tan completa y específica como citada en la literatura original) y los registros de acuerdo con cada una de las ecorregiones: Costa occidental de Baja California (B), Pacífico oriental tropical (P), Golfo de México (G), Gran Caribe (C), (Q) indica un registro cuestionable

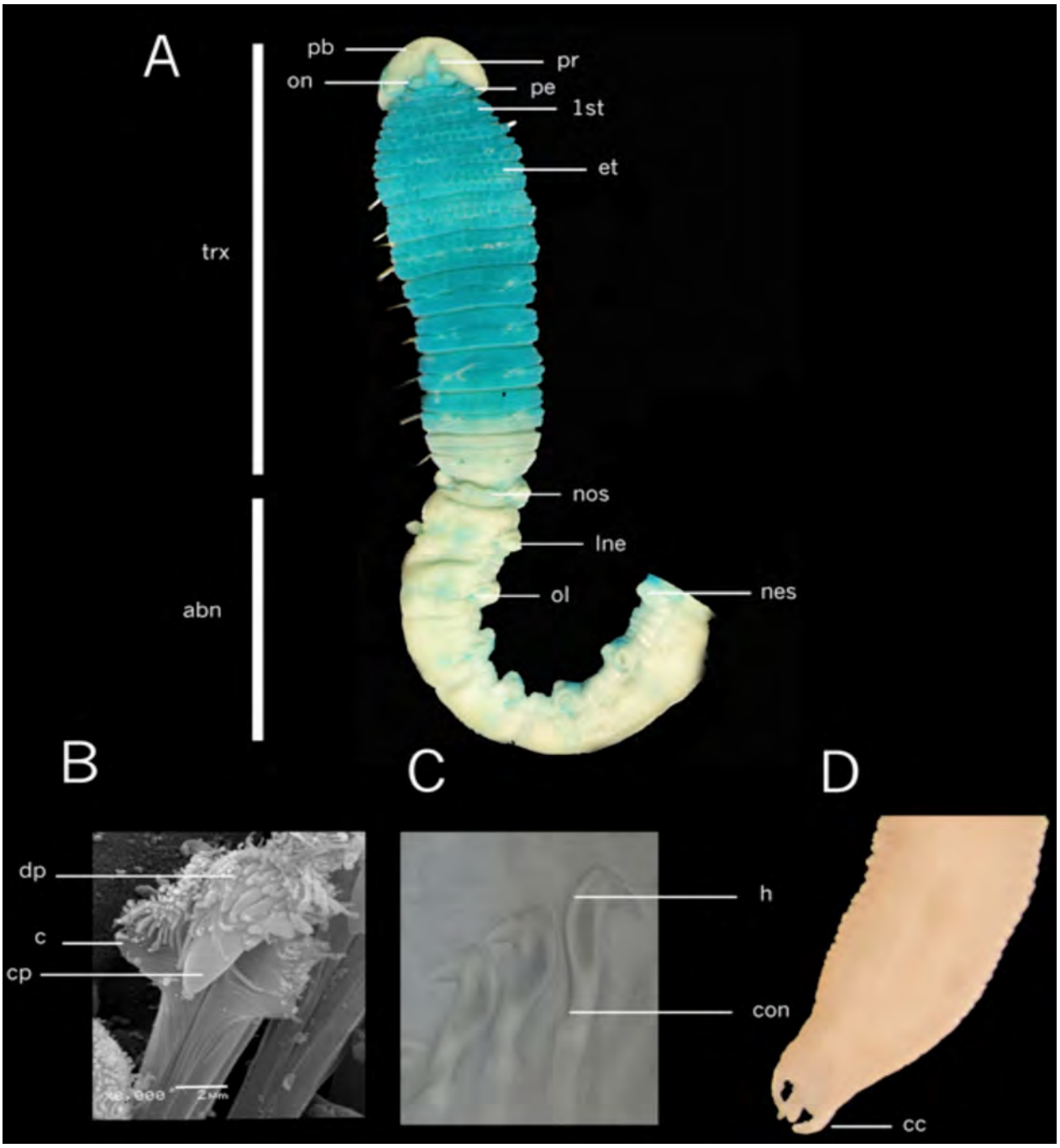


Figura 1. Caracteres morfológicos usados en la identificación de capitélidos A) Parte anterior *Notomastus landini* VD; B) detalle gancho con cubierta VF; C) ganchos con cubierta VL; D) pigidio. Abreviaturas: trx=tórax, abn= abdomen, pb=probóscide, pr=prostomio, on =órgano nucal, pe=peristomio, 1 setígero, et=epitelio teselado, nos= notoseta, lne=lóbulo neuropodial, ol= órgano lateral, nes= neuroseta, dp=diente principal, c=cubierta, cp=colmillo principal, h=hombro, con= constricción, cc= cirro caudal. (fotos A-D MEG-G).

Claves para géneros y especies

1 Tórax con 8-9 segmentos con ganchos cubiertos; sin capilares (Fig. 2A) ..... *Amastigos* Piltz, 1977, (G, P)
– Tórax con 9 o más segmentos con capilares.....2

2(1) Tórax con 9 segmentos, 1-9 con capilares, espinas genitales en los segmentos 8-9 (presente en los machos) (Fig. 2B)..... *Capitella* Fabricius, 1780 (G, P)
– Tórax con 9 o más segmentos, con capilares.....3

3(2) Tórax con 10 segmentos con setas capilares.....4
–Tórax con más de 10 segmentos con setas capilares.....6

4(3) Segmentos torácicos solo con capilares (Fig. 2C)..... *Decamastus* Hartman, 1963(P)
– Segmentos torácicos con mezcla de capilares y ganchos cubiertos.....5

5(4) Primeros 4 segmentos con capilares solamente, segmentos 5-10 con ganchos cubiertos (Fig. 2D)..... *Mediomastus* Hartman, 1944 G, (P)
–Primeros 6 segmentos con capilares, segmentos 7-10 con ganchos cubiertos (Fig. 2E)..... *Neomediomastus glabrus* Hartman, 1960 (P)

6(3) Tórax con 11 segmentos con setas.....7
– Tórax con más de 11 segmentos con setas 13

7(6) Segmentos torácicos con mezcla de capilares y ganchos cubiertos 8
–Segmentos torácicos solo con capilares 9

8(7) Segmentos torácicos 1-3 con capilares, segmentos 4-11 con setas modificadas en forma de espátula (Fig. 2F)..... *Peresiella spathulata* Ewing, 1984 (G)
– Segmentos torácicos 1-5 con capilares, segmentos 6-11 con ganchos cubiertos, primer segmento birrámeo, branquias lobuladas (Fig. 2G)..... *Heteromastus filiformis* (Claparède, 1864) (G, P)
– Segmentos torácicos 1-7 con capilares, segmentos 8 con mezcla de capilares y ganchos cubiertos, segmentos 9-11 con ganchos cubiertos (Fig. 3A)..... *Neoheteromastus lineus* Hartman, 1960 (P)

9(7) Segmentos abdominales con notopodios.....10
– Segmentos abdominales sin notopodios (Fig. 3B) ..... *Rasghua lobatus* (Hartman, 1947) (G, P)

10(9) Segmentos abdominales solo con ganchos cubiertos (juveniles pueden presentar mezcla de setas en los últimos segmentos torácicos) ..... *Notomastus* Sars,1850 (G, P)
–Segmentos abdominales con capilares o mezcla de capilares y ganchos cubiertos) 11

11(10) Segmentos abdominales con lóbulos neuropodiales expandidos hacia la parte dorsal..... *Notodasus* Fauchald,1972
– Segmentos abdominales sin lóbulos neuropodiales expandidos 12

12(11) Segmentos abdominales 1-2 con mezcla de capilares en el notopodio y ganchos cubiertos en el neuropodio), primero segmento torácico birrámeo (Fig. 3C) ..... *Mastobranchus variabilis* Ewing, 1984 (G)
– Segmentos abdominales 1-2 con mezcla de capilares y ganchos cubiertos, primero segmento torácico unirrámeo (Fig. 3D) ..... *Neonotomastus glabrus* Fauchald, 1972 (P)

– Segmentos abdominales 1-5 con mezcla de capilares y ganchos cubiertos, primer segmento torácico unirrámeo (Fig. E) ..... *Neopseudocapitella brasiliensis* Rullier & Amoureux, 1979 (G)

13(6) Tórax con 12 segmentos con setas 14
–Tórax con más de 12 segmentos con setas 15

14(13) Segmentos torácicos 1-12 con capilares, segmento 12 transicional puede presentar capilares en el notopodio y ganchos cubiertos en el neuropodio, sin espinas aciculares en los segmentos posteriores del abdomen (Fig. 3F) ..... *Leiochrides hemipodus* Hartman, 1960 (P)
– Segmentos torácicos 1-12 solo con capilares, notopodios abdominales posteriores con espinas aciculares, pigidio formando una placa anal fusionada provista de dos cirros caudales ventrales (Fig. 3G) ..... *Scyphoproctus* Gravier, 1904 (G, P)

15(13) Tórax con 13 segmentos con setas 16
– Tórax con más de 13 segmentos con setas 17

16(15) Segmentos torácicos solo con capilares, primer segmento birrámeo, segmentos abdominales solo con ganchos cubiertos ..... *Dasybranchus* Grube, 1850 (G, P)
– Segmentos torácicos con mezcla de setas, primer segmento unirrámeo (Fig. 3H) .....
..... *Leiocapitella glabra* Hartman, 1947 (P)

17(15) Tórax con 15 segmentos con capilares (Fig. 3I) .....
..... *Dasybranchethus pacifica* García-Garza & de León González, 2009 (P)
– Tórax con 17-18 segmentos con capilares (Fig. 3J) ..... *Anotomastus gordiodes* (Moore, 1909) (P)

Comentario
1) *Heteromastides bifidus* Augener, 1914 descrita para el sur de Australia, fue enlistada por Perkins & Savage (1975) se considera un registro cuestionable.

Claves para especies
Amastigos Piltz, 1977

1 Tórax con 8 segmentos, primeros 2 segmentos cilíndricos y alargados (Fig. 2A) .....
..... *A. acutus* Piltz, 1977 (P)
– Tórax con 9 segmentos, todos los segmentos torácicos de igual tamaño .....
..... *A. delicatus* López, Capa & Aguado, 2005 (P)

Capitella de Blainville, 1828

1 Segmentos torácicos 1-3, con capilares, espinas genitales presentes en machos y hembras (Fig. 4A) ..... *C. jonesi* (Hartman, 1959) (G)
– Más de tres segmentos torácicos con capilares 2

2(1) Segmentos torácicos 1-4 con capilares, espinas genitales presentes solo en machos (Fig. 4B) ..... *C. capitata floridana* Hartman, 1959 (G)
– Más de cuatro segmentos torácicos con capilares 3

3(2) Segmentos torácicos 1-5 con capilares, segmentos 5 a 7 con mezcla de capilares y ganchos torácicos y segmentos 8 y 9 con ganchos cubiertos, espinas genitales solo en machos (Fig. 4C) ..... *C. ovincola* Hartman, 1947 (G, P)
–Más de cinco segmentos torácicos con capilares 4

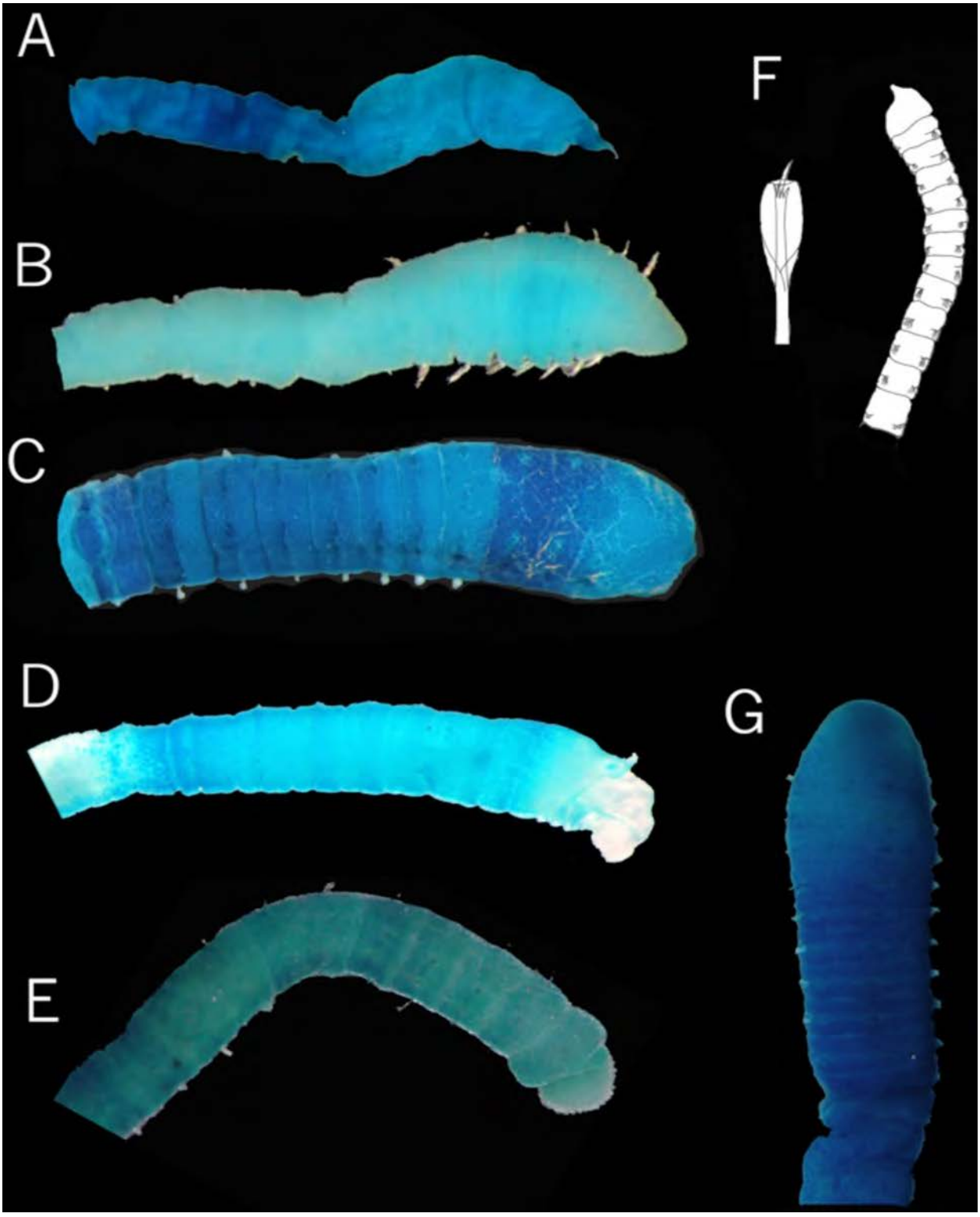


Figura 2. A) *Amastigos acutus* VL; B) *Capitella capitata* VL; C) *Decamastus gracilis* VD; D) *Mediomastus ambiseta* VL; E) *Neomediomastus glabrus* VL; F) *Peresiella spathula* VL detalle seta VF; G) *Heteromatus filiformis* VD. (fotos A-E, G MEG-G, F. Ilustración modificada de Ewing, 1984).

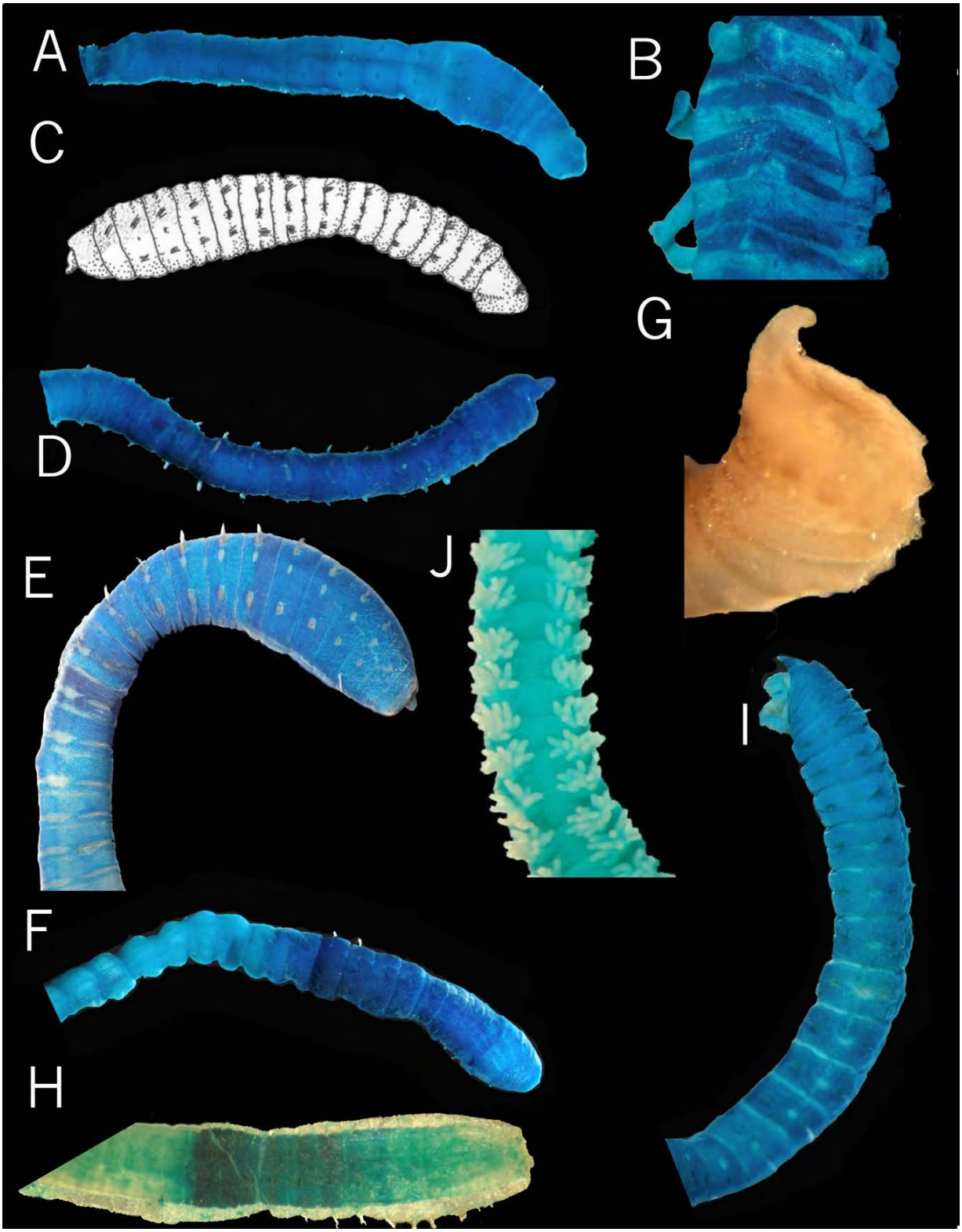


Figura 3. A) *Neoheteromatus lineus* VL; B) setigeros abdominales de *Rasghua lobatus* VD; C) *Mastobranchus variabilis* VL; D) *Neonotomastus glabrus* VL; E) *Neopseudocapitella brasiliensis* VL; F) *Leiochrides hemipodus* VD; G) Pigidio de *Scyphoporoctus oculatus* VL; H) *Leiocapitella glabra* VL; I) *Dasybranchethus pacífica* VD; J) setígeros abdominales de *Anotomastus gordiodes* VD. (fotos A-B, D-J, MEG-G, ilustración modificada C) Dean, 2002).

4(3) Segmentos torácicos 1-6 con capilares, segmentos 7 a 9 con ganchos cubiertos, espinas genitales en machos y hembras (Fig. 4D)..... *C. giardi* (Mesnil, 1897) (G)
–Segmentos torácicos 1-6 con capilares, segmento 7 con mezcla de capilares y ganchos torácicos, 8 y 9 con ganchos cubiertos, espinas genitales en machos y hembras (Fig. 4E) .... *C. caribaeorum* Warren & George, 1986 (G)
– Más de seis segmentos torácicos con capilares.....5

5(4) Segmentos torácicos 1-7 con capilares, segmentos 8 y 9 con ganchos cubiertos (Fig. 4F).... ..... *C. capitata* (Fabricius, 1780) (G, P)
– Más de siete segmentos torácicos con capilares.....6

6(5) Segmentos torácicos 1-8 con capilares, primeros dos segmentos torácicos con espinas aciculares, en machos espinas genitales segmentos 8 y 9, hembras solo en el segmento 9 (Fig.4 G) .....*C. aciculatus* (Hartman, 1959) (G, P)
– Segmentos torácicos 1-8 con capilares, segmento 9 con ganchos cubiertos, espina genital presente en hembras en el segmento 9 (Fig. 4H) .....*C. teres* (Treadwell, 1939) (G, P)

Dasybranchus Grube, 1850

1 Branquias retractiles dendríticas con uno o pocos filamentos.....2
– Branquias retractiles dendríticas con un cúmulo de filamentos 3

2(1) Prostomio con dos manchas oculares, segmentos torácicos lisos..... .....*D. lunulatus* Ehlers, 1887 (G, P)
–Prostomio sin manchas oculares, segmentos torácicos lisos, branquias con 2-3 lóbulos ....*D. glabrus* Moore, 1909 (P)

3(1) Lóbulos notopodiales muy próximos entre sí, casi formando una línea recta 4
– Lóbulos notopodiales separados ampliamente 5

4(3) Ganchos cubiertos con un diente principal, uno medio y una hilera de 5 dientes pequeños (Fig. 5A).....*D. parplatyceps* Kudenov, 1975(P)
– Ganchos cubiertos con un diente principal y una hilera de 3 dientes pequeños..... ..... *D. lumbricoides* (Grube, 1878) (G, P, Q)

5(3) Ganchos cubiertos con diente principal, uno medio y una hilera de 3 dientes pequeños (Fig. 5B) .....*D. platyceps* Hartman, 1947(P)
–Ganchos cubiertos con diente principal y una hilera de 3 dientes pequeños ....*D. caducus* (Grube, 1864) (Q)[1]

Comentario
1 *Dasybranchus caducus* Grube, 1846, descrita para Sudáfrica, fue reportada por Fauvel (1943) para el golfo de California. Se considera cuestionable.

Decamastus Hartman, 1963

1 Primer setígero unirrámeo, epitelio liso, segmentos abdominales sin lóbulos dorsales..... .....*Decamastus okuilin* Hdz-Alcántara, Solís-Weiss & García-Garza, 2019. (P)
- Primer setígero birrámeo, epitelio estriado, segmentos abdominales con lóbulos dorsales..... ..... *Decamastus gracilis* Hartman, 1963. (P)

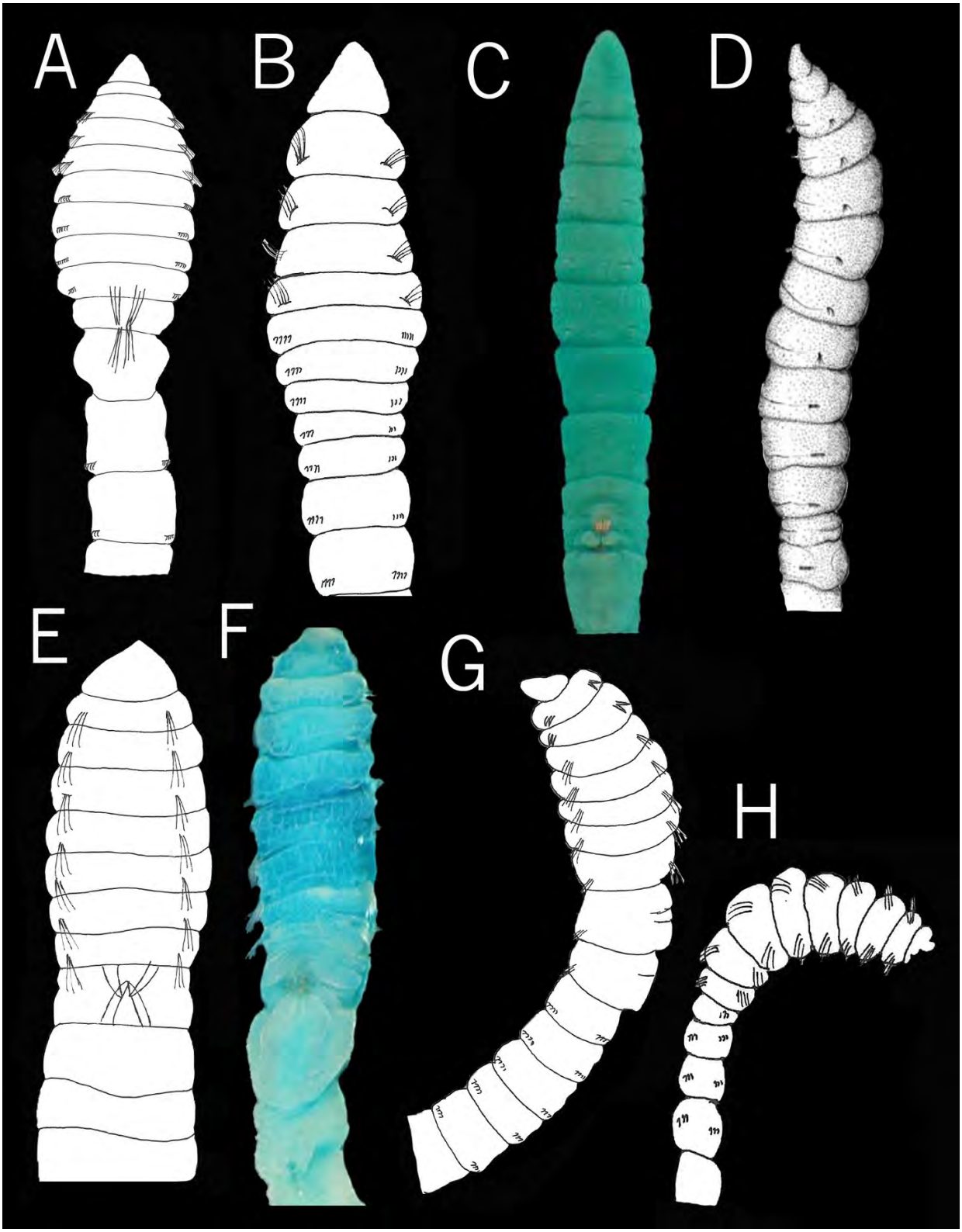


Figura 4. A) *Capitella jonesi* VD; B) *Capitella capitata floridana* VD; C) *Capitella ovincola* VD; D) *Capitella caribaeorum* VD; E) *Capitella capitata* VL; F) *Capitella aciculatus* VL; G) *Capitella teres* VL. (fotos C, E MEG-G, ilustraciones modificadas: A, B, G) Hartman 1959; D) Hartman Schöder 1996; E) Warren & George, 1984; H) Guillet, 1986.

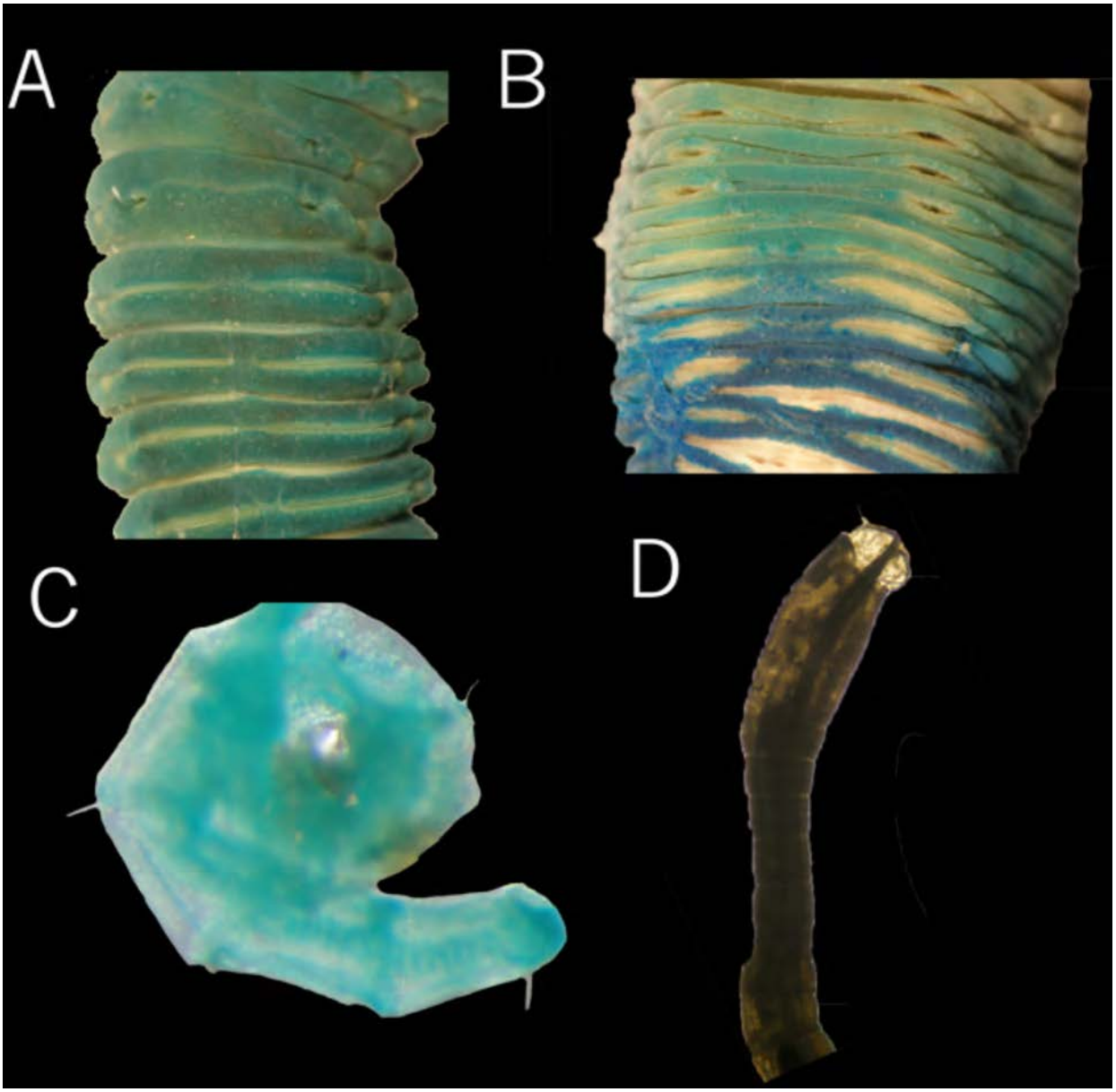


Figura 5. A) *Dasybranchus parpaltyceps* setígeros transición entre tórax y abdomen VD; B) *Dasybranchus platyceps* setígeros transición entre tórax y abdomen VD; C) *Mediomastus ambiseta* setigeros posteriores VL; D) *Mediomastus californiensis* VL (fotos A-D MEG-G).

Mediomastus Hartman, 1944

1 Notopodios abdominales posteriores con setas capilares.....2
– Notopodios abdominales posteriores sin setas capilares.....3

2(1) Ganchos torácicos largos, abdominales cortos, diente principal con 2 hileras de dientes pequeños, cubierta 2-5 veces más larga que ancha, segmentos abdominales medios con ganchos largos en forma de espina (Fig. 5C)..... *M. ambiseta* (Hartman, 1967) (P)
– Ganchos torácicos y abdominales largos, diente principal con 2 hileras de dientes pequeños, segmentos abdominales posteriores con setas largas .... *M. setosus* Hartmann-Schöder, 1959(G, P)

3(1) Ganchos torácicos y abdominales largos similares, diente principal con numerosas hileras de dientecillos, cubierta larga y estrecha (Fig. 5D)..... *M. californiensis* Hartman, 1944 (G, P)

– Ganchos torácicos largos y abdominales cortos, diente principal con 2 hileras de dientecillos, cubierta, 3-5 veces más larga que ancha..... *M. fragilis* Rasmussen, 1973(G)

Comentarios

1 *M. setosus* Hartmann-Schöder, 1959. Warren et al, 1994 lo consideran un taxón inquirendum.

2 *Mediomastus cirripes* Ben-Eliahu, 1976, descrita para el Mediterráneo, se considera un registro cuestionable debido a que Amoureux (1985) y Gillet (1986) la reportan como *Mediomastus cf. cirripes* para la Isla Guadalupe. Warren et al, 1994 lo considera un taxón inquirendum.

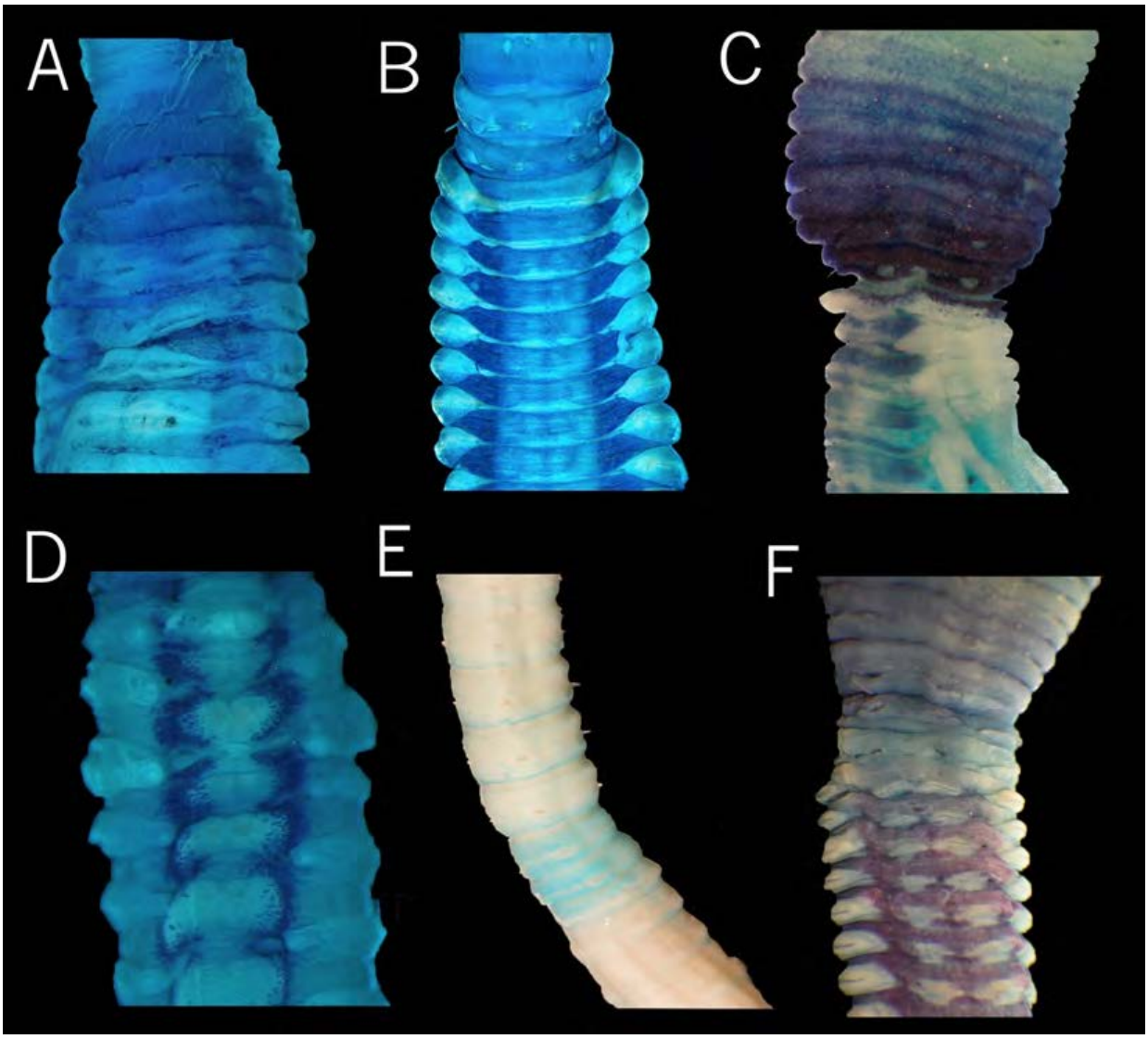


Figura 6. A) *Notodasus magnus* VD; B) *Notodasus harrisae* VD; C) *Notodasus oraria* VL; D) *Notodasus dexterae* VD; E) *Notodasus salazari* VL; F) *Notodasus hartmanae* VD. (fotos A-F MEG-G).

Notodasus Fauchald, 1972

1 Epitelio torácico estriado longitudinalmente; sin ojos (Fig. 6A) *N. magnus* Fauchald, 1972(P)
– Epitelio torácico teselado; con ojos....2

2(1) Lóbulos notopodiales abdominales fusionados....3
– Lóbulos notopodiales abdominales, con una constricción media, lóbulos neuropodiales posteriores expandidos hasta la parte dorsolateral, separados medialmente (Fig. 6B).....
..... *N. harrisae* García-Garza, Hdz-Valdez & de León-González, 2009(P)
– Lóbulos notopodiales abdominales separados....4

3(2) Ganchos notopodiales abdominales anteriores forman casi una línea continua; órganos laterales abdominales pequeños (Fig. 6C) ..... *N. oraria* (Mc Cammon & Stull, 1978) (P)
– Ganchos notopodiales abdominales ampliamente separados; órganos laterales abdominales mayores (Fig. 6D) .....*N. dexterae* Fauchald, 1973(P)

4(3) Tinción con verde de metilo en los dos primeros segmentos abdominales intensa (Fig. 6E)
.....*N. salazari* García-Garza, Hdz-Valdez & de León-González, 2009(P)
– Tinción con verde de metilo en dos líneas longitudinales intensas en el dorso del abdomen (Fig. 6F) ..... *N. hartmanae* García-Garza, Hdz-Valdez & de León-González, 2009(P)

Notomastus Sars, 1850

1 Primer segmento unirrámeo....2
-Primer segmento birrámeo....5

2 Segmentos torácicos con reborde medio dorsal 3
- Segmento torácico sin reborde medio dorsal....4

3 Lóbulos neuropodiales expandidos, segmentos abdominales con lóbulos noto y neuro podiales, con terminación digitiforme (Fig. 7A) ..... *N. polyodon* Gallardo, 1968. (P, G)
- Sin lóbulos neuropodiales expandidos, segmentos abdominales sin lóbulos noto y neuro podiales, sin terminación digitiforme, branquias dorsales. (Fig. 7B) .....
.....*N. mazatlanensis* García-Garza, de León-González & Tovar Hernández, 2019. (P)
4 Segmentos abdominales con lóbulos notopodiales reducidos y lóbulos neuropodiales expandidos,sin terminación digitiforme (Fig. 7C)..... *N. hemipodus* Hartman, 1960. (P, G)

5 Paquetes torácicos de setas insertados lateralmente....6
-Paquetes torácicos anteriores de setas insertados lateralmente, luego se insertan gradualmente hacia el dorso en los últimos segmentos posteriores 8

6 Lóbulos notopodiales abdominales fusionados (Fig. 7D).....
N. angelicae Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 1998. (P)
- Lóbulos nopodiales abdominales separados....7

7 Todos los segmentos torácicos teselados (Fig. 7E) .....*N. sonorae* Kudenov, 1975. (P)
- Algunos segmentos torácicos teselados (Fig. 7F).....
N. landini García-Garza & de León-González, 2015. (P)

8 Lóbulos nopodiales abdominales fusionados....9
- Lóbulos nopodiales abdominales separados (Fig. 7G).....*N. abyssalis* Fauchald, 1972. (P)

9 Lóbulos notopodiales abdominales con terminaciones digitiformes; papilas dorsales dispersas en segmentos abdominales (Fig. 7H) ..... *N. fauchaldi* García-Garza & de León-González, 2015. (P)
-Lóbulos notopodiales abdominales sin terminaciones digitiformes; papilas dorsales ausentes 10

10 Todos los segmentos torácicos teselados (Fig. 8A) .....*N. magnus* Hartman, 1947. (P)
- Algunos segmentos torácicos teselado 11

11 Lóbulos neuropodiales abdominales robustos, expandidos hacia el lado dorsal (Fig. 8B) .... *N. lobulatus* García-Garza & de León-González, 2015. (P)
- Los lóbulos neuropodiales abdominales no se expanden dorsalmente 12

12 Noto y neuropodio formando una cresta alta alrededor de los segmentos abdominales (Fig. 8C) ..... *N. cinctus* Fauchald, 1972. (P)
- Noto y neuropodio sin crestas en segmentos abdominales 13

13 Últimos dos o tres segmentos torácicos con mezcla de capilares y ganchos en el neuropodio (Fig. 8D).....*N. precocis* Hartman, 1960. (P)

- Último segmento torácico con mezcla de capilares y ganchos en el neuropodio (Fig. 8E) .... *N. daueri* Ewing, 1982. (G)

Comentarios
1) *Notomastus aberans* Day, 1957 descrita para Sudáfrica y reportada por de León-González (1994) para la costa oeste de la península de Baja California; tras su análisis se encontró que en realidad corresponde a *N. polyodon* Gallardo, 1968.
2) *Notomastus lineatus* Claparède, 1870, descrita para Nápoles y reportada por Bastida-Zavala (1993), para Baja California Sur, al examinar los especímenes se determinaron como *D. parplatyceps* Kudenov, 1975.
3) *Notomastus tenuis* Moore, 1009, descrita para California; Fauchald (1972) la reporta para Baja California, Baja California Sur, Nayarit y Jalisco, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (1991, 1999) para el golfo de California. Sin embargo al examinar el material se ha observado que corresponden a *N. hemipodus*.
4) *Notomastus latericeus* Sars, 1851 descrita para Noruega y reportada para el golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1993a, 1993b, 1998); al examinar el material, los ejemplares mexicanos corresponden a *N. magnus* Hartman, 1947

Scyphoproctus Gravier, 1904

1 Placa anal en forma de plato con 10 pares de grupos de setas aciculares en el margen, con un total de 21-27 acículas ..... *S. guadalupensis* Gillet, 1986 (G)
– Con más de 10 grupos de setas aciculares en el margen de la placa.....2

2(1) Con ojos bien definidos; placa anal en forma de embudo con 5 o 6 grupos de setas aciculares en el margen ..... *S. oculatus* Reish, 1959. (P)
– Con manchas oculares; placa anal en forma de plato con 5-7 grupos de setas aciculares en el margen ..... *S. platyproctus* Jones, 1961(G)

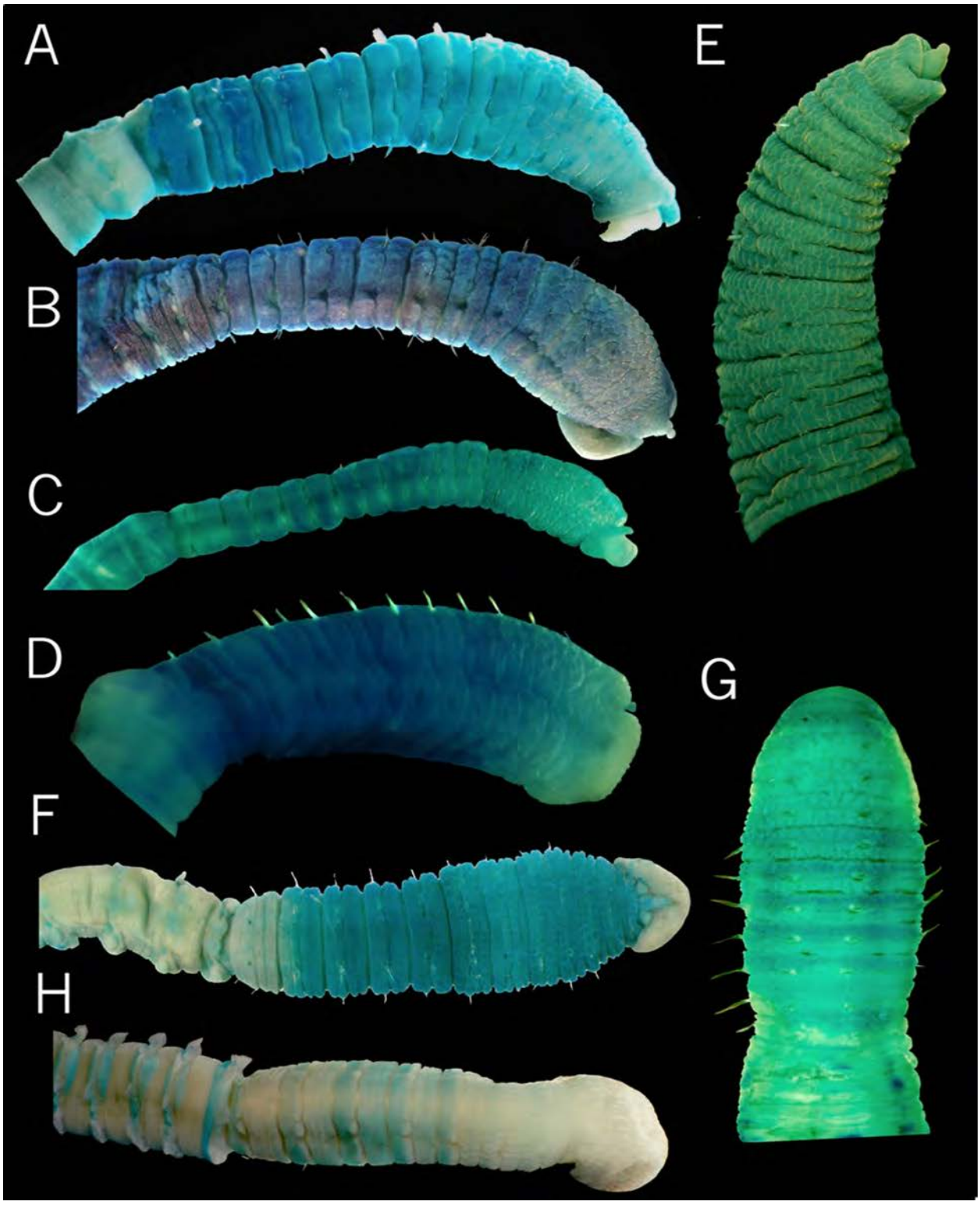


Figura 7. A) *Notomastus polyodon* VL; B) *Notomastus mazatlaensis* VD; C) *Notomastus hemipodus* VL; D) *Notomastus angelicae* VL; E) *Notomastus sonorae* VL; F) *Notomastus landini* VD; G) *Notomastus abyssalis* VD; H*) Notomastus fauchaldi* VD (fotos A-G MEG-G).

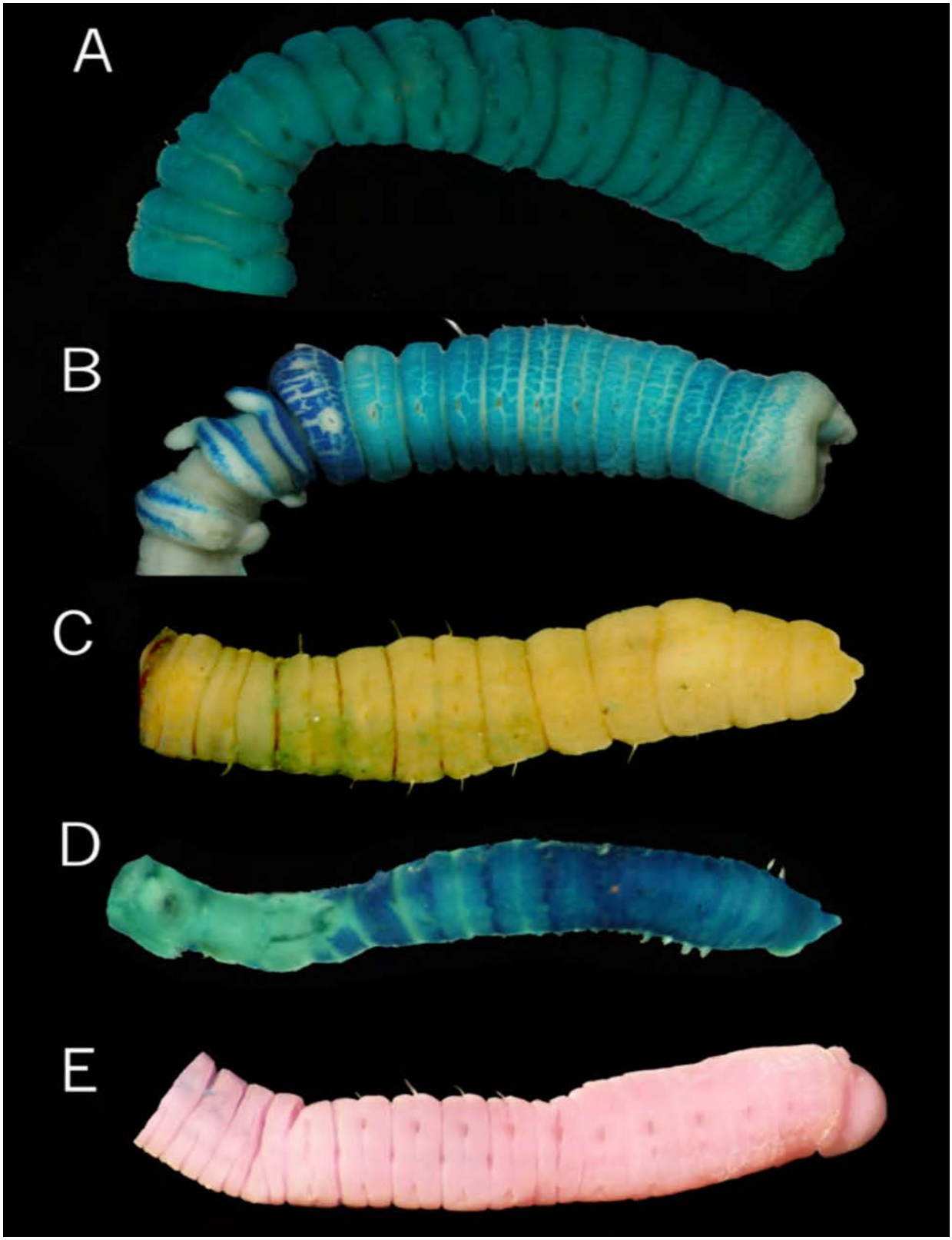


Figura 8. A) *Notomastus magnus* VL; B) *Notomastus lobulatus* VL; C) *Notomastus cinctus* VL; D) *Notomastus precocis* VD; E) *Notomastus daweri* VL. (fotos A-E MEG-G).

Agradecimientos

Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto “Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático” financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811). Agradezco las observaciones de Sergio Salazar Vallejo las cuales ayudaron a mejorar esta contribución.

Referencias

Bastida-Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México Rev Invest Cient 4-1:11-39.

Bastida-Zavala JR 1995 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, B.C.S., México Rev Zool 6:9-29.

Blake JA 2000 Family Capitellidae Grube, 1862. In: Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Volumen 7 The Annelida Part 4. Polychaeta: Flabelligeridae to Sternaspidae (eds) J.A. Blake, B.Hilbig, P.H. Scott. Santa Barbara Museum of Natural History Santa Barbara California, pp 47-96.

Eisig H 1887 Fauna and flora des Golfes von Neapel. Monogr Zool station Neapel. XVI. 16:831-835.

Ewing RM 1982 A partial revision of the genus *Notomastus* (Polychaeta: Capitellidae) with a description of a new species from the Gulf of México. Proc Biol Soc Wash 95-2:232-237.

Ewing RM 1984a Chapter 14 Capitellidae. In: Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Vol. 2:14-47 (eds) Uebelacker, JM, Johnson PG, Barry A. Vittor y Associates, Inc. Mobile, Alabama pp 47.

Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7:1-155.

Fauchald K 1977 The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28:1-190.

Fauvel P 1943 Deux polychètes nouvelles. Bull Mus Hist Nat, Paris, 15:200-202.

García-Garza ME 2009 Capitellidae Grube, 1862. In: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI, Sólis-Weiss (Eds) Poliquetos (Anelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 101–114.

García-Garza ME, VD Hernández-Valdez & de León González JA 2009. Generic revision of *Notodasus* Fauchald, 1972 (Polychaeta: Capitellidae) with descriptions of four new species from the coasts of Mexico. Scientia Marina 73(4): 809–823. https: / / doi.org / 10.3989 / sci-mar.2009.73n4809

García-Garza ME, & de León González JA 2009. *Dasybranchethus* (Annelida: Capitellidae) from Mexican Pacific, with a redescription of *Dasybranchethus fauveli* Journal of the Marine Biological Association of the UK. 89(7): 1437-1441. https: / / dx.doi.org-10.1017-S0025315409000241

García-Garza, ME & de León-González, JA 2011 Review of the Capitellidae (Annelida, Polychaeta) from the Eastern Tropical Pacific region, with notes on selected species. ZooKeys, 151, 17–52. https: / / doi.org / 10.3897 / zookeys.151.1964

García-Garza, ME, Harris, LH & de León-González, JA 2012 Redescription of *Notomastus hemipodus* Hartman 1945 and *N. tenuis* Moore, 1909 (Polychaeta: Capitellidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 125 (1), 1–11. https: / / doi.org / 10.2988 / 11-28.1

García-Garza, ME & de León-González, JA 2015 The genus *Notomastus* (Polychaeta: Capitellidae) in the Gulf of California, Mexico, with the description of three new species. Proceedings of the Biological Society of Washington, 128 (2), 176–189. https: / / doi.org / 10.2988 / 0006-324X-128.2.176

García-Garza, ME, de León-González, J.A. & Harris L.H. 2017 Relocation of *Dodecaseta* McCammon & Stull, 1978 (Annelida, Capitellidae) in *Notodasus* Fauchald, 1972 Zookeys 715:93-101. Doi:10.3897-zookeys.715.13936.

García-Garza ME, JA de León-González Tovar-Hernández MA 2019 Catalogue of *Notomastus* M. Sars, 1851 (Annelida, Capitellidae) and the description of a new species from the Gulf of California. Zootaxa 4577:249-273. https: / / doi.org / 10.11646 / zootaxa.4577.2.2

Green KD 2002 Capitellidae (Polychaeta) from the Andaman Sea: Phuket Mar Biol Center Special Publ. 24: 249-343.

Grassle JP & Grassle JF 1976 Sibling species in the marine pollution indicador Capitella (Polychaeta). Science 192:567-569.

Hartman O 1947 Polychaetous annelids Part IV. Capitellidae. Allan Hancock Pac Exped, 10(4):391-481.

Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Foundation. University of Southern California, Los Angeles, 812pp.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1993a New record of sedentariate polychaetous annelids from the continental shelf of the Gulf of California. Bull Mar Sci 53:1027-1041.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1993b Distribución latitudinal y batimétrica de los anélidos poliquetos del orden Terebellomorpha de la plataforma continental del golfo de California, México. Cuad Mex Zool 1-2:65-72.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1998 Capitellids (Polychaeta:Capitellidae) from the continental shelf of the Gulf of California, with the description of a new species, *Notomastus angelicae*. Proc Biol Soc Wash 111:708-719.

Hernández-Alcántara P., Solís-Weiss V. García Garza M.E. 2019 A new species of *Decamastus* Hartman, 1963 (Polychaeta: Capitellidae) from the Gulf of California, with remarks on its hábitat. Marine Biodiversity 49:1123–1130. https: / / doi.org / 10.1007 / s12526-018-0896-3

Pearson TH & R Rosenberg 1978 Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of marine environment. Oceanography Mar Biol, Ann Rev 16:229-311.

Reish DJ 1955 The relationship of the polychaetous annelids to harbor pollution U.S. Public Health Rep 70:1168-1174.

Reish DJ 1957 The relationship of the polychaetous annelid *Capitella capitata* (Fabricius) to waste discharges of biological origin U.S. Public Health Service, Biological Problems in Water Pollution. Cincinnati. Pp195-200

Warren LM 1976 A review of the genus *Capitella* (Polychaeta: Capitellidae). J Zool 180:195-209.

Warren LM. 1991 Problems in Capitellid Taxonomy. The Genera *Capitella*, *capitomastus* and *Capitellides* (Polychaeta). Ophelia, Supp 5:275-282.

Warren LM PA Hutichings & S Doyle 1994 A revision of the genus *Mediomastus* Hartman, 1944 (Polychaeta: Capitellidae). Rec Austra l Mus 46:2

11. Chaetopteridae Audouin & Milne Edwards, 1833

Fernando Ruiz-Escobar[1], Andrea Glockner-Fagetti[2]
& J. Rolando Bastida-Zavala[1]

[1]Universidad del Mar, campus Puerto Ángel, Oaxaca
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)

[2]School of Biological Sciences, Victoria University of Wellington, Nueva Zelanda
rolando_bastida@yahoo.com.mx

Introducción

A nivel mundial la familia Chaetopteridae está conformada por 73 especies y tres subespecies válidas, agrupadas en cuatro géneros: *Chaetopterus* Cuvier, 1827, *Mesochaetopterus* Potts, 1914, *Phyllochaetopterus* Grube, 1863 y *Spiochaetopterus* Sars, 1853. Otros seis géneros fueron establecidos anteriormente: *Tricoelia* Renier, 1804, *Mesotrocha* J. Müller, 1846, *Telepsavus* Costa, 1861, *Ranzanides* Chamberlin, 1919, *Leptochaetopterus* Berkeley, 1927 y *Sasekumaria* Rullier, 1976, pero han sido sinonimizados, con alguno de los cuatro géneros actualmente válidos, por diversas causas (ver Moore *et al*. 2017: 1, para los detalles). La autoría de *Mesotrocha* es de acuerdo a Moore *et al*. (2017); sin embargo, Read & Fauchald *(*2020b) indican que la autoría es Leuckart & Pagenstecher *In*: Leuckart (1855), además de considerar que su especie tipo, *M. sexoculata* Leuckart & Pagenstecher *In*: Leuckart (1855), es una *species inquirenda*.

Todos los quetoptéridos son gusanos sedentarios tubícolas, con la excepción de *Chaetopterus pugaporcinus* Osborn, Rouse, Goffredi & Robison, 2007, que es mesopelágica (Osborn *et al*. 2007, Moore *et al*. 2017). Los quetoptéridos registrados en América tropical incluyen 25 especies registradas, pertenecientes a los cuatro géneros de la familia; 18 especies han sido registradas para el Pacífico oriental tropical, de las cuales ocho son registros cuestionables (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Nishi *et al*. 2009); dos quetoptéridos han sido registrados para la costa occidental de Baja California; para el golfo de México hay siete especies, seis de las cuales son cuestionables; mientras que para el Caribe se han registrado cuatro especies, tres de ellas cuestionables (Perkins & Savage 1975, Salazar-Vallejo 1996, Perkins 1998) (Tabla 1).

El cuerpo de un quetoptérido es diferente al de cualquier otro poliqueto por poseer el cuerpo más heterómero, es decir, dividido en tres regiones (Figs. 1A, H–I, M, 2A), que se han denominado A, B y C, en orden anteroposterior (Crossland 1904), un par de palpos peristomiales acanalados y setas cortadoras robustas en el cuarto setígero de la región A (Britayev & Martin 2016, Moore *et al*. 2017).

Notablemente, *C. pugaporcinus* carece de setas cortadoras y su ubicación genérica fue resuelta con análisis moleculares, aunque se desconoce si se trata de ejemplares en estado adulto o larvas debido a que no se encontraron gametos (Osborn *et al*. 2007). Las setas cortadoras están presentes tanto en adultos como en etapas larvales (Bhaud 1983), y son utilizadas por los gusanos para cortar los tubos y/o para hacerles hoyos en algunas zonas. El cuerpo de algunas especies llega a medir hasta 60 cm de longitud total (Petersen & Fanta 1969), aunque muchos miden menos de 1 cm. En la mayoría de los quetoptéridos el cuerpo suele ser pálido en las regiones A y B y oscuro en la región C, que es donde llevan a cabo la digestión del alimento, observándose en organismos *in vivo* e incluso fijados (Fig. 2A, D).

Los tubos de los quetoptéridos pueden ser rectos, en forma de U (en *Chaetopterus*, Fig. 1N), en forma de L, J, o ramificados (Britayev & Martin 2016). Las especies de *Chaetopterus* y *Mesochaetopterus* construyen tubos con textura

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

apergaminada, opaca, mientras que los de las especies de *Phyllochaetopterus* y *Spiochaetopterus* son traslúcidos (Rouse & Pleijel 2001). El cuerpo de los quetoptéridos puede ser frágil y en ocasiones puede romperse, por ello, hay que tratar de identificar ejemplares completos.

En cuanto a sus hábitos alimenticios, estos gusanos son conocidos por alimentarse de partículas en suspensión, propulsando agua a lo largo del cuerpo usando los notopodios o por contracción de los segmentos de la región B, y atrapando las partículas de alimento mediante los palpos y las bolsas de filtración, también llamadas bolsas de moco (Fig. 1N). El extremo posterior de las bolsas es atrapado por una cúpula ciliada que se ubica en el tercer anillo notopodial dorsal de la región B; los cilios de la cúpula se mueven hacia atrás y hacen una bola con el extremo recogido de la bolsa de moco; conforme se enrolla un extremo de la bolsa en la cúpula, se secreta una película mucosa adicional en la parte anterior (Barnes 1964, 1965).

Con respecto a su reproducción, Los quetoptéridos son gonocóricos, y se suele distinguir entre machos y hembras por la coloración, debido a la presencia de gametos, la parte posterior de los machos tiende a ser blanca y la de las hembras amarilla (Rouse & Pleijel 2001). Asimismo, Potts (1914) demostró que *Phyllochaetopterus prolifica* Potts, 1914 lleva a cabo la reproducción asexual, siendo una especie que forma masas de tubos que se entrelazan entre sí, hábito que comparte con al menos otras dos especies del género, que posiblemente también presentan reproducción asexual (Potts 1914).

Relacionado a lo anterior, los quetoptéridos exhiben procesos de regeneración muy desarrollados, no sólo con fines reproductivos, sino también como un mecanismo de defensa al autotomizar su cuerpo, provocado por un estímulo externo como un depredador o por estrés ambiental (Gravier 1909, Potts 1914). En *Chaetopterus*, el extremo anterior regenerará la parte posterior de manera normal siempre que la parte regeneradora, es decir, el extremo anterior, incluya no más de catorce segmentos; si el animal se corta detrás del decimocuarto segmento, la regeneración no sucede; incluso se ha observado que un sólo segmento de la región B que lleva parapodios aliformes (en forma de ala), puede regenerar tanto la parte anterior como posterior de *Chaetopterus* (Brusca *et al*. 2016, Fig. 14.17A).

Las especies de Chaetopteridae se encuentran en todos los océanos, desde la zona litoral hasta profundidades abisales. Algunas especies construyen sus tubos en fondos lodosos y arenosos, mientras que otras los adhieren en sustrato rocosos (Nishi *et al*. 2009). Además de esto, se conoce una especie asociada a restos de ballenas a 2,892 m de profundidad (Nishi & Rouse 2014), y otra especie que al parecer es neoténica y holoplánctica (Osborn *et al*. 2007).

Algunas especies son gregarias, como *Phyllochaetopterus pictus* Crossland, 1903, *P. prolifica* y *P. socialis* Claparède, 1869 (Potts 1914), pudiendo llegar a ser muy abundantes, formando densas acumulaciones de tubos en fondos litorales; estas agregaciones generalmente se forman en conjunto con colonias de anémonas zoántidas, formando un nicho habitado por especies de metazoarios de hasta 11 fila (Albano *et al*. 2006). Además, los tubos de los quetoptéridos sirven de refugio para otras especies de poliquetos, nudibranquios y cangrejos simbiontes (Petersen & Britayev 1997, Britayev *et al*. 2017, Ekimova *et al*. 2019).

Morfología

La región cefálica está conformada por el prostomio y el peristomio; el primero es un pequeño lóbulo rodeado en gran medida por el peristomio, de tamaño mucho mayor, llegando a formar un collar que lo protege lateral y anteriormente. En ocasiones el prostomio tiene un par de ojos (Fig. 2E) y órganos nucales. Todos los quetoptéridos poseen un par de palpos de longitud variable, algunos son cortos como los de *Chaetopterus*, y otros alcanzan la región media del cuerpo (Fig. 2A–B), como en *Phyllochaetopterus* o *Spiochaetopterus* (Rouse & Pleijel 2001).

La región anterior (A) es amplia, muscular y está compuesta por 9–18 segmentos cortos, anchos y aplanados (Fig. 2B). La mayoría de los parapodios son unirrámeos, es decir, sólo presentan notopodios. Las setas pueden ser lanceoladas (Fig. 1B), en forma de remo o aplanadas. En el notopodio del cuarto setígero de la región anterior (A4) los quetoptéridos (excepto *Chaetopterus pugaporcinus*) tienen desde una hasta 20 setas cortadoras gruesas (Fig. 1G, M) que sirven

para perforar el tubo, permitir que el agua fluya y, de ser necesario, salir del mismo. En *Phyllochaetopterus* existe un par de estructuras muy pequeñas en la base de los palpos que han recibido el nombre de cirros tentaculares o antenas; no obstante, al contar con una seta interna de soporte, su terminología correcta es la de notopodios peristomiales (Potts 1914, Bhaud *et al.* 1994, Wang & Li 2016). A lo largo del dorso de la región A hay un surco ciliado utilizado para transportar el alimento hacia la boca (Rouse & Pleijel 2001).

En la región media (B), donde se realiza la propulsión del agua, los setígeros suelen ser más amplios (Fig. 2C) en comparación con los de la región A. En *Chaetopterus*, el notopodio del segmento B1 (Fig. 1I) está extremadamente alargado por lo que recibe el nombre de aliforme, y posee setas internas envueltas en bolsas de moco especializadas para la alimentación. El segmento B2 tiene los notopodios fusionados de tal forma que semeja una estructura elaborada en forma de taza. Los segmentos B3–B5 tienen los notopodios fusionados en forma de remo para impulsar el agua a través del tubo. Los notopodios son relativamente simples y uniformes y a veces pueden ser multilobulados. Pueden tener, o no, setas internas que les proporcionan soporte. Los neuropodios tienden a ser bilobulados y llevan hileras de uncinos (Fig. 1C, J–K), con diferencias morfológicas útiles a nivel específico (Rouse & Pleijel 2001).

Es común en todos los quetoptéridos que la región posterior (C) esté compuesta por numerosos segmentos cortos con parapodios birrámeos (Fig. 1F), excepto en *Chaetopterus pugaporcinus*, que son unirrámeos. Los notopodios pueden ser digitados (Fig. 1I) o con lóbulos carnosos (Fig. 2D) y poseen setas internas, en tanto que los neuropodios presentan hileras de uncinos en forma de D. Los uncinos cuentan con hileras verticales de dientes (Fig. 1C, J–K). En todos los casos el pigidio es un lóbulo en donde se encuentra el ano terminalmente (Rouse & Pleijel 2001).

Sistemática

La primera especie de la familia Chaetopteridae, *Chaetopterus variopedatus* (Renier, 1804), fue descrita para el mar Adriático, como *Tricoelia variopedata*, por Renier (1804). Posteriormente, Cuvier (1830) fue quien acuñó el nombre genérico *Chaetopterus*. Si bien, en algunos trabajos aparece Malmgren (1867) como el autor de la familia, la autoría correcta es de Audouin & Milne-Edwards (1833), quienes se refirieron a ella con anterioridad, aunque con el nombre no latinizado de Chètoptèriens.

Tradicionalmente, los quetoptéridos se han relacionado con los Spionidae Grube, 1850 y Cirratulidae Ryckholt, 1851, formando, junto con otras familias, el orden Spionida (Fauchald 1977b). Posteriormente, Rouse & Fauchald (1997, Fig. 73), a partir de análisis cladísticos usando caracteres morfológicos, sugieren que los quetoptéridos serían el grupo basal del clado Spionida, que a su vez se encuentra dentro del clado Canalipalpata. Asimismo, se ha demostrado con análisis moleculares que Chaetopteridae es un taxón monofilético, conteniendo dos clados, uno que incluye a *Mesochaetopterus* y *Chaetopterus*, y el segundo que contiene a *Phyllochaetopterus* y *Spiochaetopterus* (Osborn *et al*. 2007).

Otros análisis moleculares cambian drásticamente la ubicación de los Chaetopteridae entre los anélidos. Por ejemplo, Struck *et al*. (2011, Fig. 1), incluyendo sólo 34 taxones de anélidos, ubican a los quetoptéridos en la base del clado Annelida, incluso más abajo que los mizostómidos y sipúnculos. Más adelante, Weigert *et al*. (2014), usando un poco más de taxones de anélidos, confirma la posición basal de los quetoptéridos entre los anélidos, sólo con el clado Magelonidae-Oweniidae, por debajo de Chaetopteridae. Estas propuestas deberán tomarse con precaución, debido a que los análisis moleculares pueden cambiar sus conclusiones con respecto a las relaciones entre las familias de Annelida, si se incluyen más taxones y/o usan otros genes y proteínas (Harris *et al*. 2009).

Históricamente, se han atribuido distribuciones cosmopolitas a algunas especies de esta familia, especialmente *Chaetopterus variopedatus*, para la cual se han realizado numerosas sinonimias (Fauvel 1927, 1953, Hartman 1959). Sin embargo, estudios taxonómicos y filogenéticos en este siglo (Osborn *et al*. 2007, Martin *et al*. 2008, Nishi *et al*. 2009, Moore *et al*. 2017) han evidenciado la necesidad de una

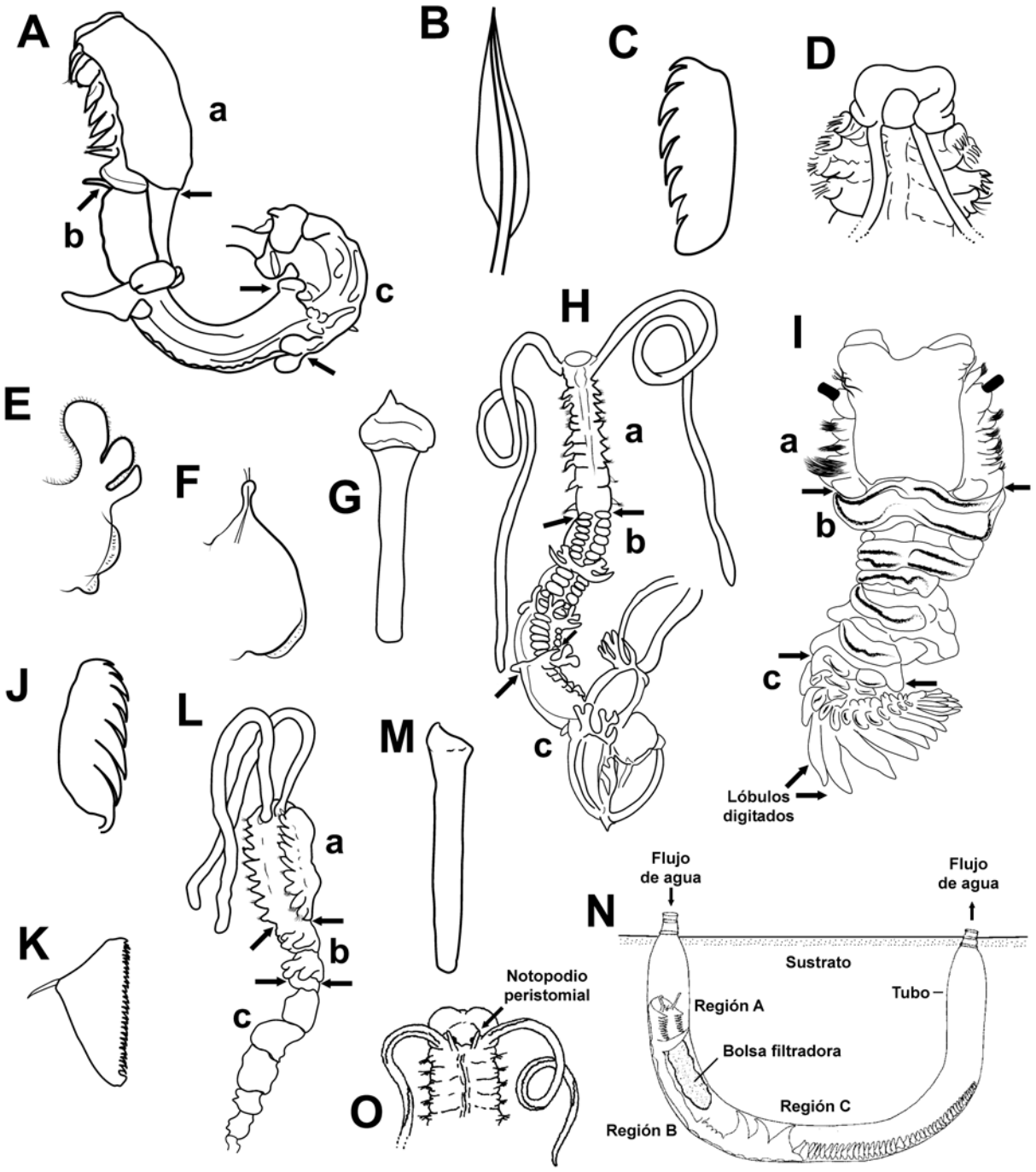


Figura 1. *Mesochaetopterus ecuadorica*: A) Cuerpo completo, vista dorsal (VD), B) notoseta de la región anterior, C) uncino neuropodial de la región media; *Spiochaetopterus monroi*: D) región anterior, VD, E) parapodio de región media, F) parapodio de región posterior, G) setas cortadoras del segmento A4, H) cuerpo completo, VD; *Chaetopterus charlesdarwinii*: I) cuerpo completo, VD, J) uncinos neuropodiales de la región media; *Phyllochaetopterus limicolus*: K) uncinos neuropodiales de la región media, L) cuerpo completo, vista ventral, M) setas cortadoras del segmento A4, N) *C. variopedatus* en posición de alimentación dentro de su tubo en U; *P. prolifica*: O) cabeza, VD. Clave A, H–I, L: a= región A, b= región B, c= región C; las flechas a ambos lados del cuerpo indican el final de una región. Modificadas de A–C, I–J: Nishi *et al*. (2009), D, K: Hartman (1969), E–F, O: Hobson & Banse (1981), G–H: Rouse & Pleijel (2001), N: Fauchald & Jumars (1979).

revisión profunda del género *Chaetopterus*, que actualmente cuenta con 18 especies válidas (Read & Fauchald 2020a), incluyendo a *Chaetopterus dewysee* Tilic & Rouse, 2020, descrita recientemente del sur de California.

Entre las obras que han estudiado a profundidad a la familia Chaetopteridae se encuentran los trabajos de Hobson & Banse (1981), Gilbert (1984) y Blake (1996). Por su parte, Bhaud (1977) realizó una revisión sobre *Phyllochaetopterus*, mientras que Gitay (1969) hizo la de *Spiochaetopterus*. Por otro lado, el análisis filogenético más reciente sobre la familia fue realizado por Moore *et al*. (2017), con base en morfología y secuencias de tres genes (COI, 28S y 18S) recuperando la monofilia de la familia, pero no la de los géneros, por lo que estos requieren una revisión formal. Los trabajos taxonómicos más relevantes para el Pacífico oriental tropical son los de Fauvel (1943), Hartman (1969), Kudenov (1975) y Nishi *et al*. (2009).

Claves de identificación

Las claves para especies de América tropical de este trabajo se basan principalmente en caracteres cuantificables (*e.g.*, número de setígeros, setas cortadoras), algunas características fueron obtenidas a partir de las descripciones originales, así como de las redescripciones y revisiones consultadas (McIntosh 1885, Monro 1928, Rioja 1931, Monro 1933, Berkeley & Berkeley 1941, Fauvel 1953, Hartmann-Schröder 1960, Gitay 1969, Kudenov 1975, Nishi *et al*. 2009, Tilic & Rouse 2020). Las localidades tipo de las especies registradas se obtuvieron a partir de las descripciones originales.

Después de cada especie se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en cuatro grandes regiones: Pacífico oriental tropical (**P**), el sur de California y costa occidental de Baja California (**B**), el golfo de México (**G**), el mar Caribe (**C**). Asimismo, cuando una especie es cuestionable en alguna de las regiones se indicó con la **Q**. Al final de cada clave puede haber comentarios particulares que son señalados con un exponente

Clave para géneros de quetoptéridos

1 Tubos traslúcidos, pueden estar cubiertos de arena y conchas pequeñas; un par de notopodios peristomiales pequeños (pueden ser inconspicuos) en la base de los palpos (Fig. 1O); generalmente gregarios ..... *Phyllochaetopterus* Grube, 1863
– Tubos opacos, raramente traslúcidos; sin notopodios peristomiales; pueden ser gregarios o solitarios **2**

2(1) Palpos más cortos que la región anterior; algunos notopodios de la región media fusionados dorsalmente ..... *Chaetopterus* Cuvier, 1830
– Palpos más largos que la región anterior (Fig. 1H); notopodios de la región media no fusionados dorsalmente **3**

3(2) Setígero A4 con numerosas setas cortadoras; notopodios de la región media unilobulados (excepto *M. mexicanus*); tubo opaco, no anillado, a veces cubierto por arena o conchas ..... *Mesochaetopterus* Potts, 1914
– Setígero A4 con una (raramente dos) seta cortadora; notopodios de región media bi- o trilobulados (Fig. 1E); tubo semitransparente, anillado ..... *Spiochaetopterus* Sars, 1853

Chaetopterus **Cuvier, 1830**

1 Región anterior (A) con 11 o más setígeros **2**
– Región anterior (A) con 9–10 setígeros **3**

2(1) Tubo en forma de J; región anterior (A) con 11–12 setígeros; con 12–14 pares de setas cortadoras en el setígero A4 ..... *C. aduncus* Nishi, Hickman & Bailey-Brock, 2009 (P)
– Tubo en forma de U (Fig. 1N); región anterior (A) con 13–14 setígeros; con 13–15 pares de setas cortadoras en el setígero A4 ..... *C. galapagensis* Nishi, Hickman & Bailey-Brock, 2009 (P)

3(1) Notopodios de la región anterior (A) no varían mucho en forma y tamaño **4**
– Notopodios de la región anterior (A) varían notablemente en forma y tamaño (Fig. 1I) **5**

4(3) Setas cortadoras con dientes ..... *C. variopedatus* (Renier, 1804)[1] (P, Q; G, Q; C, Q)
– Setas cortadoras sin dientes ..... *C. dewysee* Tilic & Rouse, 2020[2] (B)

5(3) Tubo en forma de U; especies solitarias **6**
– Tubo recto; especies de hábitos gregarios **7**

6(5) Con palpos transparentes; setas cortadoras aplanadas apicalmente, asimétricas ..... *C. pergamentaceus* Cuvier, 1830 (C, G)
– Sin palpos transparentes; setas cortadoras no aplanadas apicalmente, simétricas ..... *C. macropus* Schmarda, 1861 (P, Q)

7(5) Setígero A4 con 4–6 pares de setas cortadoras ..... *C. longipes* Crossland, 1904 (P, Q)
– Setígero A4 con 7–9 pares de setas cortadoras ..... *C. charlesdarwinii* Nishi, Hickman & Bailey-Brock, 2009 (P)

Comentarios

1) *Chaetopterus variopedatus*, descrita del Mediterráneo (Renier 1804), es, posiblemente, la especie de quetoptérido más frecuentemente registrada en los litorales de América tropical (ver Tabla 1), donde incluso se ha usado en estudios ecológicos y experimentales (*e.g.*, Petersen 1984); sin embargo, es muy posible que en realidad se trate de otras especies, descritas en la región, que forman tubos en U, como *C. pergamentaceus* en el golfo de México y Caribe, y *C. galapagensis* en el Pacífico oriental tropical.

2) *Chaetopterus dewysee* fue descrita frente a San Diego, en fondos sublitorales someros (Tilic & Rouse 2020). Por su proximidad con México se incluye en la clave.

Mesochaetopterus **Potts, 1914**

1 Región media (B) con 2–3 setígeros **2**
– Región media (B) con cuatro o más setígeros **8**

2(1) Región media (B) con dos setígeros **3**
– Región media (B) con tres setígeros **7**

3(2) Setígero A4 con siete o menos pares de setas cortadoras **4**
– Setígero A4 con más de siete pares de setas cortadoras **6**

4(3) Región anterior (A) con 9–10 setígeros ..... *M. capensis* (McIntosh, 1885) (G, Q; C, Q)
– Región anterior (A) con 11 o más setígeros **5**

5(4) Región anterior (A) con 11–12 setígeros; setas cortadoras de color amarillo a pardo claro; peristomio bilobulado ..... *M. sagittarius* (Claparède, 1870) (G, Q)
– Región anterior (A) con 13 o más setígeros; setas cortadoras de color pardo oscuro a negro; peristomio unilobulado ..... *M. minutus* Potts, 1914 (P, Q)
6(3) Setígero A4 con 8–10 pares de setas cortadoras ..... *M. ecuadorica* Nishi, Hickman & Bailey-Brock, 2009 (P)
– Setígero A4 con 18 pares de setas cortadoras .... *M. laevis* Hartmann-Schröder, 1960 (P)

7(2) Notopodio del segundo segmento de la región B modificado en dos alas amplias; sin borde dorsal en la región media ..... *M. alipes* Monro, 1933 (P)
– Notopodio del segundo segmento de la región media sin modificaciones; con un borde dorsal en la región media ..... *M. taylori* (Potts, 1914) (G, Q)

8(1) Región media (B) con 21 segmentos; notopodios unilobulados ..... *M. rickettsii* Berkeley & Berkeley, 1941 (B)
– Región media (B) con cuatro segmentos; notopodios bilobulados ..... *M. mexicanus* Kudenov, 1975 (P)

Phyllochaetopterus **Grube, 1863**

1 Región anterior (A) con nueve setígeros (Fig. 1L) **2**
– Región anterior (A) con más de nueve setígeros **3**

2(1) Región media (B) con tres setígeros ..... *P. claparedii* McIntosh, 1885 (C, Q)
– Región media (B) con dos setígeros (Fig. 1L) ..... *P. limicolus* Hartman, 1960[1] (P)

3(1) Región anterior (A) con 12–15 setígeros; región media (B) con 18–26 setígeros; gregarios ..... *P. socialis* Claparède, 1868[1] (P, Q)
– Región anterior (A) con 12 setígeros; región media (B) con 4–12 setígeros; los tubos en ocasiones se entrelazan para formar grupos ..... *P. prolifica* Potts, 1914 (P, Q)

Comentarios

1) *Phyllochaetopterus limicolus* fue descrita por Hartman (1960: 120) frente a California, desde la zona sublitoral a batial (76–1,248 m) y registrada en el Pacífico oriental tropical por Fauchald (1972: 201), a profundidades batiales del norte del golfo de California (320–1,248 m) y frente a Guatemala (3,615 m).

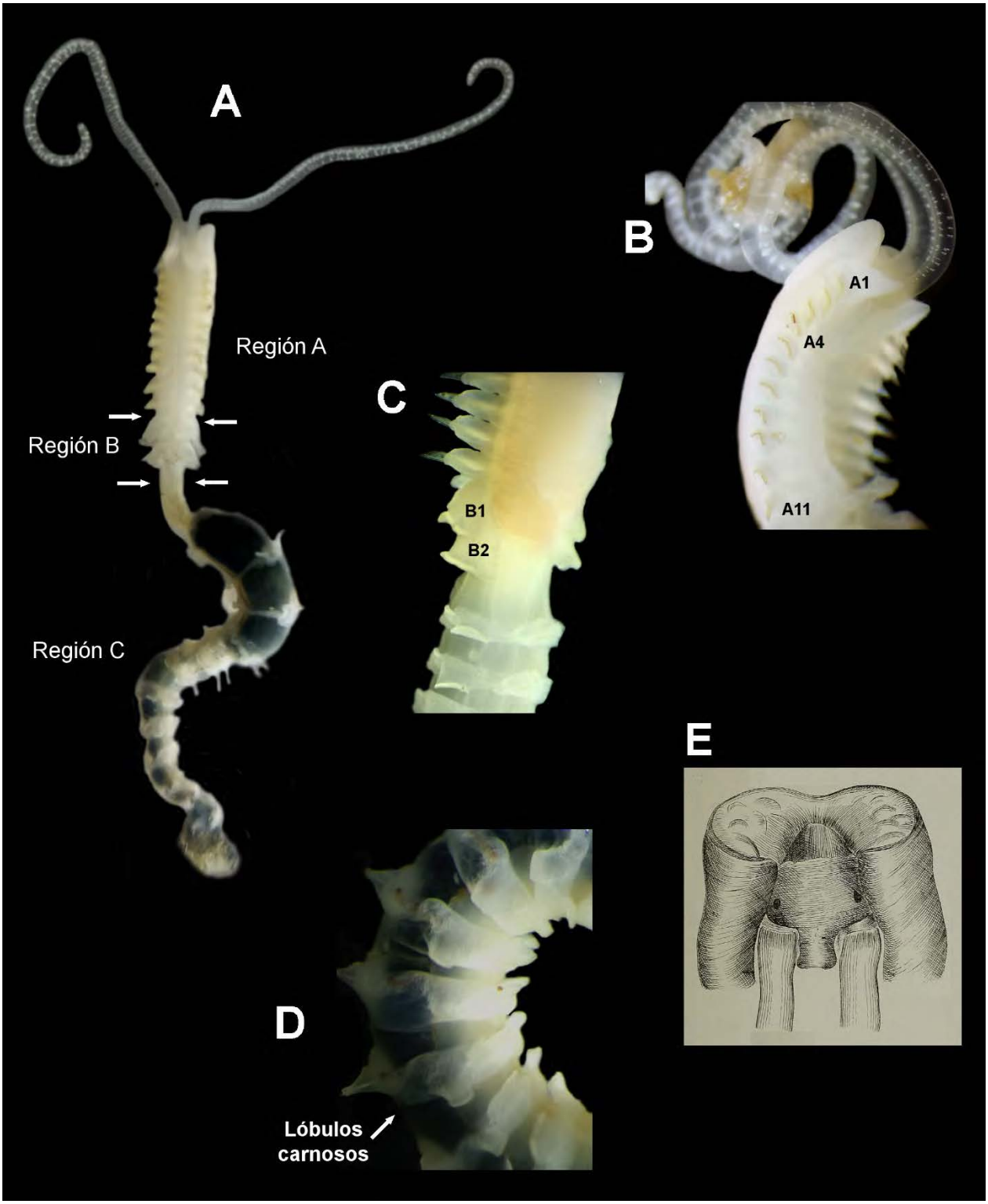


Figura 2. *Phyllochaetopterus* sp. A) cuerpo completo, vista dorsal (VD), con indicación de las tres regiones (A, B, C), B) detalle de la región anterior (A), vista lateral (VL), A1–A11 indican los segmentos de esta región, C) detalle de la región media (B), VL, B1–B2 indican los segmentos de esta región, D) detalle de la región posterior (C), VL, E) *Spiochaetopterus oculatus*, prostomio y ojos, VD. Modificada de E: Webster (1879). Fotos A–D: Fernando Ruiz-Escobar.

Spiochaetopterus **Sars, 1856**

1 Prostomio sin ojos (Fig. 1D) ..... *S. monroi* Gitay, 1969[1] (P)
– Prostomio con un par de ojos laterales (Fig. 2E) **2**

2(1) Con más de 40 segmentos en la región B ..... *S. pottsi* (Berkeley, 1927)[2] (P, Q)
– Con menos de 40 segmentos en la región B **3**

3(2) Una sola bolsa de filtración formada por el segundo segmento de la región B; glándula ventral oscura notable en setígero 6 o 7; glándula blanquecina en setígeros 7–9 .... *S. costarum* (Claparède, 1868) (P, Q; G, Q)
– Ocho o más bolsas de filtración formadas entre los segmentos dos y nueve de la región B; setígeros 5–6 o 7 con una glándula ventral oscura, seguida de una glándula blanquecina en los siguientes dos o tres setígeros ..... *S. oculatus* Webster, 1879[3] (G)

Comentarios

1) Monro (1933: 1052) registró para isla Gorgona, Colombia, a *Telepsavus costarum* Claparède, 1869, descrita del Mediterráneo. Posteriormente Gitay (1969: 16) revisó la caracterización de Monro y concluyó que sus ejemplares son diferentes a la especie nominal, debido a que tienen neuropodios no divididos en la región posterior y por no tener ojos, por lo que la propuso como una subespecie, *Spiochaetopterus costarum monroi* Gitay, 1969. Asimismo, Kudenov (1975) registró la subespecie para el norte del golfo de California. En este trabajo consideramos que, por sus características y la lejanía con respecto a la especie nominal, *S. monroi* es una especie válida.
2) Berkeley (1927) estableció con esta especie un nuevo género, *Leptochaetopterus* Berkeley, 1927, para una especie particularmente grande, de hasta 63 cm (Gitay 1969: 16). Posteriormente, Gitay (1969) consideró que debería considerarse como una subespecie en el género *Spiochaetopterus*, *S. costarum pottsi* (Berkeley, 1927), y en WoRMS se considera un sinónimo menor de *S. costarum* (Read & Fauchald 2020). No obstante, consideramos que hay suficientes caracteres morfológicos para separarlas como especies distintas, además de la lejanía entre las poblaciones (Mediterráneo *versus* Pacífico de Canadá).
3) Webster (1879) describió a *Spiochaetopterus oculatus* en Virginia, costa oriental de Estados Unidos. Gitay (1969: 15) consideró que, salvo los parapodios carnosos, los ejemplares de Estados Unidos son similares a *S. costarum*. Asimismo, Barnes (1965), apuntó que ambas especies tienen diferente mecanismo de alimentación, *S. costarum* usa una bolsa de filtración, mientas que *S. oculatus* emplea ocho o más bolsas de filtración. Por ello aquí consideramos a *S. oculatus* como una especie válida.

Agradecimientos

La crítica y cuidadosa revisión por parte de María Ana Tovar-Hernández (UANL) y Alexandra Rizzo (Universidade do Estado do Rio de Janeiro), mejoró la calidad del presente capítulo. Esta nueva versión del capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Albano M, Seco Pon J & Obenat S 2006 Macrozoobentos asociado a los agregados de *Phyllochaetopterus socialis* Claparède, 1870 en el puerto de Mar del Plata, Argentina. Inv Mar 34(2): 197–203.

Audouin JV & Milne-Edwards H 1833 Classification des Annélides et description de celles qui habitent les côtes de la France. Ann Sci Nat, Paris, sér 1, 30: 411–425.

Barnes RD 1964 Tube-building and feeding in the chaetopterid polychaete, *Spiochaetopterus oculatus*. Biol Bull 127: 397–412.

Barnes RD 1965 Tube-building and feeding in the chaetopterid polychaetes. Biol Bull 129: 217–233.

Bastida-Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México. Rev Inv Cient, UABCS 4(1): 11–39.

Berkeley E 1927 A new genus of Chaetopteridae from the northeast Pacific with some remarks on allied genera. Proc Zool Soc London 97(2): 441–445.

Berkeley E & Berkeley C 1939 On a collection of Polychaeta, chiefly from the West Coast of Mexico. Ann Mag Nat Hist Ser 12(3): 321–346.

Berkeley E & Berkeley C 1941 On a collection of Polychaeta from Southern California. Bull S Calif Acad Sci 40(1): 16–60.

Bhaud MR 1977 Note sur quelques représentants du genre *Phyllochaetopterus* (Annélides Polychètes) et observations au microscope à balayage des soies spécialisées. Vie Milieu 27: 11–33.

Bhaud M 1983 Comparison of enlarged setae in larvae and adults of *Phyllochaetopterus verrilli* Treadwell (Polychaeta: Chaetopteridae). Ophelia 22(2): 257–263.

Bhaud MR, Lastra MC & Petersen ME 1994 Redescription of *Spiochaetopterus solitarius* (Rioja, 1917), with notes on tube structure and comments on the generic status (Polychaeta; Chaetopteridae). Ophelia 40: 115–133.

Blake JA 1996 Family Chaetopteridae Malmgren, 1867. *In*: Blake JA & Hilbig B (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 3, Santa Barbara Mus Nat Hist, California, 6: 233–251.

Britayev TA & Martin D 2016 Chaetopteridae Audouin and Milne Edwards, 1833. Handbook of Zoology Online. De Gruyter. Consultado el 12 de septiembre de 2019 en: https://www.degruyter.com/view/Zoology/bp_029146-9_8

Britayev TA, Mekhova E, Deart Y & Martin D 2017 Do syntopic host species harbour similar symbiotic communities? The case of *Chaetopterus* spp. (Annelida: Chaetopteridae). PeerJ 5: e2930.

Brusca RC, Moore W & Shuster SM 2016 Invertebrates. 3a ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 1104 pp.

Crossland C 1904 The Polychaeta of the Maldive Archipelago from the collections made by J. Stanley Gardiner in 1899. Proc Zool Soc London 74(1): 270–286.

Cuvier G 1830 Le règne animal distingué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Déterville, Libr, Paris nouv éd 2, 3: 1–504.

Dean HK 1996 Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev Biol Trop 44(3): 69–80.

Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortés J 2012 Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. Pac Sci 66(3): 347–386.

Ekimova I, Deart Y & Schepetov D 2019 Living with a giant parchment tube worm: a description of a new nudibranch species (Gastropoda: Heterobranchia) associated with the annelid *Chaetopterus*. Mar Biodiv 49(1): 289–300.

Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hanc Monogr Mar Biol (7): 1–575.

Fauchald K 1977a Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. Smith Contr Zool 221: 1–81.

Fauchald K 1977b The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28: 1–188.

Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Fauvel P 1927 Polychètes Sédentaires. Faune de France 16: 1–475.

Fauvel P 1943 Annélides polychètes de Californie recueillies par L. Diguet. Mem Mus Natl Hist Nat, nouv sér 18(1): 1–32.

Fauvel P 1953 The fauna of India including Pakistan, Ceylon, Burma and Malaya. Annelida Polychaeta Allahabad Indian Press, 507 pp.

Ferrando A & Méndez N 2011. Effects of organic pollution in the distribution of annelid communities in the Estero de Urías coastal lagoon, Mexico. Sci Mar 75(2): 351–358.

Gilbert KM 1984 Family Chaetopteridae Malmgren, 1867. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor Ass Mobile 7 vols, pp: 11.1–55.34.

Gitay A 1969 A contribution to the revision of *Spiochaetopterus* (Chaetopteridae, Polychaeta). Sarsia 37: 9–20.

Gobin J 1990 A checklist of marine polychaetous annelids (Polychaeta) from the Gulf of Paria, Trinidad, West Indies. Caribb Mar Stud 1: 37–47.

Gravier C 1909 Contribution a l'étude de la régénération de la parte antérieure du corps chez les Annélides Polychètes. Ann Sci Nat Zool 9(9): 129–155.

Harris LH, de León-González JA & Salazar-Vallejo SI 2009 Morfología, métodos, clave para familias y clasificación. *In*: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.

Hartman O 1939 The polychaetous annelids collected on the Presidential Cruise of 1938. Smith Misc Coll 98(13): 1–22.

Hartman O 1959 Catalogue of the Polychaetous annelids of the world. Occ Pap Allan Hancock Found 23: 1–979.

Hartman O 1960 Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins of Southern California. *In*: The benthic fauna of the deep basins off Southern California. Allan Hanc Pac Exped 22(2): 69–215.

Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.

Hartmann-Schröder G 1960 Zur Polychaeten-Fauna von Peru. Beitr Neotropis Fauna 2: 1–44.

Hobson KD & Banse K 1981 Sedentariate and archiannelid polychaetes of British Columbia and Washington. Can Bull Fish Aquat Sci 209: 1–144.

Kudenov JD 1975 Sedentary polychaetes from the Gulf of California. J Nat Hist 9: 205–31.

Laverde-Castillo JJA & Rodríguez-Gómez H 1987 Lista de los poliquetos registrados para el Caribe colombiano, incluyendo comentarios sobre su zoogeografía. An Inst Inv Mar Punta Betín 17: 95–112.

Leuckart R 1855 Ueber die Jugendzustande einiger Anneliden. Arch Natur, Berlin 21(1): 63–80.

López-García E, San Martín Peral G, Caldera de Codina P & Capa Corrales M 1997 La fauna de anélidos poliquetos del Parque Nacional de Coiba (Panamá). *In*: Castroviejo S (ed) Flora y fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá): Inventario preliminar. DECI & Agencia Española Cooperación Internacional, pp: 57–73.

Malmgren AJ 1867 Annulata Polychaeta Spetsbergiæ, Grœnlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslæ, 127 pp.

Martin D, Gil J, Carreras-Carbonell J & Bhaud M 2008 Description of a new species of *Mesochaetopterus* (Annelida, Polychaeta, Chaetopteridae), with redescription of *Mesochaetopterus xerecus* and an approach to the phylogeny of the family. Zool J Linn Soc 152: 201–225.

Maurer D & Vargas JA 1984 Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. Mar Biol 81: 97–106.

McIntosh WC 1885 Report of the Annelida Polychaeta collected by HMS Challenger during the years 1873-76. Report on the Scientific Results of the Voyage of HSM Challenger during the years 1872-76, 12: 1–554.

Monro CCA 1928 Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–16, 45. On the Polychaeta collected by Dr. Th. Mortensen off the coast of Panama. Vidensk Medd Fra Dansk naturh Foren 85: 75–103.

Monro CCA 1933 The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". Proc Zool Soc Lond 1933: 1039–1092.

Moore JM, Nishi E & Rouse GW 2017 Phylogenetic analyses of Chaetopteridae (Annelida). Zool Scr 46(5): 596–610.

Nishi E. & Rouse GW 2014 First whale fall chaetopterid; a gigantic new species of *Phyllochaetopterus* (Chaetopteridae: Annelida) from the deep sea off California. Proc Biol Soc Wash 12(4): 287–298.

Nishi E, Hickman CP & Bailey-Brock JH 2009 *Chaetopterus* and *Mesochaetopterus* (Polychaeta: Chaetopteridae) from the Galapagos Islands, with descriptions of four new species. Proc Acad Nat Sci Phila 158: 239–259.

Osborn KJ, Rouse GW, Goffredi SK & Robinson BH 2007 Description and relationships of *Chaetopterus pugaporcinus*, an unusual pelagic polychaete (Annelida, Chaetopteridae). Biol Bull 212: 40–54.

Perkins TH 1998 Checklists of selected shallow-water marine invertebrates of Florida. Florida Mar Res Inst Tech Rep 3: 79–122.

Perkins TH & Savage T 1975 A bibliography and checklist of polychaetous annelids of Florida, the Gulf of México, and Caribbean Region. Florida Mar Res Publ (14): 1–62.

Petersen JA & Fanta ES 1969 On two new species of *Mesochaetopterus* (Polychaeta) from the Brazilian coast. Beitrage Neotrop Fauna 6(2): 120–136.

Petersen ME 1984 *Chaetopterus variopedatus* (Renier) (Annelida: Polychaeta: Chaetopteridae): a species complex. What species are being used at MBL? Biol Bull 167: 513.

Petersen ME & Britayev TA 1997 A new genus and species of polynoid scaleworm commensal with *Chaetopterus appendiculatus* Grube from the Banda Sea (Annelida: Polychaeta), with a review of commensals of Chaetopteridae. Bull Mar Sci 60(2): 261–276.

Potts FA 1914 Polychaeta from the N.E. Pacific: the Chaetopteridae, with an account of the phenomenon of asexual reproduction in *Phyllochaetopterus* and the description of two new species of Chaetopteridae from the Atlantic. Proc Zool Soc London 67: 955–994.

Read G & Fauchald K (ed) 2020a World Polychaeta database. Chaetopteridae Audouin & Milne Edwards, 1833. Consultado el 13 de julio de 2020 en: World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=326189.

Read G & Fauchald K (ed) 2020b World Polychaeta database. *Mesotrocha sexoculata* Leuckart & Pagenstecher in Leuckart, 1855. Consultado el 29 de agosto de 2020 en: World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=336436 on 2020-08-29

Reish DJ 1968 A biological survey of Bahía de Los Angeles, Gulf of California, Mexico, 2. Benthic polychaetous annelids. Trans San Diego Soc Nat Hist 15: 67–106.

Renier SA 1804 Prospetto della Classe dei Vermi, nominati el ordinati secondo il Sistemo de Bosc. XV-XXVIII, Padua.

Rioja E 1931 Estudio de los poliquetos de la península Ibérica. Mem Acad Cienc Ex Fis Nat, Madrid 2: 1–471.

Rioja E 1941 Estudios Anelidológicos III: Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. An Inst Biol, UNAM 12: 669–746.

Rioja E 1948 Estudios Anelidológicos XVIII: Observaciones y datos sobre algunos anélidos poliquetos del Golfo de California y costas de Baja California. An Inst Biol, UNAM 18: 517–526.

Rioja E 1963 Estudios Anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol, UNAM 33(1–2): 131–229.

Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26(2): 139–204.

Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford University Press, New York, 354 pp.

Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, UNAM 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista comentada y bibliografía de poliquetos (Polychaeta)

del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, UNAM 75(1): 9–97.
Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S, Hosel C, Kube M, Lieb B, Meyer A, Tiedemann R, Purschke G & Bleidorn C 2011 Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. Nature 471: 95–98.
Tilic E & Rouse GW 2020 Hidden in plain sight, *Chaetopterus dewysee* sp. nov. (Chaetopteridae, Annelida) – A new species from Southern California. Europ J Taxon (643): 1–16.
Treadwell AL 1901 The polychaetous annelids of Porto Rico. Bull US Fish Comm 1900, 20(2): 181–210.
Von Prahl H, Guhl F & Gröl M 1979 Poliquetos de Gorgona. *In*: Von Prahl H, Guhl F & Gröl M (eds) Gorgona. Futura, Bogotá, pp: 131–140.
Wang Y & Li X 2016 A new species of *Phyllochaetopterus* Grube, 1863 (Polychaeta: Chaetopteridae) from Hainan Island, South China Sea. Chinese J Ocean Limnol 2016: 1–7.
Webster HE 1879 The Annelida Chaetopoda of the Virginian coast. Trans Albany Inst 9: 202–269.
Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH 2014 Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. Mol Biol Evol 31: 1391–1401

.

Tabla 1. Registros cuestionables o erróneos de quetoptéridos en América tropical.

Taxón	Registros	Comentario
Chaetopterus longipes Crossland, 1904	Islas Galápagos (Nishi *et al*. 2009)	Localidad tipo: Maldivas (océano Índico). La localidad tipo está muy alejada de las islas Galápagos, por lo que se considera remoto que se trate de la misma especie.
C. macropus Schmarda, 1861	Islas Galápagos (Nishi *et al*. 2009)	Localidad tipo: Illawara, sureste de Australia. Localidad tipo está muy alejada de las islas Galápagos, por lo que es muy dudoso que se trate de la misma especie.
C. variopedatus (Renier, 1804)	**Pacífico oriental tropical:** Galápagos, Ecuador, y Gorgona, Colombia (Monro 1933, Fauchald 1977a, von Prahl *et al*. 1979); islas Taboga y Coiba, Panamá (Fauchald 1977a, López-García *et al*. 1997); golfo de California (Berkeley & Berkeley 1939, Fauvel 1943, Rioja 1948, Kudenov 1975, Bastida-Zavala 1993). **Golfo de México:** Florida (Perkins & Savage 1975); norte del golfo (Gilbert 1984). **Caribe:** Colombia (Laverde-Castillo & Rodríguez-Gómez 1987); Trinidad y Tobago (Gobin 1990)	Localidad tipo: Mar Mediterráneo. Los registros en América son cuestionables, considerando a la lejanía al Atlántico oriental; algunos trabajos consideran a esta especie como cosmopolita (*e.g*., Hobson & Banse 1981); no obstante, Nishi *et al*. (2009) realizaron un intenso trabajo taxonómico que ha evidenciado la diversidad de especies de *Chaetopterus* en el Pacífico oriental tropical.
Mesochaetopterus capensis (McIntosh, 1855)	**Golfo de México:** Norte del golfo (Gilbert 1984). **Caribe:** Trinidad y Tobago (Gobin 1990)	Localidad tipo: Sudáfrica. Fue descrita de aguas frías, por lo que su registro en el golfo de México y Caribe es cuestionable.
M. minutus Potts, 1914	Islas Galápagos (Monro 1933); isla Clipperton (Hartman 1939); Acapulco, Guerrero (Rioja 1941)	Localidad tipo: Islas de Cabo Verde, África occidental. Es poco probable que los registros del Pacífico oriental tropical sean la misma especie del Atlántico oriental.
M. sagittarius (Claparède, 1870)	Florida (Perkins 1998)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Es muy dudoso que esta especie se encuentre en las costas de Florida, siendo que es una especie de aguas templado-frías.
M. taylori Potts, 1914	Norte del golfo de México (Gilbert 1984)	Localidad tipo: Departure Bay, Vancouver, Canadá. El registro de esta especie para el norte del golfo de México (Gilbert 1984: 11.11) es cuestionable por la lejanía de su área de distribución natural.

Taxón	Registros	Comentario
Phyllochaetopterus claparedii McIntosh, 1885	Puerto Rico (Treadwell 1901)	Localidad tipo: Japón. La localidad tipo está muy alejada de Puerto Rico y el mismo Treadwell (1901: 205), dudó que fuese la misma especie de McIntosh (1885).
P. prolifica Potts, 1914	La Paz, Baja California Sur (Rioja 1963), litoral	Localidad tipo: Nanaimo, Canadá. La localidad tipo es de aguas frías, además, de que Potts (1914) la describió para el sublitoral (10–109 m), y el registro en La Paz es litoral.
P. socialis Claparède, 1870	Acapulco, Guerrero (Rioja 1941); golfo de Nicoya, Costa Rica (Maurer & Vargas 1984, Dean 1996)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Es poco probable que los registros de *P. socialis* en el Pacífico oriental tropical, sean la misma especie.
Spiochaetopterus costarum (Claparède, 1869)	**Pacífico oriental tropical:** Isla Gorgona, Colombia (Monro 1933, Fauchald 1977a, von Prahl *et al*. 1979); golfo de California (Rioja 1963, Reish 1968); isla del Coco, Costa Rica (Dean *et al*. 2012). **Golfo de México:** norte del golfo (Gilbert 1984)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Los registros de esta especie en el Pacífico oriental tropical son dudosos, posiblemente se trate de *S. monroi*, descrita por Gitay (1969) para el Pacífico de Panamá, u otra especie aún no descrita. En el golfo de México, los registros podrían ser de *S. oculatus*, descrita de Virginia (Webster 1879).
S. oculatus Webster, 1879	Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004)	Localidad tipo: Virginia, costa oriental de USA. La inclusión de esta especie en el POT fue un *lapsus calami*.
S. pottsi (Berkeley 1927)	Estero Urías, Sinaloa (Ferrando & Méndez 2011)	Localidad tipo: Nanaimo, Canadá. La localidad tipo es de aguas frías, muy alejada del Pacífico oriental tropical.

12. Chrysopetalidae Ehlers, 1864

Christopher Cruz-Gómez[1], Sergio I. Salazar-Vallejo[1]
& Zyanya G. Mora-Vallín[2]

1) El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Chetumal
christopher.cruz-gomez@hotmail.com
2) Instituto Mexicano de Estudios Pedagógicos y Posgrado (IMEPP), Aguascalientes

Introducción

El nombre Chrysopetalidae se deriva del género tipo de la familia: *Chrysopetalum* Ehlers, 1864 que significa "pétalos dorados", debido a que las notosetas que cubren el dorso son planas, como pétalos, y de color dorado (Rouse & Pleijel 2001). Los crisopetálidos adultos son generalmente pequeños y frágiles; los más pequeños miden menos de un milímetro de largo y tienen alrededor de 20 segmentos (*i.e., Hyalopale* Perkins, 1985, *Dysponetus* Levinsen, 1879), mientras que los más grandes alcanzan 10 centímetros de largo y hasta 400 segmentos (*i.e., Paleanotus purpurea*, *Shinkai longipedata*, *Bhawania* spp.) (Miura & Ohta 1991, Darbyshire & Brewin 2015, Cruz-Gómez, en rev.). La morfología de estos poliquetos es variada; sin embargo, son usualmente reconocidos porque la mayoría de las especies posee paleas (notosetas aplanadas) o espinas distintivas sobre el dorso, que bien pueden cubrirlo total o parcialmente (Watson Russell 2000a, Rouse & Pleijel 2001, Watson 2015, Watson & Faulwetter 2017). Con menor representación, algunas especies simbióticas o de aguas profundas carecen de espinas o paleas (Aguado *et al*. 2013).

Son gusanos poco abundantes; sin embargo, se pueden encontrar alrededor del mundo entre las latitudes de 65ºN y 65ºS (Watson Russell 2000a, Watson & Faulwetter 2017), predominando en el bentos de aguas tropicales (Watson Russell 2000a). Su distribución batimétrica va desde la zona intermareal hasta profundidades de 6,000 m (Watson & Faulwetter 2017). Aunque la mayoría de las especies de crisopetálidos son marinos; también se reconocen formas de aguas salobres (*i.e., Vigtorniella zaikai*) (Kisseleva 1992, Watson *et al.* 2016).

Este grupo de poliquetos se puede hallar en una gran diversidad de hábitats, típicamente en sustratos bióticos, como epibiontes de esponjas, corales, hidrozoos, briozoos, conchas de vermétidos y bivalvos, tubos de poliquetos sabeláridos y serpúlidos, tunicados, así como en pastos marinos y macroalgas (Hartman 1961, Watson Russell 2000a, Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018, Salazar-Vallejo, obs. pers.).

También hay crisopetálidos en simbiosis (Calamyzinae) con bivalvos de ventilas hidrotermales, volcanes submarinos, poliquetos anfarétidos, crustáceos y pulpos (Rouse & Pleijel 2001, Aguado *et al.* 2013, Faulwetter & Watson 2017, Jimi *et al.* 2019, Ravara *et al.* 2019). Se pueden encontrar en fondos anóxicos de bahías, troncos hundidos, emanaciones frías de metano, ventilas hidrotermales, cadáveres de ballenas, e incluso se han descrito especies provenientes de granjas piscícolas (Kisseleva 1992, Watson Russell 2000b, Aguado *et al.* 2013). Asimismo, los crisopetálidos son comunes, más no abundantes, en sustratos abióticos como rocas, arena y muelles, formando parte de la fauna incrustante (Watson Russell 2000a, Aguado *et al.* 2003, Watson 2015, Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018).

Se conocen 91 especies de crisopetálidos a nivel mundial, pertenecientes a 30 géneros (Watson *et al.* 2019). De acuerdo con Aguado *et al.* (2013), la familia ha sido agrupada en tres subfamilias: Dysponetinae Aguado, Nygren & Rouse, 2013, Calamyzinae Hartmann-Schröder, 1971 y Chrysopetalinae Ehlers, 1864. En el Pacífico tropical de América se han registrado 24 especies y 14 géneros (Cruz-Gómez, en rev.); y en el Atlántico tropical de América, 23 especies y 14 géneros (Watson *et al.* 2019).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Sistemática

Desde el descubrimiento de la familia Chrysopetalidae, su clasificación ha tenido cambios frecuentes. Los primeros autores relacionaban a los crisopetálidos con los gusanos escamosos (*cf.* Fauchald 1977), debido principalmente al género *Palmyra*, el cual fue incluido en Chrysopetalidae (Fauchald & Rouse 1997, Rouse & Pleijel 2001). Posteriormente, Watson Russell (1989) transfirió este género a la familia Aphroditidae, a pesar de que éste carece de escamas (Hutchings & McRae 1993).

Grube (1855) describió al primer crisopetálido, *Palmyra debilis*, que en un inicio fue colocado en la familia Palmyridae (=Aphroditidae Malmgren, 1867). Eventualmente se transfirió a la familia Chrysopetalidae, en el género tipo *Chrysopetalum*, ambos propuestos por Ehlers (1864). Previamente, Schmarda (1861) había establecido los géneros *Paleanotus* y *Bhawania*. Posterior al establecimiento de Chrysopetalidae, Levinsen (1879) agregó *Dysponetus*, el cuarto género de la familia hasta el siglo XIX. Ya en el siglo XX se establecieron 11 géneros más, dentro de estos se incluyeron a dos pertenecientes a las otrora familias Calamyzidae y Nautiliniellidae Miura & Laubier, 1990: *Calamyzas* Arwidsson, 1932 y *Nautilina* Miura & Laubier, 1989. Esta última presentó un problema de homonimia, por lo que fue necesario cambiar los nombres del género y de la familia propuesta, a *Nautiliniella* y Nautiliniellidae, respectivamente (Miura & Laubier 1990).

La familia Calamyzidae fue encontrada como un ectoparásito de poliquetos del género *Amphicteis* (Grube, 1850), y representada por una sola especie nominal, *Calamyzas amphictenicola* Arwidsson, 1932. Esta especie fue previamente relacionada con la familia Syllidae (Glasby 1993). Por otro lado, la familia Nautiliniellidae fue hallada en unos bivalvos vesicómidos (*Abyssogena phaseoliformis* (Métiver, Okutani & Ohta, 1986)). En esta última, los gusanos fueron reconocidos como miembros de un grupo único que fue propuesto como especie, género y familia nuevos (Miura & Laubier 1989).

Blake (1993) propuso cuatro géneros y redefinió a Nautiliniellidae al incluir a *Antonbruunia* Hartman & Boss, 1965, y al proponer uno de sus nuevos géneros, *Santelma* Blake, 1993, para una especie descrita como pilárgido del Pacífico mexicano (*Pilargis mirasetis* Fauchald, 1972). Posteriormente, la familia fue restringida por Miura & Hashimoto (1996: 271), ya que rechazaron la inclusión de *P. mirasetis* porque "… tiene una antena media o sus restos y neuracícula anormalmente expuesta, mientras que carece de cirros parapodiales, ganchos neuropodiales, y una faringe muscular". No obstante, no hicieron comentario alguno sobre *Antonbruunia* ni lo enlistaron en la tabla de los géneros de la familia (Miura & Hashimoto 1996: 273). Dreyer *et al.* (2004) agregaron un género y una especie nuevos, enlistaron las especies conocidas y elaboraron una clave para todas las especies. No obstante, *Antonbruunia* no fue mencionado del todo y merece un comentario.

Durante la Expedición Internacional al océano Índico, a bordo del buque "Anton Bruun" se recolectaron especies de bivalvos lucínidos no conocidos, y al menos el 80% de estos contenían una pareja de poliquetos, también desconocidos. Los poliquetos fueron descritos como *Antonbruunia viridis* Hartman & Boss, 1965, dentro de Pilargidae. Hartman & Boss (1965: 181), consideraron que eran cercanos a los Pilargidae aunque presentaban diferencias en la forma de los parápodos, ausencia de ojos, presencia de antenas y dimorfismo sexual; esta última como la única diferencia notable. Sin embargo, este es un atributo que no se ha usado para distinguir entre familias, y no podría mantenerse como un carácter suficiente para separar al género en una familia independiente.

Más tarde, Fauchald (1977) pensó lo contrario y propuso una familia independiente, Antonbruunidae. Por otro lado, también se comentó que pertenece a los pilárgidos (Salazar-Vallejo 1987, Glasby 1993, Fauchald & Rouse 1997), o incluso a los nautiliniélidos como indicaron Martin & Britayev (1998: 246–247).

Recientemente Mackie *et al.* (2015) describieron a *Antonbruunia sociabilis*, y realizaron un análisis filogenético con marcadores moleculares mediante inferencia bayesiana, que ubicó a la familia (*A. sociabilis*) como un clado distinto a Chrysopetalidae, pero hermano a Pilargidae (*Ancistrosyllis* sp., *Sigambra* sp.). Esta última conclusión, permite mantener a Antonbruunidae como una familia independiente;

sin embargo, se sugieren futuras investigaciones que evidencien de forma clara al grupo hermano de la familia (Mackie *et al.* 2015, Aguado 2016). En cuanto a las afinidades morfológicas entre calamízinos (=nautiliniélidos) y antonbrúnidos, estas pueden ser atribuibles a que ambos grupos comparten una forma de vida simbionte con bivalvos de ventilas hidrotermales y emanaciones frías de metano (Aguado 2016).

Actualmente, el estudio integral de Aguado *et al.* (2013), quienes usaron datos moleculares y morfológicos, concluyeron que las otrora familias Calamyzidae y Nautiliniellidae se consideran clados derivados de los crisopetálidos, por lo que se incluyen dentro de la subfamilia Calamyzinae (Aguado *et al.* 2013, Watson & Faulwetter 2017, Ravara *et al.* 2019), modificación que adoptamos en esta nueva edición.

Con todos los cambios que ha presentado la sistemática de la familia, la que anteriormente se consideraba como la característica diagnóstica (presencia de setas doradas dorsales) ya no lo es. Actualmente se han considerado otras características que evidencian la monofilia del grupo: la presencia de un pliegue bucal y de un par de mandíbulas laterales (Watson & Faulwetter 2017). La familia se considera monofilética; no obstante, entre los géneros se han evidenciado parafilias. El género *Bhawania* Schmarda, 1861 es el ejemplo más ilustrativo. Este género fue establecido en tan sólo dos líneas (Schmarda 1861: 164), posteriormente Perkins (1985) lo redefinió, e indicó que es un género taxonómicamente inestable y problemático, principalmente por la caracterización tan amplia que se ha hecho de este y de sus especies. Lo anterior se demuestra con la propuesta de dos nuevos géneros a partir de especies de *Bhawania*, como *Paleaequor* Watson Russell, 1986 y *Arichlidon* Watson Russell, 1998.

A pesar de los cambios, aún se considera a la familia Chrysopetalidae como parte del orden Phyllodocida (Watson *et al.* 2016).

Morfología

Con las adiciones en la composición de la familia Chrysopetalidae, los patrones morfológicos de la familia son contrastantes en las subfamilias (Fig. 1A–C). En este capítulo se abordará la descripción general de la morfología y de las estructuras de la familia, y se puntualizarán las particularidades de cada subfamilia con la intención de facilitar el entendimiento de las estructuras.

Los crisopetálidos poseen caracteres importantes tales como un pliegue bucal (Fig. 1E), una cabeza con apéndices complejos (Fig. 1D), neuro- y notosetas con cavidades múltiples o cameradas (Fig. 1H), y un par de mandíbulas como estiletes (Fig. 1F–G) (Watson & Faulwetter 2017, Watson 2020).

Cuerpo. El cuerpo en los calamízinos puede ser ligeramente deprimido, pero si los parápodos están muy desarrollados, entonces pueden parecer aplanados. El cuerpo en los disponétinos y crisopetálinos puede ser ligeramente deprimido y según parece en ejemplares maduros pueden verse cilíndricos. Por la presencia de los abanicos de paleas sobre la línea media dorsal, la superficie se percibe cóncava (*e.g., Arichlidon*, *Chrysopetalum*), o como una superficie lisa, sin distinción entre los abanicos (*e.g., Bhawania*).

Prostomio. El prostomio de los crisopetálidos puede ser reducido, redondeado o rectangular; puede o no presentar antena media y con un par de antenas laterales; tiene dos pares de ojos que pueden estar fusionados, o incluso faltar. Se ha mencionado que los calamízinos carecen de palpos y/o antenas, en cambio presentan apéndices homólogos a estas. La distinción definitiva de los apéndices sólo puede resolverse con estudios sobre la inervación, mediante histología o mediante microscopía láser confocal. Por la posición, hacia el margen anterior del prostomio, dichos apéndices podrían ser palpos y por eso en la sección siguiente se considerará que lo que faltan son las antenas.

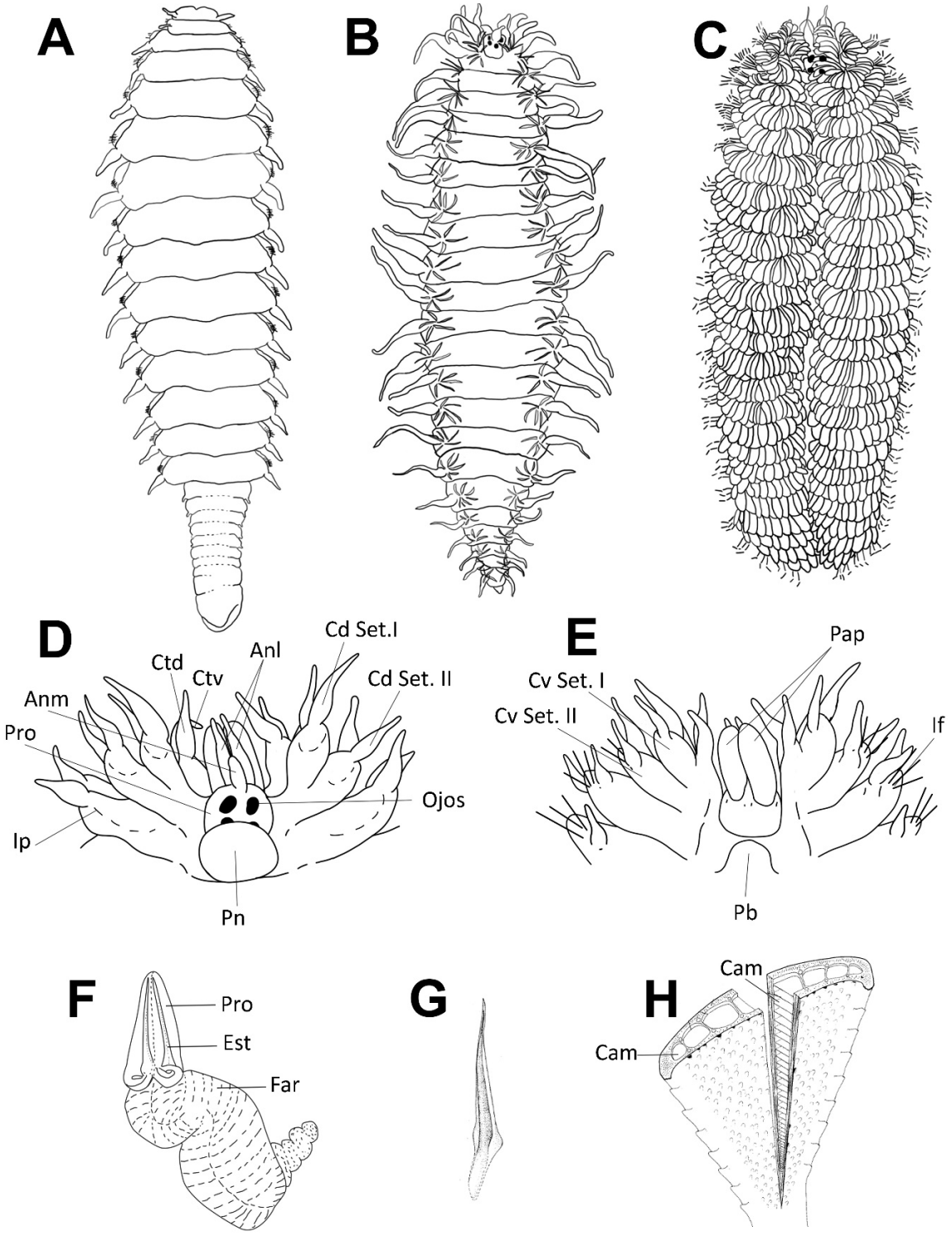


Figura 1. Características morfológicas de Chrysopetalidae. A) Calamyzinae, B) Dysponetinae, C) Chrysopetalinae, *Chrysopetalum* sp.: D) extremo anterior en vista dorsal (notosetas removidas), E) extremo anterior en vista ventral, H) palea con corte trasversal y sagital mostrando el canal medular camerado; *Paleaequor setula*: F) aparto bucal, G) estiléte. Abreviaturas: Anl= antena lateral, Anm= antena media, Cd= cirros dorsales, Cv= cirro ventral, Ctd= cirro tentacular dorsal, Ctv= cirro tentacular ventral, If= inserción del falcígero, Ip= inserción de la palea, Pb= pliegue bucal, Pn= papila nucal, Pap= palpos, Set.= setígero. Modificadas de A: Miura & Laubier (1990), B: Darbyshire & Brewin (2015), C: Aguado *et al.* (2003), D, E: Cruz-Gómez (en rev.), F, G: Watson Russell (1986), H: Westheide & Watson Russell (1992).

Como una posible confirmación de esta perspectiva, en *Miura* Blake, 1993, los palpos están dirigidos ventralmente y separados medialmente, como ocurre en varios sílidos o pilárgidos.

En el resto de los crisopetálidos los palpos son anteriores a la boca (Fig. 1E). Con o sin papila nucal; cuando está presente puede ser glandular y fija, o ciliada y libre (Fig. 1D). En algunos calamízinos el peristomio parece reducirse al área periférica de la boca. Mientras que el segmento peristomial puede presentarse desarrollado con cirros tentaculares, como en *Flascarpia* Blake, 1993 (Fig. 3D) o en *Thyasiridicola* Miura & Hashimoto, 1996; puede estar reducido como en *Iheyomytilidicola* Miura & Hashimoto, 1996, *Laubierus* Blake, 1993 (Fig. 3A), *Miura*, *Petrecca* Blake, 1990 y *Vesicomyicola* Dreyer, Miura & van Dover, 2004 (Fig. 3G–H), o fusionado a los primeros parápodos como en *Bhawania* Schmarda, 1861 (Perkins 1985, Watson Russell 2000a); o faltar por completo con lo que el peristomio estaría reducido al área alrededor de la boca (*Mytilidiphila* Miura & Hashimoto, 1993, *Nautiliniella*, *Shinkai* Miura & Laubier, 1990 y *Natsushima* Miura & Laubier, 1990).

Parápodos. Los parápodos pueden ser subbirrámeos (Fig. 3C, F, J), o birrámeos (Fig. 2A) por lo que pueden presentar o no notosetas. El cirro dorsal a menudo es folioso, digitiforme, corto o bien desarrollado. El neurópodo es un lóbulo ventral que puede ser folioso, cilíndrico o laminar con un número variable de setas.

En los crisopetálinos, el arreglo de los primeros tres parápodos anteriores permite reconocer dos grupos morfológicos. El grupo uno son gusanos con el segmento 1 aqueto, con cirros dorsal y ventral; el segmento 2 con noto- y neurosetas y solo cirros dorsales; y desde el segmento 3, con noto- y neurosetas, cirros dorsales y ventrales. Algunos géneros pertenecientes a este grupo son: *Bhawania*, *Paleaequor*, *Strepternos*, *Arichlidon*, *Treptopale*, *Paleanotus* y *Hyalopale*. El grupo 2 son gusanos con el segmento 1 aqueto, con cirros dorsales y ventrales; el segmento 2 con setas pequeñas (cuando están presentes), cirros dorsales y ventrales; y desde el segmento 3, con noto- y neurosetas, y cirros dorsales y ventrales. Algunos géneros pertenecientes a este grupo son: *Chrysopetalum*, *Thrausmatos*, *Acanthopale* (Perkins 1985, Watson Russell 1986, Watson & Faulwetter 2017, Watson 2020).

Setas. Watson Russell (2000a) destacó a las neuro- y notosetas como caracteres diagnósticos en la identificación de los crisopetálidos, principalmente en disponétinos y crisopetálinos. Particularmente en estos últimos, las paleas presentan caracteres taxonómicamente importantes tales como la extensión a lo largo del dorso, así como su color, forma, ornamentación (costillas internas y tubérculos) y patrón de esta (Watson Russell 2000a). La composición setal puede verse modificada con relación en la edad de los ejemplares; de este modo, crisopetálidos juveniles pueden presentar espinas dorsales remanentes de sus estadios larvales (Watson 2020). De acuerdo con la estandarización de caracteres de Watson Russell (1986, 1998, 2015), los fascículos setales se dividen en dos grandes grupos: el fascículo dorsal (notosetas) conformado por únicamente paleas y el fascículo ventral (neurosetas) conformado por falcígeros y/o espinígeros, mientras que en cada parápodo las notosetas (paleas) se dividen en tres grupos principales y dos subunidades (Fig. 2A):

Paleas laterales: Están ubicadas en los bordes laterales de los parápodos, por debajo o marginales a la notacícula; son paleas estrechas, asimétricas, puntiagudas, usualmente sin costillas internas gruesas, ni ornamentaciones.

Paleas principales: Están insertas en casi toda la extensión del dorso, entre el grupo lateral y medio; son grandes y anchas, simétricas o no, con un número determinado de costillas longitudinales internas y comúnmente con ornamentaciones; los ápices de este grupo de paleas pueden describirse como ganchudos, puntiagudos, parcialmente hialinos o completamente hialinos.

Paleas medias: Están ubicadas sobre la línea media del dorso, encontrándose con las medias en la línea mediodorsal del otro parápodo del segmento; es un grupo con pocas paleas, en su mayoría curvas y se van reduciendo de tamaño, de este modo las más distales son mayores y rectas, mientras que las más proximales son menores y curvas. Como las paleas principales, estas paleas también tienen costillas internas, así como márgenes dentados. El género *Hyalopale* carece de este grupo de paleas, en su lugar presentan espinas medias.

Palea subunidad 1: Consiste en 1–2 paleas estrechas ubicadas entre el grupo lateral y el grupo principal; comparten características con las paleas principales; sin embargo, son más pequeñas y con menor número de costillas internas.

Palea subunidad 2: Generalmente es una sola palea estrecha ubicada entre el grupo principal y el medio, es una palea delimitante entre estos dos grupos.

En disponétinos y crisopetálinos hay setas compuestas con un manubrio camerado y una lámina o apéndice, que dependiendo la forma y posición reciben su nombre. Las neurosetas superiores presentan los apéndices más largos, con dientes cortos, y con punta aguzada y son llamados espinígeros (Fig. 2B); por otro lado, si presentan un apéndice corto, con dientes largos y con punta bidentada y truncada son llamados falcígeros (Fig. 2C) (Watson Russell 2000a, Rouse & Pleijel 2001, Aguado *et al.* 2013).

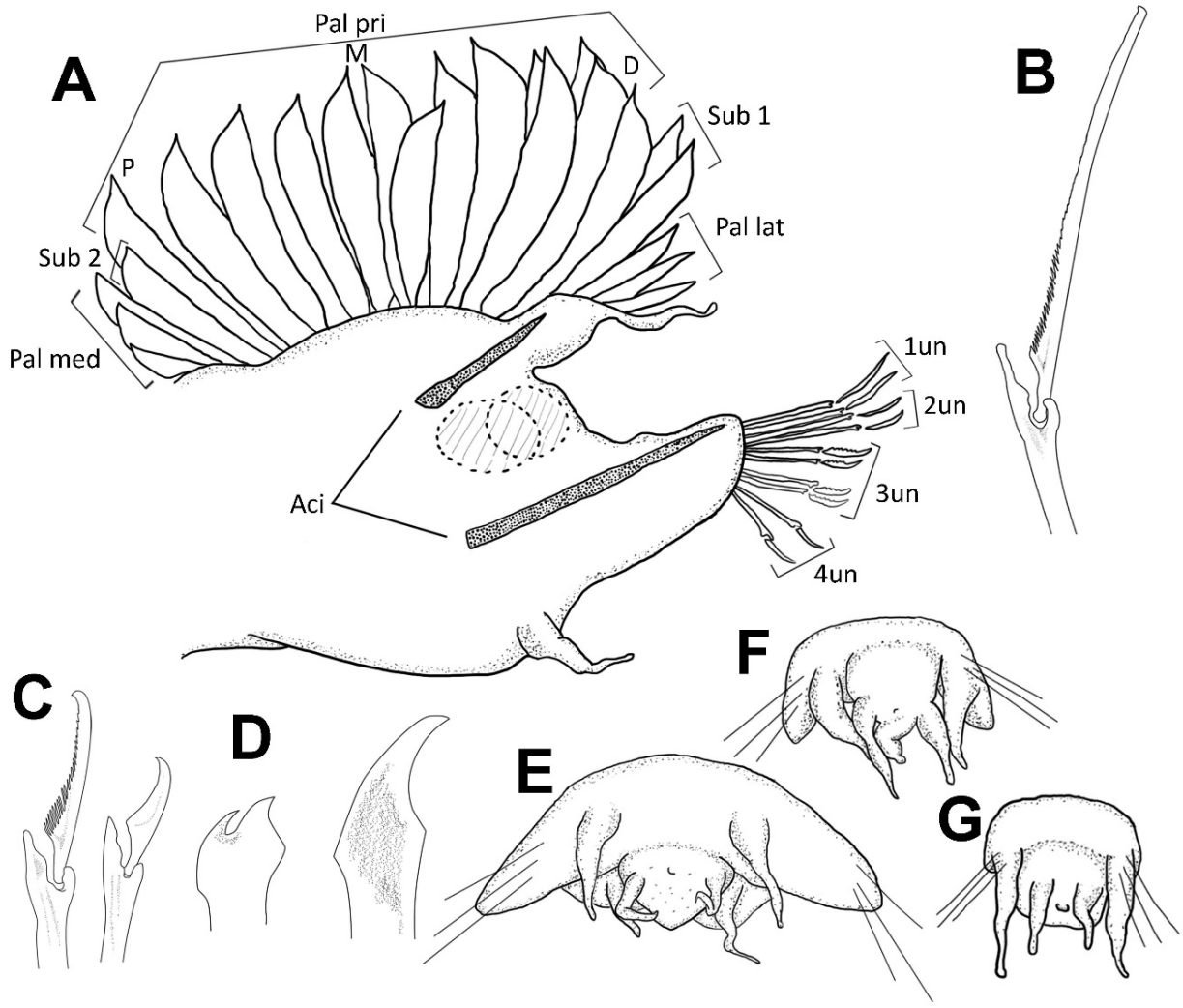


Figura 2. Características morfológicas de Chrysopetalidae. *Chrysopetalum* sp.: A) Parápodo, G) pigidio; *Arichlidon* sp.: B) Espinígero, C) falcígeros, E) pigidio; *Natsushima sashai*: D) Neurosetas; *Bhawania* sp.: F) Pigidio. Abreviaturas: Aci= acícula, D= distal, M= media, P= proximal, Pal lat= paleas laterales, Pal med= paleas medias, Pal pri= paleas principales, Sub= subunidad, Un= unidad. Modificadas de A: Cruz-Gómez & Bastida-Zavala (2018), D: dibujado desde la micrografía de Aguado & Rouse (2011), B–C, E–G) Cruz-Gómez (en rev.).

Así como las notosetas, las neurosetas son divididas de acuerdo con su posición (Watson Russell 1986):

Primera unidad: Compuesta por espiníferos con apéndices largos.

Segunda unidad: Compuesta por falcíferos medios superiores con apéndices largos y dentículos basales grandes.

Tercera unidad: Compuesta por falcíferos medios inferiores con apéndices medios y con dentículos basales medianos.

Cuarta unidad: Compuesta por espiníferos o falcíferos inferiores con apéndices cortos y basalmente lisos o con pocos dientes.

Subunidad 1: Son espiníferos cortos, adicionales o de repuesto, ubicados entre la primera y segunda unidad; esta subunidad está en segmentos posteriores de la mayoría de las especies.

Subunidad 2: Es un falcífero grueso y corto ubicado dentro de la cuarta unidad, sólo presente en algunas especies.

En los calamízinos endosimbiontes, las neurosetas son simples, y se distinguen por su tamaño relativo: pueden ser ganchos (Fig. 2D) o setas acompañantes (Fig. 3C) (Blake 1990, 1993). Los ganchos son falcados, con un diente distal aguzado, raramente redondeado y a veces con un diente accesorio; en algunos casos hay una serie de dentículos subdistales que semejan una seta anquilosada o trifurcada (Fig. 3I). Las setas acompañantes pueden faltar; cuando se presentan pueden ser bífidas como en *Natsushima*, o aristadas con el ápice curvo y el manubrio con un anillo de dentículos subdistales como en *Laubierus* (Fig. 3B).

Pigidio. El extremo posterior sufre una atenuación gradual y finaliza de forma redondeada. El pigidio puede ser redondo (Fig. 2G) o cónico (Fig. 2E), acompañado de 2 cirros anales, y a veces un cono ventral semejante a un tercer cirro (Fig. 2F). En los calamízinos hay cirros anales sólo en especies de vida libre (Aguado & Ravara 2018).

Boca y tubo digestivo. La estructura bucal consiste en un pliegue bucal, una sección muscular y una sección eversible (faringe), esta última porta un par de estiletes que pueden ser curvos y cortos, o largos y rectos (Fig. 1F, G) (Watson & Faulwetter 2017).

En calamízinos, la presencia de una tumefacción muscular, parecida al proventrículo de los sílidos, pero menos desarrollada, se ha documentado en siete géneros (Fig. 3A, G–H). Falta por confirmar su presencia en *Flascarpia*, *Iheyomytilidicola*, *Petrecca* y *Thyasiridicola*. Además de los sílidos, los hesiónidos y los pilárgidos muestran un desarrollo parecido de la faringe. Otro atributo interesante, aunque menos documentado, es la presencia de ciegos entéricos laterales a lo largo del cuerpo. De estos grupos, sólo se presentan entre los pilárgidos que pertenecen a la subfamilia Pilarginae de Saint-Joseph, 1899 (Salazar-Vallejo & Harris 2006).

Claves de identificación

Las claves de identificación son para ambas costas tropicales de América, con base en las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Dean 2012, Cruz-Gómez, en rev.). Se tomó en cuenta las corrientes marinas dominantes y la dispersión larval de las especies, por lo que se incluyeron en la clave las especies registradas en aguas templadas de California.

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una letra entre paréntesis, la cual refiere la región en la que ha sido registrada: Costa occidental de la península de Baja California (**B**), mar Caribe hasta el norte de Brasil (**C**), golfo de México (**G**) y Pacífico oriental tropical (**P**), desde el golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular. Asimismo, las especies cuestionables, aquellas de distribución dudosa en una región, son indicadas con una **Q**. Al final de cada clave puede haber comentarios particulares que son señalados con un exponente.

Claves para subfamilias de Chrysopetalidae

1 Dorso sin paleas (Fig. 1A); si acaso sólo con espinas; con especies de aguas profundas y / o simbiontes ..... Calamyzinae Hartmann-Schröder, 1971
– Dorso cubierto por paleas anchas (Fig. 1C); especies de aguas someras y profundas .... Chrysopetalinae Ehlers, 1864 (*partim*)
– Dorso cubierto por paleas estrechas o espinas (Fig. 1B); aguas someras y profundas **2**

2(1) Papila nucal desarrollada y ciliada (Fig. 4A); presencia de costillas horizontales internas en las paleas (Fig. 4B) … Chrysopetalinae (*partim)* … *Acanthopale* San Martín, 1986 .... *A. perkinsi* San Martín, 1986 (C)
– Sin presencia de papila nucal; sin presencia de costillas horizontales internas en las paleas (Fig. 4C) … Dysponetinae … D*ysponetus* Levinsen, 1879 .... *D. populonectens* Pleijel, Aguado & Rouse, 2012 (B)

Clave para géneros de la subfamilia Calamyzinae

1 Segmento tentacular bien desarrollado (Fig. 3D) **2**
– Segmento tentacular reducido **3**

2(1) Parápodos medianos con cirro dorsal menor que el lóbulo neurosetal (Fig. 3F); neurosetas falcadas, aguzadas, con dos dentículos redondeados subdistales (Fig. 3E) .... *Flascarpia alvinae* Blake, 1993 (C)
– Parápodos medianos con cirro dorsal mayor que el lóbulo neurosetal: neurosetas falcadas, con un dentículo subdistal redondeado (Fig. 3T) .... *Santelma mirasetis* (Fauchald, 1972)[1] (P)

3(1) Parápodos medianos con notacícula tan gruesa o más gruesa que la neuracícula (Fig. 3C); neurosetas simples como ganchos falcados y setas acompañantes aristadas, ambas con un anillo de dentículos subdistales (Fig. 3B) ..... *Laubierus* Blake, 1993
– Parápodos medianos con notacícula ausente o mucho más delgada que la neuracícula (Fig. 3J); neurosetas simples como ganchos falcados o simples (Fig. 3E, I, K, M), algunos con dentículos accesorios y una serie de dentículos subdistales **4**
– Parápodos medianos con notacícula tan gruesa como la neuracícula; neurosetas compuestas (Fig. 3P, R) **5**

4(3) Palpos visibles dorsalmente, sobresalen del margen prostomial **6**
– Palpos ausentes o diminutos, ventrales, no visibles dorsalmente **7**

5(3) Prostomio con antenas laterales largas (Fig. 3Q); neurosetas con los apéndices marcadamente dentados (Fig. 3R) ....*Micospina auribohnorum* Watson, Carbajal, Sergeeva, Pleijel & Rouse, 2016 (P)
– Prostomio con antenas laterales cortas (Fig. 3O); neurosetas con los apéndices ligeramente dentados y distalmente bifurcados (Fig. 3P) .... *Boudemos* Watson, Carbajal, Sergeeva, Pleijel & Rouse, 2016

6(4) Parápodos posteriores con setas trifurcadas (Fig. 3I) .... *Vesicomyicola trifurcatus* Dreyer, Miura & van Dover, 2004 (C)
– Parápodos posteriores con setas falcadas, sin dentículos accesorios (Fig. 3K) .... *Natsushima sashai* Aguado & Rouse, 2011 (P)
7(4) Prostomio sólo con antenas laterales, neurosetas con ganchos subdistales (Fig. 3L) .... *Shinkai* Miura & Laubier, 1990
– Prostomio sin antenas, neurosetas falcadas (Fig. 3M) ..... *Miura spinosa* Blake, 1993 (P)

Comentario

1) El género *Santelma* Blake, 1993, propuesto para *Pilargis miraseta* (Fauchald, 1972), descrita para el Pacífico mexicano, parecía pertenecer al género *Otopsis* Ditlevsen, 1917, pero el estudio del material tipo permite mantenerlo en este grupo y no en los Pilargidae, como se indicó en la edición previa.

Claves para especies de calamízinos

Boudemos Watson, Carbajal, Sergeeva, Pleijel & Rouse, 2016

1 Notópodo largo y desarrollado (Fig. 3S) ..... *B. flokati* (Dahlgren, Glover, Baco & Smith, 2004) (B)
– Notópodo corto y poco desarrollado (Fig. 3N) ..... *B.* cf. *flokati* Cruz-Gómez, en rev.[1] (B)

Comentario

1) Se diferencia de *Boudemos flokati* por el desarrollo del notópodo y de los cirros dorsales y ventrales.

Laubierus Blake, 1993

1 Setígero 10 corto (1/3 de la anchura corporal); parápodos medianos con lóbulo notacicular romo, notacículas emergentes ..... *L. mucronatus* Blake, 1993 (C)
– Setígero 10 largo (½ de la anchura corporal); parápodos medianos con lóbulo acicular aguzado, notacículas no emergentes ..... *L. alvini* Aguado & Rouse, 2011 (P)

Shinkai Miura & Laubier, 1990

1 Setígeros anteriores (1–3) con hasta 10 ganchos **2**
– Setígeros anteriores (1–3) con 15 ganchos; setígeros medianos y posteriores con 5–8 ganchos; notópodos cortos ..... *S. semilonga* Miura & Hashimoto, 1996[1] (P, Q; C, Q)

2(1) Setígeros medianos y posteriores con 3–5 ganchos falcados; cirros dorsales tres veces más largos que los neurópodos ..... *S. fontefridae* Aguado & Rouse, 2011 (P)
– Setígeros medianos y posteriores con 1–2 ganchos muy falcados; cirros dorsales más de cuatro veces más largos que los neurópodos ..... *S. longipedata* Miura & Ohta, 1991[2] (P, Q; C, Q)

Comentarios

1) Registrado por Aguado & Rouse (2011: 122) para Costa Rica en la discusión de otra especie japonesa, *S. longipedata* Miura & Ohta, 1991.
2) Aguado & Rouse (2011) indicaron que no hallaron diferencias entre los ejemplares del Pacífico oriental tropical y los japoneses, pero la comparación no fue entre ejemplares. Los ganchos muestran diferencias sutiles y aparentemente consistentes; el material tipo tiene el ápice del gancho más grueso y más corto (en ángulo mayor a 90°), así como una protuberancia subdistal menor, mientras que el material del Pacífico americano muestra el ápice más delgado (casi en ángulo recto con el manubrio), y la protuberancia subdistal es más prominente. Por ello, este registro también es considerado cuestionable.

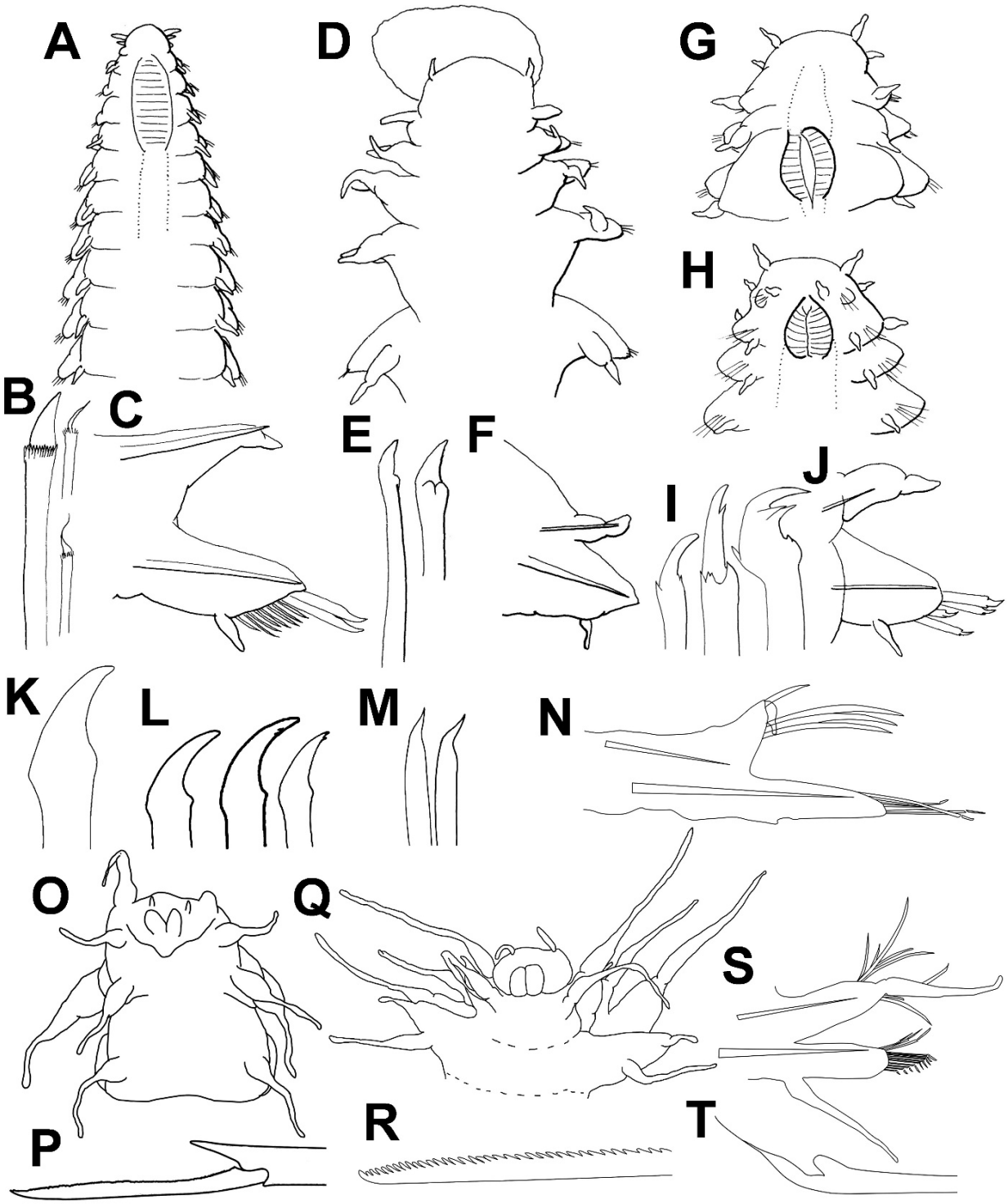


Figura 3. *Laubierops mucronatus*: A) Extremo anterior, B) setas acompañantes y ganchos, C) parápodo medio; *Flascarpia alvinae*: D) Extremo anterior, E) setas, F) parápodo medio; *Vesicomyicola trifurcatus*: G) Vista dorsal del extremo anterior, H) Vista ventral del extremo anterior, I) setas uni-, bi- y trifurcadas, J) Parápodo medio; *Natsushima sashai*: K) neurosetas; *Shinkai fontefribidae*: L) Neurosetas; *Miura spinosa*: M) Neurosetas; *Boudemos* cf. *flokati*: N) Parapodio, O) extremo anterior en vista ventral, P) neuroseta; *B. flokati*: S) Parapodio; *Micospina auribohnorum*: Q) Extremo anterior en vista ventral, R) neuroseta; *Santelma mirasetis*: T) neuroseta. Modificadas de A–F, M: Blake (1993), G–J: Dreyer *et al*. (2004), K–L: Aguado & Rouse (2011), N–P: Cruz-Gómez (en rev.), Q–R: Watson *et al*. (2014), S: dibujado desde la micrografía de Dahlgren *et al*. (2004), T: Blake (1993).

Claves para géneros de la subfamilia Chrysopetalinae

1 Paleas principales de forma simétrica (Fig. 4K) **2**
–Paleas principales de forma asimétrica (Fig. 5G) **5**

2(1) Prostomio no visible entre los primeros segmentos (Fig. 4D), hasta 400 segmentos **3**
– Prostomio visible entre los primeros segmentos (Fig. 4E), hasta 200 segmentos **6**

3(2) Prostomio muy pequeño, sin ojos; dos fascículos de setas dorsales conformados por paleas estrechas (Fig. 4F) … *Strepternos* Watson Russell, 1991 .... *S. didymopyton* Watson Russell, 1991 (C)
– Prostomio pequeño, con ojos; un sólo fascículo de setas dorsales conformado por paleas anchas (Fig. 4R–U) **4**

4(3) Cirros dorsales desarrollados con cirrostilo retráctil (Fig. 4H); ápices de las paleas reticulados y frágiles (Fig. 4R) ..... complejo *Bhawania goodei*
– Cirros dorsales muy desarrollados con cirrostilo no retráctil (Fig. 4I); ápices de las paleas opacos y fuertes (Fig. 4S–U) ..... complejo *Bhawania riveti*

5(1) Paleas principales con tubérculos, ápices ganchudos (Fig. 5R–S, 6E–F); antena media anterior inserta entre el primer par de ojos **8**
– Paleas principales sin tubérculos, ápices puntiagudos y/o aserrados (Fig. 5E–M); antena media inserta entre los dos pares de ojos ..... *Chrysopetalum* Ehlers, 1864

6(2) Paleas medias simétricas, ápices de las paleas hialinas (Fig. 6A) .... *Paleaequor* Watson Russell, 1986
– Paleas medias asimétricas, ápices de las paleas no hialinas (Fig. 4G, J–K) **7**

7(6) Paleas principales con muchos tubérculos (Fig. 4J–K); pares de ojos fusionados; cuerpo ancho y corto; pigidio con cono anal ..... *Arichlidon* Watson Russell, 1998
– Paleas principales con pocos tubérculos (Fig. 4G); pares de ojos no fusionados; cuerpo delgado y moderadamente largo; pigidio cuadrangular … *Treptopale* Perkins, 1985 .... *T. rudolphi* Perkins, 1985 (C)

8(5) Notosetas laterales y medias como espinas (Fig. 5T); fibras musculares del estómago evidentes por trasparencia ..... *Hyalopale* Perkins, 1985
– Notosetas laterales y medias como paleas (Fig. 6K); fibras musculares del estómago apenas visible por transparencia ..... *Paleanotus* Schmarda (1861)

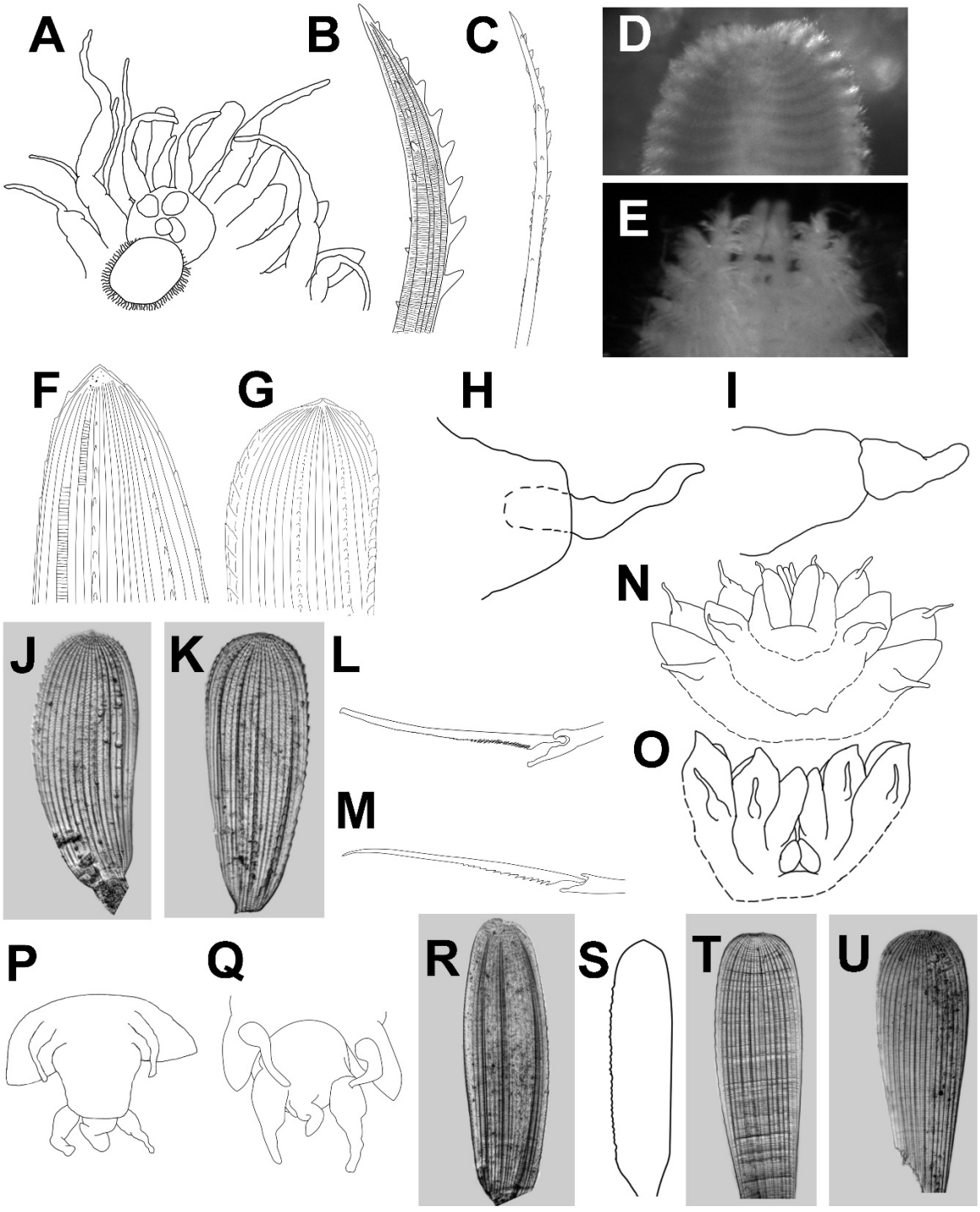


Figura 4. *Acanthopale perkinsi*: A) Extremo anterior, vista dorsal, B) notoseta; *Dysponetus populonectens*: C) notoseta; *Bhawania goodei*: Q) Extremo posterior, vista ventral; *Bhawania* sp. 1: D) Prostomio, H) cirro dorsal de segmentos medios, N) extremo anterior, vista ventral, R) palea principal; *Bhawania brunnea*: O) Extremo anterior, vista ventral, *B. riveti*: S) Palea principal; *Bhawania* sp. 2: U) Palea principal; E) *Chrysopetalum occidentale*: E) Extremo anterior, vista dorsal; *Strepternos didymopyton*: F) Sección distal de la palea principal; *Treptopale rudolphi*: G) Sección distal de la palea principal; *Paleanotus purpurea*: I) Cirro dorsal, T) palea principal; *Arichlidon* sp.: J) Palea principal; *A. watsonae*: K) Palea principal, L) unidad 1; *A. gathofi*: M) unidad 1. Modificadas de A–B: San Martín (1986), C: dibujado desde la micrografía de Pleijel *et al.* 2012, H–L, N, P, R, T–U: Cruz-Gómez (en rev.), F: Watson Russell (1991), G, Q: Perkins (1985), M: Watson Russell (2000b), S: Gravier (1910).

Claves para las especies de la subfamilia Chrysopetalinae

Arichlidon **Watson Russell, 1998**

1 Ápices de las paleas principales sin proyección distal (Fig. 4K) **2**
– Ápices de las paleas principales con una proyección distal puntiaguda (Fig. 4J) .... *Arichlidon* sp. Cruz-Gómez, en rev.[1] (P)

2(1) Palpos cortos (tamaño similar al prostomio) y ovales; primera unidad con apéndice largo y recto (Fig. 4L) ..... *A. watsonae* Cruz-Gómez & Bastida-Zavala, 2018[2] (P)
– Palpos largos (tamaño mayor al prostomio) y ovales; primera unidad con apéndice largo y falcado (Fig. 4M) ..... *A. gathofi* Watson Russell, 2000b[3] (C)

Comentarios

1) *Arichlidon* sp. se diferencia del resto de las especies del género por presentar sus paleas con un ápice puntiagudo.
2) *Arichlidon watsonae* fue reconocida originalmente como una especie dentro del género *Arichlidon* con base en las características de las notosetas (Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018); sin embargo, la inserción del grupo lateral, la forma de palpos y del pigidio indican que podría pertenecer a otro género (Watson Com. Pers. 2020). Una revisión fina de permitirá esclarecer su estatus genérico.
3) *Arichlidon gathofi* presenta cuatro formas del ápice de las paleas principales, que van desde redondeadas hasta cuadrangulares. Aparentemente, la forma está relacionada con una distribución específica dentro del Gran Caribe (Watson Russell 2000).

Bhawania **Schmarda, 1861[1]**

Complejo *Bhawania goodei*

1 Palpos largos, cilíndricos u ovalados (Fig. 4N); unidades neurosetales de segunda a cuarta con apéndices de tamaño similar **2**
– Palpos cortos, ovalados (Fig. 4O); unidades neurosetales de segunda a cuarta con apéndices de tamaño progresivamente menores .... *B. brunnea* Morgado & Amaral, 1981[2] (C)

2(1) Palpos cilíndricos, paleas principales regularmente con 16–19 costillas internas, pigidio redondo con dos cirros anales delgados y cortos (Fig. 4P) .... *Bhawania* sp. 1 Cruz-Gómez, en rev.[3] (P)
– Palpos ovalados, paleas principales regularmente con 18–20 costillas internas, pigidio redondo con dos cirros anales anchos y largos (Fig. 4Q) ..... *B. goodei* Webster, 1884[4] (C)

Comentarios

1) Grube (1868) describió a *Psectra oscura* (=*Bhawania oscura*) para las costas de Brasil, sin ser concreto y sin agregar ilustraciones. Grube mencionó que el ejemplar no poseía cirros dorsales, aunque es posible que no se haya percatado de su presencia. En esta clave se omitió esta especie debido a que no se encontraron caracteres de relevancia taxonómica que permitan una determinación.
2) Dentro de los comentarios de la descripción de *B. brunnea* se hizo énfasis en la reducción de tamaño de los apéndices de las neurosetas como carácter único; sin embargo, esto también se observa en otras especies del género. Los palpos cortos "de forma e tamaño semelhantes aos das antenas frontais" (Amaral & Nonato 1994), por ahora, se reconocen como un carácter único en esta especie. Se recomienda hacer la redescripción de la especie con el fin de encontrar caracteres que permitan diferenciarla del resto de las especies del género.
3) *Bhawania* sp. 1 se reconoce por presentar un bajo número de costillas internas en las paleas principales, además de tener el lóbulo neuropodial corto en segmentos medios.

4) Los registros de *B. goodei* en el Pacífico son cuestionables debido a la lejanía de la localidad tipo (Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018), es posible que las especies anteriormente referidas como tal pertenezcan a alguna otra especie.

Complejo *Bhawania riveti*

1 Ápices de las paleas con proyección distal aguzada muy marcada (Fig. 4S) .... *B. riveti* (Gravier, 1908)[1] (P; C, Q)
– Ápices de las paleas sin proyección distal, cuando está presente es reducida **2**

2(1) Paleas principales de anchura uniforme a todo lo largo de la palea (Fig. 4T), paleas medias estrechas y curvas; cuerpo color violeta ..... *Palaeanotus purpurea* Rioja, 1945[2] (P)
– Paleas principales medialmente ensanchada (Fig. 4U, 5A), paleas medias anchas y ligeramente curvas; cuerpo color naranja pálido **3**

3(2) Paleas medias curvas, ápices amplios (Fig. 5B)..... ..... *Bhawania* sp. 2 Cruz-Gómez, en rev.[3] (P)
– Paleas medias ligeramente curvas, ápices reducidos (Fig. 5D) **4**

4(3) Paleas principales cortas, 2 veces más anchas que largas, con 12–14 costillas internas (Fig. 5A) ..... *Bhawania* sp. 3 Cruz-Gómez, en rev.[4] (P)
– Paleas principales largas, 3–4 veces más anchas que largas, con 16–17 costillas internas (Fig. 5C) ..... *Bhawania* sp. 4 Cruz-Gómez, en rev.[5] (P)

Comentarios

1) La caracterización original de *Bhawania riveti* es muy breve y con pocas figuras, se recomienda la redescripción y propuesta de neotipo (Watson Com. Pers. 2017).
2) *Paleanotus purpurea* tiene un estatus taxonómico complicado, ya que muestra caracteres morfológicos que la asemejan con *Bhawania* (Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018). Previamente, Perkins (1985) indicó que esta especie no mostraba un emparejamiento morfológico con *Paleanotus*, pero advirtió el parecido con las del género *Bhawania*.
3) *Bhawania* sp. 2 es similar a *Paleanotus purpurea*; sin embargo, se diferencian en presentar paleas con la sección media ancha.
4) *Bhawania* sp. 3 se diferencia de resto de las especies de *Bhawania* en la forma de las paleas, las cuales son muy cortas y ensanchadas en la sección distal.
5) *Bhawania* sp. 4 se diferencia del resto de las especies de *Bhawania* en presentar las paleas más largas, casi dos veces más largas que el ancho del cuerpo.

***Chrysopetalum* Ehlers, 1864[1, 2]**

1 Paleas principales anchas simétricas o asimétricas (Fig. 5E–F); paleas altamente ornamentada con tubérculos o estrías transversales **2**
–Paleas principales asimétricas, estrechas (Fig. 5J) o anchas (Fig. 5H); paleas ligeramente ornamentadas con tubérculos **4**

2(1) Paleas principales simétricas y asimétricas, abanicos de paleas sólo con gránulos **3**
–Paleas principales asimétricas y curvas, abanicos de paleas con estrías trasversas horizontales (Fig. 5E) ..... *C. heteropalea* Perkins, 1985 (C)
3(2) Paleas principales en forma de pétalo, con muchos tubérculos (Fig. 5F) .... *C. maculatum* (Aguado, Capa & San Martín, 2003) (P)
– Paleas principales en forma de machete, con pocos tubérculos (Fig. 5G) .... *C. eurypalea* Perkins, 1985 (C)

4(1) Todos los grupos de paleas anchas, con bordes ligeramente dentados y con ligera proyección distal puntiaguda (Fig. 5H) **5**
– Todos los grupos de paleas estrechas, con bordes fuertemente dentados y con una marcada proyección distal puntiaguda (Fig. 5J) **6**

5(4) Paleas sin capucha distal, antena media surge entre o delante de los dos pares de ojos; dentículos de los apéndices no alcanzan el borde falcado distal (Fig. 5H) .... *C. occidentale* Johnson, 1897[3, 4] (P)
– Paleas con capucha distal, antena media surge entre los dos pares de ojos; dentículos de los apéndices llegan al borde falcado distal (Fig. 5I) ..... *C. floridanum* Perkins, 1985 (C)

6(4) Presencia de espinas pequeñas debajo de las paleas; áreas glandulares presentes solamente en los cirróforos dorsales y ventrales[5] **7**
– Sin espinas debajo de las paleas; áreas glandulares presentes en cirróforos dorsales y ventrales y en el área interramal **8**

7(6) Paleas ligeramente anchas; apéndices de la primera unidad largos (dos veces el largo del apéndice de la segunda unidad) y curvos (Fig. 5Q) .... *C. hernancortezae* Perkins, 1985 (C)
– Paleas ligeramente estrechas (Fig. 5J); apéndice de la primera unidad mediano (1.3 veces el largo del apéndice de la segunda unidad) y recto (Fig. 5P) .... *C. elegantoides* Aguado, Capa & San Martín, 2003 (P)

8(6) Paleas principales con un sólo tipo: estrechas y largas (Fig. 5K, L) **9**
– Paleas principales con dos tipos: paleas estrechas y largas y por paleas anchas y cortas (Fig. 5M) ..... *Chrysopetalum* sp. Cruz-Gómez, en rev[6] (P)

9(8) Todos los grupos de paleas de longitud similar, paleas muy estrechas (Fig. 5K) .... *C. elegans* Bush, 1900 (C)
– Las paleas principales más centrales son más cortas que las laterales y medias, y paleas ligeramente más anchas (Fig. 5L) ..... *C.* cf. *elegans* Cruz-Gómez, en rev.[7] (P)

Comentarios

1) *Chrysopetalum elongatum*, fue descrita por Grube (1856) de Saint Croix, Islas Vírgenes, sin ilustraciones. De acuerdo con el seguimiento de Perkins (1985), no existe evidencia suficiente (no hay material tipo) que permita el esclarecimiento del estatus de la especie.
2) La descripción original de *Chrysopetalum macrophthalmum* Hartman-Schröder, 1959, de El Salvador, es ahora combinada dentro del género *Paleanotus* (Watson 2015).
3) De acuerdo con Perkins (1985), *C. paessleri* Augener, 1912 descrita del Pacífico de Nicaragua, es un sinónimo menor de *C. occidentale*. Sin embargo, él no revisó material del Pacífico oriental tropical por lo que se requiere una redescripción que esclarezca su estatus taxonómico.
4) El registro de *C. occidentale* de Gathof (1984), para el norte del golfo de México, se refiere a lo que posteriormente describió Perkins (1985) como *C. hernancortezae*.
5) El desarrollo de áreas glandulares en los cirróforos es un carácter que podría estar asociado al estado de madurez los individuos (Watson Com. Pers. 2020).
6) *Chrysopetalum* sp. se diferencia del resto de las especies del género en presentar gran variedad de formas en el grupo principal de las notosetas, y un cirróforo dorsal muy desarrollado.
7) *Chrysopetalum* cf. *elegans* requiere de una revisión minuciosa ya que puede tratarse de la especie hermana de *C. elegans*, o bien, de una especie no indígena en el Pacífico mexicano.

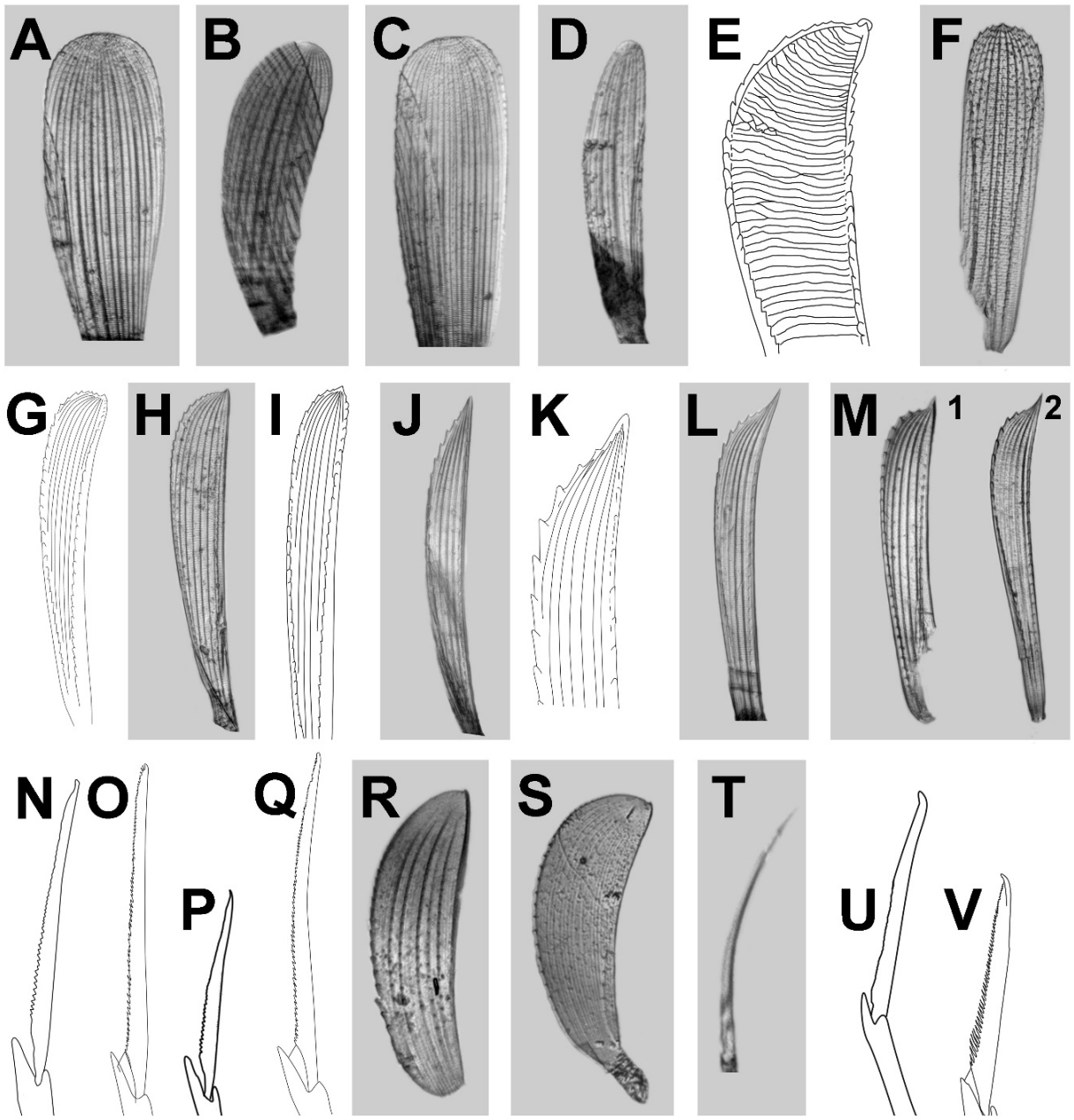


Figura 5. Paleas principales de: A) *Bhawania* sp. 3, C) *B.* sp. 4, E) *Chrysopetalum heteropalea*, F) *C. maculatum*, G) *C. eurypalea*, H) *C. occidentale*, I) *C. floridanum*, J) *C. elegantoides*, K) *C. elegans*, L) *C.* cf. *elegans*, M) *Chrysopetalum* sp., 1 proximal, 2 distal, R) *Hyalopale zerofskii*, S) *H.* sp.; paleas medias: B) *Bhawania* sp. 2, *B.* sp. 4; espinas medias: T) *Hyalopale* sp.; espiníferos: N) *C. occidentale*, O) *C. floridanum*, P) *C. elegantoides*, Q) *C. hernancortezae*, U) *H. leslieae*, V) *H. bispinosa*. Modificadas de E, G, I, K, O, Q, V: Perkins (1985), U: dibujado desde la micrografía de Watson *et al.* (2019), A–D, F, H, J, L–N, P, R–T: Cruz-Gómez (en rev.).

Hyalopale **Perkins, 1985**
Modificado de Watson *et al.* (2019)

1 Espinas en la línea media del cuerpo **2**
– Sin espinas en la línea media del cuerpo **3**

2(1) Paleas principales con 26 (máximo 29) costillas internas; apéndice de la primera unidad recta (Fig. 5V) ..... *H. bispinosa* Perkins, 1985 (C)
– Paleas principales con 21 (máximo 22) costillas internas; apéndice de la primera unidad ligeramente curva (Fig. 5U) ..... *H. leslieae* Watson, Tilic & Rouse, 2019 (C)

3(2) Apéndices neurosetales de tamaño similar en todas las unidades; paleas con márgenes muy dentados y muchos tubérculos (Fig. 5S) ..... *Hyalopale* sp. Cruz-Gómez, en rev.[1] (P)
– Apéndices neurosetales de tamaño decreciente en dirección ventral; paleas con márgenes ligeramente dentados y pocos tubérculos (Fig. 5R) ..... *H. zerofskii* Watson, Tilic & Rouse, 2019 (P)

Comentario
1) *Hyalopale* sp. recuerda a *H. zerofskii*; sin embargo, se diferencia por tener apéndices neurosetales de tamaño similar en todas las unidades (Cruz-Gómez, en rev.).

Paleaequor **Watson Russell, 1986**
Modificado de Watson Russell (1986)

1 Paleas principales con 16–20 costillas internas, paleas medias distales con 16–20 costillas internas; todos los apéndices de las unidades neurosetales rectas (Fig. 6C) ..... *P. nicoyensis* Watson Russell, 1986 (P)
– Paleas principales con 16–20 costillas internas; apéndices de las unidades neurosetales curvas (Fig. 6B, D) **2**

2(1) Apéndices neurosetales cortos y falcados (Fig. 6B) ..... *P. psamathe* Watson Russell, 1986 (P)
– Apéndices neurosetales largos y gruesos (Fig. 6D) ..... *P. heteroseta* (Hartman, 1945) (C)

Paleanotus **Schmarda, 1861**[1]

1 Cuerpo cilíndrico; paleas principales distalmente estrechas (Fig. 6E) ..... *Paleanotus* sp. 2 Cruz-Gómez, en rev.[2] (P)
– Cuerpo subcilíndrico; paleas principales distalmente anchas (Fig. 6J) **2**

2(1) Ejemplares grandes de más de 10 mm, paleas distalmente aguzadas (Fig. 6G) ..... *P. chrysolepis* Schmarda, 1861[3] (P, Q; C, Q)
–Ejemplares pequeños de menos de 10 mm, paleas distalmente ganchudas (Fig. 6F) **3**

3(2) Paleas principales estrechas con bordes aserrados y dentículos sobre las costillas internas (Fig. 6F) ..... *Paleanotus* sp. 1 Cruz-Gómez, en rev.[4] (P)
– Paleas principales anchas con bordes lisos y con dentículos ligeramente marcados sobre las costillas internas **4**
4(3) Paleas medias pequeñas (1/3 del largo de las paleas principales); neurosetas con apéndices extremadamente cortos y rectos (Fig. 6H–I) ..... *Paleanotus* sp. 3 Cruz-Gómez, en rev.[5] (P)
– Paleas medias pequeñas o de tamaño similar a las paleas principales; neurosetas con apéndices largos y curvos (Fig. 6L–M) ..... *P. bellis* Johnson, 1897 (P)

Comentarios
1) Aunque *Paleanotus macrophthalmum* (Hartmann-Schröder, 1959) se reconozca como un miembro del género *Paleanotus* (Watson 2015), es necesario revisar material topotipo con el objetivo de reconocer sus caracteres discriminantes.

2) *Paleanotus* sp. 1 se diferencia del resto de las especies del género en presentar un número alto de costillas internas (14–16).
3) Los registros de *Paleanotus chrysolepis* en el Pacífico oriental tropical son cuestionables debido a que fue descrita para Sudáfrica; es poco probable que la especie se encuentre en el Pacífico americano.
4) *Paleanotus* sp. 2 se distingue del resto de las especies del género por presentar dentículos gruesos en la superficie de las paleas. Esta especie recuerda a *C. macrophthalmum* por la forma de sus paleas principales; se requiere la revisión de material tipo para esclarecer la situación (ver comentario 1).
5) *Paleanotus* sp. 3 se distingue del resto de las especies del género por presentar un cuerpo grueso.

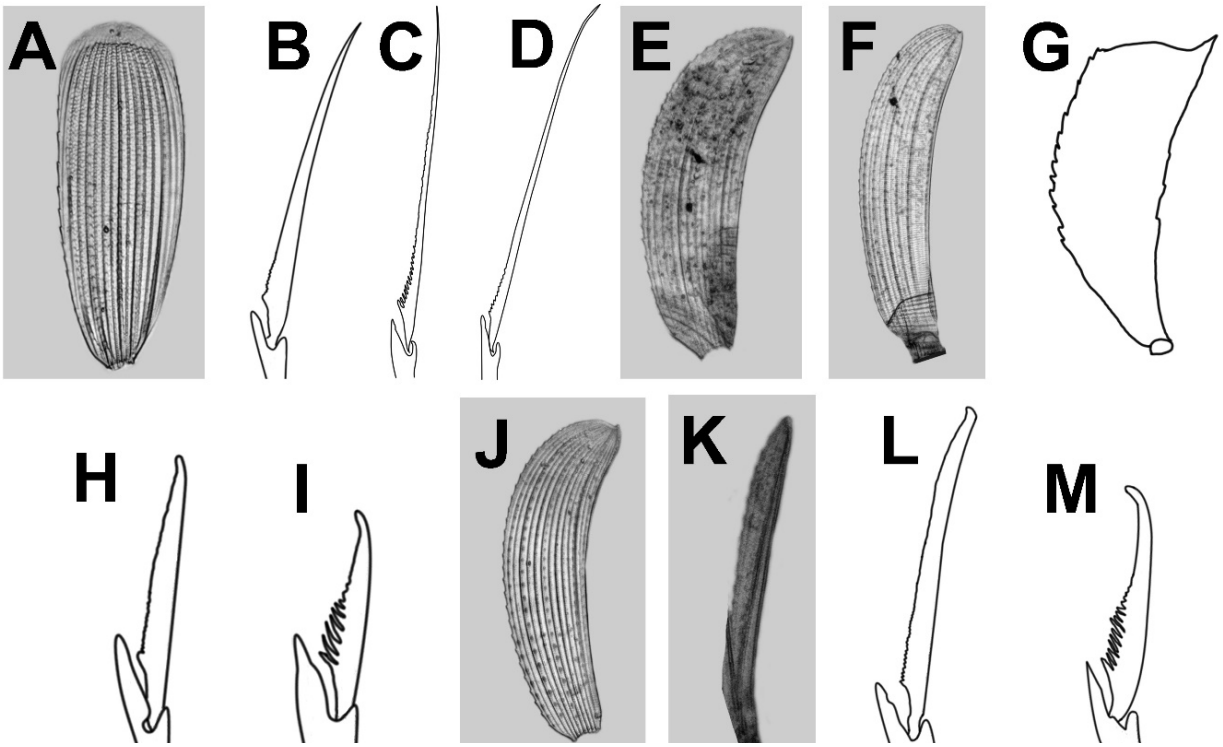


Figura 6. *Paleaquor psamathe*: A) Palea principal, B) espinígero; *P. nicoyesnsis*: C) espinígero; *P. heteroseta*: D) espinígero; *Paleanotus* sp. 2: E) Palea principal; *Paleanotus* sp. 1: F) Palea principal; *Paleanotus* sp. 3: H–I) Neurosetas; *P. bellis*: J) Palea principal, K) palea lateral, L–M) neurosetas. Modificadas de A–B, E–F, H–K: Cruz-Gómez (en rev.), C–D: Watson Russell (1986), G: Schmarda (1861).

Agradecimientos

Esta segunda versión fue alentada por la beca de maestría para el primer autor, financiado por el CONACYT (CV916456). Se agradece a M. Teresa Aguado (UAM), Diana L. Salcedo (UNAM) y Karla J. Humara-Gil (UDG) por sus comentarios y sugerencias que mejoraron la calidad y claridad del capítulo. A Charlotte Watson (MAGNT) por sus comentarios en un manuscrito previo, los cuales permitieron afinar detalles de este. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Aguado MT 2016 Antonbruunidae Fauchald, 1977. *In*: Westheide W & Purschke G (eds) Handbook of zoology. A natural history of the Phyla of the Animal Kingdom. Annelida: Polychaetes. De Gruyter, pp: 1–3.

Aguado MT & Ravara A 2018 Familia Chrysopetalidae Ehlers, 1864. *In*: Ramos *et al.* (eds), Annelida

Polychaeta V. En Fauna Ibérica, vol. 45. Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC, pp: 109–120.

Aguado MT & Rouse GW 2011 Nautiliniellidae (Annelida) from Costa Rican cold seeps and a western Pacific hydrothermal vent, with description of four new species. Syst Biodiv 9: 109–131.

Aguado MT, Capa M & San Martín G 2003 The genus *Chrysopetalum* Ehlers, 1864 (Annelida: Chrysopetalidae) in the Pacific coast of Panama. Proc Biol Soc Wash 116: 82–95.

Aguado MT, Nygren A & Rouse GW 2013 Two apparently unrelated groups of symbiotic annelids, Nautiliniellidae and Calamyzidae (Phyllodocida, Annelida), are a clade of derived chrysopetalid polychaetes. Cladistics 29: 610–628.

Amaral AC & Nonato E 1994 Anelídos poliquetos da Costa Brasileira. 5. Pisionidae, Chrysopetalidae, Amphinomidae e Euphrosinidae. Rev Bras Zool 11(2): 361–390.

Blake JA 1993 New genera and species of deep-sea polychaetes of the family Nautilinellidae from the Gulf of Mexico and the Eastern Pacific. Proc Biol Soc Wash 106: 147–157.

Blake JA 1994 Family Nautiliniellidae Miura and Laubier, 1990. *In*: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol. 4. Oligochaeta and Polychaeta: Phyllodocida. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 295–299.

Cruz-Gómez C En rev. A new genus and seven new species of chrysopetalids (Phyllodocida, Chrysopetalidae) from the Tropical Eastern Pacific. Zootaxa.

Cruz-Gómez C & Bastida-Zavala JR 2018 Chrysopetalids (Phyllodocida: Chrysopeta-lidae) from the southern Mexican Pacific, including a new species. Zootaxa 4521: 61–88.

Dahlgren TG, Glover AG, Baco A & Smith CR 2004 Fauna of whale falls: systematics and ecology of a new polychaete (Annelida: Chrysopetalidae) from the deep Pacific Ocean. Deep-Sea Res 51: 1873-1887.

Darbyshire T & Brewin PE 2015 Three new species of *Dysponetus* Levinsen, 1879 (Polychaeta: Chrysopetalidae) from the South Atlantic and Southern Ocean, with a re-description of *Dysponetus bulbosus* Hartmann-Schröder, 1982. Zootaxa 4040: 359–370.

Dreyer J, Miura T & van Dover CL 2004 *Vesicomycola trifurcatus*, a new genus and species of comensal polychaete (Annelida: Polychaeta: Nautiliniellidae) found in deep-sea clams from the Blake Ridge cold seep. Proc Biol Soc Wash 117: 106–113.

Ehlers E 1864 Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda), nach Systematischen und Anatomischen Untersuchungen Dargestellt. Wilhelm Engelmann: Leipzig, 268 pp.

Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol (7): 1–575.

Fauchald K 1977 The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA Cty, Sci Ser 28: 1–190.

Fauchald K & Rouse G 1997 Polychaete systematics: Past and present. Zool Scr 26: 71–138.

Gathof JM 1984 Family Chrysopetalidae Ehlers, 1864. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor, Mobile, 7 vols, pp: 26.1-26.10.

Glasby CJ 1993 Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). Invertebr Syst 7: 1551–1573.

Gravier MC 1910 Annélides polychetes recueilles a Payta (Pérou) par M. le Dr. Rivet, Membre de la Mission géodésique de l'Equator. *In*: Mission du Service Géographique de l'Armée pour la Mesure de Méridien Equatorial en Amérique du Sud sous le Controle Scientifique de l'Academie des Sciences 1899-1906. (Zoologie), Fascicule 3 (Mollusques, Annélides, Oligochetes). Gauthier-Villars, pp: 93–126

Grube AE 1855 Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. Arch Naturgesch 21(1): 81–136.

Hartman O 1961 Polychaetous annelids from California. Allan Hancock Pac Exped 25: 1–226.

Hartman O & Boss KJ 1965 *Antonbruunia viridis*, a new inquiline annelid with dwarf males, inhabiting a new species of pelecypod, *Lucina fosteri*, in the Mozambique Channel. Ann Mag Nat Hist, ser 13, 8: 177–186.

Hartmann-Schröder G 1971 Annelida. Borstenwürmer, Polychaeta. Tierwelt Dtl 58: 1–594.

Hutchings P & McRae J 1993 The Aphroditidae (Polychaeta) from Australia, together with a redescription of the Aphroditidae collected during the Siboga Expedition. Rec Aust Mus 45: 279–363.

Jimi N, Moritaki T & Kajihara H 2019 Polychaete meets octopus: symbiotic relationship between *Spathochaeta octopodis* gen. et sp. nov. (Annelida: Chrysopetalidae) and *Octopus* sp. (Mollusca: Octopodidae) Syst Biodivers 17: 80–85.

Kisseleva MI 1992 New genus and species of the family Chrysopetalidae (Polychaeta) from the Black Sea. Zool Zh 71(11): 128–132.

Laubier L, Ohta S & Sibuet M 1986 Découverte de communautés animales profondes durant la campagne franco-japonaise Kaiko de plongées dans les fosses de subduction autour du Japon. CR Acad Sci Paris 303, sér 3, 2: 25–29.

Levinsen GMR 1879 Om to nye Slaegter af arctiske chaetopode Annelider. Vidensk Medd Dansk Naturahist Foren København 80: 9–18.

Mackie ASY, Oliver PG & Nygren A 2015 *Antonbruunia sociabilis* sp. nov. (Annelida: Antonbruunidae) associated with the chemosynthetic deep-sea bivalve *Thyasira scotiae* Oliver & Drewery, 2014, and a re-

examination of the systematics affinities of Antonbruunidae. Zootaxa 3995: 20–36.
Martin D & Britayev TA 1998 Symbiotic polychaetes: review of known species. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 36: 217–340.
Miura T 1997 (Nautiliniellidae). *In*: Desbruyères D & Segonzac M (eds) Handbook of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna. IFREMER, Brest, pp: 70–75.
Miura T & Hashimoto J 1996 Nautiliniellid polychaetes living in the mantle cavity of bivalve mollusks from cold seeps and hydrothermal vents around Japan. Publ Seto Mar Biol Lab 37: 257–274.
Miura T & Laubier L 1989 *Nautilina calyptogenicola*, a new genus and species of parasitic polychaete on a vesicomyid bivalve from the Japan trench, representative of a new family Nautilinidae. Zool Sci 6: 387–390.
Miura T & Laubier L 1990 Nautiliniellid polychaetes collected from the Hatsushima cold-seep site in Sagami Bay, with description of new genera and species. Zool Sci 7: 319–325.
Miura T & Ohta S 1991 Two polychaete species from the deep-sea hydrothermal vent in the middle Okinawa Trough. Zool Sci 8: 383–387.
Okoshi W, Okoshi K, Fujikura K & Fujiwara Y 2003 Polychaetes inhabiting the mantle cavity of deep-sea bivalves in the Ryukyu Region and the Japan Trench (preliminary report). Jap J Benthol 58: 70–76.
Perkins TH 1985 *Chrysopetalum*, *Bhawania* and two new genera of Chrysopetalidae (Polychaeta) from Florida. Proc Biol Soc Wash 98: 856–915.
Pleijel F, Aguado MT & Rouse GW 2012 New and lesser known species of Chrysopetalidae, Phyllodocidae and Syllidae from south California (Phyllodocida, Aciculata, Annelida). Zootaxa 3506: 1–25.
Ravara A, Aguado MT, Rodrigues CF, Génio L & Cunha MR 2019 Description of a new genus and species of Chrysopetalidae (Annelida: Polychaeta) from the NE Atlantic, with some further records of related species. Eur J Taxon 539: 1–21.
Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford University Press: Hong Kong, 354 pp.
Salazar-Vallejo SI 1987(1986) Pilargidae (Annelida: Polychaeta) de México: Lista de especies, nueva especie y bio(geo)grafía. Cah Biol Mar 27: 193–209.
Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67: 11–50.
Salazar-Vallejo SI & Harris LH 2006 Revision of *Pilargis* de Saint-Joseph, 1899 (Annelida, Polychaeta, Pilargidae). J Nat Hist 40: 119–159.
Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75: 9–97.
San Martín G 1986 *Acanthopale perkinsi* gen, et sp. n. (Polychaeta, Chrysopetalidae) from Cuba and Florida. Zool Scr 15(4): 305–312.
Schmarda LK 1861 Neue wirbellose thiere beobachtet und gesammelt auf einer reise um die erde 1853 Bis 1857. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden: Leipzing. 1: 1–164.
Taylor JD & Glover EA 2006 Lucinidae (Bivalvia) – The most diverse group of chemosymbiotic mollusks. Zool J Linn Soc 148: 421–438.
Watson Russell C 1986 *Paleaequor*, a new genus of polychaete worm (Chrysopetalidae). Rec Aust Mus 38: 153–174.
Watson Russell C 1989 Revision of *Palmyra* Savigny (Polychaeta: Aphroditidae) and redescription of *Palmyra aurifera*. Beagle: occ papers North Territ Mus Arts Sci 6: 35–53.
Watson Russell C 1991 *Strepternos didymopyton* Watson Russell in Bhaud & Cazaux 1987 (Polychaeta: Chrysopetalidae) from experimental wooden panels in deep waters of the Western North Atlantic. Ophelia Suppl 5: 283–294.
Watson Russell C 2000a Family Chrysopetalidae. *In:* Beasley PL, Ross GB & Glasby CJ (eds) Polychaetes and Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, pp: 121–125.
Watson Russell C 2000b Description of a new species of *Arichlidon* (Chrysopetalidae: Polychaeta) from the west Atlantic and comparison with the east Atlantic species *Arichlidon reyssi*. Bull Mar Sci 67: 465–477.
Watson C 2015 Seven new species of *Paleanotus* (Annelida: Chrysopetalidae) described from Lizard Island, Great Barrier Reef, and coral reefs of northern Australia and the Indo-Pacific: two cryptic species pairs revealed between western Pacific Ocean and the eastern Indian Ocean. Zootaxa 4019: 707–732.
Watson C 2020 Transformative notochaetae: larval development and metamorphosis in *Chrysopetalum* spp. (Chrysopetalinae: Chrysopetalidae: Annelida). Zoosymposia 19: 209–221.
Watson C & Faulwetter S 2017 Stylet jaws of Chrysopetalidae. J Nat Hist 2017: 1–62.
Watson C, Carvajal JI, Sergeeva NG, Pleijel F & Rouse GW 2016 Free-living calamyzin chrysopetalids (Annelida) from methane seeps, anoxic basins, and whale falls. Zool J Linn Soc 177: 700–719.
Watson C, Tilic E & Rouse, GW 2019 Revision of *Hyalopale* (Chrysopetalidae; Phyllodocida; Annelida): an amphi-Atlantic *Hyalopale bispinosa* species complex and five new species from reefs of the Caribbean Sea and Indo-Pacific Oceans. Zootaxa 4671: 339–368.

13. Cirratulidae Ryckholt, 1851

Oscar Díaz-Díaz[1, 2] & Sergio I. Salazar-Vallejo[3]

1) FAUNAMAR Ltda. Consultorías Medio Ambientales e Investigación Marina, Santiago, Chile
2) Postgrado en Ciencias Marinas, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Venezuela
ofdiazd@gmail.com; poliquetoschile@gmail.com
3) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

El nombre de la familia ha sido erróneamente atribuido a Carus, 1863 ya que fue propuesto por Ryckholt, 1851. Cirratulidae deriva del género *Cirratulus* Lamarck, 1818 (fecha corregida según Salazar-Vallejo *et al.* 2008). Los poliquetos de la familia Cirratulidae constituyen un componente importante y común de las comunidades bénticas intermareales y submareales por su abundancia y frecuencia. En aguas profundas, *Aphelochaeta marioni* (de Saint-Joseph, 1894) es dominante y alcanza densidades de 100,000 ind·m^{-2} (Gibbs 1971).

Es una de las familias mejor estudiadas en términos de biología, fisiología y dinámica poblacional, pero su taxonomía presenta muchos problemas (Rouse & Pleijel 2001, Dean & Blake 2007). Los cirratúlidos ocupan diversos hábitats, desde zonas intermareales hasta profundidades abisales, la mayoría habita en el sedimento, bajo rocas y conchas, asociadas a bancos de moluscos bivalvos, algas, praderas de fanerógamas marinas, y algunas especies como *Dodecaceria pacifica* (Fewkes, 1889), puede formar grandes colonias de organismos en un agregado de arena aglomerada por una substancia aún desconocida (Blake 1996, como *D. fewkesi* Berkeley & Berkeley, 1954). Por su parte, *D. concharum* Örsted, 1843 y *D. fimbriata* (Verrill, 1879) forman galerías en forma de U en substratos calcáreos, mientras que especies como *Kirkegaardia (olim Monticellina) tesselata* (Hartman, 1960) puede formar galerías muy complejas y elaboradas en el sedimento, con varias ramificaciones a través de las cuales extiende sus branquias (Hartman 1960). *Aphelochaeta* sp., de aguas profundas del norte de California, habita en galerías espiraladas (Blake 1996) y *Tharyx luticastella* (Jumars 1975), también de aguas profundas, habita en bolas de fango (Jumars 1975).

Numerosos autores consideran a algunos cirratúlidos como indicadores de contaminación; y refieren que varias especies de esta familia, junto a otras de Capitellidae, y Spionidae se cuentan entre poliquetos oportunistas que muestran una gran capacidad de proliferar en fondos enriquecidos orgánicamente (Pearson & Rosenberg 1978; Glémarec & Hily 1981; Bellan, 1980; Bellan *et al.* 1988; Pocklington & Wells 1992; Rivero *et al.* 2005; Dean 2008; Díaz-Díaz & Rozbaczylo 2019; 2020). Hiscock *et al.* (2005) refieren algunas especies de cirratúlidos como tolerantes a muy tolerante en zonas alteradas, así por ejemplo señalan que *Chaetozone setosa* tiende incrementar su abundancia como resultado de enriquecimiento orgánico e incluso por hidrocarburos.

Los cirratúlidos tienden a ser, a menudo, muy numerosos en áreas con enriquecimiento orgánico, y también se ha demostrado que responden a las alteraciones físicas del sedimento. Croquer *et al.* (2016), evaluaron el efecto de la contaminación por hidrocarburos y metales pesados en la península de Paraguaná, Venezuela, a lo largo de 40 km de costa, durante 6 años consecutivos, y encontraron que la comunidad bentónica cercana a la refinería estaba dominada por poliquetos, especialmente de las familias Cirratulidae, Spionidae y Capitellidae. Varias especies pertenecientes a los géneros *Chaetozone* Malmgren, 1867 y *Timarete* Kinberg, 1866 son considerados oportunistas, capaces de colonizar fondos defaunados por dragado, eventos anóxicos o derrames petroleros (Blake 1996, Díaz-Díaz & Liñero-Arana 2004). Por su parte, Rivero *et al.* (2005), Elías *et al.* (2006) y Elías & Rivero (2008, 2009) han registrado varias especies de

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

cirratúlidos en Mar del Plata, Argentina, con elevados valores de densidad en áreas enriquecidas orgánicamente; entre ellas *Caulleriella bremecae* y *C. galeanoi*, como especies frecuentes y abundantes asociadas a los sedimentos retenidos en bancos del mitílido *Brachidontes rodriguezii* (D'Orbigny, 1846), que presentan un alto porcentaje de materia orgánica proveniente, en parte, de la descarga de aguas servidas, y a *Protocirrineris angelicollatio* y *Aphelochaeta malefica*, también asociadas a sedimentos enriquecidos orgánicamente en la zona intermareal. Otros estudios determinaron la bioacumulación de toxinas y metales pesados sin un efecto tóxico aparente; así, *A. marioni* acumula arsénico (Gibbs *et al.* 1983) y *Cirriformia spirabranchia* (Moore, 1904) acumula cobre (Milanovich *et al.* 1976) en sus tejidos, y dicha acumulación no parece afectar a los organismos. Es posible que esta acumulación de metales los proteja de la depredación haciendo que estos poliquetos sean poco palatables (Judd en Blake 1996, Yoshiyama & Darling 1982).

El tamaño de los cirratúlidos puede ser de unos pocos milímetros (7 mm, *Dodecaceria* Örsted, 1843) hasta los 250 mm (*Cirriformia* Hartman, 1936), pero el promedio no supera los 50 mm. El número de segmentos puede llegar a 400. En vivo, la coloración puede ser oscura (negro, verde o pardo oscuros, *Dodecaceria*), brillante como el rojo o el naranja (*Cirriformia*) o amarillo fosforescente (*Caulleriella* Chamberlin, 1919). El cuerpo no está claramente regionalizado, aunque algunos autores señalan que puede estarlo; los segmentos posteriores suelen ser más largos que los anteriores.

Petersen (1999) revisó las estrategias reproductivas y desarrollo de los cirratúlidos. Presentan una gran variedad de procesos reproductivos, pero señala que la reproducción asexual es la más común. La reproducción asexual puede ser por arquitomía (*Cirratulus*, *Timarete* y algunas especies de *Dodecaceria*); consiste en la fisión o fragmentación del cuerpo sin cefalización previa y cada grupo de fragmentos regenerará la región faltante. En algunos casos, el fragmento conformado por segmentos de la región media podrá a su vez fragmentarse en segmentos simples capaces de regenerar un nuevo individuo (Gibson & Clark 1976).

Durante la reproducción sexual, en *Dodecaceria* los palpos se atrofian y desaparecen, mientras que en *Cirratulus,* las branquias desaparecen. En algunas especies de *Caulleriella* y *Chaetozone*, los epitocos sexualmente maduros se hacen bioluminiscentes (Petersen 1999). Los cirratúlidos producen larvas lecitotróficas y muestran desarrollo directo. Las hembras depositan sus huevos en masas gelatinosas adheridas al sedimento o a objetos (conchas y rocas). Una forma especializada de capullo de protección ha sido descrita para una especie de *Cirratulus* del Ártico.

Sistemática

La taxonomía de la familia es compleja; entre varios aspectos, Blake (1996) señaló la problemática surgida en torno a la identificación de juveniles de cirratúlidos multitentaculados, en los cuales se observa una tipología setal y distribución branquial diferente a la observada en adultos, lo que hace difícil precisar su identidad. Por ejemplo, según Blake (1975, 1996) los juveniles de *T. tentaculata* (Montagu, 1808) tienen ganchos bífidos, pero son unidentados en los adultos. Por otro lado, son pocos los caracteres taxonómicos empleados y muchas veces éstos son mal interpretados, llegando a designar varias especies y hasta géneros cuando realmente corresponde a una sola especie; así, la aparición de la primera espina acicular está relacionada o depende del crecimiento del animal, por lo que es común encontrar que una especie es conocida con varios nombres que fueron usados para distintas etapas del desarrollo. Adicionalmente, la visión europeísta instauró en el nuevo continente la existencia de muchas especies europeas que llevaron a creer en la existencia de especies cosmopolitas; tales desaciertos se han venido arrastrando desde finales del siglo XIX y que, en algunos casos constituyen problemas taxonómicos que deben ser resueltos y que son tratadas en este capítulo como especies de presencia cuestionable (Taboada *et al*. 2012; Magalhães *et al*. 2014; Saracho-Bottero *et al*. 2017; 2019; Elias *et al*. 2019a, b). Hutchings & Kupryanova (2018) señalaron que antes de la década de 1980 se consideraba que algunas especies tenían un rango de distribución muy amplio y se denominaron especies cosmopolitas, y que era algo bastante común entre

los poliquetos. Estas autoras informaron sobre el origen de tales asignaciones, así como la distribución de otras especies (introducidas) que han sido dispersadas por medios antropogénicos; también enfatizaron sobre el valor de las colecciones de referencias y que, en sinergia con estudios moleculares, ayudaría a cambiar el estado de las especies consideradas cosmopolitas.

Los cirratúlidos eran considerados polifiléticos, pero debido a la remoción de ciertas taxa (Ctenodrilidae, Acrocirridae, Cossuridae y Heterospionidae), ha surgido la posibilidad de que se trate de un grupo parafilético. Luego de esta separación, los géneros restantes fueron divididos en tres grandes grupos: multitentaculados, bitentaculados de substratos blandos y bitentaculados de substratos duros. Los cirratúlidos han sido considerados muy cercanos a los espiónidos, por la presencia de palpos surcados y con otros taxa que no poseen antenas y en los que las setas son todas simples. Sin embargo, análisis cladísticos has demostrado que están más emparentados con los Acrocirridae, Fauveliopsidae, Flabelligeridae y Poeobiidae en el clado de los terebelomorfos (Rouse & Fauchald 1997). Chamberlin (1919) reconoció dos subfamilias: la primera llevaría el género tipo de la familia y tomaría el autor y año del proponente de la familia según el principio de coordinación para el grupo familia del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Art. 36), Cirratulinae, mientras que la segunda que contiene los géneros provistos de un par de palpos, debe atribuirse al proponente: Dodecaceriinae Chamberlin, 1919. La distinción fue seguida por Fauchald (1977), aunque no indicó la separación ni su origen. Por su parte, Blake & Magalhães (2019) prefieren mantener la separación de multitentaculados y bitentaculados. Sin embargo, y gracias a varios estudios moleculares (Bleidorn *et al*. 2003, Struck & Purschke 2005, Rousset *et al*. 2007, Weidhase *et al*. 2015) se han incorporado Ctenodrilinae Kennel, 1882 y Raphidrilinae Hartmann-Schröder, 1971 como subfamilias de Cirratulidae. Estas incorporaciones fueron principalmente el resultado de la investigación de Weidhase *et al*. (2015) quienes analizaron la secuencia CO1 de *Ctenodrilus* cf. *serratus* y comparado con *Ctenodrilus serratus* de Helgoland (Alemania, Mar del Norte). Tales resultados evidencian la estrecha relación entre *C. serratus* y *Dodecaceria* y, además, que *Raricirrus beryli* Petersen & George, 1991 constituye un taxón hermano de los cirratúlidos multitentaculados de los géneros *Cirratulus*, *Cirriformia* y *Timarete*. Según Weidhase *et al*. (2015) los ctenodrílidos representan miembros progenéticos de Cirratulidae.

La familia, después de varios arreglos (Blake 1991, Petersen 1991, George & Petersen 1991, Petersen & George 1991, Blake 1996, Petersen 1999), está constituida por 12 géneros y unas 280 especies (Blake & Magalhães 2019), sin incluir a las especies de las dos subfamilias recientemente incluidas. Por su parte, Pamungkas *et al.* (2019) indicaron que son 21 géneros (incluyendo a los ctenodrílidos y los casos de *taxon inquierendum*, *nomen dubium*, etc) y poco más de 280 especies.

Blake (1996), como parte de la revisión de la familia, describió 46 cirratúlidos provenientes de la plataforma continental del Pacífico occidental y de las zonas intermareales, principalmente de California. De éstas, 20 especies resultaron ser nuevas para la ciencia, señalando además que pocas especies tienen amplia distribución. Los estudios de cirratúlidos de la Antártida y a lo largo de la plataforma norteamericana, revelan una fauna endémica y en gran parte conformada por cirratúlidos indescritos.

En los últimos años un importante número de nuevas especies han sido descritas, destacando los trabajos de Chambers (2000) y Chambers y Woodham (2003) para el noreste del Atlántico y Doner y Blake (2007) registraron tres nuevas especies de *Chaetozone* y una nueva de *Caulleriella* en aguas relativamente someras de Massachusetts; Elías & Rivero (2009) y Elías *et al.* (2019) describieron nuevas especies pertenecientes al género *Protocirrineris* para Argentina y Sudáfrica respectivamente; Lezzi *et al*. (2015) y Lezzi (2017) describieron nuevas especies de los géneros *Kirkegaardia* y *Protocirrineris*, y *Caulleriella* respectivamente, todas ellas para el Mar Mediterráneo; Dean y Blake (2007) describen ocho nuevas especies de los géneros *Chaetozone* (3) y *Caulleriella* (5) para las costas centroamericanas, y dos años más tarde, agregaron otras 8 especies (Dean y Blake 2009) para la misma región. Wolf (1984) registró 16 especies para el Golfo de México; Blake (2018) agregó un nuevo género para el Pacífico sudamericano y Magalhães & Bailey-Brock 2013 describieron una nueva especie de

Protocirrineris para Hawaii; recientemente Blake & Dean (2019) decribieron 13 nuevas especies de *Aphelochaeta* (1), *Chaetozone* (1) *Caulleriella* (6) *Dodecaceria* (2) y *Kirkegaardia* (3) para el Gran Caribe.

Morfología

Cuerpo. Éste es alargado y tiene numerosos segmentos. Blake (1996) señaló que el cuerpo puede estar diferenciado en tres regiones; una región torácica o anterior ensanchada, constituida por segmentos cortos con "hombros", una región abdominal o media delgada, con segmentos moniliformes y una región posterior o pre-pigidial con pocos segmentos que en algunas especies están expandidos (Fig. 1C).

Cabeza. El prostomio es, generalmente, cónico, a veces alargado (Figs. 2G, Q, Z_1, 5O, 6L), distalmente redondeado (Figs. 4Q, V, X, 5F, H, U), o truncado (Figs. 3T) sin apéndices; los juveniles de la mayoría de las especies poseen manchas oculares, mientras que en los adultos algunas especies presentan uno o más pares de pequeños ojos redondeados (Fig. 1H, J, R, 2L, 3D, R, W), y otras presentan agrupaciones de diminutas manchas oculares (Fig. 1L, 4X, T). Algunas especies de *Dodecaceria*, generan ojos durante la madurez sexual y epitoquia (Petersen, 1999). Presentan un par de órganos nucales en el extremo posterior del prostomio. El peristomio es un anillo que puede estar anulado (Figs. 1L, O. T, W, 2A, 3Q, R, T) o no (Fig. 4Q, S, V, X), pudiendo confundirse con el primer segmento asetígero o aqueto. Los palpos acanalados pueden faltar, como en *Aphropharynx* Wilfert, 1974, *Ctenodrilus* Claparède, 1863 (Fig. 4M), *Raphidrilus* Monticelli, 1910 y *Raricirrus* Hartman, 1961. En *Aphelochaeta* Blake, 1991 (Fig. 1A–G), *Caulleriella* (Figs. 1H–Y, 2A–H), *Chaetozone* (Figs. 2I–Z_3, 3A–P), algunas especies de *Dodecaceria* (Figs. 4O–Z, 5A–K), *Monticellina* (Fig. 5L–T) y *Tharyx* se observan un par de palpos acanalados que parten del margen posterior del peristomio. Sin embargo, en muchas especies de *Dodecaceria*, los palpos se insertan ventro-lateralmente en vez de dorsalmente, también están inervados desde la parte anterior del cerebro.

Por lo contrario, en *Cirratulus* (Figs. 3Q, R, T, W, 4A), *Cirriformia* (Fig. 4H, J), *Protocirrineris* y *Timarete* (Fig. 6A, B, D, E, G, H, J, L), se observan grupos de palpos o filamentos tentaculares localizados en el borde posterior del peristomio o sobre uno o pocos setígeros posteriores a éste. Binard & Jeener (1929) señalaron que las estructuras peristomiales se desplazaron posteriormente, argumentando que en *T. tentaculata* tales tentáculos están inervados desde la parte anterior del cerebro.

Sin embargo, la presencia de un segmento aqueto sigue causando confusión. Blake (1996) señaló que debe haber por lo menos un aqueto en *Chaetozone lunula* Blake, 1996, *D. pacifica, K. serratiseta* (Banse & Hobson, 1968), *K. siblina* Blake, 1996 y *Tharyx kirkegaardi* Blake, 1991, mientras que otras especies como *Chaetozone senticosa* Blake, 1996, *Cirriformia spirabranchia* Moore, 1904 y *Protocirrineris socialis* (Blake, 1996) no parecen tener aquetos. Sin embargo, Blake & Magalhães (2019), señalaron el segmento peristomial (que no es un segmento verdadero) aunque pueda tener varios anillos o anulaciones no significa que esté conformado por la fusión de varios segmentos aquetos, sino más bien que es uno solo con constricciones generalmente incompletas.

Parápodos y setas. Los parápodos están poco desarrollados y carecen de acículas; los lóbulos setales son pequeños y a veces, las setas parecen salir de la pared corporal (Figs. 1M, P, U, Y, 2B, J, M, R, W, Z, 3B, G, U, 4I, K, 5I, 6C, F, I). Las notosetas son capilares lisos (Figs. 2U, P, 3Z_1, 4T), pubescentes (Fig. 2E) o denticulados (Figs. 1F, G, 2U, 4B, C, 5M, R); las neurosetas incluyen espinas (Figs. 2Z_2, 3K, 4D), ganchos enteros (Figs. 2O, S, 4F), bífidos (Figs. 1I, K, 2D–F, H), multidentados (Fig. 1S; 4N), o con forma de cuchara (Figs. 4P, R, U, Z–Z´´, 5C–E, G, K). La región anterior porta capilares en ambas ramas, y en la media o posterior hay capilares, espinas y ganchos. En algunas especies de *Chaetozone*, las espinas forman arcos dorsolaterales que casi llegan a formar un cinturón alrededor del segmento (Fig. 2J). En *Ctenodrilus* sólo hay pocos ganchos multidentados en ambas ramas parapodiales (Fig. 4M, N).

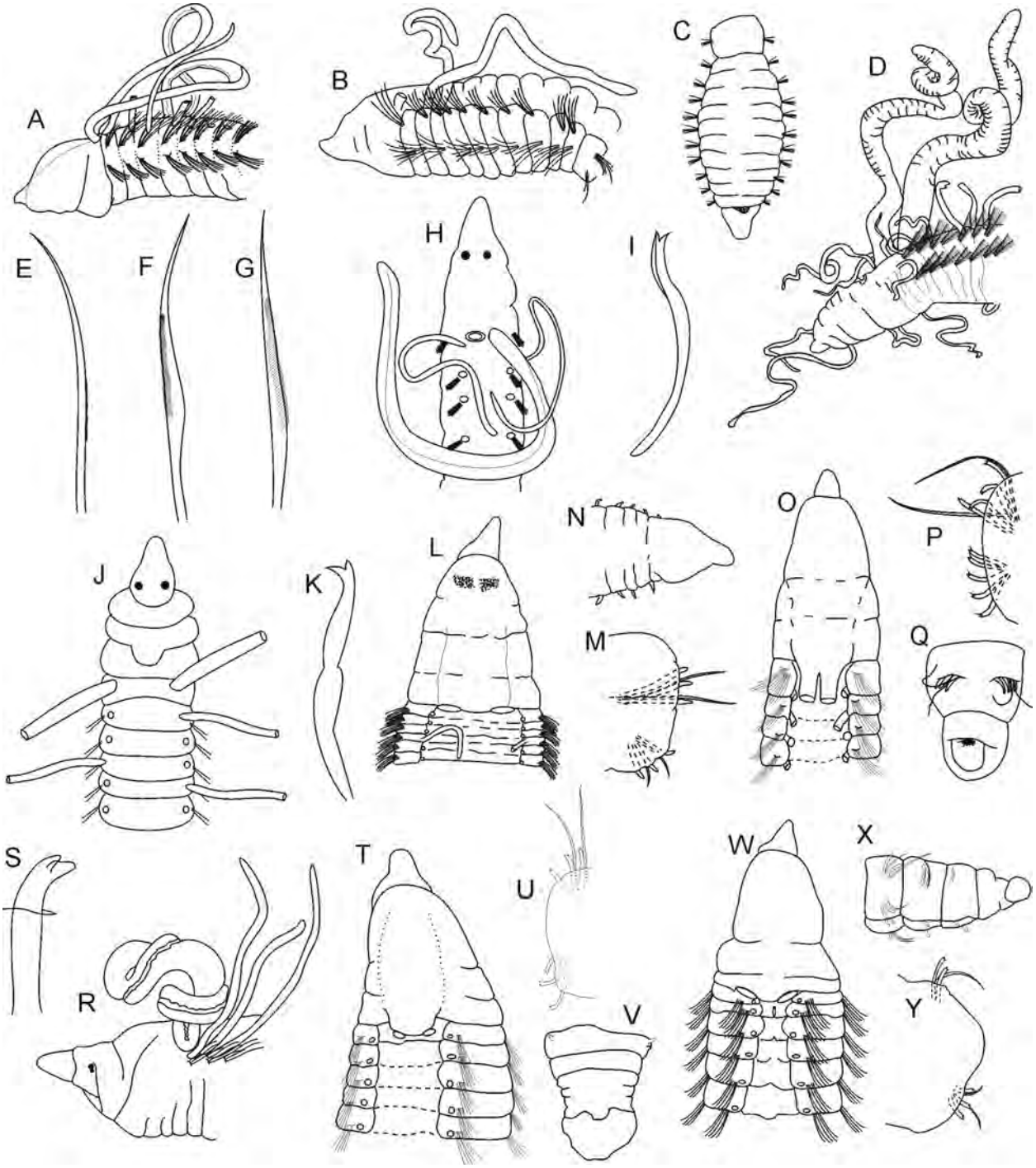


Figura 1. *Aphelochaeta caribbeaenensis*: A) Extremo anterior, VL; *A. monilaris*: B) Extremo anterior, VL; C) Extremo posterior, VV; *A. multifilis*: D) Extremo anterior, VL; *A. secunda*: E) Seta capilar anterior; F) Neuroseta del setígero 43; *A. serratiseta*: G) Neuroseta de la región media; *Caulleriella alata*: H) Extremo anterior, VD; I) Gancho; *C. bioculata*: J) Extremo anterior, VD; K) Gancho; *C. cucula*: L) Extremo anterior, VD; M) Parápodo posterior; N) Extremo posterior, VL; *C. dulcensis*: O) Extremo anterior, VD; P) Setígero posterior; Q) Extremo posterior, VV; *C. hamata*: R) Extremo anterior, VL; S) Gancho; *C. minuta*: T) Extremo anterior, VD; U) Setígero posterior; V) Extremo posterior, VV; *C. moralesensis*: W) Extremo anterior, VD; X) Extremo posterior, VL; Y) Parápodo posterior.

Branquias. En los ctenodrílinos no hay branquias, mientras que en el resto de los géneros emergen dorsalmente y ligeramente detrás del lóbulo notosetal en la región anterior; generalmente son laterodorsales (Figs. 1H, J, O, T, 2T, 3R, T), pero pueden ser mediodorsales (Figs. 1W, 2Q, 3M), o cambiar su posición de la región anterior a la media (Figs. 5N, 6H), raramente son interramales en la región posterior. Las branquias pueden estar limitadas a pocos segmentos, como en *Dodecaceria*, o extendidas en la mayor parte del cuerpo como en *Cirratulus, Cirriformia* y *Timarete.* Las branquias pueden confundirse con los palpos cuando son numerosos (*Cirratulus*); sin embargo, no son acanaladas y presentan un par de vasos sanguíneos, mientras que los palpos sólo uno, difíciles de ver en material preservado. Además, las branquias son numerosas y largas y los animales las mantienen extendidas fuera del sedimento, permitiendo así el intercambio gaseoso.

Pigidio. El pigidio es generalmente cónico, simple (Figs. 1C, 2K, X, 5T, 6E), aunque puede ser lobulado (Fig. 3P, 4E), abocinado (Figs. 1Q, V) o expandido distalmente (Fig. 3I).

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

Clave para géneros[1]
(Modificada de Blake (1996) y Weidhase *et al*. (2016))

1 Con un par de palpos dorsales, largos **2**
– Con dos grupos o series de numerosos filamentos tentaculares (Figs. 3Q, R, T, W, 6F, H, J, L) **7**
– Sin palpos; setas modificadas con pocos dientes grandes, en una serie ……. *Ctenodrilus* Claparède, 1963 ….. Una especie aparentemente cosmopolita .... *C. serratus* (Schmidt 1857) (P Q)

2(1) Setas todas lisas o capilares serradas; sin espinas aciculares modificadas o ganchos **3**
– Setas incluyen capilares y espinas aciculares modificadas, ganchos o setas con punta redondeada o con forma de puño **4**

3(2) Capilares lisos, a veces con fina pubescencia en el margen del velo (Fig. 1E–G) .... *Aphelochaeta* Blake, 1991
– Capilares incluyen lisos y algunas con velo ancho y denticulación, fina a gruesa, en el margen del velo (Fig. 5Q) ..... *Kirkegaardia* Blake, 2016[2]

4(2) Branquias restringidas a pocos setígeros anteriores; setas modificadas con punta de cuchara (Figs. 4P, R, U, Z–Z´´, 5C–E, G, K), espatuladas (en vida, cuerpo verde oscuro o marrón; preservado gris a marrón) ..... *Dodecaceria* Örsted, 1843
– Branquias presentes en la región anterior y media del cuerpo, algunas veces hasta la posterior; seta modificada sin punta de cuchara (en vida, cuerpo a veces oscuro, preservado generalmente claro a marrón) **5**

5(4) Setígeros posteriores con espinas en una hilera larga, forman una cintura alrededor del segmento (Fig. 2J, W, 3L); setas modificadas en espinas aciculares, a veces acompañadas por 1–2 espinas bidentadas ..... *Chaetozone* Malmgren, 1867
– Setígeros posteriores con espinas en haces cortos, no forman una cintura alrededor del segmento; setas modificadas con otra forma **6**

6(5) Setas modificadas en ganchos bidentados (Fig. 1K, S) ..... *Caulleriella* Chamberlin, 1919
– Setas modificadas con punta redondeada, con forma de puño ..... *Tharyx* Webster & Benedict, 1887
– Setas modificadas falcadas, lisas o denticuladas ..... *Chaetocirratulus* Blake, 2018[3]

7(1) Filamentos tentaculares surgen sólo en el setígero 1 ..... **8**
– Filamentos tentaculares surgen en dos o más setígeros **9**

8(7) Parápodos con espinas gruesas, curvas; primer par de branquias ubicado en el primer segmento tentacular (Fig. 3Q, R, T, W) ..... *Cirratulus* Lamarck, 1818
– Parápodos con espinas delgadas, rectas ..... *Fauvelicirratulus* Çinar & Petersen, 2011[4]

9(7) Parápodos sólo con setas capilares; filamentos tentaculares forman series longitudinales (Fig. 5U) ..... *Protocirrineris* Czerniavsky, 1881
– Parápodos con capilares y espinas **10**

10(9) Branquias de posición variable, muy cerca de la base del notópodo en segmentos anteriores, ligeramente desplazadas dorsalmente en los setígeros medios (Fig. 6H) ..... *Timarete* Kinberg, 1866
– Branquias de posición estable, cerca de la base del notópodo en todos los segmentos ..... *Cirriformia* Hartman, 1936

1) *Cirrineris nesiotes* Chamberlin, 1919, fue caracterizado sin palpos ni cirros tentaculares. El género se considera indeterminable (Fauchald 1977) y la descripción no permite ubicar la especie en alguno de los géneros provistos con espinas en ambas ramas parapodiales.
2) *Monticellina* Laubier, 1961 fue remplazado por *Kirkegaardia* Blake, 2016, porque ya había sido usado en otro grupo (Blake 2016).
3) No registrado en la región, pero una especie fue descrita al sur de El Callao, Perú (Blake 2018).
4) La única especie se ubica en el Mediterráneo (Çinar & Petersen 2011)

Claves para especies

Aphelochaeta Blake, 1991[5]

1 Región anterior y posterior con segmentos ensanchados (Fig. 1B, C), región media con segmentos alargados, algunas veces moniliformes (tinción con verde de metilo: prominente banda ventral en tórax, extendiéndose lateralmente hasta el margen anterior de los notópodos) ..... *A. monilaris* (Hartman, 1960) (P)
– Región anterior sin segmentos ensanchados, la posterior con o sin segmentos ensanchados, región media sin segmentos moniliformes (tinción con verde de metilo: sin patrón o no limitado al tórax) **2**

2(1) Segmentos medios rugosos; neurosetas con margen serrado desde el setígero 30–40; extremo posterior ensanchado (Fig. 1E, F) ..... *A. secunda* (Banse & Hobson, 1968) (P Q)
– Segmentos medios lisos; neurosetas con margen liso, si serrado, posteriores al setígero 30; extremo posterior no ensanchado **3**

3(2) Notosetas y neurosetas capilares lisos **4**
– Neurosetas con margen serrado (Fig. 1G), presentes desde el setígero 100 ..... *A. serratiseta* (Banse & Hobson, 1968) (P Q)

4(3) Peristomio anillado, primer par branquial y palpos en el mismo segmento, anterior al primer setígero (Fig. 1D) ..... *A. multifilis* (Moore, 1909) (B, P)
– Peristomio no anillado, palpos insertos en el margen posterior del peristomio .... *A. marioni* (de Saint-Joseph, 1894) (G, C Q)

5) *Aphelochaeta longisetosa* (Hartmann-Schröder, 1959) no está en Pacífico Oriental Tropical; fue descrita como *Tharyx longisetosa* con localidad tipo en Punta Tortuga, Canal Desertores, Chile.

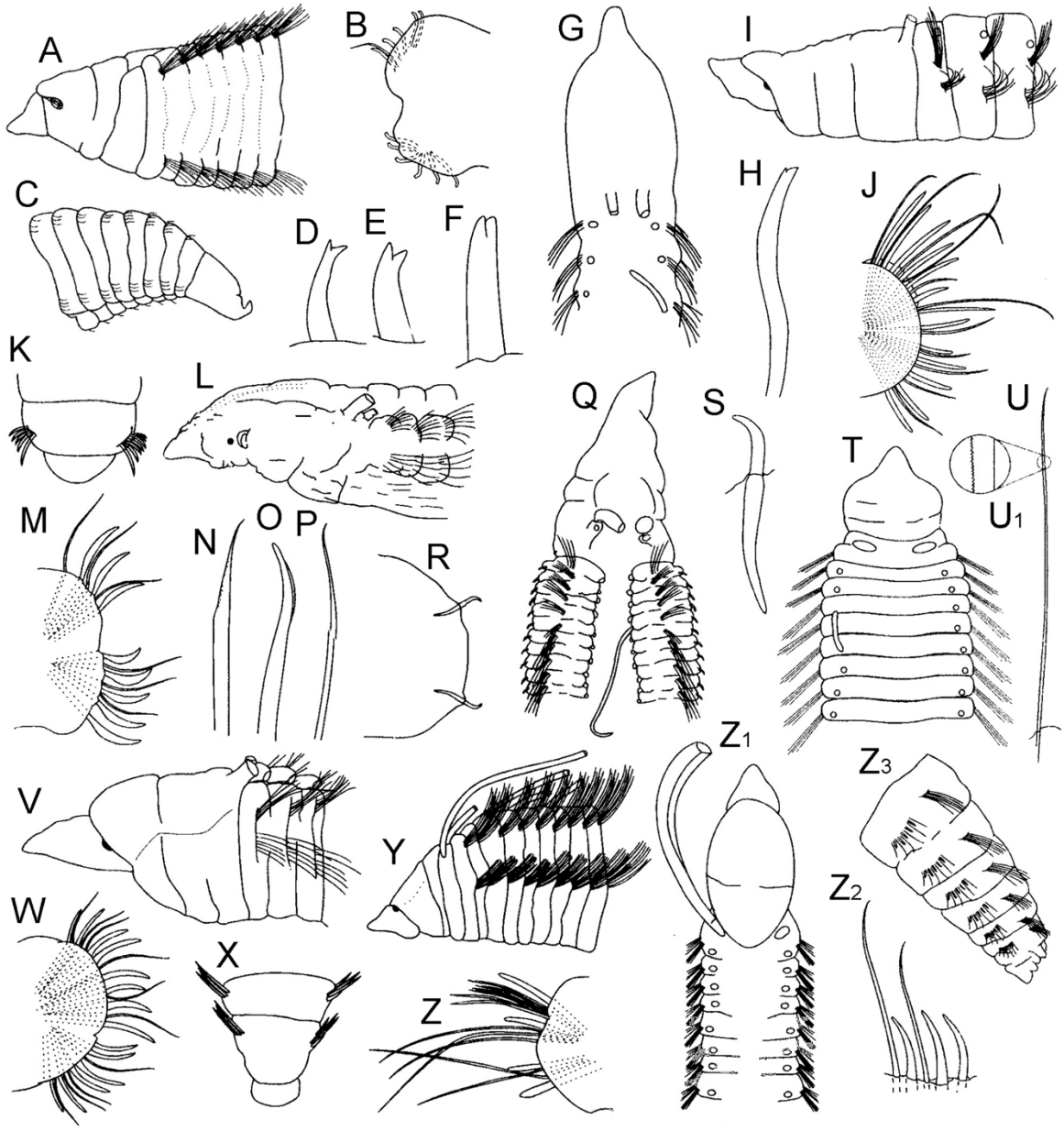


Figura 2. *Caulleriella murilloi*: A) Extremo anterior, VL; B) Parápodo posterior; C) Extremo posterior, VL; D) Espina notopodial; E-F) Espina neuropodial; *C. zetlandica*: G) Extremo anterior, VD; H) Gancho; *Chaetozone acuminata*: I) Extremo anterior, VL; J) Setígero posterior; K) Extremo posterior, VD; *C. acuta*: L) Extremo anterior, VL; M) Parápodo posterior; N) Notoseta capilar oblícua, de la región media; O) Gancho; P) Notoseta de setígero posterior; *C. armata*: Q) Extremo anterior, VD; R) Parápodo posterior; S) Gancho; *C. atlantica*: T) Extremo anterior, VD; U) Notoseta; *C. cimar*: V) Extremo anterior, VL; W) Parápodo posterior; X) Extremo posterior, VD; *C. corona*: Y) Extremo anterior, VL; Z) Parápodo posterior; *C. gracilis*: Z1) Extremo anterior, VD; Z2) Neuropodio posterior; Z3) Extremo posterior, VL.

Caulleriella **Chamberlin, 1919**

1 Con notoespinas aciculares **2**
– Sin notoespinas aciculares, ganchos ligeramente bidentados (Fig. 2H); prostomio y peristomio fusionados (Fig. 2G) ..... *C. zetlandica* McIntosh, 1911 (G Q)

2(1) Neurespinas aciculares desde el setígero 1 ..... **3**
– Neurespinas aciculares desde el setígero 4; base de los palpos un poco proyectada hacia atrás (Fig. 1T); pigidio abocinado (Fig. 1V) ..... *C. minuta* Dean & Blake, 2007 (P)
– Neurespinas aciculares desde el setígero 10; pigidio cónico, no abocinado .....
..... *C. cabbsi* Pocklington & Coates, 2010 (G, C)

3(2) Espina bidentada con diente accesorio reducido **4**
– Espina bidentada con diente accesorio bien desarrollado **7**

4(3) Prostomio corto, aguzado distalmente, palpos insertos en el tercer setígero (Fig. 2A); pigidio con cirro anal (Fig. 2C); sin capilares en los neurópodos posteriores .....
..... *C. murilloi* Dean & Blake, 2007 (P)
– Prostomio largo o corto, palpos insertos en el primer setígero, pigidio sin cirro anal **5**

5(4) Neuroespinas desde el setígero 1 .....**6**
– Neuroespinas desde el setígero 17 ..... *C. hamata* (Hartman, 1948) (B, P Q)

6(5) Notoespinas bidentadas desde el setígero 24 (17-26); pigidio en forma de copa con cuatro lóbulos ..... *C. petersenae* Díaz-Díaz, Cárdenas-Oliva & Liñero-Arana, 2014 (G, C)
– Notoespinas bidentadas desde el setígero 92 (43-88); pigidio cónico unilobulado .....
..... *C. cucula* Dean & Blake, 2007 (P)

7(3) Neurópodos posteriores con capilares **8**
– Neurópodos posteriores sin capilares **9**

8(7) Prostomio triangular, fusionado al peristomio, con un par de ojos, (Fig. 1H); notoespinas desde el setígero 20–21 ..... *C. alata* (Southern, 1914) (P, G, C Q en todas)
– Prostomio corto, cónico, separado del peristomio (Fig. 1W), sin ojos; notoespinas desde el setígero 23 ..... *C. moralesensis* Dean & Blake, 2007 (P)

9(7) Prostomio con ojos; base de palpos no proyectada (Fig. 1J); notoespinas desde el setígero 6–9; neuroespinas desde el setígero 3 .... *C. bioculata* (Keferstein, 1862) (G, C, Q)
– Prostomio sin ojos; base de palpos proyectada posteriormente (Fig. 1O); notoespinas desde el setígero 12–23; neuroespinas desde el setígero 1 .....*C. dulcensis* Dean & Blake, 2007 (P)

Chaetozone **Malmgren, 1867**

1 Setígeros posteriores con notoespinas aciculares en una hilera **2**
– Setígeros posteriores con notoespinas aciculares en doble hilera (Fig. 3G) .....
..... *C. nicoyana* Dean & Blake, 2007 (P)

2(1) Setas capilares con el margen ligeramente serrado (Fig. 2U, U_1) .....
..... *C. atlantica* McIntosh, 1885 (G, C)
– Setas capilares con margen liso **3**

3(2) Prostomio con una línea transversa de 5 ocelos a cada lado (Fig. 3D) .... *C. multioculata* Hartman, 1961 (B, P)
– Prostomio sin ocelos, o si presentes, no más de un par ni en línea lateral transversa **4**

4(3) Segmentos posteriores con espinas formando una cintura parcial o total alrededor del segmento **5**
– Segmentos posteriores con número variable de espinas, sin formar una cintura alrededor del segmento **10**

5(4) Segmentos posteriores con 10–12 espinas a cada lado **6**
– Segmentos posteriores con 15 o más espinas de punta redonda a cada lado (Fig. 3L); palpos y primer par de branquias emergen antes del primer setígero (Fig. 3J) .... *C. setosa* Malmgren, 1867 (P Q)

6(5) Peristomio con cresta medio-dorsal que alcanza los primeros setígeros; primer segmento aqueto y branquífero **7**
– Peristomio sin cresta medio-dorsal media; primer segmento setígero y branquífero **8**

7(6) Con un par de ojos laterales (Fig. 2Y); neuroespinas aciculares desde el setígero 1–2; cresta peristomial continua sobre el setígero 1 .... *C. corona* Berkeley & Berkeley, 1941[6] (P)
– Sin ojos laterales (Fig. 3A); neuroespinas aciculares desde setígeros de la región media, algunas con constricción media (Fig. 3C); cresta peristomial continua sobre el setígero 2 ... . *C. hedgpethi* Blake, 1996 (B)

8(6) Con ojos laterales (Fig. 2L); peristomio irregularmente bianulado, sin extensión anterior; notoespinas aciculares desde el setígero 55–60 ..... *C. acuta* Banse & Hobson, 1968 (P Q)
– Sin ojos laterales; peristomio centralmente trianulado, con una proyección anterior, dorsal, solapa la mitad del prostomio **9**

9(8) Tercer anillo peristomial casi dos veces más largo que el segundo (Fig. 2I); notoespinas aciculares desde los setígeros 26–29; neuroespinas aciculares desde los setígeros 21–28 .... *C. acuminata* Dean & Blake, 2007 (P)
– Tercer anillo peristomial tan largo como el segundo (Fig. 2V); notoespinas aciculares desde el setígero 62; neuroespinas aciculares desde el setígero 39 .... *C. cimar* Dean & Blake, 2007 (P)

10(4) Prostomio y peristomio fusionados, formando una estructura anterior cordiforme (Fig. 3M) diferenciada del primer setígero, éste es de mayor longitud que los siguientes; palpos emergen entre la división del primer setígero y la estructura anterior cordiforme .... *C. spinosa* Moore, 1903 (B, P)
– Prostomio y peristomio diferenciados; setígeros de similar longitud; espinas aciculares presentes desde segmentos posteriores **11**

11(10) Palpos y branquias desplazados mediodorsalmente (Fig. 2Q); notoespinas presentes desde la región media del cuerpo; neuroespinas posteriores marcadamente falcadas (Fig. 2S) ..... *C. armata* Hartman, 1963 (B, P)
– Palpos y branquias laterales, no desplazados mediodorsalmente (Fig. $2Z_1$); notoespinas restringidas a los setígeros terminales o prepigidiales; neuroespinas posteriores ligeramente falcadas (Fig. $2Z_2$) ..... C. *gracilis* (Moore, 1923) (B, P)

6) Exótica en el Atlántico nororiental (Le Garrec *et al.* 2017).

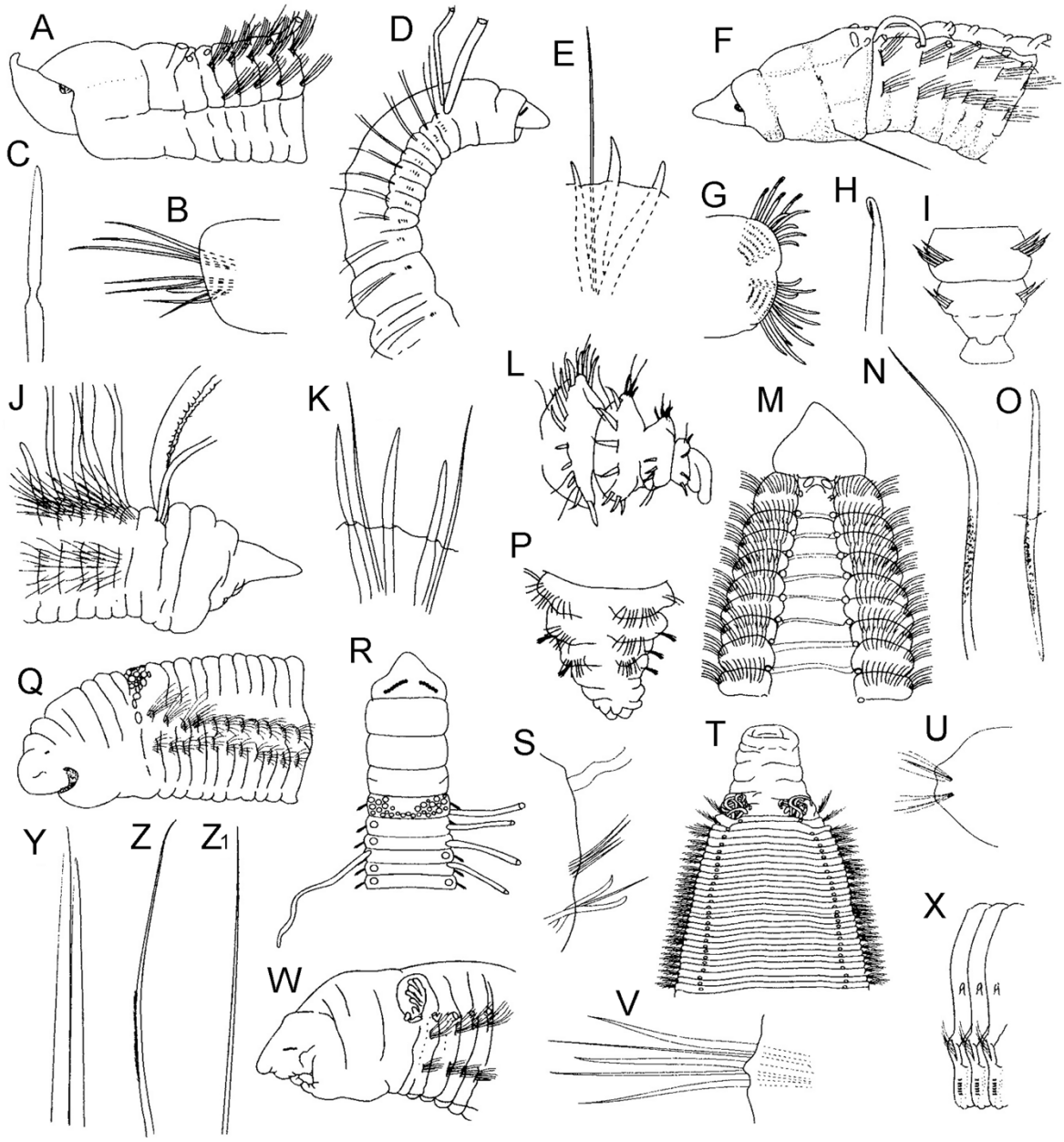


Figura 3. *Chaetozone hedgpethi*: A) Extremo anterior, VL; B) Parápodo posterior; C) Espina acicular; *C. multioculata*: D) Extremo anterior, VL; E) Neurópodo de la región media; *C. nicoyana*: F) Extremo anterior, VL; G) Setígero posterior, H) Espina; I) Extremo posterior, VD; *C. setosa*: J) Extremo anterior, VL; K) Espinas posteriores; L) Extremo posterior, VL; *C. spinosa*: M) Extremo anterior, VD; N) Notoseta de setígero anterior; O) Espina; P) Extremo posterior, VD; *Cirratulus cingulatus*: Q) Extremo anterior, VL; *C. cirratus*: R) Extremo anterior, VD; S) Parápodo posterior; *C. hedgpethi*: T) Extremo anterior, VD; U) Parápodo posterior; V) Neurópodo de parápodo posterior, *C. robustus*: W) Extremo anterior, VL; X) Tres parápodos del tercio anterior del cuerpo; *C. sinincolens*: Y) Seta acicular; Z-Z_1) Notosetas.

Cirratulus **Lamarck, 1818**[7]

1 Grupos de cirros tentaculares fusionados dorsalmente **2**
– Grupos de cirros tentaculares separados medialmente **4**

2(1) Neurospinas desde los setígeros 6–11; notoespinas desde los setígeros 10–15; ojos en hileras laterales, cada una con 5–8 ojos (Fig. 3R) ..... *C. cirratus* (Müller, 1776) (P Q)
– Neurospinas desde el setígero 30 o posteriores **3**

3(2) Ojos en dos hileras laterales, cada una 5–6 ocelos; peristomio penta- o hexa-anillado (Fig. 3Q) ..... *C. cingulatus* Johnson, 1901 (P Q)
– Ojos en una hilera continua con 30–50 ocelos; peristomio tetra- o penta-anulado .... *C. revillagigedoensis* Rioja, 1960 (P)
4(1) Prostomio con ojos **5**
– Prostomio sin ojos **6**

5(4) Neurospinas desde el setígero 19–20 (Figs. 3V, 4B–D); ojos en dos hileras laterales, cada una con 4–6 ocelos (Figs. 3W, 4A) ..... *C. spectabilis* (Kinberg, 1866)[8] (P Q)
– Neurospinas desde el setígero 25; ojos en una hilera continua con unos 22 ocelos .... *C. exuberans* Chamberlin, 1919 (P)
6(4) Peristomio con anulaciones bien definidas **7**
– Peristomio con anulaciones mal definidas (Fig. 3T); setígeros posteriores con tres neuroespinas (Fig. 3V) ..... *C. hedgpethi* Hartman, 1951 (G, C)

7(6) Peristomio con tres anulaciones; neuroespinas desde el setígero 55; setígero 1 de la misma anchura que el peristomio ..... *C. megalus* Chamberlin, 1919 (P)
– Peristomio con 5–6 anulaciones; neuroespinas desde setígeros posteriores (75) (Fig. 3Y); setígero 1 mucho más ancho que el peristomio .....*C. sinincolens* Chamberlin, 1919 (P)

7) McIntosh (1885) describió *C. assimilis* de Bermuda, con un fragmento anterior asociado a las setas de un anfinómido. La descripción es incompleta y sólo ilustra las espinas neuropodiales y notosetas. El autor comenta que la especie es muy parecida a *C. borealis*, registrada por Petersen (1991) para el Gran Caribe, y que difiere por tener setas más cortas y diferente distribución de los ojos y pigmentación. Es posible que los ejemplares registrados como *C. borealis* se traten realmente de *C. assimilis,* pero ello amerita la revisión de ambos materiales.
8) Incluye *C. robustus* Johnson, 1901 según Hartman (1948:111).

Cirriformia **Hartman 1936**[9]

1 Cirros tentaculares en el setígero 2 (Fig. 4H) ..... *C. afer* (Ehlers 1908) (P Q)
– Cirros tentaculares surgen posteriores al setígero 2 ..... **2**

2(1) Neurospinas desde setígeros 2–8 ..... **3**
– Neurospinas desde los setígeros 10–25 ..... **4**
– Neurospinas desde los setígeros 34-40; notospinas desde el setígero 45; 20–25 tentáculos por lado **5**

3(2) Tres cirros tentaculares por lado, en setígero 4; neurospinas desde el setígero 8, mayores que notospinas ..... *C. capillaris* (Verrill, 1900) (G)
– Muchos cirros tentaculares por lado, en setígero 4–5, o 6–8; neurospinas en el setígero 2-4, menores que notospinas ..... *C. tortugaensis* (Augener, 1922) (epitoca) (G)

4(2) Cirros tentaculares en setígeros 3–4, o 4–5; notospinas desde los setígeros 31–42 .... *C. chicoi* Magalhães, Seixas, Paiva & Elías, 2014 (G)
– Cirros tentaculares en setígeros 5–6; sin notospinas ..... *C. pygidia* (Treadwell, 1936) (G)

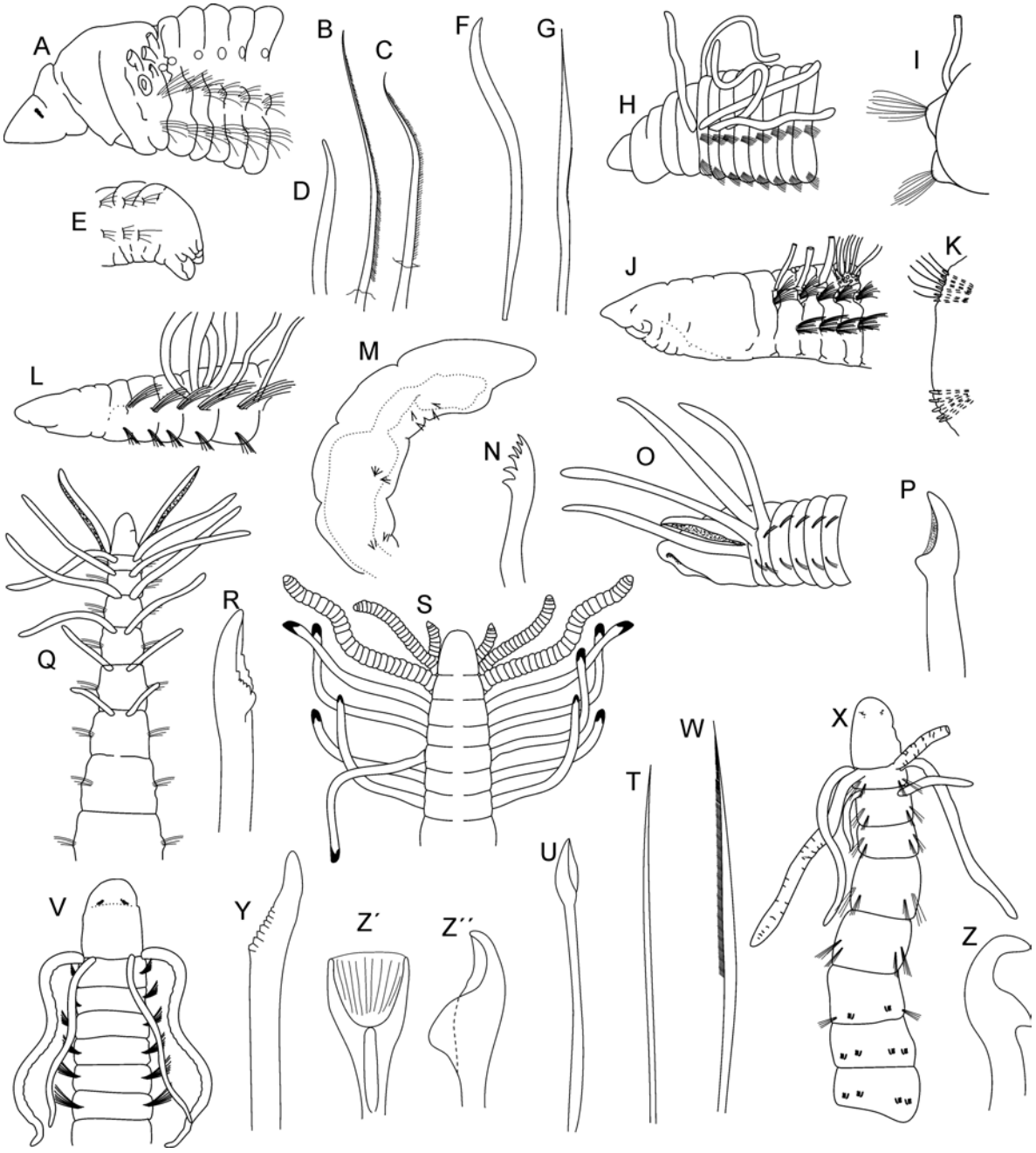


Figura 4. *Cirratulus spectabilis*: A) Extremo anterior, VL; B-C) Notosetas; D) Gancho; E) Extremo posterior, VL; *Cirrhineris nesiotes*: F) Gancho; G) Notoseta; *Cirriformia afer*: H) Extremo anterior, VL; I) Parápodo medio; *C. spirabranchia*: J) Extremo anterior, VL; K) Parápodo posterior: *C. violacea*: L) Extremo anterior, VL; *Ctenodrilus serratus* M) Extremo anterior, VL; N) gancho multidentado; *Dodecaceria capensis*: O) Extremo anterior, VD; P) Espina; *D. concharum*: Q) Extremo anterior, VL; R) Espina; *D. coralii*: S) Extremo anterior, VD; T) Notoseta; U) Espina; *D. diceria*: V) Extremo anterior, VD; W) Gancho; *D. laddi*: X) Extremo anterior, VD; Y) Notoseta; Z) Gancho anterior, VL; Z´) Gancho del setígero 16, VF; Z´´) Gancho posterior.

5(2) Notospinas y neurospinas amarillas; cirros tentaculares en setígeros 5–6 o 6–7 .... *C. capixabensis* Magalhães, Seixas, Paiva & Elías, 2014 (G)

– Notospinas y neurospinas pardas; cirros tentaculares en setígeros 7–8, u 8–9 .... *C. spirabrancha* (Moore, 1904) (B, P)

9) *Cirriformia polytricha* (Schmarda, 1861) fue registrada para el Golfo de California, pero su presencia en la región es cuestionable porque fue descrita del litoral central de Chile. *Cirriformia violacea* Westheide, 1981, descrita de Islas Galápagos, pertenece a *Protocirrinereis* Czerniavsky, 1881 porque carece de espinas en ambas ramas parapodiales y está en esa clave.

Dodecaceria **Örsted, 1843**
(Modificada de Aguilar-Camacho & Salazar-Vallejo 2011)

1 Con 1–2 pares de branquias **2**
– Con más de 4 pares de branquias **3**
2(1) Espinas con dientes subdistales (Fig. 4W); 1 par de branquias (Fig. 4V) .... *D. diceria* Hartman, 1951 (G, C)
– Espinas con forma de pie en punta (Fig. 4Z); 2 pares de branquias (Fig. 4X) .... *D. laddi* Hartman, 1954 (P Q)
3(2) Branquias de tamaño similar o progresivamente menores posteriormente **4**
– Branquias en dos tamaños diferentes, posteriores menores que las anteriores **8**

4(3) Primer segmento branquial con un par de branquias **5**
– Primer segmento branquial con dos pares de branquias (Fig. 4O); setígero 1 sin notosetas, notoganchos desde el setígero 10–13, neuroganchos desde el 8–11 ....*D. capensis* Day, 1961 (P Q)

5(4) Palpos laterales (bases no visibles dorsalmente) **6**
– Palpos dorsales (bases visibles dorsalmente); ganchos desde el setígero 7–8; con 4–8 pares de branquias; con capilares en todos los segmentos; branquias arregladas medio-dorsalmente (Fig. 4Q) .....*D. concharum* Örsted, 1843 (P, G, C Q en todas)

6(5) Con 4 pares de branquias; notoganchos desde el setígero 11–12, neuroganchos desde el setígero 9–10, con punta de cuchara (Fig. 5K); branquias arregladas en forma de V invertida (Fig. 5H) ..... *D. pulchra* Day, 1955 (G, C Q)
– Con 7–9 pares de branquias (Fig. 4S) **7**

7(6) Con 7 pares de branquias; perfora en corales; ..... *D. coralii* (Leidy, 1855) (G, C)
– Con 9 pares de branquias (Fig. 5F); perfora en roca caliza ....*D. pacifica* (Fewkes, 1889) (B, P)

8(3) Primer segmento branquial con un par de branquias; notoganchos desde el setígero 14–19, neuroganchos desde el setígero 13–18; con 12 pares de branquias .... *D. carolinae* Aguilar-Camacho & Salazar-Vallejo, 2011 (G, C)
– Primer segmento branquial con dos pares de branquias; ganchos desde el setígero 8, con 7–14 pares de branquias (Fig. 5A) ..... *D. opulens* Gravier, 1908 (P)

Kirkegaardia Blake, 2016

1 Prostomio corto **2**
– Prostomio largo **5**

2(1) Prostomio con punta aguzada (Fig. 5P), triangular; neurosetas capilares, finamente denticuladas desde el setígero 22 ..... *K. cryptica* Blake, 1996 (B, P)
– Prostomio con punta roma, cónico (Fig. 5N, O) **3**

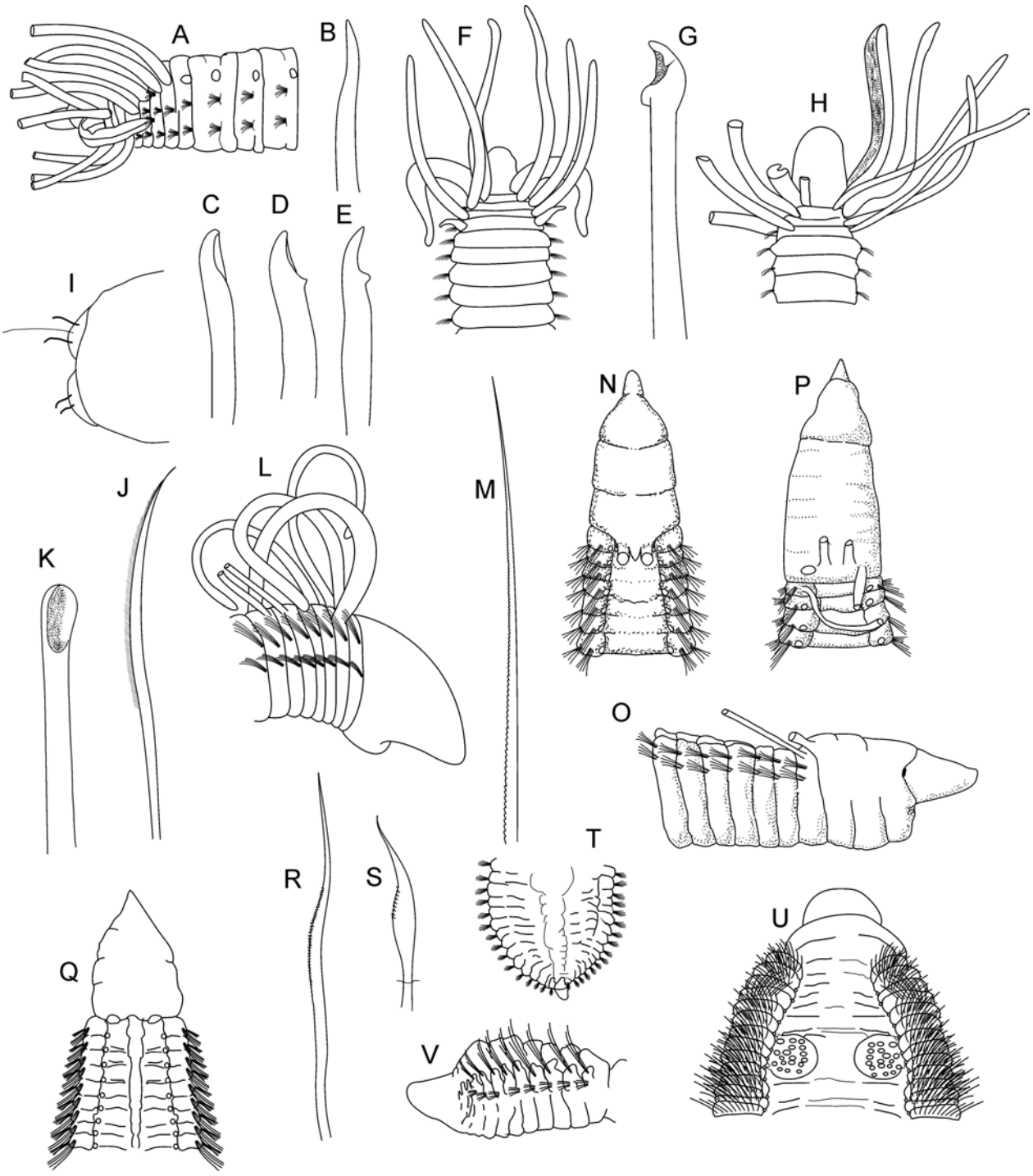


Figura 5. *Dodecaceria opulens*: A) Extremo anterior, VL; B) Notoespina del setígero 21; C) Neuroespina del setígero 21; D) Notoespina de setígero 64; E) Neuroespina del setígero 64; *D. pacifica*: F) Extremo anterior, VD; G) Gancho; *D. pulchra*: H) Extremo anterior VD; I) Parápodo medio; J) Notoseta; K) Espina; *Kirkegaardia annulosa*: L) Extremo anterior, VL; M) Notoseta serrada; *K. antelaxa*: N) Extremo anterior; *K. carrikeri*: O) Extremo anterior, VL; *K. cryptica*: P) Extremo anterior, VD; *K. tesselata*: Q) Extremo anterior, VD; R-S) Neurosetas denticuladas; T)Extremo posterior, VV; *Protocirrineris socialis*: U) Extremo anterior, VD; V)Extremo posterior, VL.

3(2) Neurosetas pectinadas con dientes largos desde el setígero 34 .... *K. antelaxa* (Dean & Blake 2009) (P)
– Neurosetas subdistalmente expandidas **4**
– Neurosetas capilares finamente denticulados desde el setígero 90 .... *K. setosa* (Dean & Blake, 2009) (P)

4(3) Neurosetas con dentículos finos desde el setígero 14 ... *K. tesselata* (Hartman, 1960) (B, P)
– Neurosetas con dentículos gruesos desde el setígero 50 ....*K. annulosa* (Hartman, 1965)[10] (G, C)

5(1) Prostomio con punta aguzada, triangular **6**
– Prostomio con punta roma, cónico; neurosetas subdistalmente expandidas con dentículos finos desde el setígero 31–33 .....*K. carrikeri* (Dean & Blake, 2009) (P)

6(5) Tórax sin depresión ni rebordes dorsales **7**
– Tórax con depresión dorsal y reborde dorsal; neurosetas capilares con dentículos gruesos desde los setígeros 22–33 ..... *K. acunai* (Dean & Blake, 2009) (P)

7(6) Neurosetas capilares con dentículos gruesos desde los setígeros 22–24 .... *K. elongata* (Dean & Blake, 2009) (P)
– Neurosetas capilares con dentículos finos desde el setígero 41 .... *K. giribeti* (Dean & Blake, 2009) (P)

10) Según Blake (1991:24), sería sinónimo menor de *K. dorsobranchialis* (Kirkegaard, 1956), pero las consideró diferentes posteriormente (Blake 2016:14); *K. annulosa* (Hartman, 1965), descrita del Gran Caribe (ver la figura 5L–M) y registrada cuestionablemente para el litoral Pacífico de México.

Protocirrinereis **Czerniavsky, 1881**

1 Prostomio cónico o romo, tan largo como ancho; cirros tentaculares en setígeros 5–7, en 1–4 series longitudinales; formas mayores ..... *P. socialis* Blake, 1996 (P)
– Prostomio cónico, dos veces más largo que ancho; cirros tentaculares en setígeros 3–4, en una serie; formas intersticiales ..... *P. violacea* (Westheide, 1981) (P)

Tharyx **Webster & Benedict, 1887**

1 Setas capilares geniculadas y espinas con forma de hoz, presentes sólo en el neuropodio .... *T. acutus* Webster & Benedict, 1887 (G, C)
– Setas capilares con la hoja expandida en la porción media, ganchos ligeramente inflados, presentes tanto en el noto como en el neuropodio .... *T. parvus* E. Berkeley, 1929 (P; G, C Q en todas)

Timarete **Kinberg, 1866**

1 Con 2–5 branquias por segmento (Fig. 6H) ..... *T. perbranchiata* (Chamberlin, 1918) (P)
– Con un par de branquia por segmento **2**

2(1) Setígeros posteriores con espinas en ambas ramas **3**
– Setígeros posteriores con espinas sólo en neurópodo **5**

3(2) Branquias laterales en la porción anterior del cuerpo (Fig. 6F), desplazadas más dorsalmente desde los setígeros 30–35 ..... *T. luxuriosa* (Moore, 1904) (B, P)
– Branquias no desplazadas, mantienen su posición a lo largo del cuerpo **4**

4(3) Cuerpo de color uniforme (Fig. 6A), verde pálido; branquias de color uniforme .... *T. caribous* (Grube, 1856) (G, C)
– Cuerpo con manchas negras (Fig. 6J); branquias con bandas oscuras .... *T. punctata* (Grube, 1859)[11] (G, C; P Q)

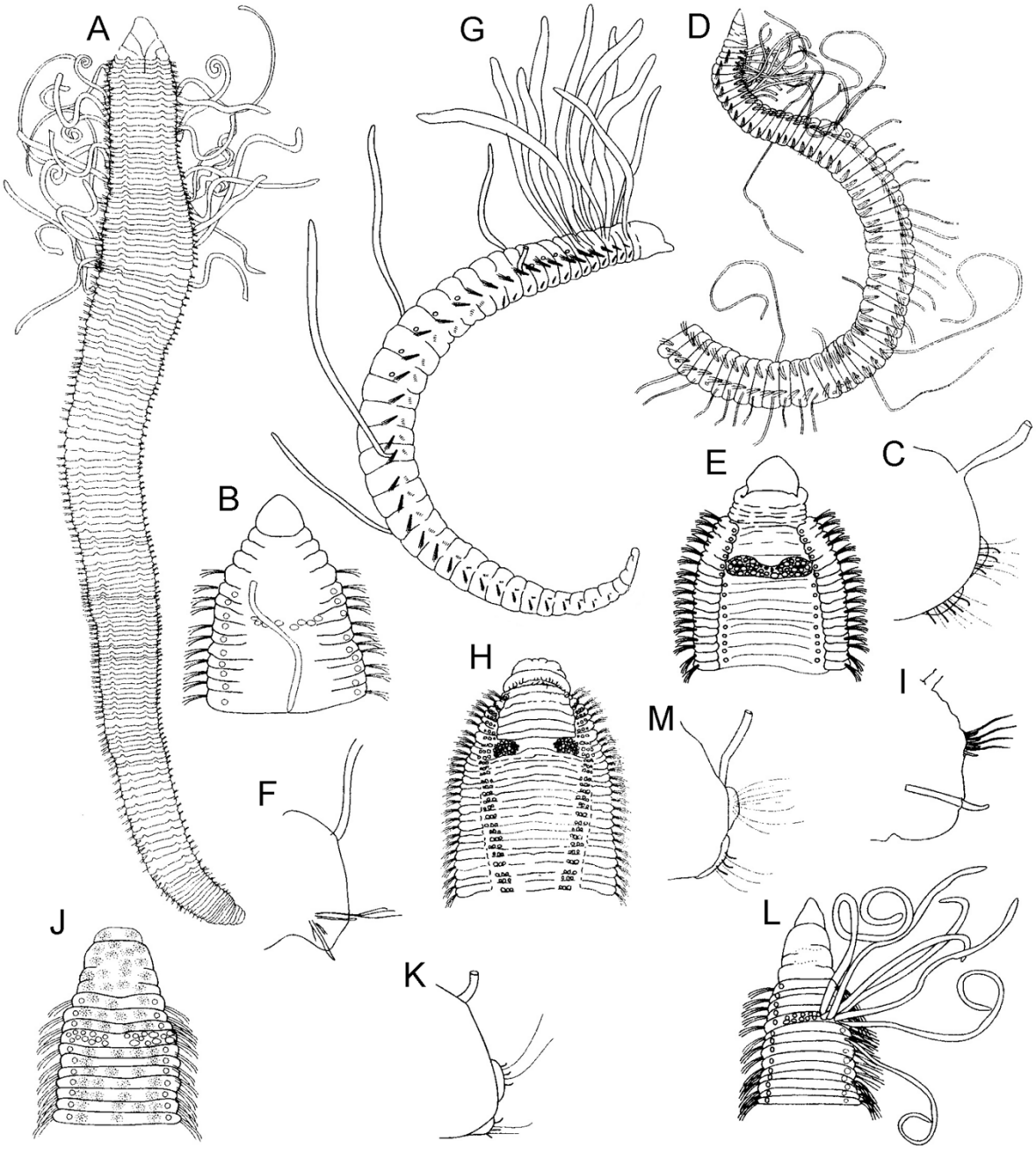


Figura 6. *Timarete caribous*: A) Ejemplar completo, VV; *T. filigera*: B) Extremo anterior, VD; C) Parápodo medio; *T. grandis*: D) Extremo anterior, VL; *T. julianae*: E) Ejemplar completo, VL; *T. luxuriosa*: F) Extremo anterior, VD; G) Parápodo medio; *T. perbranchiata*: H) Extremo anterior, VD; I) Parápodo medio; *T. punctata*: J) Extremo anterior, VD; K) Parápodo medio; *T. tentaculata*: L) Extremo anterior, VD; M) Parápodo medio.

5(2) Branquias muy delgadas **6**
– Branquias muy gruesas, surgen a menor distancia del notópodo que la distancia interamal (Fig. 6M) ..... *T. tentaculata* (Montagu, 1808) (G, C, B, P Q en todas)

6(5) Cuerpo incoloro (Fig. 6E), pequeño; espinas desde el setígero 5 (ambientes salobres) .... *T. julianae* Wesenberg-Lund, 1958 (G, C)
– Cuerpo verde amarillento, masivo; espinas después del primer tercio corporal en los adultos, en juveniles desde el notópodo 19, y neurópodo 35 (ambientes marinos) .... *T. grandis* (Verrill, 1873) (G, C)
– Cuerpo oscuro, tamaño variable, espinas en el primer tercio corporal **7**

7(6) Cuerpo pardo uniforme; cirros y branquias amarillos o naranja .... *T. filigera* (delle Chiaje, 1828) (G, C Q)
– Cuerpo negro anteriomente, cirros y branquias de color negro, vientre incoloro .... *T. tortugaensis* (Augener, 1922) (G, C)

11) El nombre *Cirratulus niger* Hartman, 1939 fue basado en ejemplares de Isla Socorro, aunque en la distribución se colaron Panamá y otras localidades del Pacífico mexicano. Se consideró que era un sinónimo menor de *T. punctata* (Grube, 1859), descrito de las Antillas menores, por lo que la especie del Pacífico necesita ser descrita. Especialmente porque *C. niger* fue introducido como un nombre para reemplazar un homónimo menor (Hartman, 1939:17, 18), descrito de Puerto Rico por Treadwell, que sería sinónimo menor de *T. punctata*.

Estudios futuros

Durante la última década los estudios sobre el grupo se han intensificado, las extensas revisiones realizadas por Blake especialmente de sobre especies bitentaculadas se suman los trabajos de Lezzi, Elias, Rivero, Saracho-Botero, Cinar, Chambers, Magalhaes, entre otros, que han permitido conocer aún más sobre la diversidad, ecología y biología del grupo, y resolver algunos problemas taxonómicos. ,. La familia es rica en géneros y especies, y también puede ser abundante en fondos mixtos o areno-fangosos, por lo que deviene atractivo para estudios finos sobre la ecología trófica, en relación con la mineralización de la materia orgánica, así como para estudiar su biología reproductiva. Entre las especies asociadas a sustratos calcáreos, merece evaluarse su papel como perforadores, asociadas a las especies de otras familias de poliquetos, porque destruyen las rocas costeras y podrían invadir también piedras coralinas, o como en el caso algunas especies de *Dodecaceria* que perfora las conchas de moluscos (Rozbaczylo *et al*., 2007).

Agradecimientos

En la primera edición agradecimos al Dr. Ildefonso Liñero-Arana y a un revisor anónimo por sus observaciones para mejorar esta contribución. El Sr. José Santos, bibliotecario de Ecosur-Chetumal, consiguió algunos artículos de difícil acceso. Esa contribución se realizó con respaldo parcial del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La nueva edición se mejoró por la revisión cuidadosa del Dr. Rodolfo Elías. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Bellan G. 1980. Relationship of pollution to rocky substratum polychaetes on the French Mediterranean coast. Mar Poll Bull 11: 318-321.

Bellan G, Desrosiers G & Willsie A. 1988. Use of an annelid pollution index for monitoring a moderately polluted littoral zone. Mar Poll Bull 19: 662-665.

Binard A & Jeener R. 1929. Morphologie du lobe préoral des polychètes. Rec Inst Zool Torley-Rousseau 2: 118–240.

Blake JA. 1975. The larval development of Polychaeta from the Northern California coast, 1. *Cirriformia spirabrancha* (Family Cirratulidae). Trans Am Micr Soc 94: 1798–188.

Blake JA. 1991. Revision of some genera and species of Cirratulidae (Polychaeta) from the western North Atlantic. Ophelia Suppl 5: 17–30.

Blake JA. 1996. Family Cirratulidae Ryckholdt (sic), 1851, including a revision of the genera and species from the Eastern North Pacific. *In:* Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds.), Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel, 6. The Annelida, Part 3. Santa Barbara Mus Nat Hist, Santa Barbara, California, pp. 263–384.

Blake JA. 2007 (2006). New species and records of deep-water Cirratulidae (Polychaeta) from off northern California. Sci Mar 70S3 (Suppl. 5): 45–57.

Blake JA. 2016. *Kirkegaardia* (Polychaeta, Cirratulidae), new name for *Monticellina* Laubier, preoccupied in the Rhabdocoela, together with new records and descriptions of eight previously known and sixteen new species from the Atlantic, Pacific and Southern Oceans. Zootaxa 4166:1–93.

Blake JA. 2018. Bitentaculate Cirratulidae (Annelida, Polychaeta) collected chiefly during cruises of the R/V Anton Bruun, USNS Eltanin, USCG Glacier, R/V Hero, RVIB Nathaniel B. Palmer, and R/V Polarstern from the Southern Ocean, Antarctica, and off Western South America. Zootaxa 4537:1-130.

Blake JA & Magalhães W. 2019. Cirratulidae Ryckholt, 1851. In: Zoology Online (n.d.). Berlin,

Bleidorn C, Vogt L & Bartolomaeus T. 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. Mol Phyl Evol 29:279–288

Caullery M & Mesnil F. 1898. Les formes épitoques et l'évolution des cirratuliens. Ann Univ Lyon 39:1–200.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the *Albatross* Tropical Pacific Expedition, 1891–1905. Mem Mus Comp Zool, Harv Univ 48:1–514, 80 plates.

Chambers SJ. 2000. A redescription of *Chaetozone setosa* Malmgren, 1867 including a definition of the genus, and a description of a new species of *Chaetozone* (Polychaeta: Cirratulidae) from the northeast Atlantic. Bull Mar Sci 67: 587–596.

Chambers SJ & Woodham A. 2003. A new species of *Chaetozone* (Polychaeta: Cirratulidae) from deep water in the northeast Atlantic, with comments on the diversity of the genus in cold northern waters. Hydrobiologia 496: 41–48.

Çinar ME & Petersen ME. 2011. Re-description of *Cirratulus dollfusi* (Polychaeta: Cirratulidae), and *Fauvelicirratulus* as a new genus. J Mar Biol Ass UK 91:415–418.

Croquer A, Bone D, Bastidas C, Ramos R. & Garcıa E. 2016. Monitoring coastal pollution associated with the largest oil refinery complex of Venezuela. PeerJ 4:e2171

Dean HK. 2008. The use of polychaetes (Annelida) as indicator species of marine pollution: a review Rev Biol Trop 56 (4):11-38,

Dean HK & Blake JA. 2007. *Chaetozone* and *Caulleriella* (Polychaeta: Cirratulidae) from the Pacific Coast of Costa Rica, with description of eight new species. Zootaxa 1451:41–68.

Dean HK & Blake JA. 2009. *Monticellina* (Polychaeta: Cirratulidae) from the Pacific coast of Costa Rica with descriptions of six new species. Zoosymposia 2:105–126.

Díaz-Díaz O & Liñero-Arana I. 2004. Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) de la región Oriental de Venezuela. Bol Inst Oceanogr, Univ Oriente 43: 3–10.

Díaz–Díaz O & Rozbaczylo N. 2019. Familia Cirratulidae Ryckholt, 1851. 34–46; *In:* Díaz–Díaz O & Rozbaczylo N (eds.). Poliquetos bentónicos en Chile y su relación con indicadores de estado ecológico. Santiago, Chile, 131pp.

Díaz–Díaz O & Rozbaczylo N. 2019. Familia Cirratulidae Ryckholt, 1851: 134–146; *In:* Diaz–Díaz, O. & N. Rozbaczylo (eds.). Poliquetos bentónicos en Chile asociados a hábitats vulnerables. Santiago, Chile, 204 pp.

Díaz-Díaz O, Cárdenas-Oliva A & Liñero-Arana I. 2014. *Caulleriella petersenae* n. sp. and two new records of Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela Bol Invest Mar Cost 43:345-355.

Doner SA & Blake JA. 2006. New species of Cirratulidae (Polychaeta) from the northeastern United States. Sci Mar 70(Suppl. 3):65–73.

Elías R & Rivero MS. 2008. Two new species of *Caulleriella* (Polychaeta: Cirratulidae) from Argentina. Iheringia Ser Zool 98:225–230.

Elías R & Rivero MS. 2009. Two new species of Cirratulidae (Polychaeta) from Argentine Sea (SW Atlantic). Zoosymposia 2:139–148.

Elías R, Saracho-Bottero MA & Simon CA. 2019a. *Protocirrineris* (Polychaeta:Cirratulidae) in South Africa and description of two new species. Rev Biol Trop 67(S5):70-80.

Elias R, Saracho-Bottero M & Magalhães W. 2019b. Two new species of *Protocirrineris* (Polychaeta: Cirratulidae) from Brazil. Rev Biol Trop 67. 81-91.

Elías R, Palacios JR, Rivero MS & Vallarino EA. 2005. Short-term responses to sewage discharge and storms of subtidal sand-bottom macrozoobenthic assemblages off Mar del Plata City, Argentina (SW Atlantic). J Sea Res 53: 231-242.

Elías R, Palacios JR, Rivero MS & Vallarino EA. 2006. Sewage-induced disturbance on polychaetes inhabiting intertidal mussel beds of *Brachidontes rodriguezii* off Mar del Plata (SW Atlantic, Argentina). Sci Mar 70S3:187-196.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA Cty, Sci Ser 28:1–190.

George JD & Petersen M. 1991. The validity of the Genus *Zeppelina* Vaillant (Polychaeta: Ctenodriliidae). Ophelia Suppl 5:89–100.

Gibbs PE. 1971. A comparative study of reproductive cycle in four polychaetes belonging to the family Cirratulidae. J Mar Biol Ass UK 51:745–769.

Gibbs PE, Langston WJ, Burt GR & Pascoe PL. 1983. *Tharyx marioni* (Polychaeta): a remarkable accumulator of arsenic. J Mar Biol Ass UK 63:313–325.

Gibson PH & Clark RB. 1976. Reproduction of *Dodecaceria caulleryi* (Polychaeta: Cirratulidae). J Mar Bio Ass UK 56:649–674.

Glémarec M& Hily C. 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. Act Oecol Appl 2:139-150.

Hartman O. 1939. The polychaetous annelids collected on the Presidential Cruise of 1938. Smithson Misc Coll 98(13):1–22.

Hartman O. 1948. The marine annelids erected by Kinberg with notes on some other types in the Swedish State Museum. Ark Zool 42A(1):1-156.

Hartman O. 1960. Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins off southern California. *In:* Hartman O & J L Barnard, The benthic fauna of the deep basins off southern California, 2. Allan Hancock Pac Exped 22(2):69–215.

Hiscock K, Langmead O, Warwick R & Smith A. 2005. Identification of seabed indicator species to support implementation of the EU Habitats and Water Framework Directives. Second edition. Marine Biological Association. JNCC Contract F90-01-705. 77 pp.

Hutchings P & Kupriyanova E. 2018. Cosmopolitan polychaetes - fact or fiction? Personal and historical perspectives. Invert Syst 32:1-9.

Jumars PA. 1975. Target species for deep-sea studies in ecology, genetics, and physiology. Zoo J Linn Soc 57: 341–348.

Le Garrec V, Grall J, Chevalier C, Guyonnet B, Jourde J, Lavesque N, Bonifácio P & Blake JA. 2017. *Chaetozone corona* (Polychaeta, Cirratulidae) in the Bay of Biscay: a new alien species for the North-east Atlantic waters? J Mar Biol Ass UK 97:433–445.

Lezzi M. 2017. *Caulleriella mediterranea*, a new species of polychaete (Annelida: Cirratulidae) from the central Mediterranean Sea. Eur Zool J 84.

Lezzi M, Çinar ME & Giangrande A. 2016 (2015). Two new species of Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) from the southern coast of Italy. Mar Biodiver. 46(3): 81–686.

Magalhães WF & Bailey-Brock JH. 2013. A new species of *Protocirrineris* (Polychaeta: Cirratulidae) from Hawaii including a redescription of the New Zealand *Protocirrineris nuchalis*. New Zeal J Zool 40(3):196-204

Magalhães WF, Seixas V, Paiva P & Elias R. 2014. The Multitentaculate Cirratulidae of the Genera *Cirriformia* and *Timarete* (Annelida: Polychaeta) from Shallow Waters of Brazil. PLoS ONE. 9:e112727.

McIntosh WC. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by HMS Challenger during the years 1873–76. Challenger Rep 12:1–554.

Milanovich FP, Spies R, Guram MS & Sykes EE. 1976. Uptake of copper by the polychaete *Cirriformia spirabrancha* in the presence of dissolved yellow organic matter of natural origin. Est Coast Shelf Sci 4:585–588.

Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ. 2019. Progress and perspectives in the Discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. Helgol Mar Res 73: 4.

Pearson TH & R Rosenberg. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 16:229-311.

Petersen ME. 1991. A review of asexual reproduction in the Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) with redescription of *Cirratulus gayheadius* (Hartman, 1959), new combination, and emendation or reinstatement of some cirratulid genera. Bull Mar Sci 48: 592.

Petersen ME. 1999. Reproduction and development in Cirratulidae (Annelida: Polychaeta). Hydrobiologia 402:107–128.

Petersen ME & George JD. 1991. A new species of *Raricirrus* from northern Europe, with notes on its biology and discussion of the affinities of the genus (Polychaeta: Ctenodrilidae). Ophelia Suppl 5:1–723

Pocklington P & Wells PG. 1992. Polychaetes. Key taxa for marine environmental quality monitoring. Mar Poll Bull 24:593-598.

Pocklington P & Coates KA. 2010. Three new species of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Bermuda. Proc Biol Soc Wash 123:220–233.

Rivero MS, Elías R & Vallarino EA. 2005. First survey of macrofauna in the Mar del Plata Harbor (Argentina), and the use of polychaetes as pollution indicators. Rev Biol Mar Oceanogr 40:101-108.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scripta 26 139–204.

Rouse G & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press NY.

Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistics 23:41–63

Rozbaczylo N, Aviles F, Herve M & Godoy G. 2007. First report of *Dodecaceria* sp. (Polychaeta: Cirratulidae), in red abalone in Chile January 2009. J Shellfish Res (Sep 2007):855-857.

Salazar-Vallejo SI, Carrera-Parra LF & Fauchald K. 2008. Phylogenetic affinities of the Flabelligeridae (Annelida: Polychaeta). J Syst Zool Evol Res 46(3):203-215.

Saracho Bottero M, Elias, R & Magalhães W. 2017. Taxonomic revision of *Cirratulus* (Polychaeta: Cirratulidae) from the coasts of Argentina, with description of a new species. J. Mar Biol Ass the UK. 97. 889-896.

Saracho Bottero M, Jaubet M, Garaffo G & Elias R. 2019. Revision of *Cirratulus* (Cirratulidae: Polychaeta) from Argentina, with the description of three new species

and a key to identify all species of the area. Rev Biol Trop (67(S5):169-182.

Struck TH & Purschke G. 2005. The sister group relationship of Aeolosomatidae and Potamodrilidae (Annelida: "Polychaeta") — a molecular phylogenetic approach based on 18S rDNA and cytochrome oxidase I. Zool Anz 243:281–293

Taboada S, Doner S, Blake J & Avila C. 2012. A new species of *Cirratulus* (Annelida: Polychaeta) described from a shallow-water whale bone in Antarctica. Zootaxa 3340:59-68.

Weidhase M, Bleidorn C & Simon CA. 2016. On the taxonomy and phylogeny of *Ctenodrilus* (Annelida: Cirratulidae) with a first report from South Africa. Mar Biodiv 46:243–252.

Westheide W. 1981. Interstitielle fauna von Galapagos, 26. Questidae, Cirratulidae, Acrocirridae, Ctenodrilidae (Polychaeta). Mikrofauna Meeresb 82:57-79.

Wolf PS. 1984. Family Cirratulidae Carus, 1863, pp. 12.1–12.12. *In*: Uebelacker JM & Johnson PJ (eds.), Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico.Vol. 2, Mobile, Alabama, Barry A. Vittor & Associates.

Yoshiyama RM & Darling JDS. 1982. Grazing by the intertidal fish *Anoplarchus purpurescens* upon a distasteful polychaete worm. Environ Biol Fish 7:39–45.

14. Cossuridae Day, 1963

J. Rolando Bastida-Zavala & Aideé Egremy-Valdez

Universidad del Mar, campus Puerto Ángel
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)
rolando_bastida@yahoo.com.mx, egremy.va@gmail.com

Introducción

Las especies de esta familia de poliquetos son reconocidos por tener un aparato bucal particular pero, sobre todo, por la presencia de un filamento branquial (= tentáculo dorsal) en los segmentos anteriores (Fig. 1B, D–E, I), el cual puede ser casi tan largo como el cuerpo (Day 1963). Los cosúridos son todos pequeños, normalmente de un tamaño inferior a 10 mm de largo, ocasionalmente se han encontrado ejemplares de longitud superior a los 20 mm de largo, incluso incompletos; por lo general rebasan los 100 segmentos. Cuando están vivos estos poliquetos son traslúcidos, con una coloración parda o parda pálido. El cuerpo se encuentra regionalizado en tórax y abdomen (Fig. 1A, I), regiones caracterizadas por el tipo de musculatura (Rouse 2001) y diferenciadas por un cambio abrupto en el tipo de setas (Fauchald 1972), o por un estrechamiento del cuerpo (Sousa *et al*. 2019).

Los cosúridos viven en algunos sedimentos poco profundos, aunque son más comunes en sedimentos arenosos y fangosos a mayor profundidad. Se han registrado en un ámbito batimétrico muy amplio, que va desde uno hasta 3,500 m de profundidad (Fauchald 1972, Rouse 2001).

Los cosúridos son excavadores activos y lo más probable es que sean alimentadores de depósito superficial o subsuperficial (Hilbig 1996). En ocasiones los cosúridos pueden ser dominantes en los fondos blandos, cuyas poblaciones pueden tener elevada densidad, como sucede con *Cossura chilensis* Hartmann-Schröder, 1965, que tuvo en promedio 897 individuos por metro cuadrado en la bahía de Valparaíso, Chile (Soto & Lemus 2016).

Hasta el momento se han descrito 29 especies de cosúridos, pertenecientes a dos géneros, *Cossura* Webster & Benedict, 1887 y *Cossurella* Hartman, 1976. Nueve de las 17 especies de *Cossura* fueron descritos a partir de ejemplares incompletos; asimismo, más de la mitad de las especies de este género han sido descritas para el océano Pacífico (Read 2000, Rouse 2001).

Para las costas de América tropical se han registrado 13 especies, además de los dos géneros de cosúridos; ocho especies han sido registradas para el Pacífico oriental tropical (POT) y seis para el Gran Caribe; sin embargo, tres especies tienen registros cuestionables para el POT y dos para el Gran Caribe. Asimismo, se han registrado siete especies de cosúridos en los litorales mexicanos, algunos de ellos a profundidades batiales, como *Cossurella sima* c (ver Tabla 1).

Morfología

En los cosúridos el prostomio es cónico (Fig. 1B, E, I–J), aunque puede ser trapezoidal o redondeado (Fig. 1D), sin apéndices y sin ojos. Los órganos nucales (Fig. 1K) se encuentran en el margen posterior del prostomio (Laubier 1963) o del peristomio (Sousa *et al*. 2019). El peristomio forma un sólo anillo completo (Fig. 1J), aunque dorsalmente pueda estar subdividido (Read 2000). Asimismo, poseen tentáculos bucales que les sirven para su alimentación; estos tentáculos están situados en la superficie dorsal de la cavidad bucal; cuando los cosúridos se alimentan los tentáculos son parcialmente proyectados de la cavidad bucal (Tzetlin 1994). El número de tentáculos, también llamados lóbulos digitados, varía entre las especies, desde dos hasta 20, aunque en la mayoría de las especies se desconoce su número (Sousa *et al*. 2019). El filamento branquial (Fig. 1B, D–E, I), también conocido como tentáculo dorsal, no toma parte en la alimentación de los cosúridos; en cambio, aparentemente, este filamento impar tiene una función respiratoria (Tzetlin 1994).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

El cuerpo de los miembros de esta familia es filiforme (Fig. 1B, I) (Salazar-Vallejo & Donath-Hernández 1984), se divide en tres regiones: los primeros 30 segmentos forman una región anterior, o tórax (Fig. 1B, I), muscularizado y ligeramente aplanado; luego sigue una región cilíndrica abdominal frágil (Fig. 1B, I), que carece de músculos circulares; finalmente una región posterior con alrededor de 10 segmentos muy juntos entre sí (Fig. 1B), esta última región no es claramente distinguible en algunas especies (Rouse 2001). En ocasiones, la separación entre el tórax y el abdomen es evidenciado por un ligero estrechamiento (Fig. 1I) (Sousa *et al*. 2019).

La distribución de los parapodios unirrámeos y birrámeos a lo largo del cuerpo, había sido utilizada como carácter diagnóstico (Reish 1958); sin embargo, ahora se sabe que el primer setígero es unirrámeo, los que siguen a continuación son birrámeos; aunque algunas veces, debido a la cercanía entre las dos ramas, aparentan ser unirrámeos (Fournier & Petersen 1991).

Todas las setas son simples de las cuales hay varios tipos: lisas (Fig. 1H), limbadas (Fig. 1G), fimbriadas, pilosas, así como aplanadas y anchas; salen de la pared del cuerpo en dos fascículos. Inicialmente son lisas, tienden a fracturarse en un borde por lo que se observan hirsutas o cubiertas con proyecciones delgadas y superficiales (fimbriadas y pilosas). A pesar de que la distribución de diferentes tipos de setas a lo largo del cuerpo y entre los parapodios se considera de importancia para el diagnóstico a nivel de especie, es probable que esta consideración no tenga validez debido a los cambios estructurales de las setas individuales por el grado de desarrollo de los ejemplares, así como al crecimiento relativo de los arreglos de las setas. En los parapodios abdominales de algunas especies se encuentran espinas aciculares, a veces acompañadas de setas capilares (Fig. 1F) (Hilbig 1996).

No se conoce nada sobre los órganos segmentales, ni se han descrito órganos sensoriales con excepción de los órganos nucales (Rouse 2001) que en ocasiones pueden estar pareados (Fig. 1K) (Sousa *et al*. 2019). Fournier & Petersen (1991) revisaron numerosos ejemplares de Canadá y el norte de Europa y encontraron que en los setígeros medios (18–40) se hallaban huevos o esperma. En ejemplares ovígeros estos setígeros se encontraban llenos de huevos vitelógenos de aproximadamente 75 μm de largo y 35 μm de ancho. En otros ejemplares, los mismos setígeros se encontraron llenos de un esperma de tipo primitivo con apariencia opaca y lechosa. Basados en la gran cantidad de material del estudio mencionado, los autores encontraron la evidencia necesaria para señalar que *Cossura longocirrata* (Webster & Benedict, 1887) puede presentar hermafroditismo simultaneo.

Sistemática

El primer cosúrido descrito fue *Cossura longocirrata* (Webster & Benedict, 1887) y colocado en la familia Cirratulidae. Permaneció así hasta que la familia Cossuridae fuera establecida por Day (1963). Los cosúridos eran encontrados, por lo general, siendo parte de un grupo junto con las familias Opheliidae, Orbiniidae, Paraonidae, Questidae y Scalibregmatidae en los análisis cladísticos de Rouse & Fauchald (1977). La monofília del grupo está indicada por la presencia de un único filamento branquial que puede originarse dorsalmente desde el segundo hasta el quinto setígero (Rouse 2001).

Actualmente, los cosúridos son colocados en dos géneros, *Cossura* y *Cossurella*. Este último fue establecido por Hartman (1976), el cual se distingue de *Cossura* por la presencia de espinas aciculares en los setígeros abdominales (Ewing 1987, Rouse 2001). No obstante, Read (2000) consideró que *Cossurella* no es monofilético y que debería considerarse un sinónimo menor de *Cossura*. En este capítulo consideramos que la presencia o ausencia de estas espinas aciculares, en este grupo de poliquetos intersticiales, justifica la separación en dos géneros, toda vez que es un carácter que necesariamente proporciona algún tipo de soporte o movilidad diferencial a las especies que lo presentan.

Algunas de las características usadas para separar a las especies son: el setígero del cual surge el filamento branquial, la estructura y distribución de las setas, la presencia y número de órganos nucales y la estructura del pigidio (Fournier & Petersen 1991).

Claves de identificación

Las claves de identificación se basaron principalmente en la versión previa de este capítulo (Egremy-Valdez 2009), las cuales se han modificado con ayuda de algunas descripciones originales (Reish 1958, Hartmann-Schröder 1962, Laubier 1963, Fauchald 1972, Ewing 1987, Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2010, Sousa *et al*. 2019), así como revisiones de algunas especies de cosúridos (Hartman 1969, Hobson & Banse 1981, Ewing 1984, Fournier & Petersen 1991, Hilbig 1996, Read 2000, Dean 2004).

Después de cada especie se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en tres grandes regiones: Gran Caribe (**C**), Pacífico oriental tropical (**P**), y el sur de California y costa occidental de Baja California (**B**). Cuando una especie es cuestionable en alguna de las regiones se indicó con la **Q**. Asimismo, al final de cada clave puede haber comentarios particulares que son señalados con un exponente.

Clave a géneros y especies de cosúridos de América tropical

1 Cuerpo separado en tórax y abdomen debido al cambio abrupto en el tipo de setas (Fig. 1A); setígeros medios con una espina gruesa, a veces con una seta capilar .... *Cossurella* Hartman, 1976
– Cuerpo homómero, sin cambios abruptos en el tipo de setas a lo largo del cuerpo; setígeros medios con setas limbadas (Fig. 1G), o con dientes marginales (Fig. 1F), o lisas (Fig. 1H) ..... *Cossura* Webster & Benedict, 1887

Cossura **Webster & Benedict, 1887**

1 Tentáculo inserto en el segundo setígero (Fig. 1B) **2**
– Tentáculo inserto en el tercer setígero (Fig. 1I) **4**

2(1) Prostomio trapezoidal, aplanado dorso-ventralmente, con cuernos laterales bien desarrollados ..... *C. ginesi* Liñero-Arana & Díaz-Díaz, 2010 (C)
– Prostomio cónico (Fig. 1B), sin cuernos laterales **3**

3(2) Con tres cirros anales largos y otros más cortos; prostomio subcónico (Fig. 1C) .... *C. pygodactylata* Jones, 1956 (P)
– Con tres cirros anales filamentosos; prostomio cónico .... *C. soyeri* Laubier, 1963[1] (P, Q; C, Q)

4(1) Prostomio tan largo como ancho, redondeado anteriormente (Fig. 1D) .... *C. rostrata* Fauchald, 1972 (P)
– Prostomio cónico, más largo que ancho (Fig. 1E) **5**

5(4) Con cuatro tipos de setas, dos en setígeros anteriores y otros dos en setígeros medios y posteriores ..... *C. brunnea* Fauchald, 1972 (P)
– Con dos tipos de setas a lo largo del cuerpo (Fig. 1F–G) **6**

6(5) Parte posterior del prostomio con un anillo ..... *C. candida* Hartman, 1955[2] (P)
– Parte posterior del prostomio sin anillo (Fig. 1J) **7**

7(6) Sin órganos nucales .....*C. longocirrata* Webster & Benedict, 1887[1] (C, Q)
– Con órganos nucales (Fig. 1K) **8**

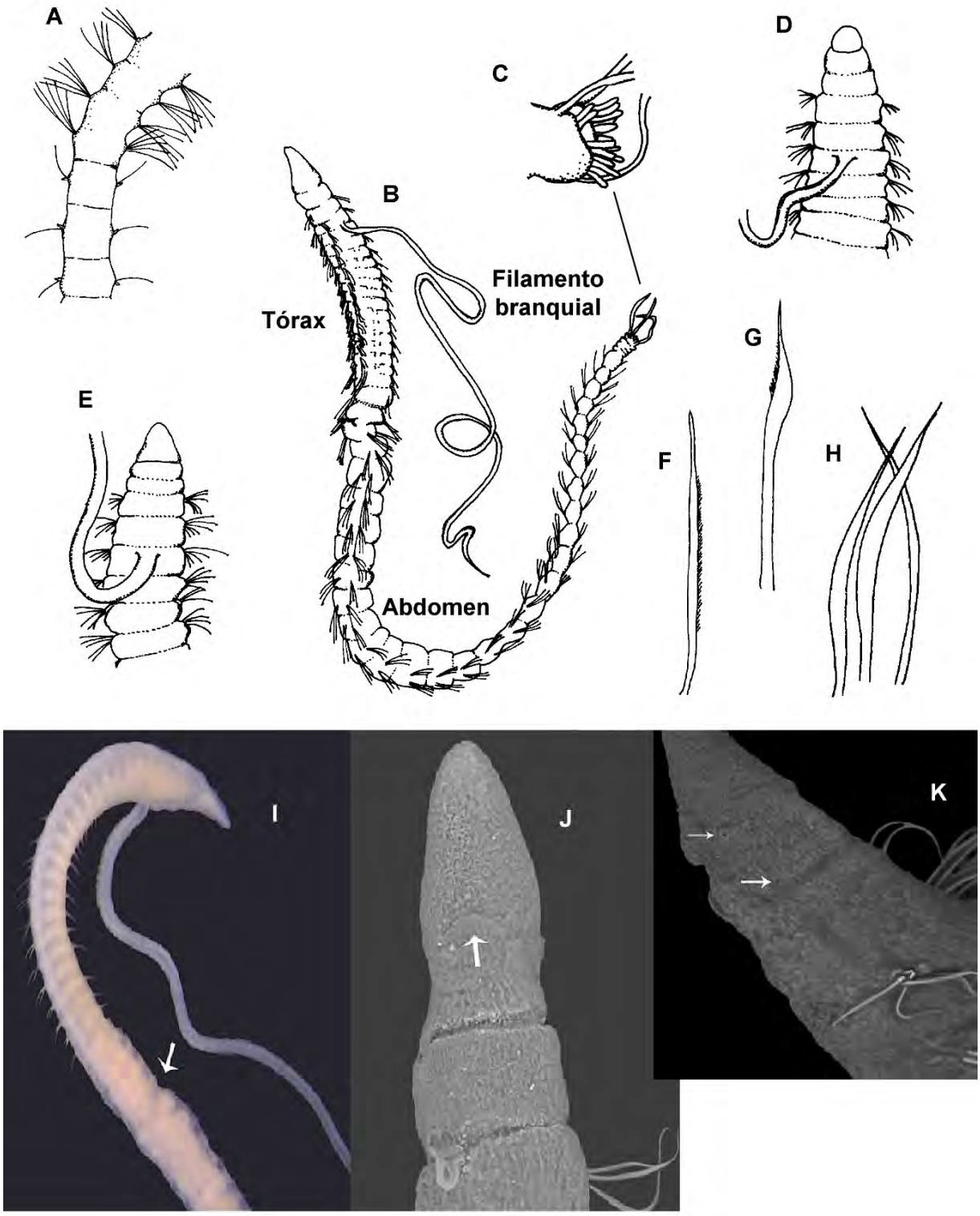


Figura 1. Cosúridos: A) *Cossurella sima*, cambios abruptos entre tórax y abdomen, B–C) *Cossura pygodactylata*: B) ejemplar mostrando el tentáculo insertado en el segundo setígero, C) detalle del pigidio, D) *Cossura rostrata*, prostomio tan largo como ancho, VD, E) *Cossura brunnea*, prostomio cónico, VD, F–G) *Cossura delta*: F) seta capilar, G) seta limbada, H) *Cossura laeviseta*, setas lisas, I–K) *Cossura yacy*: I) tórax y abdomen, mostrando el estrechamiento que divide ambas regiones, J) división entre prostomio y peristomio, VD, K) ubicación de dos órganos nucales laterales. Modificadas de A, D–E: Fauchald (1972), B–C: Hilbig (1996), F–G: Reish (1958); H: Hartmann-Schröder (1962), I–K): Sousa *et al*. (2019).

8(7) Con dos pares de órganos nucales (Fig. 1K) .....
..... *C. yacy* Sousa, Nogueira-Júnior, Cutrim & de Oliveira, 2019 (C)
– Con un par de órganos nucales **9**

9(8) Cirros anales largos; setas simples con denticulación fina (Fig. 1G) .....
..... *C. delta* Reish, 1958[1,3] (C; B, Q; P, Q)
– Cirros anales cortos; setas simples lisas (Fig. 1H) .....
..... *C. laeviseta* Hartmann-Schröder, 1962 (P)

Comentarios

1) Los registros de estas especies son consideradas cuestionables en América tropical, en el caso de *C. delta* es cuestionable sólo para el Pacífico oriental tropical (ver Tabla).
2) La parte posterior del prostomio algunas veces es separada como un anillo, en muchas ocasiones ha sido malinterpretado como el primer segmento de dos segmentos peristomiales (Hilbig 1996); sin embargo, este aparente primer segmento es en realidad parte del prostomio. La boca se encuentra localizada entre la fisura de estos dos "segmentos". La condición de tal situación depende en gran parte al estado de relajación en el que se encuentren los ejemplares cuando son fijados (Fournier & Petersen 1991).
3) Sousa *et al*. (2019: 6, Tabla 1) indicaron que *C. delta* tiene dos pares de órganos nucales y que el pigidio tiene 6–10 lóbulos digitados a cada lado del ano; sin embargo, en la descripción original, Reish (1958: 54) indicó que tiene dos órganos nucales y que todos sus ejemplares estaban incompletos, por lo que no se puede saber si tenían lóbulos digitados.

Cossurella **Hartman, 1976 (clave modificada de Ewing 1987)**

1 Tentáculo medio insertado entre los setígeros 2 y 3 ..... **2**
– Tentáculo medio insertado entre los setígeros 3 y 4 ..... *C. pettiboneae* Ewing, 1987 (C)

2(1) Prostomio más corto que ancho; cada rama de los parapodios abdominales llevan una espina acicular corta con punta redondeada, así como una seta capilar (Fig. 1A) .....
..... *C. sima* (Fauchald, 1972) (P)
– Prostomio más largo que ancho; cada rama de los parapodios abdominales llevan una espina acicular larga, plumosa, con punta aguzada, sin setas capilares .....
..... *C. pseudakaina* Ewing, 1987 (C)

Agradecimientos

Uno de nosotros (JRBZ) agradece de manera especial a Emilia González y Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR, Chetumal), por su generosidad y hospitalidad durante su estancia de verano del 2019, parte de la cual usó para concluir este capítulo. Agradecemos a Lorena K.S. Sousa, Marco V.J. Cutrim (Universidade Federal do Maranhão) y a Verônica M. de Oliveira (Universidade Estadual do Maranhão) por la autorización para reproducir algunas fotos de *Cossura yacy*. A Jesús Ángel de León-González (UANL) por las correcciones realizadas al manuscrito. Esta nueva versión del capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Day JH 1963 The polychaet fauna of South Africa. Part 8. New species and records from grab samples and dredgings. Bull British Mus (Nat Hist) Zool 10(7): 381–445.

Dean HK 2004 Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). Rev Biol Trop 52(2): 131–181.

Egremy-Valdez A 2009 Cossuridae Day, 1963. *In*: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical. Monterrey, Universidad Autónoma de Nuevo León, pp: 149–152.

Ewing RM 1984 Family Cossuridae Day, 1963. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor Ass., Mobile, 7 vols, pp: 4.1–4.6.

Ewing RM 1987 Review of the genus *Cossurella* (Polychaeta: Cossuridae) including des-criptions of two new species and a key to the species of the world. Proc Biol Soc Wash (7): 3–10.

Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1–575.

Fournier JA & Petersen ME 1991 *Cossura longocirrata*: Redescription and distribution, with notes on reproductive biology and a comparison of described species of *Cossura* (Polychaeta: Cossuridae). *In:* Petersen ME & Kirkegaard JB (eds) Proceedings of the Second International Polychaete Conference, Copenhagen, 1986. Ophelia 5: 63–80.

Gardiner SL & Wilson WH 1979(1977) New records of polychaete annelids from North Carolina with the description of a new species of *Sphaerosyllis* (Syllidae). J Elisha Mitchell Scient Soc 93(4): 159–172.

Gobin J 1990 A checklist of marine polychaetous annelids (Polychaeta) from the Gulf of Paria, Trinidad, West Indies. Caribb Mar Stud 1: 37–47.

Hartman O 1965 Deep-Water benthic poly-chaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Allan Hancock Occ Pap (28): 1–378.

Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.

Hartman O 1976(1974) Polychaetous annelids of the Indian Ocean including an account of species collected by members of the International Indian Ocean Expeditions, 1963-'64, and a catalogue and bibliography of the species from India. Part II. J Mar Biol Ass India 16(2): 609–644.

Hartmann-Schröder G 1962 Zweiter beitrag zur polychaetenfauna von Peru. Kieler Meeresfor 18(1): 109–147.

Hilbig B 1996 Family Cossuridae Day, 1963. *In*: JA Blake, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 2. Santa Barbara Mus Nat Hist, Santa Barbara, 6: 233–251.

Hobson KD & Banse K 1981 Sedentariate and Archiannelid Polychaetes of British Columbia and Washington. Can J Fish Aquat Sci 209: 1–144.

Laubier L 1963 Découverte du genre *Cossura* (Polychète, Cossuridae) en Méditerranée: *Cossura soyeri* sp. n. Vie Milieu 14(4): 833–842.

Liñero-Arana I & Díaz-Díaz O 2010 A new species of Cossuridae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. Interciencia 35(10): 789–792.

Prado-Navarro A, Díaz-Castañeda V, Leija-Tristán A & de León-González JA 2016 Composición y estructura de las comunidades de poliquetos (Annelida) asociadas a fondos blandos de la costa occidental de la península de Baja California, México. Rev Mex Biodiv 87: 74–85.

Read GB 2000 Taxonomy and distribution of a new *Cossura* species (Annelida: Polychaeta: Cossuridae) from New Zealand. Proc Biol Soc Wash 113: 1096–1110.

Reish DJ 1958 Description of a new species of *Cossura* (Annelida: Polychaeta) from the Mississippi delta. J Wash Acad Sci 48(2): 53–55.

Reish DJ 1968 A biological survey of Bahia de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II. Benthic polychaetous annelids. San Diego Soc Nat Hist Trans 15(7): 67–106.

Rouse GW 2001 Cossuridae Day, 1963. *In*: Rouse GW & Pleijel F (ed) Polychaetes. Oxford University Press, Nueva York, 354 pp.

Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes Zool Scripta 26(2): 139–204.

Salazar-Vallejo SI & Donath-Hernández FE 1984 Primer registro para México y extensión de rango de *Cossura soyeri* Laubier, 1964 (Annelida: Polychaeta). Cienc Mar 10: 61–67.

Sartí-Martínez AL & Solís-Weiss V 1987 Estudio prospectivo de la distribución, abundancia y diversidad de los anélidos poliquetos de la zona norte del Golfo de California. Mem V Simp Biol Mar, 1987: 53–70.

Soto EH & Lemus D 2016 Nueva descripción de *Cossura chilensis* Hartmann-Schröder, 1965 (Polychaeta: Cossuridae), de la bahía de Valparaíso, Chile central con notas de su ecología. Rev Biol Mar Oceanogr 51(3): 609–620.

Sousa LKS, Nogueira-Júnior M, Cutrim MVJ & de Oliveira VM 2019 *Cossura yacy* sp. nov. (Cossuridae, Annelida) from a tropical Brazilian estuary. Iheringia, Sér Zool 109: 1–9.

Tzetlin AB 1994 Fine morphology of the feeding apparatus of *Cossura* sp. (Polychaeta, Cossuridae) from the White Sea. *In:* Dauvin JC, Laubier L & Reish D (eds) Actes de la 4ème Conférence Internationale des Polychètes. Mém Mus Natn Hist Nat Paris 162: 137–143.

Webster HE & Benedict JE 1887 The Annelida Chaetopoda, from Eastport, Maine. U.S. Commission of Fish & Fisheries. Rep US Comm Fish 1885, part 13, II. Appendix Rep Comm, D.22: 707–758.

Tabla 1. Registros cuestionables de cosúridos en los litorales de América tropical.

Taxón	Registros	Comentario
C. delta Reish, 1958	Bahía de Los Ángeles, golfo de California (Reish 1968)	Localidad tipo: Delta del río Misisipi, norte del golfo de México. Es poco probable que la misma especie del norte del golfo de México se encuentre también en el golfo de California. Por ello, este registro es considerado cuestionable.
C. longocirrata Webster & Benedict, 1887	Florida (Hartman 1965)	Localidad tipo: Eastport, Maine, costa nororiental de Estados Unidos. Esta especie fue descrita en fondos sublitorales (11–22 m) de aguas frías (Webster & Benedict 1887: 743), por lo que es poco probable que se encuentre en las aguas tropicales y subtropicales del Gran Caribe. Se mantiene en la clave por precaución.
C. pygodactylata Jones, 1956	Norte del golfo de California (Sartí-Martínez & Solís-Weiss 1987)	Localidad tipo: Bahía de San Francisco, California. Es poco probable que el taxón del golfo de California sea la misma especie de San Francisco. Se mantiene en la clave por precaución.
C. soyeri Laubier, 1963	**Gran Caribe:** Carolina del Norte (Gardiner & Wilson 1979); norte del golfo de México (Ewing 1984), 21-189 m; Trinidad y Tobago (Gobin 1990). **Pacífico oriental tropical:** golfo de California (Salazar-Vallejo & Donath-Hernández 1984); costa occidental de la península de Baja California (Prado-Navarro *et al*. 2016)	Localidad tipo: Mediterráneo francés. Los registros en el Gran Caribe (Ewing 1984, Gobin 1990), incluso en la costa oriental de Estados Unidos (Gardiner & Wilson 1979), así como los registros del Pacífico oriental (Salazar-Vallejo & Donath-Hernández 1984, Prado-Navarro *et al*. 2016), son cuestionables, toda vez que esta especie fue descrita en aguas templadas del Mediterráneo (Laubier 1963). Se mantiene en la clave por precaución.

15. Dorvilleidae Chamberlin, 1919

Luis F. Carrera-Parra

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
lcarrera@ecosur.mx, carrera_parra@yahoo.com.mx

Introducción

El nombre de la familia se deriva del género tipo *Dorvillea* Parfitt, 1866, el cual fue nombrado en honor a Henry D'Orville, quien le proporcionó a Parfitt un manuscrito no publicado del coronel George Montagu. Dicho manuscrito incluía una especie identificada como *Nereis pennata*, la cual sirvió de base para la descripción del género y especie de Parfitt, *Dorvillea lobata* Parfitt, 1866. (Salazar-Vallejo & Carrera-Parra 2020).

Dorvilleidae incluye a algunos de los poliquetos más pequeños que se conocen, desde unos cientos de micrómetros con muy pocos segmentos, hasta ejemplares de talla mediana con varios centímetros de largo y un gran número de segmentos (Paxton 2000, Pleijel 2001) (Fig. 1A, E, G). Son comunes tanto en la zona intermareal como a grandes profundidades; pueden ser de vida libre, comensales o parásitos de otros invertebrados como algunas especies de *Ophryotrocha* Claparède & Mecznikow, 1869 e *Iphitime* Merenzeller, 1902. Recientemente, han sido encontrados habitando huesos de ballenas depositados en el fondo del mar (Wiklund *et al.* 2009, 2012).

Muchas especies de Dorvilleidae son consideradas oportunistas y proliferan en ambientes enriquecidos con materia orgánica o áreas altamente contaminadas (Hilbig 1995, Wiklund *et al.* 2009, Paxton & Åkesson 2010). Por sus hábitos alimenticios, algunas especies de este grupo han sido consideradas como carnívoras (*v. gr.*, *Schistomeringos neglecta* (Fauvel, 1923), *Protodorvillea kefersteini* (McIntosh, 1869)), o herbívoras como algunas especies de *Ophryotrocha* (Fauchald & Jumars 1979, Paxton 2000). Con base en datos de isótopos estables, principalmente en organismos de ventilas o emanaciones, se ha indicado que los dorvileidos tienen una dieta rica en bacterias quimiosintéticas (Jumars *et al.* 2015).

La reproducción de los dorvileidos es muy variada, usualmente tienen sexos separados, aunque es común el hermafroditismo. Carecen de dimorfismo sexual evidente, excepto en algunas especies, como por ejemplo *Ophryotrocha labronica* Bacci & La Greca, 1961, donde el desarrollo del aparato maxilar entre hembras y machos ocurre en tiempos distintos para cada sexo, así como en el número de glándulas en segmentos posteriores, siendo mayores en los machos que en las hembras (Pfannenstiel 1984). Además, se sabe que en *O. puerilis* Claparède & Mecznikow, 1869 y *O. eutrophila* Wiklund, Glover & Dahlgren, 2009 las hembras son mucho más grandes que los machos y tienen un aparato maxilar "Tipo P", mientras que los machos tienen un aparato maxilar "Tipo K" (Paxton & Åkesson 2007, Wiklund *et al.* 2009). También se ha reportado reproducción asexual en algunas especies de *Dorvillea* (Åkesson & Rice 1992).

Sistemática

La primer especie de Dorvilleidae fue descrita por delle Chiaje en 1828 como *Nereis rudolphi* (actualmente *Dorvillea rudolphi*). En la actualidad, se considera que el grupo está constituido por 34 géneros con alrededor de 120 especies reconocidas como válidas.

El uso del nombre de la familia estaría amenazado porque *Dorvillea* Parfitt, 1866 es homónimo menor de *Dorvillea* Leach, 1852 (molusco). Por lo que, si *Dorvillea* se considerara inválido, *Stauronereis* Verrill, 1900 (sinónimo menor de *Dorvillea*) sería el género válido, y Stauronereididae Verrill, 1900, podría usarse en lugar de Dorvilleidae. Sin embargo, con la finalidad de promover la estabilidad nomenclatural, dado que *Dorvillea* y Dorvilleidae

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

han sido ampliamente utilizados, contrario a *Dorvillea* Leach, 1852 que no ha sido utilizado como un nombre válido después de 1899, *Dorvillea* Parfitt, 1866 fue declarado *nomem protectum*, mientras que *Dorvillea* Leach, 1852 como *nomen oblitum*. Como consecuencia, *Dorvillea* Parfitt, 1866 y Dorvilleidae Chamberlin, 1919 son nombres válidos (Salazar-Vallejo & Carrera-Parra 2020).

La delimitación de la familia ha variado mucho entre diferentes autores y depende en gran medida de la inclusión o exclusión de los taxa con las formas más pequeñas, algunos de los cuales han sido considerados como parte de otras familias como Dinophilidae e Iphitimidae. Con base en estudios filogenéticos, se ha argumentado a favor de una serie de reducciones morfológicas en el grupo, dando como resultado que estas familias sean incluidas dentro de Dorvilleidae para evitar que el grupo sea parafilético (Eibye-Jacobsen & Kristensen 1994). Sin embargo, estudios recientes con base en datos moleculares no dan soporte a la idea de incluir Dinophilidae dentro de Dorvilleidae, así como una especie originalmente descrita en Dorvilleidae (*Pettiboneia urciensis* Campoy & San Martin, 1980) dando como resultado que Dorvilleidae, tal y como fue delimitada por Eibye-Jacobsen & Kristensen (1994), sea considerado un grupo parafilético (Struck *et al*. 2005, 2006, Rousset *et al.* 2007).

Recientemente, Wiklund *et al.* (2009) consideraron que la monofilia de *Ophryotrocha* dependía de la inclusión de los géneros *Iphitime*, *Palpiphitime* Orensanz, 1990, y *Exallopus* Jumars, 1974 dentro de este grupo. Sin embargo, su análisis filogenético, basado en datos moleculares, está soportado por un árbol no resuelto que presenta una tricotomía en la cual quedan incluidos estos otros géneros juntos con el grupo de especies de *Ophryotrocha*. Los autores reconocen, por ejemplo, que para reconocer *Palpiphitime* como género, deberían de haber propuesto un nuevo género para el grupo basal de su árbol constituido por especies de *Ophryotrocha*; prefiriendo considerar todo como un solo grupo monofilético. Debido a la poca resolución e incertidumbre que aun persiste, en este trabajo se mantiene por separado a estos géneros en espera de nueva evidencia.

Morfología

Morfológicamente este es un grupo muy heterogéneo, los ejemplares más grandes son típicamente vermiforme, con varios apéndices prostomiales, parápodos bien desarrollados y un aparato maxilar complejo; pero también existe una gran variedad de organismos neoténicos que tiene apariencia larval, carecen de parápodos, setas, y aparato maxilar.

El estudio de este grupo de poliquetos requiere de una cuidadosa observación del aparato maxilar, debido a que su taxonomía está basada principalmente en las diferencias de este. Por lo cual, será necesario realizar un corte anterodorsal para extraer el aparato maxilar, el cual deberá de ser estudiado bajo el microscopio para poder precisar el número de dientes por cada placa maxilar. En ejemplares muy pequeños, la observación del aparato maxilar se puede realizar transparentando el organismo con la ayuda de glicerina o hidróxido de potasio (KOH) al 10%.

Además del aparato maxilar, existen caracteres externos importantes en la taxonomía de este grupo. Para los caracteres externos, es de suma importancia revisar la variación de la forma y desarrollo de los parápodos a lo largo del cuerpo, ya que se ha observado que ocurren diferencias, tanto en forma como en tamaño, a lo largo del cuerpo. También será necesario examinar la distribución de los diferentes tipos de setas a lo largo del cuerpo con relación a la talla del ejemplar; por tanto, es recomendable, revisar el ejemplar completo bajo el microscopio, y por lo menos realizar cortes de tres parápodos en diferentes regiones corporales (anterior, media y posterior).

Prostomio y peristomio. El prostomio es frontalmente redondeado, típicamente presenta un par de antenas dorsales lisas o articuladas, así como un par de palpos ventrales no articulados o biarticulados. Cuando son articulados, el palpo se diferencia en palpóforo (base del palpo) y palpostilo (parte distal del palpo) (Fig. 1A-D, F). Tanto los palpos como las antenas pueden estar ausentes (Fig. 1E, G). Pueden tener uno o dos pares de ojos o carecer de ellos.

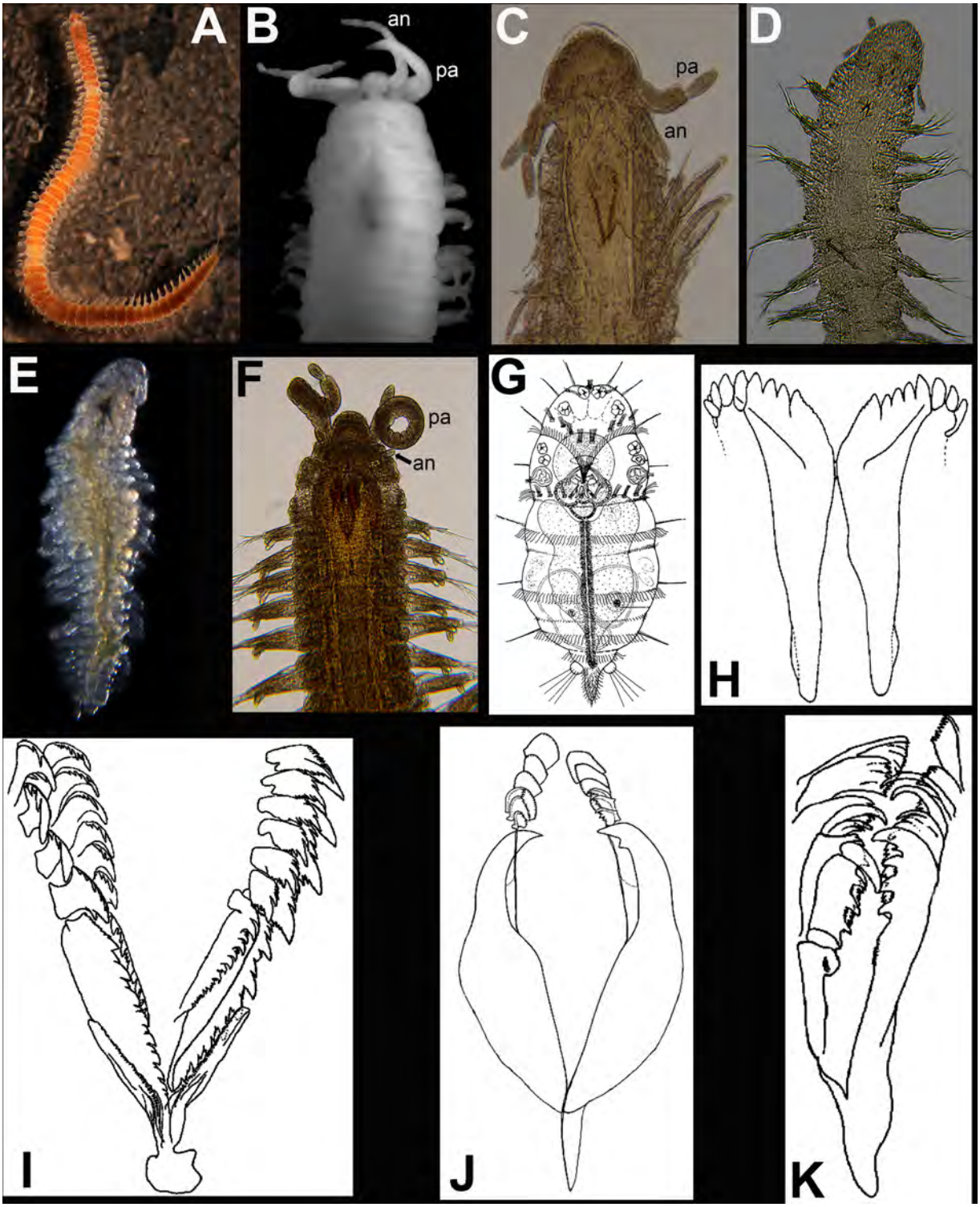


Figura 1. A) *Dorvillea* sp. ejemplar completo, en vida VD; B) *Dorvillea* sp. extremo anterior, preservado VD; C) *Pettiboneia duoforca* Wolf, 1987 extremo anterior, preservado VD; D) *Eliberidens forceps* Wolf, 1986 extremo anterior, preservado VD; E) *Ophryotrocha* sp. ejemplar completo, en vida VD; F) *Protodorvillea* sp. extremo anterior, preservado VD; G) *N. sterreri* Eibye-Jacobsen & Kristensen, 1994 ejemplar completo VD; H) Madíbulas, *Protodorvillea bífida* Perkins, 1979; I) Aparato maxilar *Schistomeringos* VD; J) Aparato maxilar "Tipo K" *Dorvillea*, VD; K) Aparato maxilar "Tipo-P" *Dorvillea*, VD. (VD= vista dorsal; an= antena; pa= palpo) (Fotos: A-D, F © L.F. Carrera-Parra, E © H. Bahena). Figuras modificadas de: G Eibye-Jacobsen & Kristensen (1994); H Perkins (1979); I,K Wolf (1984); J Paxton (2004).

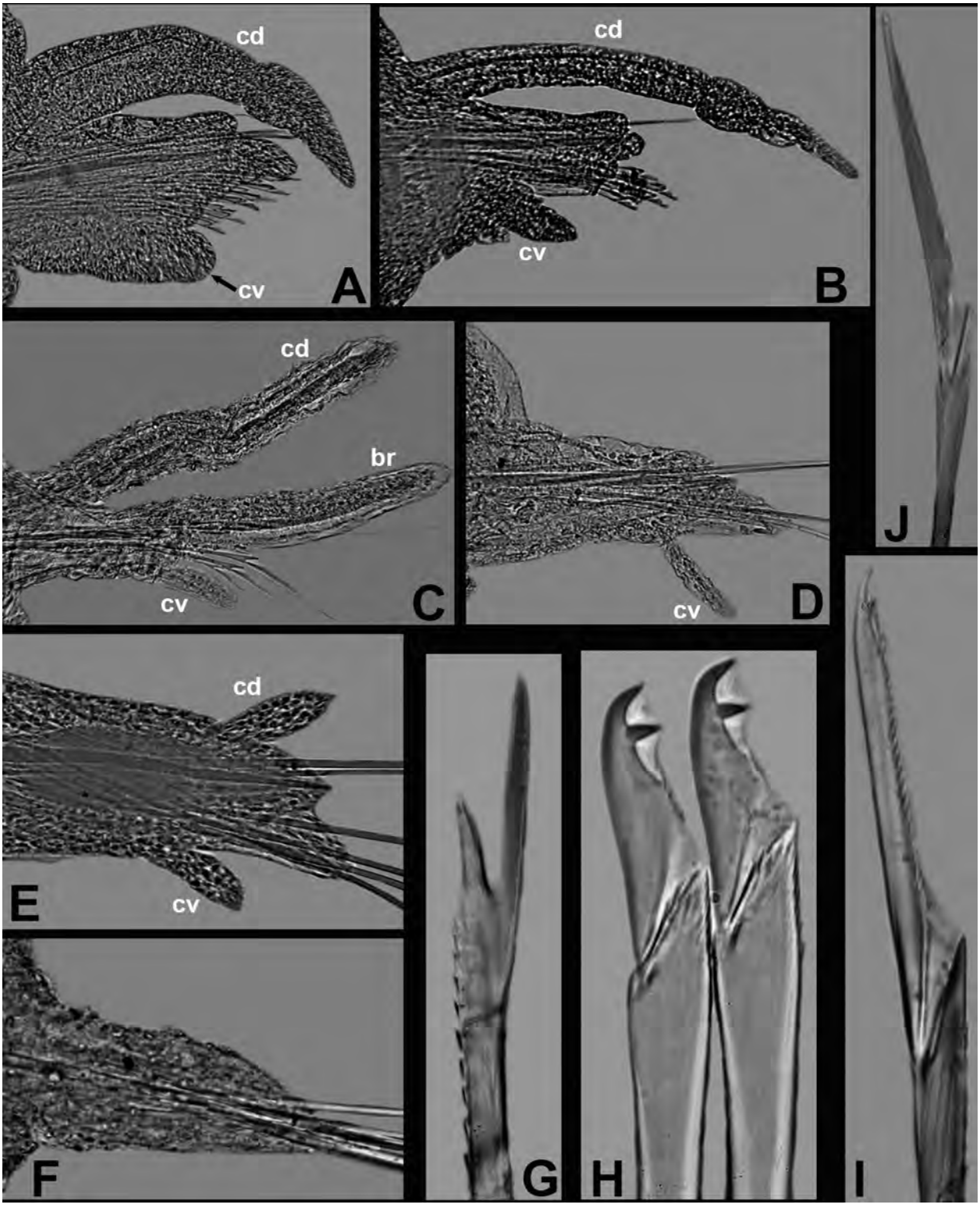


Figura 2. A) *Dorvillea* sp. parápodo anterior; B) *Dorvillea* sp. parápodo posterior; C) *Pettiboneia duoforca* Wolf, 1987 parápodo anterior; D) *P. duoforca* parápodo posterior; E) *Protodorvillea* sp. parápodo posterior; F) *Eliberidens forceps* Wolf, 1986 parápodo anterior; G) Seta furcada, *Protodorvillea* sp.; H) Falcígeros compuesto con hoja corta, *Dorvillea vittata* (Grube, 1856); I) Falcígero compuesto bidentado con hoja larga, *Schistomeringos pectinata* Perkins, 1979; J) Falcígero compuesto unidentado, *P. duoforca*. (cd= cirro dorsal; cv= cirro ventral; br= branquia), (Fotos © L.F. Carrera-Parra).

El peristomio está bien desarrollado, consta de dos anillos y carece de cirros peristomiales. Muchos dorvileidos, sobre todo las especies más pequeñas, presentan varias bandas de cilios tanto en el prostomio-peristomio, como en el resto de los segmentos corporales (Paxton 2000).

Parápodos y branquias. Los parápodos son típicamente subbirrameos, el notópodo está representado por el cirro dorsal el cual puede ser liso o articulado y presentar o carecer de notoacículas; en algunos taxa el cirro dorsal puede estar ausente en el primer parápodo. El neurópodo está constituido por los lóbulos setales, así como por el cirro ventral, el cual puede estar ausente en algunos taxa (Figs. 2A-F). Como una modificación secundaria, algunos taxa tienen parápodos unirrameos o pueden carecer de estos (Fig. 1G).

Las branquias pueden estar presentes en algunos taxa y se pueden desarrollar tanto en la región notopodial como en *Iphitime*, o en la región neuropodial como en *Diaphorosoma* Wolf, 1986 y *Eliberidens* Wolf, 1986 (Fig. 2C).

Setas. Las setas supraciculares consisten de setas limbadas simples y setas furcadas (Fig. 2G); mientras que las setas subaciculares consisten de espiníferos compuestos y falcíferos compuestos, los cuales pueden ser uni- o bidentados (Fig. 2H-J); en algunos casos en donde las setas compuestas están ausentes, las setas simples limbadas pueden llegar a estar incluso en posición subacicular. Algunos taxa como *Apodotrocha* Westheide & Riser, 1983 y *Neotenotrocha* Eibye-Jacobsen & Kristensen, 1994 carecen de acículas y/o setas.

Pigidio. El pigidio puede tener de uno a dos pares de cirros anales (Fig. 1A, E), carecer de cirros anales, o puede incluir un estílodo pigidial (Fig. 1G) como por ejemplo en los géneros *Neotenotrocha*, *Ougia* Wolf, 1986 y *Paraougia* Wolf, 1986.

Aparato maxilar y mandíbulas. El aparato maxilar es de tipo ctenognato y típicamente está constituido por 4 hileras de placas maxilares o dentículos libres y un par de portadores maxilares (Fig. 1I-K). La reducción de las maxilas se ha considerado una condición derivada, como por ejemplo en *Ikosipodus* Westheide, 1982 y *Meiodorvillea* Jumars, 1974; mientras que la presencia de hileras extras de placas denticuladas una condición apomórfica como en *Pettiboneia* (Orensanz 1990).

La variación del desarrollo y la arquitectura del aparato maxilar en Dorvilleidae es muy grande; por ejemplo, algunos taxa como *Diaphorosoma* y *Pettiboneia* carecen de portadores maxilares; o en los casos más extremos carecer de aparato maxilar como en *Apodotrocha*, y *Ikosipodoides* Westheide, 2000.

El aparato maxilar puede cambiar durante la ontogénia, pasando del aparato maxilar "Tipo P" (juvenil) (Fig. 1K) al "Tipo K" (Maxila I en forma de pinza de hielo) (Fig. 1 J). Sin embargo, en algunos taxa el adulto retiene la forma juvenil; incluso, en algunas especies se puede apreciar dimorfismo sexual donde machos y hembras difieren en el tipo de aparato maxilar que presentan (ver arriba). Las mandíbulas de Dorvilleidae no están fusionadas y normalmente son distalmente denticuladas (Fig. 1H), aunque algunos taxa tienen mandíbulas muy reducidas o carecen de estas debido a una reducción secundaria.

Claves

La clave a géneros incluye todos los géneros considerados como válidos para la familia a pesar de no haber sido registrados aún en la América Tropical. Está basada parcialmente en la propuesta de clasificación de Eibye-Jacobsen & Kristensen (1994), pues se han excluido los géneros pertenecientes a Dinophilidae, los cuales se ha demostrado que no pertenecen a Dorvilleidae; además, a pesar de la consideración de Wiklund *et al*. (2009) se mantienen en la clave los géneros *Exallopus*, *Iphitime*, y *Palpiphitime* (ver sección sistemática). Las claves a especies incluyen las especies registradas en América Tropical y se basan en la primera edición (Carrera-Parra 2009), así como en otros trabajos posteriores a esta publicación con registros de especies de dorvileidos.

La distribución de las especies se indica con una **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México, y **C** para la región del Caribe, incluyendo hasta el litoral central de Brasil. Una **Q** indica un registro cuestionable, dichos registros han sido considerados cuestionables principalmente por las diferencias geográficas y ecológicas existentes entre el área de estudio con la localidad tipo de la especie; en caso de existir otro dato adicional se señalará

como una nota al final de la clave. El * señala los géneros no registrados en el área de estudio.

Se recomienda enfáticamente antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

Clave para géneros.

1 Cirro dorsal con notoacículas **2**
– Sin cirro dorsal, si se presenta, nunca con notoacícula **8**

2(1) Cirro dorsal presente en la mayoría de los parápodos; branquia neuropodial ausente ... **3**
– Cirro dorsal sólo en parápodos anteriores; branquia neuropodial usualmente presente **6**

3(2) Sin diente mandibular accesorio antero-lateral; pigidio con 2 cirros anales, con estílodo pigidial **4**
– Con diente mandibular accesorio antero-lateral; pigidio con 4 cirros anales, sin estílodo pigidial **5**

4(3) Con portadores maxilares; lóbulo setal nueropodial ventral ausente .... *Ougia* Wolf, 1986 ..... Aparato maxilar con el dentículo libre inferior más anterior con proceso como arista, largo y delgado; mandíbulas con tres lóbulos anteriores; seta furcada (cuando presentes) pseudocompuestas ..... *O. tenuidentis* Wolf, 1986 (G)
– Sin portadores maxilares; lóbulo setal nueropodial ventral presente .....*Paraougia* Wolf, 1986

5(3) Con setas furcadas ..... *Schistomeringos* Jumars, 1974
– Sin setas furcadas ..... *Dorvillea* Parfitt, 1866

6(2) Portadores maxilares y placa basal superior presentes .... *Westheideia* Wolf, 1986 ..... Sin ojos; antenas lisas; palpos biarticulados; lóbulo branquial presente del parápodo 5 al 28; falcígeros compuestos unidentados ..... *W. minutimala* Wolf, 1986 (G)
– Portadores maxilares y placa basal superior ausentes **7**

7(6) Antena simple; dentículos libres inferiores ausentes; seta furcada presente .... *Pettiboneia* Orensanz, 1973
– Antena articulada; dentículos libres inferiores presentes; seta furcada ausente .... *Diaphorosoma* Wolf, 1986 ..... Sin ojos; palpos biarticulados; cirro dorsal del parápodo 2 al 20 más largos que el ancho del cuerpo, marcadamente vascularizado; branquias presentes del parápodo 4 al 20; falcígeros compuestos bidentados; aparato maxilar arreglado en dos pares de hileras de placas dentadas ..... *D. magnavena* Wolf, 1986 (G)

8(1) Con seta furcada **9**
– Sin seta furcada **14**

9(8) Aparato maxilar con más de 8 dentículos libres superiores; pigidio con 4 cirros anales **10**
– Aparato maxilar con 8 o menos dentículos libres superiores o ausentes; pigidio con 2 cirros anales **12**

10(9) Palpos articulados; mandíbulas con dientes accesorios **11**
– Palpos no articulados; mandíbulas sin dientes accesorios .... *Meiodorvillea* Jumars, 1974 ..... Antenas cortas; cirro ventral presente en parápodos 2 al 14, ausente en posteriores; falcígeros compuestos heterogonfos unidentados ..... *M. apalpata* Jumars, 1974 (B)

11(10) Aparato maxilar con portadores maxilares; mandíbulas con dientes antero-laterales libres ..... *Protodorvillea* Pettibone, 1961
– Aparato maxilar sin portadores maxilares; mandíbulas con dientes redondeados a lo largo del borde interno ..... *Marycarmenia* Nuñez, 1998*

12(9) Antenas articuladas; palpos articulados; con estílodo pigidial .... *Coralliotrocha* Westheide & von Nordheim, 1985*
– Antenas simples o ausentes; palpos no articulados o ausentes; sin estílodo pigidial **13**

13(12) Antenas y palpos presentes; dentículos libres ausentes; neurópodo sin lóbulo setal neuropodial ventral o neuroacícula suplementaria; setas más ventrales compuestas .... *Eliberidens* Wolf, 1986 ..... Sin ojos; antenas y palpos no articulados; falcígeros compuestos unidentados con hojas cortas y largas; aparato maxilar en dos pares de hileras, mandíbulas poco desarrolladas ....*E. forceps* Wolf, 1986 (G)
– Antenas y palpos ausentes; dentículos libres presentes; neurópodo con lóbulo setal neuropodial ventral y neoruacícula suplementaria; setas más ventrales simples .... *Gymnodorvillea* Wainright & Perkins, 1982 ..... Sin ojos; cirro ventral cónico, emergiendo a la mitad del parápodo; falcígeros compuestos unidentados con hojas largas y cortas; aparato maxilar con una solo hilera de maxilas; maxilas 6–8 como placas redondeadas, cubiertas por finos dentículos .... *G. floridana* Wainright & Perkins, 1982 (C)

14(8) Adultos con más de 20 segmentos entre el peristomio y el pigidio; setas presentes **15**
– Adultos con 20 o menos segmentos entre el peristomio y pigidio; setas presentes o ausentes **23**

15(14) Sin setas compuestas; sin cirros anales **16**
–Con setas compuestas; con cirros anales **17**

16(15) Con antenas; con dentículos maxilares libres; neurópodo con una acícula; especies de vida libre ..... *Parophryotrocha* Hartmann-Schröder, 1971*
– Sin antenas; sin dentículos maxilares libres; neurópodo con más de una acícula; endoparásitos de poliquetos de la familia Aphroditidae .... *Veneriserva* Rossi, 1984 ..... Prostomio irregularmente redondeado; sin ojos; dos acículas por setígero; setas ligeramente curvas, subdistalmente infladas, distalmente con pequeñas espinas, terminando en una punta digitada; endoparásito de *Aphrodita longipalpa* Essenberg, 1917 ..... *V. pygoclava* Rossi, 1984 (B)

17(15) Aparato maxilar reducido a 5 o 6 filamentos delgados no esclerotizado .... *Pseudophryotrocha* Hilbig & Blake, 1991*
– Aparato maxilar esclerotizado, incluyendo al menos elementos posteriores grandes y dentículos libres **18**

18(17) Cambio de setación abrupto, uno o pocos setígeros anteriores con setas diferentes a los siguientes setígeros; antenas usualmente articuladas **19**
– Cambio de setación de los setígeros anteriores con los siguientes, si existe, gradual; antenas simples **20**

19(18) Setas ventrales compuestas; cirro ventral elongado, extendiéndose más allá del neurópodo; todos los dentículos libres elongados, falcados .... *Anchidorvillea* Hilbig & Blake, 1991*
– Setas ventrales usualmente simple; cirro ventral corto, no excede el neurópodo; dentículos libres incluyen elementos en forma de placa ..... *Exallopus* Jumars, 1974 ..... Primer setígero modificado; antenas articuladas; setígero modificado con dos tipos de setas simples, delgadas con el borde denticulado, y robustas con un diente secundario .... *E. jumarsi* Blake, 1985 (P)

20(18) Palpos articulados ..... *Palpiphitime* Orensanz, 1990*
– Palpos no articulados o ausentes **21**

21(20) Lóbulo setal neuropodial ventral ausente; especies comensales en branquias de cangrejos braquiuros ..... *Iphitime* Marenzeller, 1902
– Lóbulo setal neuropodial ventral ausente o presente; especies de vida libre **22**

22(21) Neurópodo con acícula accesoria; segmentos posteriores con lóbulos dorso-laterales prominentes ..... *Mammiphitime* Orensanz, 1990*
– Neurópodo sin acícula accesoria; segmentos posteriores sin lóbulos dorso-laterales .... *Ophryotrocha* Claparède & Mecznikow, 1869

23(14) Lóbulo setal neuropodial ventral presente ..... *Pinniphitime* Orensanz, 1990*
– Lóbulo setal neuropodial ventral ausente **24**

24(23) Con setas simples y compuestas **25**
– Setas, si presenta, o todas simples o todas compuestas **28**

25(24) Antenas presentes **26**
– Antenas ausentes **27**

26(25) Palpos biarticulados ..... *Microdorvillea* Westheide & von Nordheim, 1985*
– Palpos no articulado ..... *Arenotrocha* Westheide & von Nordheim, 1985*

27(25) Estílodo pigidial presente ..... *Petrocha* Westheide, 1987*
– Estílodo pigidial ausente ..... *Pusillotrocha* Westheide & von Nordheim, 1985*

28(24) Setas presentes **29**
– Setas ausentes **31**

29(28) Todas las setas compuestas; con 7 o 10 setígeros **30**
– Todas las setas simples; con 4 setígeros ..... *Parapodrilus* Westheide, 1965*

30(29) Con 10 setígeros; aparato maxilar presente ..... *Ikosipodus* Westheide, 1982*
– Con 7 setígeros; aparato maxilar ausente ..... *Ikosipodoides* Westheide, 2000*

31(28) Aparato maxilar presente; cuerpo con 3 segmentos .... *Neotenotrocha* Eibye-Jacobsen & Kristensen, 1994 ..... Con 6 anillos ciliares principales; aparato maxilar formado por un par anterior (dentículos libres) y uno posterior (placas basales) de dentículos .... *N. sterreri* Eibye-Jacobsen & Kristensen, 1994 (G)
– Aparato maxilar ausente; cuerpo con por lo menos 4 segmentos .... *Apodotrocha* Westheide & Riser, 1983*

Claves para especies
Dorvillea **Parfitt, 1866**[1]

1 Con papila nucal **2**
– Sin papila nucal **3**

2(1) Aparato maxilar con tres pares de hileras de dentículos .... *D. moniloceras* (Moore, 1909) (P) (G, Q)
– Aparato maxilar con dos pares de hileras de dentículos .... *D. rubra* (Grube & Ørsted *in* Grube, 1857) (C)

3(1) Antenas no articuladas ..... *D. rubrovittata* (Grube, 1856) (C, Q)
– Antenas articuladas **4**

4(3) Parápodos anteriores con cirro dorsal inflado, con una punta digitada .... *D. clavata* Wolf, 1986 (G, C)
– Parápodos anteriores con cirro dorsal de otra forma **5**

5(4) Palpos biarticulados **6**
– Palpos no articulados **8**

6(5) Palpos más largos que las antenas ..... *D. bacescui* Rullier, 1974 (C)
– Palpos iguales o más cortos que las antenas **7**

7(6) Aparato maxilar con maxila I de la hilera superior, muy recurvada, diente principal dirigido posteriormente ..... *D. largidentis* Wolf, 1986 (G, C)
– Aparato maxilar con maxila I de la hilera superior de otra forma, diente principal dirigido lateralmente ..... *D. cerasina* (Ehlers, 1901) (B, P) (C, Q)

8(5) Palpos más largos que las antenas .... *D. vittata* (Grube & Ørsted *in* Grube, 1857) (P) (C, Q)
– Palpos iguales o más cortos que las antenas ..... *D. sociabilis* (Webster, 1879) (C)

Comentarios

1) *Dorvillea angolana* (Augener, 1918), descrita de África, fue reportada por Rullier (1974) para Cuba, la descripción de su ejemplar es muy breve y dicho ejemplar pudiera ser asignado a varias de las especies descritas del Caribe; por lo tanto, dicho registro no es considerado y la especie no es incluida en la clave. El reporte de *D. pseudorubrovittata* Berkeley, 1927 por Rioja (1962) es cuestionable ya que los ejemplares de Rioja tiene los palpos más largos que las antenas, mientras que la especie fue descrita con antenas más largas que los palpos; por lo cual el registro se considera dudoso y no es incluido en la clave.

Iphitime **Marenzeller, 1902**[1]

1 Con un anillo peristomial; con tres pares de maxilas; setas simples mucho más abundantes que compuestas (29:5–7); simbionte del cangrejo *Cancer antennarius* Stimpson, 1856 .... *I. holobranchiata* Pilger, 1971 (B)
– Con dos anillos peristomiales; con dos pares de maxilas; setas simples ligeramente más abundantes que las compuestas (26:20); simbionte del cangrejo *Loxorhynchus grandis* Stimpson, 1857 ..... *I. loxorhynchi* Hartman, 1952 (B)

Comentario
1) *Iphitime holobranchiata* e *I. loxorhynchi* fueron descritas del sur de California. A pesar de que no han sido formalmente registradas en México, se incluyen en la clave debido a que la distribución de sus hospederos incluye la costa Occidental de Baja California Norte, por lo que su presencia en esta región es muy probable.

Ophryotrocha **Claparède & Mecznikow, 1869**[1]

1 Con branquias ventrales desde el setígero 3 y dorsales desde el setígero 14, ventrales más largas que las dorsales ..... *O. platykephale* Blake, 1985 (P)
– Sin branquias **2**

2(1) Con cirro dorsal y cirro ventral; con palpos ..... *O. akessoni* Blake, 1985 (P)
– Sin cirro dorsal y cirro ventral; sin palpos **3**

3(2) Con 4–5 setas simples supraciculares, 4–5 falcígeros heterogonfos subaciculares; parte distal de la seta simple y la hoja del espinígero finamente denticuladas .... *O. macrovifera* Paxton & Åkesson, 2010 (C)
– Con 2–3 setas simples supraciculares, 3–4 falcígeros heterogonfos subaciculares; parte distal de la seta simple y la hoja del espinígero con denticulación gruesa **4**

4(3) Mandíbulas con proyecciones laterales esclerotizadas muy grandes en adultos..... ..... *O. permanae* Paxton & Åkesson, 2010 (C)
– Mandíbulas sin proyecciones esclerotizadas ..... *O. costlowi* Paxton & Åkesson, 2010 (C)

Comentario
1) Augener (1936) reportó *O. puerilis* Claparède & Metschnikow, 1869 (Italia) para Curaçao sin dar muchos detalles sobre la morfología del ejemplar examinado, excepto que este era mucho más pequeño que los ejemplares europeos a pesar de ser una hembra grávida. Paxton & Åkesson (2007) redescribieron la especie, restringiendo su distribución al mar Mediterráneo, considerando dudosos los registros de la especie fuera de esa región geográfica. Por tal motivo, la especie no es incluida en la clave.

Paraougia **Wolf, 1986**

1 Palpos con palpóforo por lo menos dos veces más grande que el palpostilo; antenas articuladas mucho más largas que los palpos; dentículos libres anteriores con dientes pequeños..... *P. bermudensis* (Åkesson & Rice, 1992)[1] (C)
– Palpos con palpóforo mucho más corto que el palpostilo; antenas no articuladas, ligeramente más largas que los palpos; dentículos libres anteriores con diente distal curvo prominente seguido de dientes pequeños ..... *P. batia* Jumars, 1974 (B)

Comentario

1) *Paraougia bermudensis* fue descrita como *Dorvillea bermudensis*, ya que Åkesson & Rice (1992) consideraron a *Dorvillea* como un supergénero que incluía a *Paraougia* y *Schistomeringos*. Eibye-Jacobsen & Kristensen (1994) consideraron válido al género *Paraougia*, ya que en ninguno de sus árboles filogenéticos *Paraougia* y *Dorvillea* resultan como grupos hermanos, lo cual pudiera dar base a que la idea de Åkesson & Rice (1992) pudiera ser correcta; además, los caracteres que distinguen a *Paraougia* están basados principalmente en el aparato maxilar, el cual ha sido hasta el momento de gran utilidad para separar géneros.

Pettiboneia **Orensanz, 1973**

1 Aparato maxilar con hilera superior más corta que la hilera inferior; dentículos de las maxilas más anchos que largos, maxilas con numerosos dientes pequeños .... *P. duofurca* Wolf, 1987 (G, C) (P, Q)
– Aparato maxilar con ambas hileras de similar longitud; dentículos de las maxilas más largos que anchos; maxilas con pocos dientes prominentes ..... *P. blakei* Wolf, 1987 (G, C)

Protodorvillea **Pettibone, 1961**

1 Falcígeros compuestos unidentados; branquias presentes del setígero 2 al 9 .... *P. parva* Rullier, 1974 (C)
– Falcígeros compuestos bidentados; sin branquias **2**

2(1) Setas furcadas con uno de los extremos bífidos ..... *P. bifida* Perkins, 1979 (C)
– Setas furcadas con ambos extremos enteros **3**

3(2) Palpos biarticulados; falcígeros compuestos con el diente proximal muy pequeño .... *P. kefersteini* (McIntosh, 1869) (C, Q)
– Palpos multiarticulados, con 10–18 artejos; falcígeros compuestos con ambos dientes de similar tamaño ..... *P. gracilis* (Hartman, 1938) (B, P)

Schistomeringos **Jumars, 1974**

1 Mandíbulas con el margen liso y con líneas festonadas ..... *S. perkinsi* Wolf, 1986 (G, C)
– Mandíbulas con borde denticulado y sin líneas festonadas **2**

2(1) Parápodos 1 al 20 dorsalmente con una proyección inflada en forma de papila en posición subdistal ..... *S. mediofurca* Jumars, 1974 (B, P)
– Parápodos sin proyección inflada dorsal **3**

3(2) Falcígeros compuestos con hojas largas ..... *S. polydonta* (Verrill, 1900) (C)
– Falcígeros compuestos con hojas largas y cortas **4**

4(3) Aparato maxilar con dentículos libres anteriores de las hileras inferiores anchos, pectinados **5**
– Aparato maxilar con dentículos libres anteriores de las hileras inferiores no pectinados **7**

5(4) Setas furcadas con dientes de similar tamaño ..... *S. rogeri* Pocklington & Coates, 2010 (C)
– Setas furcadas con dientes de diferente tamaño **6**

6(5) Con ojos; setígeros posteriores sin setas supraciculares simples bidentadas .... *S. pectinata* (Perkins, 1979) (G, C)
– Sin ojos; setígeros posteriores con setas supraciculares simples bidentadas .... *S. pacifica* Westheide 1977 (P)

7(4) Con branquias desde setígeros 5–7 ..... *S. cf. rudolphi* (*sensu* Wolf, 1984) (G)
– Sin branquias **8**

8(7) Cirro dorsal con cirróforo tan largo como el cirrostilo; setas furcadas con el diente más cortos de la mitad de la longitud del diente más largo .... *S. annulata* (Moore, 1906) (B, P) (C, Q)
– Cirro dorsal con cirróforo mucho más largo que el cirrostilo; setas furcadas con el diente más cortos un tercio de la longitud del diente más largo ..... *S. longicornis* (Ehlers, 1901) (B, P, Q en ambas)

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por Juan Moreira (Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid) ayudó a mejorar la claridad del texto. Comentarios de Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR) sirvieron para esclarecer detalles nomenclaturales del grupo. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Augener H. 1936. Zoologische Ergebnisse einer Reise nach Bonaire, Curaçao und Aruba im Jahre 1930. Polychaeten aus den marinen Salinen von Bonaire und Curaçao. Zool Jahrb Abt Syst Ökol Geog Tiere 67: 337–352.

Åkesson B & Rice SA. 1992. Two new *Dorvillea* species (Polychaeta, Dorvilleidae) with obligate asexual reproduction. Zool Scr 21: 351–362.

Carrera-Parra LF. 2009. Dorvilleidae Chamberlin, 19191. *In*: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp. 153–163.

Eibye-Jacobsen D & Kristensen RM. 1994. A new genus and species of Dorvilleidae (Annelida, Polychaeta) from Bermuda, with a phylogenetic analysis of Dorvilleidae, Iphitimidae and Dinophilidae. Zool Scr 23: 107–131.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanog Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Hilbig B. 1995. Family Dorvilleidae Chamberlin, 1919. *In*: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara channel. The Annelida Part 2 vol 5. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp. 341–364.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.

Orensanz JM. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With addenda to the Eunicemorpha of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. Antarctic Res Ser 52: 1–183.

Paxton H. 2000. Family Dorvilleidae Chamberlin, 1919. *In*: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaetes and allies: the southern sysnthesis, fauna of Australia. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula, vol 4A. CSIRO Publishing Melbourne, pp. 91–94.

Paxton H. 2004. Jaw growth and replacement in *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta, Dorvilleidae). Zoomorphology 123: 147–154.

Paxton H & Åkesson B. 2007. Redescription of *Ophryotrocha puerilis* and *O. labronica* (Annelida, Dorvilleidae). Mar Biol Res 3: 3–19.

Paxton H & Åkesson B. 2010. The *Ophryotrocha labronica* group (Annelida: Dorvilleidae) — with the description of seven new species. Zootaxa 2713: 1–24.

Perkins TH. 1979. Lumbrineridae, Arabellidae, and Dorvilleidae (Polychaeta), principally from Florida, with descriptions of six new species. Proc Biol Soc Wash 92: 415–465.

Pfannenstiel HD. 1984. Sex determination and intersexuality in polychaetes. Fortsch Zool 29: 81–98.

Pleijel F. 2001. Dorvilleidae Chamberlin, 1919. *In*: Rouse GW & Pleijel F (eds) Polychaetes Oxford University Press, Oxford, pp. 151–154.

Rioja E. 1962. Estudios anelidológicos 26. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol México 33: 131–229.

Rousset V, Pleijel F, Rouse G, Erséus C & Siddall M. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistic 23: 41–63.

Rullier F. 1974. Quelques annelides polychetes de Cuba recueillies dans des eponges. Trav Mus Hist Nat Grigore Antipa 14: 9–77.

Salazar-Vallejo SI & Carrera-Parra, LF. 2020. Reversal of precedence for *Dorvillea* Parfitt, 1866 (Annelida, Errantia) over its senior homonym *Dorvillea* Leach, 1852 (Mollusca, Bivalvia): maintenance of prevailing usage for *Dorvillea* Parfitt, 1866 and Dorvilleidae Chamberlin, 1919. Bull Zool Nomencl. 77:105–111.

Struck T, Halanych KM & Purschke G. 2005. Dinophilidae (Annelida) is most likely not a progenetic Eunicida: Evidence from 18S and 28S r DNA. Mol Phyl Evol 37: 619–623.

Struck T, Purschke G & Halanych K. 2006. Phylogeny of Eunicida (Annelida) and exploring data congruence using a Partition Addition Bootstrap Alteration (PABA) approach. Syst Biol 55: 1–20.

Wiklund H, Glover AG & Dahlgren TG. 2009. Three new species of *Ophryotrocha* (Annelida: Dorvilleidae) from a whale-fall in the North-East Atlantic. Zootaxa 2228: 43–56.

Wiklund H, Altamira IV, Glover AG, Smith CR, Baco AR & Dahlgren TG. 2012. Systematics and biodiversity of *Ophryotrocha* (Annelida, Dorvilleidae) with descriptions of six new species from deep-sea whale-fall and woodfall habitats in the north-east Pacific. Syst Biodivers 10: 243–259.

Wolf PS. 1984. Family Dorvilleidae Chamberlin, 1919b. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Mobile, Alabama: Barry A. Vittor & Associates, Inc., pp: 44.1-44.37.

16. Eulepethidae Chamberlin, 1919

Patricia Salazar-Silva

Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas
salazarsilva01@yahoo.com, patricia.s.s@bahia.tecnm.mx

Introducción

Los Eulepétidos constituyen una familia relativamente pequeña, actualmente con unas 24 especies en el mundo y unos seis géneros (Woolley & Wilson 2011, Zhang *et al*. 2018), son organismos relativamente grandes con hasta 70 segmentos y longitud máxima de 75 mm, aunque la mayoría miden entre 10 y 30 mm, su cuerpo es robusto, no son frágiles y generalmente no se fragmentan como los organismos de las otras familias de gusanos escamosos. Los Eulepétidos llevan élitros que cubren su dorso, se distinguen de los demás gusanos escamosos por presentar los primeros cuatro pares de élitros alternados con un cirro dorsal y los restantes alternados con una o dos branquias; todos llevan setas simples, no compuestas. La familia se identifica por su neuroacicula distalmente expandida en forma de "cabeza de martillo" denominada en la literatura "hammer-head".

Los Eulepétidos habitan aguas tropicales, en profundidades intermareales, submareales y hasta profundidades entre 400 y 800 m (Rouse & Pleijel 2001, Woolley & Wilson 2011). La mayoría de las especies son de vida libre, excavadores y habitan en fondos de arena, arcillas y fangos (Pettibone 1969); sin embargo otras se han reportado asociadas a otros gusanos escamosos o a tubos de quetopteridos vacíos (Nishi 2001).

El nombre original del género tipo de la familia fue *Eulepis* Grube, 1875, pero Chamberlin (1919) lo reemplazo por ser un nombre previamente usado para un género de Lepidopteros (Insecta) y también para reptiles (Nomenclator zoologicus), así la especie tipo *Eulepis hamifera* fue renombrada por Chamberlin (1919) como *Eulepethus hamifer* (Grube 1875) una especie con localidad tipo en Filipinas. El trabajo de Pettibone (1969) contiene un resumen de los cambios en el status de la nomenclatura para la familia, los géneros y especies. Para México la primera especie descrita de Eulepétido fue *Grubeulepis mexicana* (Berkeley & Berkeley, 1939) con localidad tipo en la Isla Ángel de la Guarda, Baja California, el primer genero lo describió Rioja (1962): *Mexieulepis* para *M. elongata*, una especie de Veracruz, del Golfo de México como localidad tipo y actualmente considerada como sinónimo menor de *M. weberi* (Horst, 1922) descrita para las Antillas (Curazao). Para la región del Caribe, McIntosh (1885) describió al primer Eulepétido con el nombre de *Eulepis challengeriae, (*actualmente *Proeulepethus challenger*iae), recolectado en St. Thomas, Islas Vírgenes, no obstante tener varios registros, Wooley & Wilson (2011) consideran que es un Eulepethidae *incertae* por ser un ejemplar incompleto.

Los Eulepétidos son muy poco conocidos, en los muestreos del bentos su abundancia es baja y poco frecuente; para América Tropical el conocimiento de los Eulepetidos está compilado en las listas de especies disponibles: Salazar-Vallejo (1996) compila 10 especies correspondientes a cinco géneros para el Caribe (desde Carolina del Norte al Norte de Brasil); Fauchald *et. al*. (2009) para el Golfo de México enlistó siete especies de tres géneros; Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa (2004) seis especies de tres géneros para el Pacífico Oriental Tropical. En varias de las listas locales el registro de Eulepétidos es nulo o escaso (1-2 especies) (Laverde-Castillo 1987, Dean 2004, Sibaja-Cordero *et al*. 2012, Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, Morales de Anda *et al*. 2013).

Los principales trabajos de revisión o monográficos para Eulepethidae son pocos y no recientes; Pettibone (1969) re-describió a las especies hasta entonces conocidas, reexaminó registros y homogeneizó la terminología para describir la morfología. Pettibone (1986)

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

proporcionó claves para separar a seis géneros y sus especies. Uebelacker (1984) describió especies para el Golfo de México, algunas de ellas re-examinadas por Pettibone (1986). Descripción de nuevas especies las de Woolley & Wilson (2011) para Australia, la de Zhang *et al*. (2017) para China y la de Cutrim *et al*. (2018) para Brasil.

En el presente se incluye una clave taxonómica para las especies registradas en América Tropical con comentarios y una tabla (1) donde se indica la localidad tipo, registros en la Región y referencias bibliográficas para la especie. Para la clave taxónomica se usaron los trabajos de Pettibone (1969), Pettibone (1986), Woolley & Wilson (2011) y Cutrim *et al*. (2018). En la clave la distribución de las especies se indica como Golfo de México (G), Caribe (C) que comprende al Gran Caribe y Pacífico Oriental Tropical (P). Si alguno de los registros se marca como cuestionable (Q) es porque su distribución en la región es dudosa de acuerdo a la localidad tipo de la especie. El estatus de los nombres fue revisado de acuerdo a trabajos taxonómicos recientes así como en WoRMS.

Sistemática

Los Eulepétidos fueron colocados por Fauchald (1977) y por Pettibone (1982) en el orden Phyllodocida y la superfamilia Aphroditacea. En el análisis cladistico de Rouse & Fauchald (1997) para las relaciones dentro de los Aphroditoideos no encontraron evidencia de monofilia para los Eulepétidos y aparecen junto con los polynoidos formando una polytomia (Rouse & Pliejel 2001)
En la filogenia de Wiklund *et al*. (2005) no se incluyeron secuencias moleculares y la posición de los Eulepétidos se mantiene incierta como una tricotomía con Polynoidae y Acoetidae. Para Norlinder (2012) los Eulepethidae forman un clado bien soportado y junto con los Aphroditidae son el grupo más basal dentro de Aphroditiformia y consideraron que si Eulepethidae fuera la rama más basal, los élitros serian una sinapomorfia para Aphroditiformia y si Aphroditidae fuera la rama basal entonces los élitros serian un carácter que se ha presentado dos veces.

En el análisis filogenético de González *et al*. (2018) fue fuertemente soportada la monofilia de Eulepethidae y a Aphroditidae como el grupo hermano de Eulepethidae. En este último análisis filogenético Eulepethidae fue soportado por los siguientes carácteres apomórficos: presencia de cirro dorsal en los segmentos tres y seis, notosetas subespatuladas y las neurosetas limbadas y por los siguientes caracteres homoplásicos como la ausencia de tubérculos dorsales, la presencia de branquias, las notosetas geniculadas y la falta de serraciones en las neurosetas. Para Zhang *et al*. (2018) así como para González *et al*. (2018) los Eulepétidos son un clado monofilético y fuertemente soportado como grupo hermano de las demás familias de escamosos y pudieran estar más relacionados entre sí que con las otras familias.

Morfología

En esta sección se utiliza la terminología propuesta por Pettibone (1969, 1986) y en trabajo recientes donde se describen especies (Zhang *et al*. 2017 y Cutrim *et al*. 2018).

Prostomio pequeño, globular, retraído en el primer segmento, rodeado lateralmente por los parápodos hacia el frente, visible cuando el primer par de élitros son removidos. Ojos, cuando presentes como pequeñas manchas oculares, ocultas por el segmento II. De acuerdo con Pettibone (1986) el número de ojos es un carácter con alta variación intraespecífica.

Antenas atenuadas o globulares sin ceratóforos, la media anterodorsal, las laterales insertada anteroventralmente sobre el prostomio. Palpos ventrales al prostomio. Faringe eversible con papilas en la parte distal y dos pares de maxilas.

Segmento tentacular (I) pequeño, forma un par de lóbulos laterales al prostomio, cada uno con dos acículas, un par de cirros tentaculares, cirros ventrales y dos haces de setas capilares.

Segmento III no visible mediodorsalmente. Cirros dorsales solo en los segmentos III y en el VI, son cortos sin cirróforo.
Élitros cubren el dorso excepto en algunos segmentos posteriores; insertados en los segmentos 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21 y 24; superficie de los élitros generalmente lisa, en ocasiones con microtubérculos; borde con un flequillo de procesos laterales (Fig. 1A-B), bi o triarticulados. De acuerdo a Cutrim (2018) el número de procesos laterales y articulaciones en

los élitros puede ser variable; el borde también puede ser entero sin procesos laterales (Fig. 1C) y con una o varias muescas o sin muescas.

Elitróforos grandes. Las branquias desde el segmento ocho (Fig. 2B) y alternadas con los élitros. En segmentos posteriores las branquias pueden ser sustituidas por lamelas foliáceas (Fig. 2C) y el número del segmento donde inician puede variar.

Parápodos birrameos, con acícula. Notópodo corto soportado por una acícula con la punta en gancho. El neurópodo grueso, soportado por una acícula larga, distalmente con una placa denominada "Hammer shape" (Fig. 2A, C).

Notosetas pueden ser de varios tipos: delgadas o gruesas, capilares, algunas lisas y otras aserradas, empiezan desde el segmento III, incluyen algunas gruesas con punta fina, roma o espatulada (Fig. 3A-B), spoon tip según Pettibone (1986). Las neurosetas son de varios tipos: pectinadas (Fig. 3C), capilares bilimbadas o unilimbadas; capilares no limbadas; capilares cortas no limbadas
Neurosetas aciculares desde el segmento III (Fig. 3D).

Pigidio con un ano dorsal y un cirro filiforme en el lado derecho.

Claves la distribución geográfica se indica con las siguientes abreviaturas: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. La **Q** indica registros cuestionables, por la localidad tipo de la especie.

Claves para géneros y especies

1 Más de 12 pares de élitros, sin lamelas dorsales, los primeros 12 pares anteriores con borde fimbriado…….. *Mexieulepis* Rioja 1962 …….. élitros anteriores con numerosos procesos laterales, neuroseta acicular desde el segmento 3, parápodos posteriores con neurosetas gruesas, curvadas y acicular ..... *M. weberi* (Horst, 1922)[1] (G, C)
- Sólo con 12 pares de élitros, con lamelas dorsales. **2**

2(1) Con lamelas ventrales en la región media.. ..... *Lamelleulepethus* Pettibone 1986 …… microtubérculos en todos los élitros excepto en el primer par, margen de élitros con proceso lateles no articulados, neuroseta acicular en parápodo 3 .... *L. biminiensis* Pettibone, 1986[2] (G, C)
- Sin lamelas ventrales **3**

3(2) Élitros con borde entero **4**
- Élitros con procesos laterales..... *Grubeulepis* Pettibone 1969

4**(3***)* Élitros con borde sin muescas o papilas…….*Proeulepethus* Pettibone, 1986superficie sin microtubérculos, notosetas curvadas con punta roma ..... *P. clarki* Pettibone, 1986[3] (C)
- Élitros con borde con muesca……*Pareulepis* Darboux, 1900 … neurosetas de diferentes tipos: pectinadas, limbadas con puntas largas, similar las de la región anterior y posterior ..... *P. wyvillei* McIntosh 1885[4] (G, C)

Comentarios

1 *Mexieulepis weberi* fue descrita de Curazao como *Eulepis weberi* y sinonimizada por Pettibone 1969 con *Mexieulepis elongata* Rioja 1962 con localidad tipo la Isla de En medio, Veracruz, no obstante Rioja (1962) señaló varias diferencias con respecto *M. weberi*, por lo que la sinonimia es dudosa.

2 *Lamelleulepethus biminiensis* LT. Isla Bimini, Bahamas, registrada por Uebelacker, 1984 para Florida como *Grubeulepis* sp. A.

3 *Proeulepethus clarki* LT: Islas Vírgenes, es la especie tipo de *Proeulepethus* un género con tres especies hasta el momento.

4 *Pareulepis wyvillei* LT: Bermudas, originalmente descrita como *Eulepis wyvillei*, posteriormente sinonimizada por Hartman (1942) con *Eulepis splendida* Treadwell, 1901, ésta con localidad tipo Mayagüez Harbor, Puerto Rico.

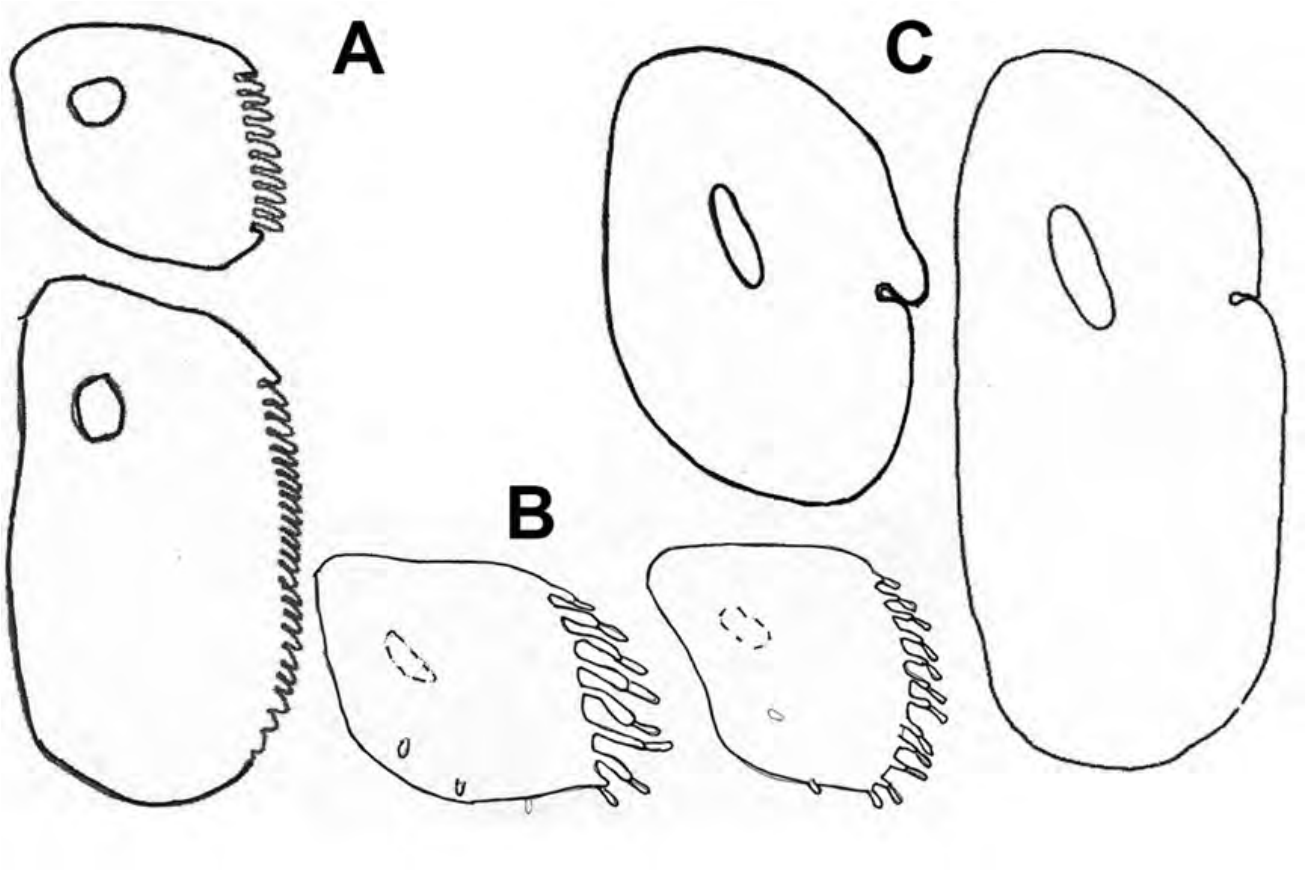


Figura 1. Borde de los élitros: A, con procesos laterales; B, con procesos laterales biarticulados, C sin procesos laterales, con una muesca. Modificado de Pettibone (1986).

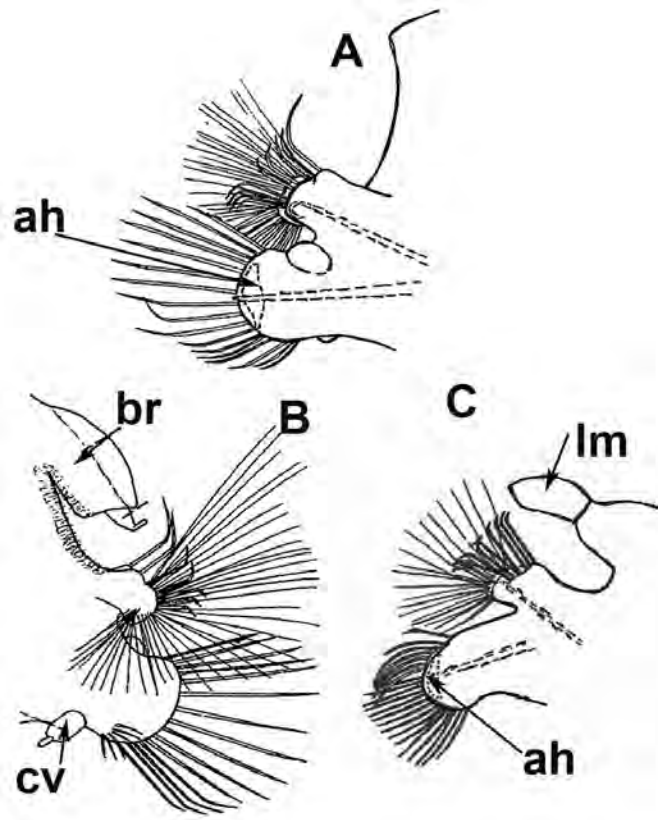


Figura 2. Parápodo: A, con neuroacícula expandida, ah (hamer head); B, con branquia, br y cirro ventral, cv; C, con lamelas dorsales, lm. Modificado de Pettibone (1986).

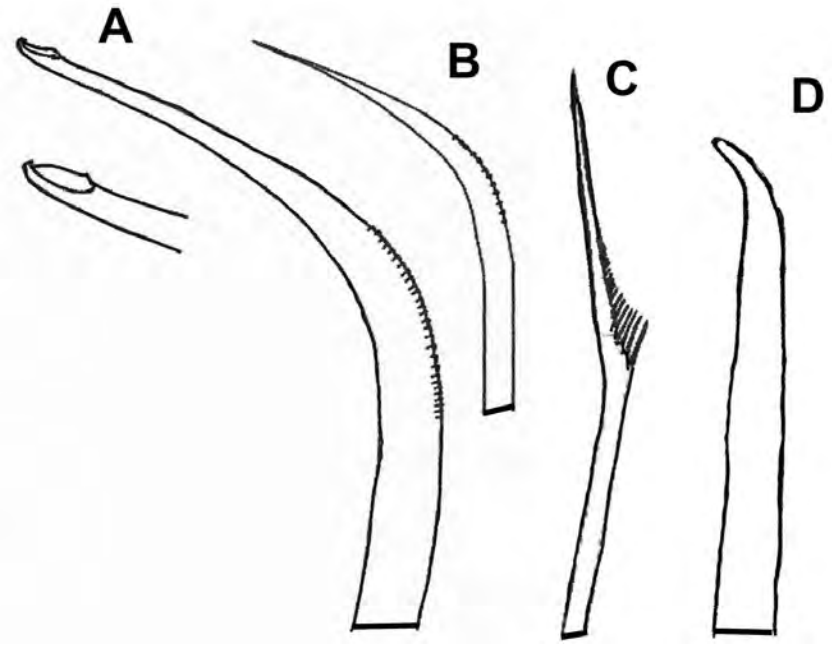


Figura 3. A, Notosetas con punta roma o de "cuchara"; B, Notosetas con punta finas; C, Neuroseta pectinada, D, Acícula del neuropodio. Modificado de Pettibone (1986).

Claves para las especies

Grubeulepis

1 Primer par de élitros con series de siete o más papilas en el borde, élitros restantes con procesos biarticulados **2**
- Primer par de élitros sin series de siete o más papilas en el borde, élitros restantes con procesos laterales no articulados, digitiforme **4**

2(1) Sin neuroseta acicular en el parápodo del segmento III **3**
- Con neuroseta acicular en el parápodo del segmento III, neuroseta supraacicular de segmentos posteriores con prominentes dentículos (serrulada) y punta roma..... ..... *G. mexicana* (Berkeley & Berkeley, 1939)[5] (G, C, P)

3 (2) Con notosetas en segmentos anteriores en forma de cuchara, cuerpo con 13 pares de branquias, neurosetas posteriores con punta fina..... *G. augeneri* Pettibone 1969[6] (G, Q)
- Con notosetas en segmentos anteriores con forma espatuladas, cuerpo con 10 pares de branquias, neurosetas posteriores con punta en forma de cuchara .... G. *sulcatisetis* (Jones, 1962)[7] (C)

4(1) Sin neuroseta acicular en segmentos anteriores, notosetas anteriores algunas con punta en forma de cuchara y neurosetas de segmentos posteriores con punta fina..... ..... *G. fimbriata* (Treadwell, 1901)[8] (G, C). No articulado
-Con neuroseta acicular en el segmento III **5**

5(4) Con neuroseta acicular en el segmento 8, notosetas anteriores no espinulosas .... *G. ecuadorensis* Pettibone 1969[9] (G, Q, P)
-Sin neuroseta acicular en el segmento 8, notosetas anteriores espinulosa ....*G. westoni* Pettibone 1986[10] (G, C)

Comentarios

5 *Grubeulepis mexicana* (Berkeley & Berkeley, 1939). LT: Bahía Isla Grande actualmente Isla Ángel de la Guarda. Descrita originalmente como *Eulepethus mexicanus*, referida por Rioja (1962) a *Mexieulepis mexicanus,* por Pettibone (1969) a su nuevo género *Grubeulepis*.

6 *Grubeulepis augeneri* Pettibone 1969. LT. Congo y Togo (África Central), registrada por Uebelacker (1984 para el Golfo de México (EU), Pettibone (1986) indica diferencias respecto a los especímenes tipo pero corrobora la identidad por ello su distribución es cuestionable.

7 *Grubeulepis sulcatisetis* (Jones, 1962) LT: Jamaica. Descrita originalmente como *Pareulepis sulcatisetis*.

8 *Grubeulepis fimbriata* (Treadwell, 1901). LT: Mayaguez (Puerto Rico). Originalmente descrita como *Eulepis fimbriata* y referida por Pettibone (1969) a su nuevo género *Grubeulepis*.

9 *Grubeulepis ecuadorensis* Pettibone 1969. LT: cabo de San Francisco, Ecuador (Pacifico Central), la especie fue previamente asignada por Hartman (1939) a *Pareulepis fimbriata*.

10 *Grubeulepis westoni* Pettibone 1986. LT: Carolina del Norte, los especímenes tipo fueron previamente identificados en Uebelacker como *Grubeulepis cf. ecuadorensis,* registro amplio en el Golfo de México y Caribe.

Agradecimientos

Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811). Agradezco al Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas del Tecnológico Nacional de México, por el tiempo otorgado para la realización de este trabajo y a los editores por invitarme a participar en el libro con este nuevo capítulo.

Referencias

Báez DP & Ardila NE 2003. Poliquetos (Annelida:Polychaeta) del mar Caribe Colombiano. Biota Colombiana, 4(1):89-109.

Berkeley E & Berkeley C. 1939. On a collection of Polychaeta, chiefly from the west coast of México. Annals and Magazine of Natural History, Series 11, 3 (15): 321–346.

Cutrim AST, Praseres EF, Concei ÇÃo JMVS, De Almeida ZDS, JÚnior MN & De Oliveira VM. 2018. New species of *Grubeulepis* Pettibone, 1969 (Eulepethidae, Annelida) from northern Brazil. Zootaxa, 4441(2): 379-389.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta (Albatross Expeditions). Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College 48: 1-514.

Dean HK. 2004. Literature review of the Polychaeta of the Caribbean sea. Zootaxa 3596: 1-86.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms, definitions and keys to the orders, families and genera. Natural History Museum of Los Angeles County: Los Angeles, CA (USA), Science Series. 28:1-188.

Fauchald K & Rouse GW. 1997. Polychaete systematics: Past and present. Zoological Scripta, 26:71-138.

Fauchald K, Granados-Barba A y Solís-Weiss V. 2009. Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico, In: D.L. Felder and D.K. Camp (eds.). Gulf of Mexico. Origin, Waters, and Biota. Volume 1, Biodiversity. Texas AyM University Press, College Station, Texas. pp. 751–788.

González BC, Martínez A, Borda E, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K. 2018. Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. Cladistics 34:225–259.

Hartman O. 1939. Polychaetous Annelids. Part I. Aphroditidae to Pisionidae. Allan Hancock Pacific Expeditions 7 (1): 1-56.

Hartman O. 1942. Report on the Scientific Results of the Atlantic expeditions to the West Indies under the Joint Auspices of the University of Havana and Harvard University. Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural 16(2): 89-104.

Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC. & Solís-Weiss V. 2003. Commented Checklist of the Polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Areas Adjacent to Islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 102(1):1-16.

Laverde-Castillo JJA & Rodríguez-Gómez H. 1987. Lista de los poliquetos registrados para el caribe Colombiano, incluyendo comentarios sobre su zoogeografía. Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín, 17:95–112.

Laverde-Castillo JJA. 1992. Occurrence of Grubeulepis westoni Pettibone (Annelida: Polychaeta: Eulepethidae) in the Colombian Caribbean. An. Inst Invest. Mar. Punta Betin.21: 131-134

Morales-de Anda D, Villalobos-Guerrero T y Salazar-Silva P. 2013. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la costa sur de Jalisco y Colima In: Biodiversidad de la Costa Sur de Jalisco y Colima. Franco-Gordo C. (ed.). Volumen 1. Editorial Universidad de Guadalajara. pp: 101-135.

Nishi E. 2001. A new species of scaleworm, *Grubeulepis malayensis* (Annelida: Polychaeta: Eulepethidae), from Morib Beach, Malaysia, living in chaetopterid tubes. Species Diversity, 6(1): 1-9.

Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F. 2012. Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28SrRNA, 16SrRNA, mitochondrial cytochrome coxidase subunit (COI), and morphology. Mol. Phylogenet. Evol. 65:490–500.

Pettibone MH. 1969. Revision of the aphroditoid polychaetes of the family Eulepethidae Chamberlin (=Eulepedinae Darboux; =Pareulepidae Hartman). Smithsonian Contributions to Zoology, 41, 1–44.

Pettibone MH. 1986 Additions to the family Eulepethidae Chamberlin (Polychaeta–Aphroditacea). Smithsonian Contributions to Zoology, 441, 1–51.

Read G & Fauchald K. 2019. World Polychaeta database. Fabriciidae Rioja, 1923. Consultado el 4 agosto 2019 en: World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails yid=942

Rioja E. 1962. Estudios anelidologicos. XXV. Un nuevo género de la familia Pareulepidae, del Golfo de México. Anales del Instituto de Biología, México. 32(1/2): 235-249.

Rivera C. & Romero-de Rivera MY. 2008. Checklist of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from El Salvador, Eastern Pacific. Check List 4(1):18-30.

Rouse G. & Fauchald K. 1997. Cladistics and Polychaetes. Zoological Scripta. 26:139-204

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press: Oxford, *UK*. 354 pp.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol UNAM, ser Zool 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol UNAM, ser Zool 75:9–97.

Sibaja-Cordero, Jeffrey A, Cortés J & Dean HK. 2012. Depth diversity profile of polychaete worms in Bahía Chatham, Isla del Coco National Park, Costa Rica Pacific. Revista de Biología Tropical, 60(Suppl. 3):293-301.

Sheffield AN. (ed). Nomenclator Zoologicus. Zoological Society of London.
http://ubio.org/NomenclattorZoologicus

Uebelacker JM. 1984. Family Eulepethidae Chamberlin, 1919b. In: Uebelacker, JM y Johnson PG. (Eds.), Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor y Associates, Inc., Mobile, Alabama, pp: 1–13.

Villalobos-Guerrero TF & Molina Acevedo I. 2014. Lista de especies y estado de conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de Sinaloa, Golfo de California. Bol Inst Oceanogr Venezuela 53(1):79-109.

Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2005. Phylogeny of Aphroditiformia (Polychaeta) based on molecular and morphological data. Mol Phylog Evol 37:494–502.

Woolley S, y Wilson RS. 2011. Two new species of Eulepethidae (Polychaeta) from Australian seas. Zootaxa 2839: 47-66.

Zhang J. Zhang Y, Osborn K & Qiu JW. 2017. Description of a new species of *Eulepethus* (Annelida, Eulepethidae) from the northern South China Sea, and comments on the phylogeny of the family. Zootaxa 4226(4): 581-593.

Zhang Y. Sun J, Rouse GW, Wiklund H, Pleijel F, Hiromi K., Watanabe HK , Chen C, Qian PY & Qiu JW. 2018. Phylogeny, evolution and mitochondrial gene order rearrangement in scale worms (Aphroditiformia, Annelida). Molecular Phylogenetics and Evolution, 125: 220-231.

TABLA. Localidad tipo y registros para las especies de Eulepethidae de América Tropical

ESPECIE	LOCALIDAD TIPO (LT) Y REGISTROS	REFERENCIAS
Grubeulepis augeneri Pettibone, 1969	LT: Congo Frances, actualmente República del Congo **Golfo de México**: Florida	Pettibone 1969, 1986 Uebelacker 1984 Fauchald *et a*l. 2009 Cutrim *et al*. 2018 Woolley & Wilson 2011
Grubeulepis ecuadorensis Pettibone, 1969	LT: Cabo San Francisco, Ecuador **Golfo de México:** Florida **Pacífico**: Ecuador	Uebelacker 1984 Pettibone 1986 Fauchald *et al*. 2009 Cutrim *et al*. 2018
Grubeulepis fimbriata (Treadwell, 1901)	LT: Puerto de Mayagüez, Puerto Rico **Golfo de México** Florida: Bahía Miramar, Bahía Apalachicola, Pensacola, Saint George Sound Alabama: Bahía de Mobile, **Caribe:** Panamá: Bahía Caledonia	Uebelacker 1984 Pettibone 1986 Fauchald *et al*. 2009 Cutrim *et al*. 2018 Woolley & Wilson 2011
Grubeulepis mexicana (Berkeley and Berkeley, 1939)	LT: Golfo de California: Bahía Isla Grande (Isla Ángel de la Guarda) **Golfo de México:** Florida: Bahía Sarasota Alabama Texas: Matagorda Mississippi **Caribe** Venezuela: Cumaná Isla Margarita **Golfo de California**: Bahía de los Ángeles, Baja California Isla Cerralvo, Baja California Sur Isla Tiburón, Sonora Isla del Carmen, Baja California Sur Isla Socorro, Colima Isla María Madre, Nayarit **Pacífico:** Panamá:	Pettibone 1969, 1986 Uebelacker 1984 Hernández-Alcántara *et al*. 2003 Rivera y Romero 2008 Fauchald *et al*. 2009 Woolley & Wilson 2011 Zhang *et al*. 2017 Cutrim *et al*. 2018

	Golfo de Panamá, Bahía de Panamá Isla Naos Guatemala El Salvador	
Grubeulepis sulcatisetis (Jones, 1962)	LT: Green Bay, Jamaica **Caribe:** Colombia: Tayrona	Pettibone 1969, 1986 Báez & Ardila 2003 Woolley & Wilson 2011 Cutrim *et al*. 2018
Grubeulepis westoni Pettibone, 1986	LT: Cabo Hatteras, Carolina del Norte **Golfo de México**: Texas: Rio Grande Florida Mississippi Alabama: Tuscaloosa Louisiana **Caribe**: Belice: Dangriga Honduras Puerto Rico: Palmas Altas Barceloneta y Arrecife Laurel. Colombia: Bahía de Santa Martha y Bahía Portete	Pettibone 1986 Laverde-Castillo 1992 Fauchald *et al*. 2009 Woolley & Wilson 2011 Cutrim *et al*. 2018
Lamelleulepethus biminiensis Pettibone, 1986	LT: Bahamas (Isla Bimini) **Atlántico Norte** Georgia **Golfo de México**: Florida	Uebelacker 1984 Pettibone 1986 Fauchald 2009
Mexieulepis weberi (Horst, 1922)	LT: Curazao **Atlántico Norte:** Georgia Carolina del Norte: Cabo Lookout **Golfo de México** Florida: Cayo Hueso Veracruz **Caribe**: Belice: Cayo Carrie Bow Panamá: Fort Sherman Puerto rico Venezuela: Turpialito	Pettibone 1969, 1986 Uebelacker 1984. Woolley & Wilson 2011 Zhang *et al*. 2017
Pareulepis wyvillei (McIntosh, 1885)	LT: Bermudas **Golfo de México:** Florida **Caribe:** Puerto Rico: Mayagüez Harbor Grenada	Pettibone 1969, 1986 Zhang *et al*. 2017

Proeulepethus clarki Pettibone, 1986	LT: Islas Vírgenes **Caribe**: Puerto Rico: San Juan Puerto, Ponce.	Pettibone, 1986 Woolley & Wilson 2011 Zhang *et al*. 2017

17. Eunicidae Berthold, 1827

Luis F. Carrera-Parra* & Isabel C. Molina-Acevedo

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
* lcarrera@ecosur.mx, carrera_parra@yahoo.com.mx

Introducción

El nombre de la familia se deriva del género tipo *Eunice* Cuvier, 1817, el cual corresponde al nombre de una de las nereidas o ninfas del mar (Milne-Edwards 1836). Eunicidae es una de las familias con mayor riqueza de especie, además de tener uno de los intervalos de talla más grandes con ejemplares de unos cuantos milímetros a ejemplares de hasta seis metros de longitud, los cuales pueden rebasar el millar de segmentos (Carrera-Parra 2006) (Fig. 1A-B). Su registro fósil más antiguo se remonta al Carbonífero Superior (Thompson & Johnson 1977).

Este grupo tiene una distribución mundial, siendo más comunes y abundantes en las regiones tropical y subtropical. Su distribución batimétrica va desde la zona intermareal hasta la zona abisal. Los eunícidos pueden ser encontrados en todo tipo de substrato, siendo más comunes en substrato duro; algunas especies han sido reportadas como simbiontes de otros invertebrados, principalmente esponjas y corales blandos (Carrera-Parra & Salazar-Vallejo 1998, Hartmann-Schröder & Zibrowius 1998); mientras que algunas especies de *Eunice* construyen tubos rígidos ramificados con apertura alternantes (Fig. 1C). Por sus hábitos alimenticios han sido considerados como carnívoros de otros invertebrados; herbívoros de macroalgas y angiospermas, carroñeros o incluso sedimentívoros (Fauchald & Jumars 1979, Winsnes 1989, Jumar *et al* 2015).

Tienen sexos separados, sin presentar dimorfismo sexual. Pueden presentar diferentes modos de reproducción, pero los más documentados son el desarrollo de una forma epitoca, en la cual los ojos se hipertrofian y normalmente la porción media-posterior se transforma internamente para albergar los gametos que serán liberados cuando el ejemplar completo sale a nadar a la columna de agua. Existe una segunda forma, en donde los ejemplares se dividen y solo la mitad medio-posterior del cuerpo emerge a la columna de agua para liberar los gametos. Para el caso de algunas especies de *Marphysa* de Quatrefages, 1865, se ha documentado que los gametos son depositados dentro de una masa gelatinosa adherida a la boca de la madriguera; dentro de la cual se desarrollan los primeros estadios para salir como una larva béntica (Borradaile 1902, Pillai 1958, Pettibone 1963, Malathi 2011).

Jamieson & Rouse (1989) describieron, para *Marphysa sanguinea* (Montagu, 1813), la presencia de espermatozoides del tipo "ect-aquasperm", típicos de organismos liberadores de gametos para la fecundación externa. Este mismo tipo de espermatozoide ha sido reportado para dos especies de *Lysidice* Savigny *in* Larmarck, 1818 y una de *Nematonereis* Schmarda, 1861 en el Mar Mediterráneo (Gambi & Cigliano 2006); así como en dos especies de *Lysidice* del Caribe (Carrera-Parra *et al.* 2011). El tamaño de los oocitos en los eunícidos es relativamente grande, se ha reportado que pueden variar entre 100 y 300 μm (Allen 1957, Pillai 1958, Prevedelli *et al.* 2007, Carrera-Parra *et al.* 2011, El Barhoumi *et al.* 2013.).

Especies de esta familia han sido aprovechadas por el hombre, ejemplares de *Eunice* y *Marphysa* son comúnmente utilizados como carnada para pesca (Gambi *et al*. 1994, Olive 1994, Zanol & Bettoso 2006, Carrera-Parra *et al*. 2008, Salazar-Vallejo *et al.* 2011, Lavesque *et al.* 2017), mientras que algunas especies de *Palola* Gray *in* Stair, 1847 y *Lysidice,* durante su periodo reproductivo, son capturadas para ser consumidas por nativos de algunas islas del Pacífico como Fiyi y Samoa (Carrera-Parra 2006). Se ha demostrado que estos organismos son nutritivos al ser ricos en proteína cruda y bajos en grasa (Pamungkas 2015), así como una excelente fuente de yodo, mineral esencial en el

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

crecimiento y desarrollo del feto hasta la niñez, así como para las madres embarazadas y lactantes (Latumahina & Mailoa 2016).

También, se ha observado que ejemplares grandes de *Marphysa* mejoran significativamente la calidad del sedimento al disminuir los niveles de materia orgánica, azufre y hierro, además de mejorar el nivel de pH a una forma más básica sin comprometer su supervivencia. Por lo cual, son recomendados para ser utilizados como biorremediadores de sedimentos en estanques de acuicultura enriquecidos orgánicamente (Mandario *et al.* 2019).

Sistemática

Las primeras especies de eunícidos fueron descritas como *Nereis*, siendo la primera especie *Nereis norvegica* Linné, 1767. Algunos autores acreditaban la autoría de la familia a Savigny, 1822, pero la primera mención válida del nombre fue realizada por Berthold (1827).

La sistemática de este grupo ha sido muy cambiante, antiguamente algunos autores consideraban dentro de Eunicidae, otras familias de poliquetos eunicemorfos como subfamilias; esta idea ha sido actualmente abandonada y cada uno de estos grupos son considerados como familias independientes. Fauchald (1992a) realizó una síntesis extensa sobre la historia de la sistemática de Eunicidae.

Han existido diversas hipótesis con respecto a las relaciones filogenéticas de Eunicidae con el resto de los poliquetos eunicemorfos. Los primeros estudios apuntaban a una estrecha relación entre las familias Eunicidae y Onuphidae, incluso en algunos casos considerados como familias altamente derivadas dentro de Eunicida (Kielan-Jaworowska 1966, Kozur 1970, Orensanz 1990, Fauchald 1992a).

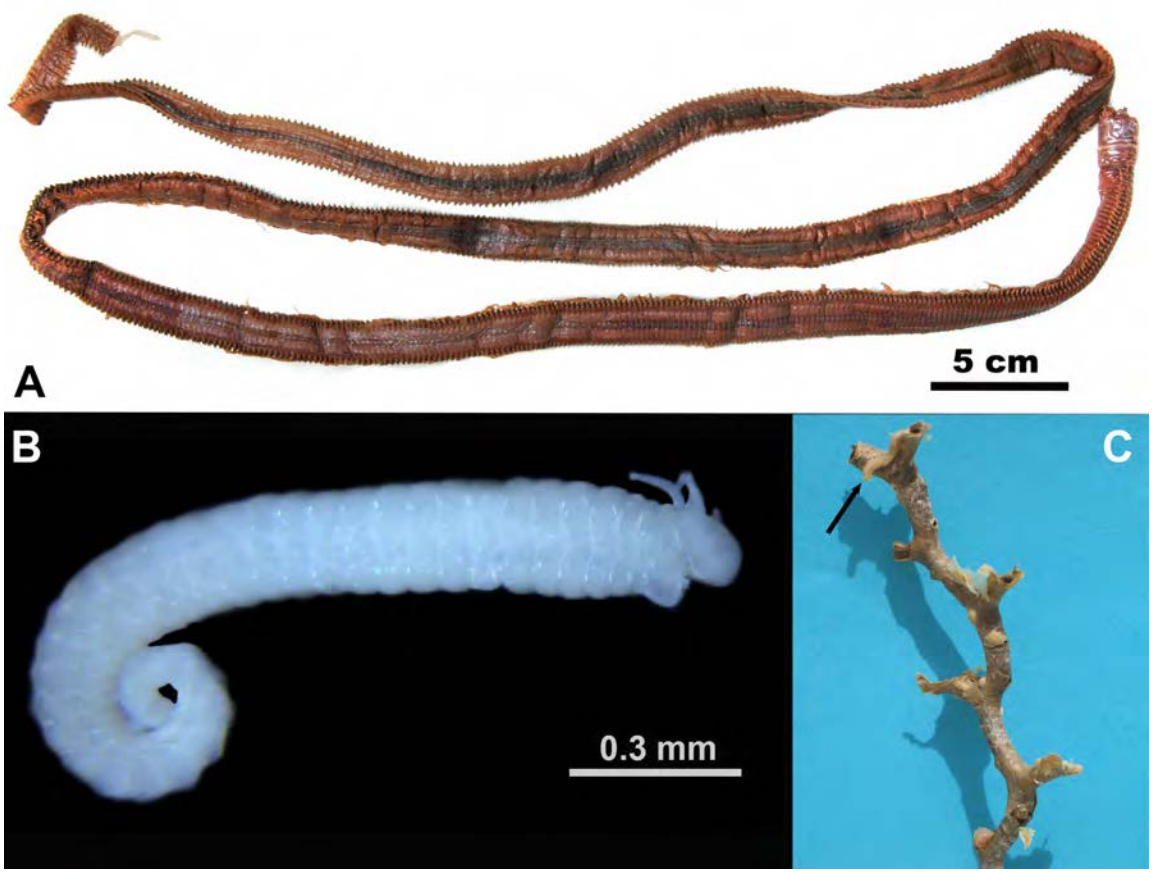


Figura 1. A) *Eunice sebastiani*, ejemplar casi completo; B) *Fauchaldius cyrtauloni*, ejemplar completo; C) Tubo de *Eunice*, flecha negra señala un ejemplar en una de las aberturas. (Fotos: A © H. Bahena; B-C © L.F. Carrera-Parra).

Rouse & Fauchald (1997) presentaron una idea diferente en donde se muestra una relación de grupo hermano entre Eunicidae con Lumbrineridae y Dorvilleidae, quedando Onuphidae como grupo hermano de dicho clado. Estudios más recientes y con base en datos moleculares han mostrado resultados contrapuestos; en algunos análisis Eunicidae y Onuphidae son considerados como grupos hermanos (Zanol *et al.* 2014, Budaeva *et al*. 2016), mientras que, en otros, los miembros de Onuphidae quedan anidados dentro de la familia Euncidae, y la familia Dorvilleidae como su grupo hermano (Struck *et al*. 2006, Rousset *et al*. 2007).

El primer estudio para tratar de explicar las relaciones filogenéticas dentro de uno de los géneros de Eunicidae, mostró que *Eunice* no constituye un grupo monofiletico, el cual podría ser dividido al menos en dos grupos monofiléticos (Zanol *et al*. 2007); cabe señalar que dicho trabajo solo incluyó un pequeño grupo de especies de este género, por lo cual será necesario realizar un estudio que incluya, si no a todas, a la mayoría de las especies para poder tener un resultado más concluyente. Posteriormente, Zanol *et al*. (2014) realizaron otro estudio filogenético con base en datos moleculares y morfológicos incluyendo algunas especies de la mayoría de los géneros de Eunicidae. En este estudio, ellos reestablecen los géneros *Nicidion* Kinberg, 1865 y *Leodice* Savigny *in* Lamarck, 1818; y consideran *Eunice* nuevamente como un grupo polifilético; además, propusieron *Nematonereis* como sinónimo de *Lysidice*.

Recientemente, Molina-Acevedo & Carrera-Parra (2017) propusieron el género *Treadwellphysa*, el cual incluye algunas especies que previamente habían sido descritas dentro de *Marphysa*. Asimismo, ellos propusieron una diagnosis restringida para los géneros *Marphysa* y *Nicidion* con base en caracteres del aparato maxilar, los cuales son consistentes durante su desarrollo ontogenético. Además, consideraron que existen evidencias morfológicas para poder reconocer a *Nematonereis* como independiente de *Lysidice*. El último género propuesto dentro de la familia es *Paucibranchia* Molina-Acevedo, 2018 el cual también incluye varias especies previamente consideradas como *Marphysa*, pero que presentaban características morfológicas muy particulares; por ejemplo, la presencia de branquias restringidas a una corta región anterior del cuerpo (Molina-Acevedo 2018).

Morfología

La taxonomía de este grupo depende de una cuidadosa observación y evaluación de caracteres externos e internos. En el caso de los caracteres externos, es importante revisar la variación de la forma y desarrollo de los lóbulos setales, los cirros parapodiales (dorsal y ventral), así como las branquias a lo largo del cuerpo. Además, se debe considerar la distribución de los diferentes tipos de setas a lo largo del cuerpo; y la evaluación de caracteres que se ha demostrado son dependientes de la talla de lo ejemplares, tales como el inicio de las branquias, el número de filamentos branquiales, el inicio de los ganchos subaciculares, y el inicio y termino del cirro ventral con la base expandida. Por lo que es recomendable revisar el ejemplar completo bajo el microscopio, y por lo menos realizar cortes de tres parápodos en las regiones anterior, media y posterior.

Para los caracteres internos, será necesario realizar un corte anterodorsal para extraer el aparato maxilar, el cual deberá de ser estudiado bajo el microscopio para poder observar con precisión la forma de las placas maxilares, particularmente las maxilas I y II; así como el número de dientes por cada placa maxilar, considerando solo como un diente verdadero aquel que presente una cavidad pulpar.

Prostomio y peristomio. En este grupo de poliquetos, el prostomio puede ser redondeado (Fig. 2E, G), semibilobulado (Fig. 2D) o claramente bilobulado (Fig. 2B, C, F). Algunas especies de *Eunice* se caracterizan por tener un prostomio dividido oblicuamente dando la apariencia de ser bilobulado (Fig. 2H).

Los eunícidos se caracterizan por la presencia de 1 a 5 apéndices sensoriales en el prostomio y estos han sido tradicionalmente utilizados para la separación de los géneros. *Nematonereis* es el único género que presenta una sola antena y carece de palpos (Fig. 2G); *Lysidice* tiene tres antenas y carece de palpos (Fig. 2F); mientras que el resto de los géneros (*Aciculomarphysa* Hartmann-Schröder *in* Hartmann-Schröder & Zibrowuis, 1998, *Eunice*, *Euniphysa* Wesenberg-Lund, 1949, *Fauchaldius* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998, *Leodice*, *Marphysa*, *Nicidion*, *Palola*, *Paucibranchia*, y *Treadwellphysa*) presentan tres antenas y un par de palpos laterales a las antenas (Fig. 2A-E).

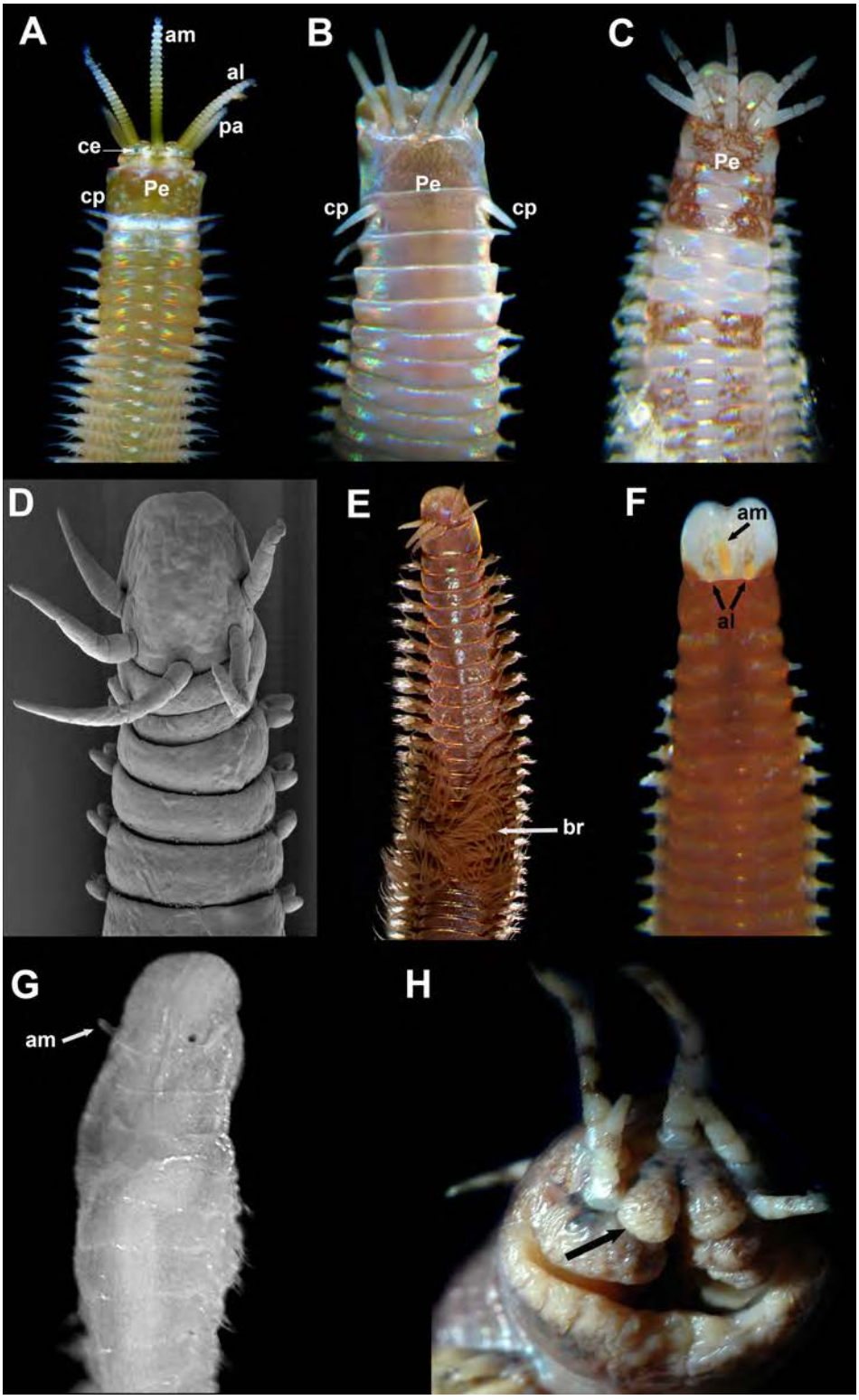


Figura 2. A) *Eunice* extremo anterior VD; B) *Palola* extremo anterior VD; C) *Marphysa* extremo anterior VD; D) *Fauchaldius* extremo anterior VD; E) *Paucibranchia* extremo anterior VD; F) *Lysidice* extremo anterior VD; G) *Nematonereis* extremo anterior VD; H) *Eunice riojai* prostomio, VF, flecha señala la división oblicua del prostomio. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; VF= vista frontal; am= antena media; al= antena lateral; pa= palpo; ce= ceratóforo; Pe= Peristomio; cp= cirro peristomial; br= branquias) (Fotos: A, B, C, F, H © H. Bahena; E © I.C. Molina-Acevedo; D, G © L.F. Carrera-Parra).

Sin embargo, es necesario tener en cuenta que los apéndices prostomiales aparecen de forma gradual en los diferentes estadios durante la ontogenia. El primer apéndice en aparecer es la antena media, por lo cual esta etapa fue denominada como estadio "Nematonereis" haciendo referencia al género que presenta solo la antena media. Los siguientes apéndices que aparecen son las antenas laterales, por lo que en esta etapa se les denomina como estadio "Lysidice", y por último aparecen los palpos, completando el desarrollo de los cinco apéndices prostomiales.

Debido a estos cambios progresivos, puede ocurrir que algunos ejemplares que no se han desarrollado por completo puedan ser asignados a un género incorrecto. Para evitar tal tipo de confusión, la mandíbula es una característica clave ya que todos los géneros con cinco apéndices prostomiales (excepto *Palola*) tienen las mandíbulas planas a diferencia de *Nematonereis* y *Lysidice* que las tienen en forma de cucharón; por lo tanto, un ejemplar que tenga solo una o tres antenas, pero las mandíbulas planas corresponde a un ejemplar en desarrollo de cualquiera de los géneros con cinco apéndices prostomiales. En el caso de *Palola*, que al igual que *Nematonereis* y *Lysidice* tiene las mandíbulas en forma de cucharon, es fácil de reconocer sus estadios porque carece tanto de gancho subacicular como de pectinas, caracteres presentes en los otros géneros.

Tanto las antenas como los palpos están constituidos por un ceratóforo y palpóforo (base de los apéndices prostomiales, ver Fig. 2A), y el ceratostilo y palpostilo (proyección distal, ver Fig. 2A) respectivamente. Los ceratóforos y palpóforos están formados por un anillo comúnmente corto o inconspicuo, pero en ocasiones pueden ser largos, nunca articulados. Los ceratostilos y palpostilos pueden ser no articulados (Figs. 2B-F) o articulados (Fig. 2A).

Presentan un par de ojos, aunque algunas especies de *Eunice*, *Marphysa*, *Nicidion*, *Palola*, y *Paucibranchia* carecen de ojos. Durante el desarrollo ontogenético, los estadios larvales presentan un par de ojos que se mantienen por lo menos hasta el estadio "Lysidice", por lo que además de tener el par de ojos posteriores que tendrán de adultos, aún mantienen los ojos larvales en la parte frontal del prostomio.

El peristomio (Fig. 2A-C) es ápodo y está constituido por dos anillos; en los géneros *Aciculomarphysa*, *Eunice*, *Euniphysa, Fauchaldius*, *Leodice*, *Nicidion*, y *Palola* se presenta un par de cirros peristomiales en el segundo anillo, el cual puede ser articulado (Fig. 2A) o no articulado (Fig. 2B), el resto de los géneros carecen de dichos apéndices. En los eunícidos, de todos los apéndices dorsales de la región anterior del cuerpo, los cirros peristomiales son los últimos en aparecer; por lo cual es muy probable que las pocas especies de *Nicidion* que se supone carecen de cirros peristomiales fueron descritas con base en ejemplares juveniles que aún no los han desarrollado.

Aparato maxilar y mandíbulas. El aparato maxilar de los eunícidos es del tipo labidognato y puede estar constituido por 5 o 6 pares de maxilas (Fig. 3A), donde la maxila III es impar y solo está presente en el lado izquierdo, excepto en *Fauchaldius* (ver abajo). Es una de las estructuras morfológicas más importante para identificar a nivel de género.

La maxila I tiene el arco falcado extendido (Fig. 3B, D, E, H, I) en *Lysidice, Marphysa, Palola, Paucibranchia*, y *Treadwellphysa*; mientras que este arco no está desarrollado en el resto de los géneros. Además, hay una curvatura en el borde interno de la base de la maxila I (Fig. 3F-G) típica de *Leodice*, *Nicidion*, y *Treadwellphysa*. En este último género, la maxila II tiene una protuberancia (Fig. 3C) en la base que encaja en el borde interno de la base de la maxila I. La maxila III es impar y está presente del lado izquierdo, excepto en *Fauchaldius* donde esta maxila es par. La posición de la maxila III puede variar de ser larga y plana ubicada por detrás de la maxila II, o corta y arqueada ubicada formando parte del arco distal.

Las mandíbulas pueden ser de dos formas básicas, en forma de cucharón como en *Lysidice*, *Nematonereis* y *Palola* (Fig. 3K), o planas como en el resto de los géneros (Fig. 3J). La forma de las mandíbulas es de mucha utilidad para reconocer formas juveniles en los géneros que poseen cinco apéndices prostomiales (ver explicación arriba).

Parápodos y branquias. Todos los parápodos son similares en forma, no existe un cambio radical en la forma de estos. Son subbirrameos, donde el notópodo está reducido al cirro dorsal, y carece de lóbulos y setas emergentes. El cirro dorsal

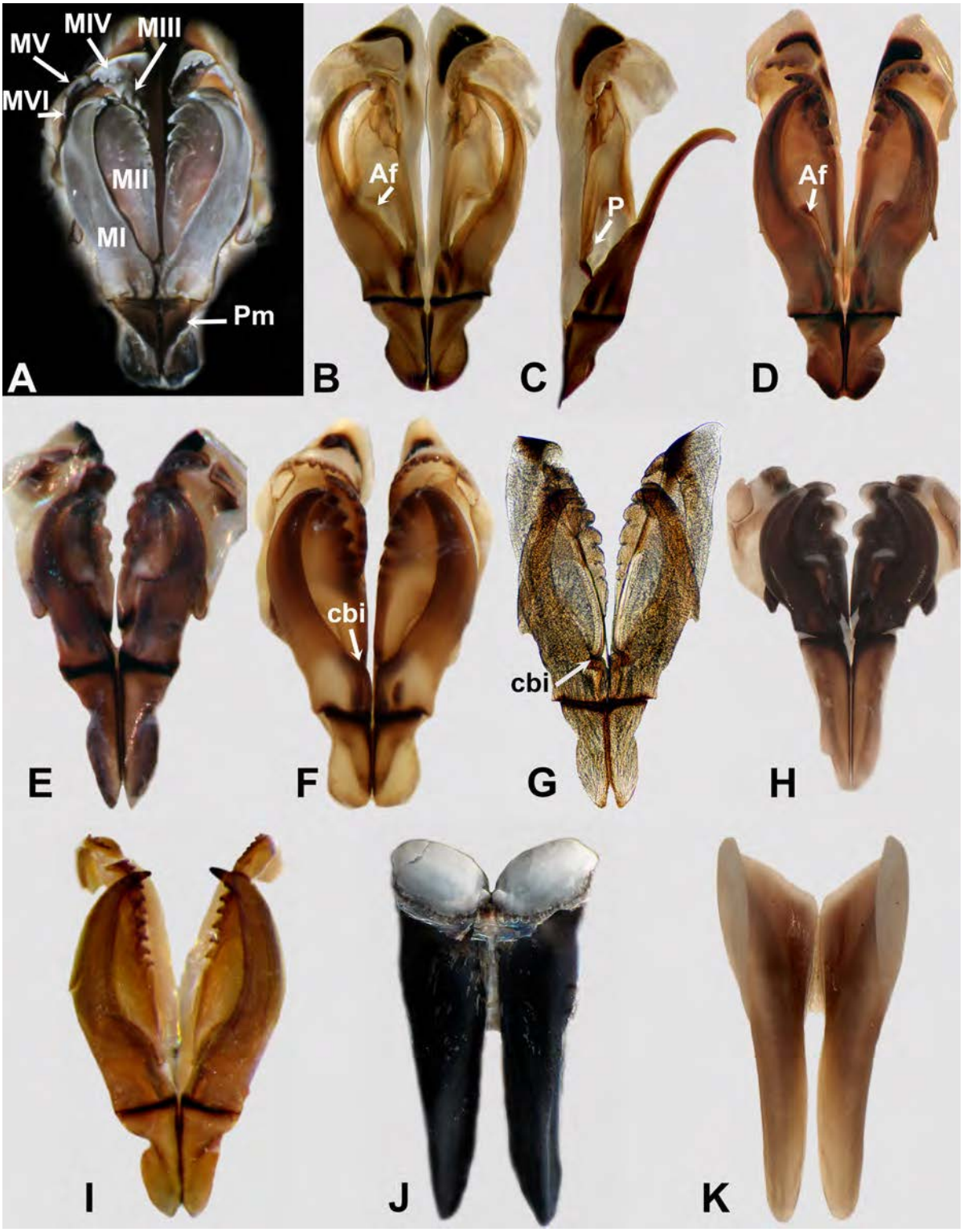


Figura 3. Aparatos maxilares (A-I) y mandíbulas (J-K): A) *Eunice*, VD; B) *Treadwellphysa*, VD; C) *Treadwellphysa*, placas maxilares del lado derecho, MI desplazada a la derecha para dejar descubierta la base de la MII, VD; D) *Marphysa*, VD; E) *Lysidice*, VD; F) *Leodice*, VD; G) *Nicidion*, VD; H) *Palola*, VD; I) *Paucibranchia*, VD; J) *Eunice*, mandíbulas, VV; K) *Palola*, mandíbulas, VD. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; VV= vista ventral; Af= arco falcado; P= protuberancia; Pm= portador maxilar; cbi= curvatura base interna; M= maxila, el número romano corresponde a la posición de las maxilas desde una vista dorsal) (Fotos: A, I, J © L.F. Carrera-Parra; B-H, K © I.C. Molina-Acevedo).

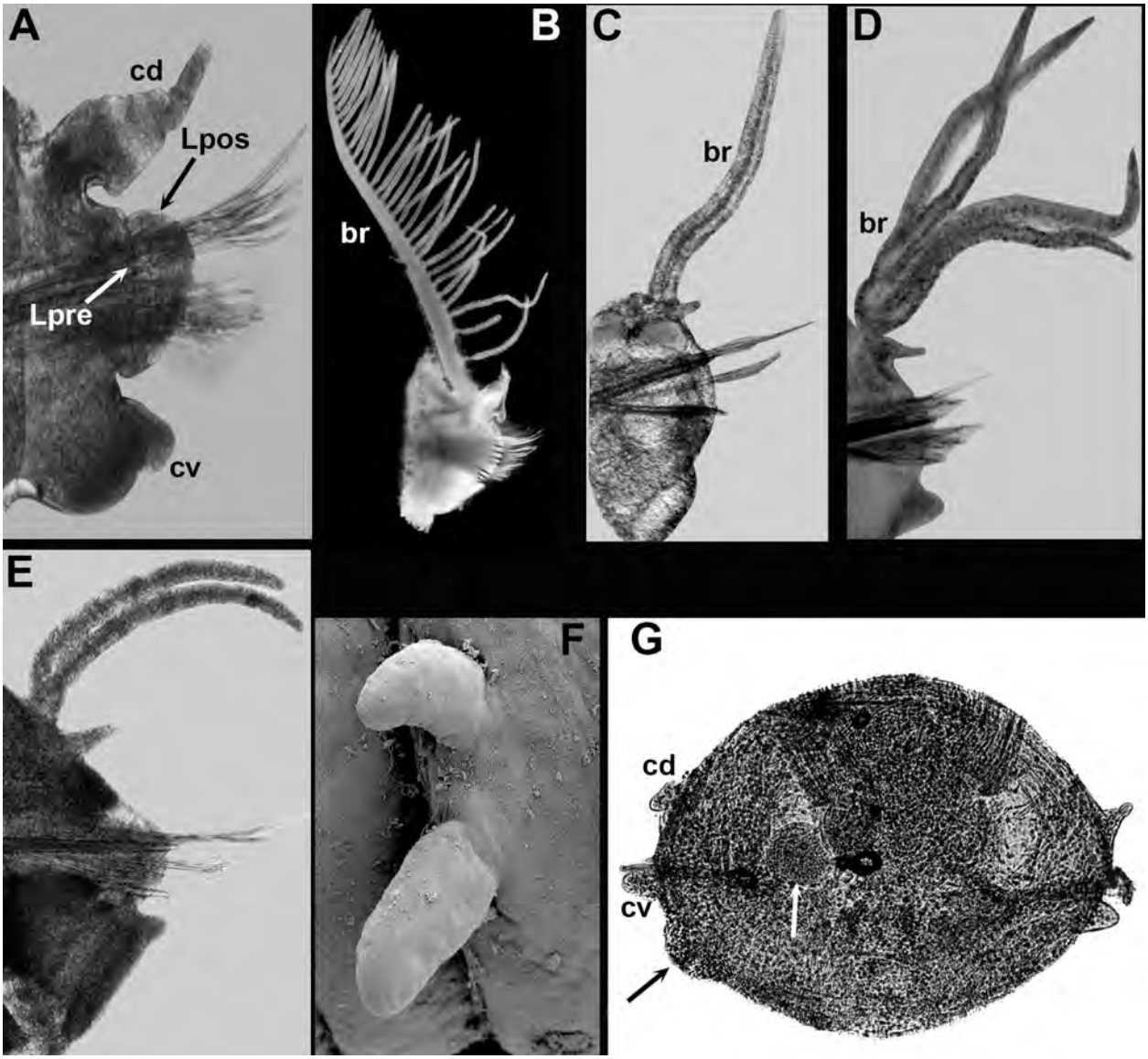


Figura 4. A) *Marphysa regalis* parápodo 10; B) *Eunice riojai* parápodo 25; C) *M. regalis* parápodo 80; D) *Marphysa* sp. parápodo 74; E) *Treadwellphysa yacatanensis* parápodo 84; F) *Fauchaldius cyrtauloni* parápodo 1 asetígero; G) *F. cyrtauloni* corte transversales del segmento parapodial 17, flecha negra señala la posición del nefridioporo, flecha blanca señala un oocito. (Abreviaturas: cd= cirro dorsal; cv= cirro ventral; Lpre= lóbulo presetal; Lpos= lóbulo postsetal; br= branquias) (Fotos: A, C-G © L.F. Carrera-Parra; B © H. Bahena).

generalmente es de forma cónica o digitiforme; sin embargo, en algunas especies de *Marphysa* este puede llegar a ser bifurcado.

El neurópodo está constituido por los lóbulos presetal, setal y postsetal, y el cirro ventral (ver Fig. 4A). Los lóbulos presentan su mayor desarrollo en la región anterior del cuerpo, donde varían tanto en forma como en tamaño. El cirro ventral típicamente tiene una base expandida con una punta digitiforme que comienza en los primeros setígeros del cuerpo, pero varía de género a género e incluso entre especies la región corporal donde termina la presencia de la base expandida; por ejemplo, en las especies de *Nicidion* la base expandida termina pocos setígeros después del inicio del gancho subacicular en la región anterior; mientras que en las especies de *Euncie* puede llegar hasta los segmentos medio-posteriores. Posterior a esta región, los cirros ventrales son cónicos o digitiformes, mucho más cortos que en los parápodos anteriores (Fig, 4A-E). *Aciculomarphysa* y

Fauchaldius son los únicos géneros que presentan el primer parápodo asetígero (Fig. 4F).

Las branquias están ausentes en *Nematonereis*, *Lysidice*, *Aciculomarphysa*, y *Fauchaldius*, así como en algunas especies de *Nicidion* y *Palola*. Sin embargo, la ausencia de las branquias en especies de *Nicidion* y *Palola* podría explicarse debido a que los organismos aún están en una etapa juvenil y no las han desarrollado, o porque fueron descritas con ejemplares incompletos; en ambos géneros, las branquias inician en parápodos muy posteriores.

Por otra parte, las branquias pueden estar presentes, ya sea en una corta región del cuerpo o a lo largo de este. Por ejemplo, las especies de *Paucibranchia* tienen branquias solo en una corta porción de la región anterior; mientras que algunas especies de *Leodice* tienen las branquias restringidas a la primera mitad del cuerpo, y algunas especies de *Eunice* las presentan a lo largo de todo el cuerpo.

Típicamente, las branquias pueden ser de tres tipos, palmadas, pectinadas, o como un solo filamento (Fig. 4B-E). Siempre están situadas en la porción más dorsal del parápodo. Tanto su forma, tamaño, número de filamentos branquiales y su distribución a lo largo del cuerpo han sido muy utilizados en la taxonomía de este grupo. No obstante, tanto el numero de filamentos branquiales como su distribución varían durante el desarrollo ontogenético, por lo cual se debe de tener mucho cuidado, ya que se podría asignar más de un nombre a ejemplares de una misma especie, pero de diferente talla.

En el género *Fauchaldius*, se observa el desarrollo de nefridioporos, presentes en no más de cinco parápodos medios en uno de los costados, ubicados en posición ventral al cirro ventral (Fig. 4G).

Setas. Las setas se dividen en dos grupos según su posición en el lóbulo setal. El primer grupo está constituido por las setas supraciculares, que incluyen a las limbadas y pectinadas. El único género que carece de estas setas es *Fauchaldius*, mientras que *Palola* carece de setas pectinadas.

Las setas pectinadas se clasifican según el largo de los dientes laterales con relación a los dientes internos en: anodontas (todos los dientes de similar tamaño)(Fig. 5F), heterodontas (un diente lateral más largo que el resto de los dientes) (Fig. 5E), e isodontas (ambos dientes laterales más largos que los internos) (Fig. 5D). Además, se toma en consideración el tamaño de la hoja y de los dientes internos; por lo cual, una pectina es considerada ancha cuando su hoja es ≥ 30 µm y estrecha cuando sea menor a este valor. Los dientes internos de las pectinas son largos cuando son ≥ 12 µm y cortos cuando el número no alcanza este valor. Por último, los dientes internos son considerados gruesos cuando son ≥ 2 µm y delgados cuando son menores a este valor. De tal forma que la caracterización detallada de las pectinas podría quedar como en el siguiente ejemplo, "*Pectina isodonta estrecha con dientes cortos y delgados*". Con esta combinación de información se ha logrado una clasificación más precisa de este tipo de seta que ha sido de mucha utilidad para reconocer especies.

El segundo grupo de setas son las subaciculares que incluye típicamente a los falcígeros compuestos, espinígeros compuestos, espinofalcígeros compuestos, y gancho subacicular. Las setas compuestas están ausentes en *Fauchaldius* y *Aciculomarphysa*, y en pocas especies de *Marphysa.*

Los falcígeros compuestos están presentes en los géneros *Eunice*, *Euniphysa, Leodice, Lysidice*, *Marphysa*, *Nematonereis, Nicidion*, *Palola, Paucibranchia* y *Treadwellphysa*; los cuales pueden ser bidentados o tridentados (Fig. 5A-B), y tener hojas de diferentes tamaños incluso en un mismo parápodo. En muchas especies, el desarrollo de los dientes de los falcígeros, puede ser muy diferente en setas de setígeros anteriores y posteriores; además, puede existir un cambio en la distribución y forma de los falcígeros con relación al desarrollo ontogenético; en algunas especies como *Leodice rubra* (Grube & Ørsted *in* Grube, 1857) y *Eunice chicasi* de León-González, Rivera & Romero, 2004 se observa que durante los primeros estadios del desarrollo, la primera mitad del cuerpo tiene falcígeros bidentados y el resto falcígeros tridentados; conforme el ejemplar crece, los falcígeros tridentados van quedando restringidos a los últimos 15 o 20 setígeros (Carrera-Parra 2009); esto puede tener como consecuencia que algunas especies que han sido descritas con falcígeros bidentados y tridentados, puedan se los juveniles de alguna especie previamente descrita. Igualmente, algunas especies de *Paucibranchia* y *Marphysa* presentan falcígeros en estadios juveniles y adultos, pero a medida que crecen los falcígeros van desapareciendo.

Los espinígeros compuestos (Fig. 5C) están presentes en *Euniphysa*, *Marphysa*, *Paucibranchia*, y *Treadwellphysa*, así como en unas pocas especies de *Eunice*. Este tipo de setas pueden estar restringidos a una corta región del cuerpo o están presente en todos los setígeros. Al igual que los falcígeros, los espinígeros pueden tener hojas de diferentes tamaños de en un mismo parápodo.

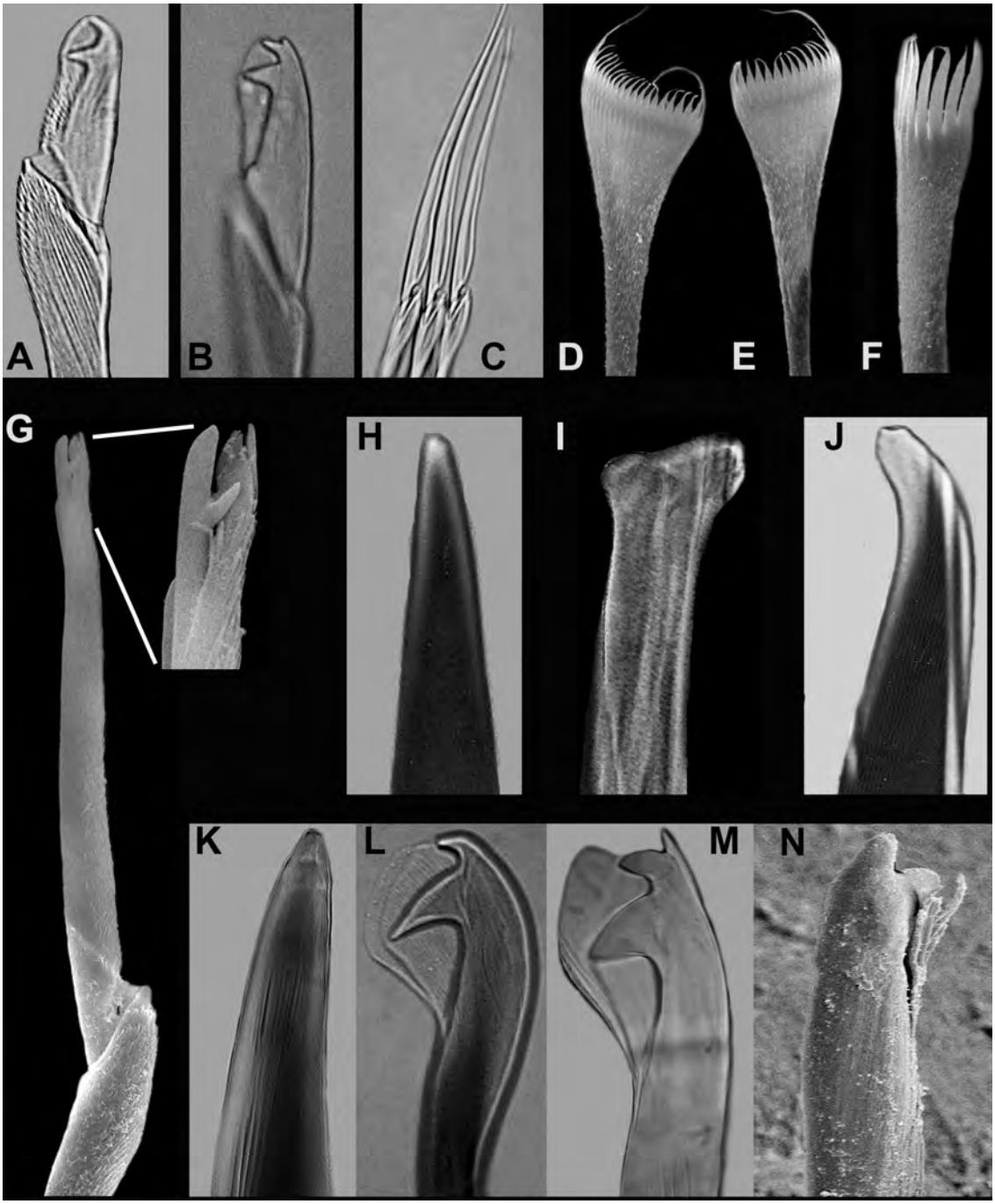


Figura 5. A) Falcígero bidentado, *Eunice unifrons*; B) Falcígero tridentado, *Leodice rubra*; C) Espinígeros compuestos, *Marphysa orensanzi*; D) Pectina isodonta, *Maprhysa* sp.; E) Pectina heterodonta, *Maprhysa* sp.; F) Pectina anodonta, *Maprhysa* sp.; G) Espinofalcígero, *Treadwellphysa yucatanensis*; inserto, acercamiento al extremo distal con la hoja bidentada; H) Acícula roma, *E. donathi*; I) Acícula forma de "T", *E. denticulata*; J) Acícula distalmente curva, *E. hernandezi*; K) Gancho subacicular unidentado, *E. riojai*; L) Gancho subacicular bidentado, *E. filamentosa*; M) Gancho subacicular tridentado, *L. rubra*; H) Gancho subacicular, *F. cyrtauloni* (Fotos © L.F. Carrera-Parra).

Otro tipo de seta subacicular son los espinofalcígeros compuestos que están presente solo en especies de *Treadwellphysa*. Este tipo de seta tienen una hoja larga similar a un espinígeros, la cual incluye en el extremo distal una hoja pequeña bidentada similar a los falcígeros, pero a diferencia de estos, no está cubierta por un doble capuchón (Fig. 5G).

Existe un pequeño grupo de especies de *Marphysa* que presentan setas limbadas subaciculares. La presencia de estas setas en esta posición es muy probable que se deba a la pérdida progresiva de las setas compuestas conforme el ejemplar va creciendo (*v. gr.*, *M. brevitentaculata*, ver Salazar-Vallejo & Carrera-Parra 1998 y Molina-Acevedo & Carrera-Parra 2017).

Los ganchos subaciculares, ausentes solo en *Palola*, pueden ser unidentados, bidentados o tridentados (Fig. 5K-M). Típicamente, las ganchos bi- y tridentados tiene un par de valvas que cubran y protegen los dientes, con excepción de *Fauchauldius* donde los ganchos a pesar de ser bidentados carecen de capuchón y están armados con espinas largas cubriendo frontalmente al diente proximal (Fig. 5N); hay que resaltar que, en microscopia de luz transmitida, dichos ganchos pueden dar la apariencia de ser encapuchados. Se ha documentado que en algunas especies de *Paucibranchia* y *Marphysa* los ganchos bidentados presentan un desgaste del diente proximal, dando la impresión de que el gancho es unidentado; una manera de distinguir cuál es la forma verdadera es observar los ganchos en la región más posterior del cuerpo o la zona de crecimiento; o también observar si los ganchos que se aprecian unidentados están acompañados de valvas (capuchón), lo cual indicaría que originalmente eran bidentados.

Además, los ganchos pueden ser de color oscuro, ámbar o translucidos. En algunas especies, el color oscuro está a lo largo de todo el gancho, o se encuentra solo en uno de sus extremos, mientas el resto del gancho es translucido o ámbar. También puede existir un cambio en la coloración del gancho a lo largo del cuerpo, por lo cual, una especie puede presentar ganchos oscuros en su inicio y cambiar progresivamente a translucidos hacia la región posterior, como por ejemplo en especies de *Lysidice*. Al igual que los falcígeros compuestos, los ganchos subaciculares pueden variar de forma durante el desarrollo ontogenético (ver Carrera-Parra *et al*. 2008).

Las acículas pueden presentar una gran variedad de forma desde muy aguzadas hasta expandidas distalmente (Fig. 5H-J). Al igual que los ganchos subaciculares, estas han sido clasificados con base en su coloración en oscuras, ambar o translucidas. En algunas especies tanto la forma como el color pueden variar de los parápodos anteriores a los posteriores.

Pigidio. El pigidio presenta dos pares de cirros anales ubicados en posición ventral al ano. Estos cirros pueden ser articulados o no articulados.

Claves

La clave a géneros incluye todos los géneros considerados como válidos para la familia a pesar de no haber sido registrados aún en la América Tropical. Las claves a especies incluyen las especies registradas en América Tropical y se basan en lo publicado previamente en la primera edición (Carrera-Parra 2009), así como en trabajos posteriores a esta publicación con registros de especies de eunícidos.

La distribución de las especies se indica con una **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México, y **C** para la región del Caribe, incluyendo hasta el litoral central de Brasil. Una **Q** indica un registro cuestionable, dichos registros han sido considerados cuestionables principalmente por las diferencias geográficas y ecológicas existentes entre el área de estudio con la localidad tipo de la especie; en caso de existir otro dato adicional se señalará como una nota al final de la clave. El * señala los géneros no registrados en el área de estudio.

Se recomienda enfáticamente que antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

Clave para géneros

1 Mandíbulas planas (Fig. 3G) **2**
– Mandíbulas en forma de cucharón (Fig. 3K) **10**

2(1) Con setas compuestas **3**
– Sin setas compuestas **9**

3(2) Maxilas III-V con diente distal largo en forma de colmillo .... *Euniphysa* Wesenberg-Lund, 1949
– Maxilas con todos los dientes romos, de similar tamaño **4**

4(3) Apéndices prostomiales con articulación moniliforme; ganchos subacicular tridentado (Fig. 5M), translucido; acícula en forma de "T" desde parápodos medios (Fig. 5I) .... *Leodice* Savigny *in* Lamarck, 1818
– Apéndices prostomiales sin articulación o con articulación cilíndrica; ganchos subaciculares uni- bi- o tridentados; si es tridentado, las acículas nunca en forma de "T" **5**

5(4) Maxila I con arco falcado extendido (Fig. 3B, D, I) **6**
– Maxila I con el arco falcado no extendido (Fig. 3A, F, G) **8**

6(5) Branquias restringidas a la región anterior del cuerpo.... *Paucibranchia* Molina-Acevedo, 2018
- Branquias presentes a lo largo del cuerpo **7**

7(6) Base de la maxila II con una protuberancia redondeada, pequeña, la cual se inserta en el borde basal interno de la maxila I (Fig. 3C); cirro ventral con base expandida en forma de un cojinete transversal con punta digitiforme corta (Fig. 4E); con o sin espinofalcígeros (Fig. 5G)..... ..... *Treadwellphysa* Molina-Acevedo & Carrera-Parra, 2017
– Base de la maxila II sin protuberancia; cirro ventral con la base expandida en forma oval con punta digitiforme (ver Fig. 4A); sin espinofalcígeros ..... *Marphysa* de Quatrefages, 1865

8(5) Maxila I con curvatura en el borde basal interno en la cual se inserta la base de la maxila II (Fig. 3G); ganchos subaciculares oscuros, principalmente en la parte distal .... *Nicidion* Kinberg, 1865
– Maxila I sin curvatura en el borde basal interno (Fig. 3A); ganchos subaciculares translucidos u oscuros, si son oscuros, el color está presente en todo el gancho ..... *Eunice* Cuvier, 1817[1]

9(2) Aparato maxilar simétrico, maxila III presente en ambos lados; parápodos solo con ganchos subaciculares; con cirros peristomiales .... *Fauchaldius* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 ..... Prostomio con surco medio dorsal somero, apéndices prostomiales y cirros peristomiales no articulados, sin branquias, acículas amarillas ..... *F. cyrtauloni* Carrera-Parra & Salzar-Vallejo, 1998 (C)
– Aparato maxilar asimétrico, maxila III solo en el lado izquierdo; parápodos con setas limbadas y ganchos subaciculares; sin cirros peristomiales .... *Aciculomarphysa* Hartmann-Schröder *in* Hartmann-Schröder & Zibrowius, 1998*

10(1) Con setas pectinadas y ganchos subaciculares; aparato maxilar con maxila III bien desarrollada **11**
– Sin setas pectinadas y ganchos subaciculares; aparato maxilar con maxila III pobremente desarrollada ..... *Palola* Gray *in* Stair, 1847

11(10) Con placa conectora esclerotizada entre las maxilas I y II; con tres apéndices prostomiales (dos antenas laterales y una antena media) ..... *Lysidice* Savigny *in* Lamarck, 1818
– Sin placa conectora esclerotizada entre las maxilas I y II; con un solo apéndice prostomial (antena media) ..... *Nematonereis* Schmarda, 1861

Comentario

1) Con los cambios existentes en la sistemática del grupo, algunas de las especies incluidas en la clave a especies de *Eunice* es muy probable que pertenezcan a otros géneros, principalmente a *Nicidion*. Sin embargo, se mantienen en dicha clave debido a la falta de información del aparato maxilar para poder asignarlas al género correspondiente.

Claves para especies
Eunice Cuvier, 1817[1]

1 Ganchos subaciculares ambar o translucidos **2**
– Ganchos subaciculares negros u oscuros **24**

2(1) Ganchos subaciculares bidentados **3**
– Ganchos subaciculares tridentados **14**

3(2) Con múltiples ganchos subaciculares en línea vertical por parápodo **4**
– Con 1 o 2 ganchos subaciculares por parápodo **5**

4(3) Con hasta 5-6 ganchos subaciculares por parápodo; maxila III larga, plana, ubicada detrás de la maxila II; pectinas anodontas; acículas posteriores aguzadas; en tubos con forma de zig-zag ..... *E. tibiana* (Pourtalès, 1867) (C)
– Con máximo 3 ganchos subaciculares por parápodo; maxila III corta, curva, formando parte del arco distal; pectinas isodontas; acículas posteriores distalmente expandidas ..... *E. mexicana* Fauchald, 1970 (B, P)

5(3) Cirros peristomiales articulados **6**
– Cirros peristomiales no articulados **11**

6(5) Cirros peristomiales cortos, no rebasan el peristomio **7**
– Cirros peristomiales largos, rebasan el peristomio o prostomio **8**

7(6) Ceratostilos distalmente articulados ..... *E. biannulata* Moore, 1904 (B, P)
– Ceratostilos totalmente articulados ..... *E. salvadorensis* de León-González, Rivera & Romero, 2004 (P)

8(6) Branquias más cortas o iguales que el cirro dorsal **9**
– Branquias marcadamente más largas que el cirro dorsal **10**

9(8) Branquias restringidas a la región anterior del cuerpo, más cortas que el cirro dorsal; cirro dorsal de parápodos anteriores con hasta 5 articulaciones; pectinas isodontas ..... *E. antillensis* Ehlers, 1887[1] (G, C)
– Branquias presentes a lo largo del cuerpo, tan largas como el cirro dorsal en la región con el mayor desarrollo; cirro dorsal de parápodos anteriores con hasta 13 articulaciones; pectinas heterodontas ..... *E. stigmatura* (Verrill, 1900) (*partim*) (C)

10(8) Cirro dorsal articulado en todos los parápodos ..... *E. websteri* Fauchald, 1969 (G, C) (P, Q)
– Cirro dorsal articulado en parápodos anteriores, no articulados en posteriores ..... *E. segregata* (Chamberlin, 1919) (B, P)

11(5) Apéndices prostomiales articulados **12**
Apéndices prostomiales no articulados **13**

12(11) Cirros peristomiales cortos, no alcanzan el margen anterior del peristomio ..... *E. semisegregata* Fauchald, 1969 (P)
– Cirros peristomiales largos, alcanzan el margen anterior del prostomio ..... *E. tridentata* Ehlers, 1905 (P, C, Q en ambas)

13(11) Cirros peristomiales cortos, alcanzan el margen anterior del peristomio; gancho subacicular con el diente proximal dirigido lateralmente ..... *E. hawaiensis* Treadwell, 1906 (P, Q)
– Cirros peritomiales largos, alcanzan el margen anterior del prostomio; gancho subacicular con ambos dientes dirigidos distalmente ..... *E. megabranchia* Fauchald, 1970 (*partim*) (P)

14(2) Apéndices prostomiales no articulados ..... *E. hartmanae* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
– Apéndices prostomiales articulados **15**

15(14) Cirros peristomiales articulados **16**
– Cirros peristomiales no articulados **23**

16(15) Falcígero compuesto con mucrón ..... *E. atlantica* Kinberg, 1865 (C)
– Falcígero compuesto sin mucrón **17**

17(16) Cirro dorsal no articulado **18**
– Cirro dorsal articulado (por lo menos en región anterior) **19**

18(17) Un solo gancho subacicular por parápodo; antena media corta, no rebasa el setígero 1 ..... *E. rubrivittata* (Treadwell, 1921) (C)
– Múltiples ganchos subaciculares por parápodo; antena media larga, alcanza el setígero 8 ..... *E. vittata* (delle Chiaje, 1829) (P, C, Q en ambas)

19(17) Branquias mucho más cortas que el cirro dorsal ..... *E. edwinlinkae* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
– Branquias tan largas o mucho más largas que el cirro dorsal **20**

20(19) Branquias restringidas a la región anterior del cuerpo **21**
– Branquias presentes a lo largo del cuerpo; cirros peristomiales largos, alcanzan o rebasan la parte anterior del prostomio **22**

21(20) Cirros peristomiales cortos, no alcanzan el margen anterior del peristomio ..... *E. unifrons* (Verrill, 1900) (C)
– Cirros peristomiales largos, alcanzan la mitad del prostomio ..... *E. wui* Lu & Fauchald, 1998 (G)

22(20) Branquias casi tan largas como el cirro dorsal; cirro dorsal con hasta 13 articulaciones; antenas laterales y media de similar grosor ..... *E. stigmatura* (Verrill, 1900) (*partim*) (C)
–Branquias mucho más largas que el cirro dorsal; cirro dorsal con hasta 4 articulaciones; antenas laterales claramente más robustas que la antena media ..... *E. vittatopsis* Fauchald, 1970 (P)

23(15) Apéndices prostomiales en línea recta; con dos pares de ojos ..... *E. americana* Hartman, 1944[2] (B, P)
– Apéndices prostomiales en herradura; con un par de ojos .... *E. cedroensis* Fauchald, 1970 (B, P)

24(1) Ganchos subaciculares unidentados **25**
– Ganchos subaciculares bidentados **28**
– Ganchos subaciculares tridentados **65**

25(24) Prostomio dividido oblicuamente dando la apariencia de ser biarticulados (Fig. 2H) .....
..... *E. riojai* de León-González, 1988 (*partim*) (G)
– Prostomio no dividido oblicuamente **26**

26(25) Branquias desde el parápodo 5 ..... *E. fucata* Ehlers, 1887 (G, C)
– Branquias desde parápodos posteriores al 21 ..... **27**

27(26) Ceratóforos largos; branquias pectinadas ..... *E. sonorae* Fauchald, 1970 (P)
– Ceratóforos cortos; branquias palmadas .....*E. donathi* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)

28(24) Prostomio dividido oblicuamente dando la apariencia de ser biarticulados (Fig. 2H) **29**
– Prostomio no dividido oblicuamente **30**

29(28) Cirro dorsal con expansión basal; pectinas heterodontas .....
..... *E. riojai* de León-González, 1988 (*partim*) (G)
– Cirro dorsal sin expansión basal; pectinas anodontas .....
..... *E. aphroditois* (Pallas, 1788) (P, G, C, Q en todas)

30(28) Apéndices prostomiales y cirros peristomiales no articulados **31**
– Apéndices prostomiales articulados; cirros peristomiales no articulados **48**
– Apéndices prostomiales y cirros peristomiales articulados **56**

31(30) Cirro dorsal articulado ..... *E. megabranchia* Fauchald, 1970 (*partim*) (P)
– Cirro dorsal no articulado **32**

32(31) Cirros peristomiales cortos, no alcanzan el margen anterior del peristomio **33**
– Cirros peristomiales largos, alcanzan o rebasan el margen anterior del peristomio **44**

33(32) Sin branquias **34**
– Con branquias **36**

34(33) Ganchos subacicualres desde el parápodo 50 ..... *E. imogena* (Monro, 1924) (C)
– Ganchos subaciculares desde parápodos 23 al 38 ..... **35**

35(34) Ganchos subaciculares con diente proximal ligeramente más largo que el distal, diente distal dirigido hacia arriba ..... *E. goodei* Fauchald, 1992 (G, C) (P, Q)
– GSA con diente proximal mucho más grande que el distal, diente distal curvo dirigido hacia el frente ..... *E. gagzoi* Augener, 1922[3] (*partim*) (G, C) (P, Q)

36(33) Branquias inician antes del parápodo 29, con más de un filamento branquial **37**
– Branquias desde parápodos posteriores al 75 ..... **43**

37(36) Acículas expandidas distalmente **38**
– Acículas aguzadas, rectas o ligeramente curvas **41**

38(37) Cirro ventral con la base expandida en forma oval .....
..... *E. spongicola* (Treadwell, 1921) (C) (P, Q)
– Cirro ventral con base expandida en forma de un cojinete transversal **39**

39(38) Maxila III y la maxila IV del lado derecho con dientes romos; ceratóforos y palpóforos cortos en todos los apéndices prostomiales; branquias con el mayor desarrollo en el último tercio del cuerpo, siempre más largas que el cirro dorsal **40**
– Maxila III y la maxila IV del lado derecho con dientes curvos; ceratóforos y palpóforos largos en todos los apéndices prostomiales; branquias con el mayor desarrollo en la región media del cuerpo, en región posterior más cortas que el cirro dorsal ..... *E. denticulada* Webster, 1884 (C)

40(39) Acícula y ganchos subaciculares ámbar; lóbulo setal auricular, siempre más largo que el lóbulo postsetal ..... *E. filamentosa* Grube & Ørsted *in* Grube, 1857 (G, C)
– Acículas y ganchos subaciculares negros; lóbulo setal redondeado, más corto que el lóbulo postsetal en la mayoría de los parápodos ..... *E. tovarae* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 2011 (P)

41(37) Gancho subacicular con diente proximal grande, dirigido lateralmente **42**
– Gancho subacicular con diente proximal corto, dirigido distalmente ..... *E. bucciensis* (Treadwell, 1921) (C)

42(41) Apéndices prostomiales situados en línea recta ..... *E. mutilatoides* Augener, 1922 (C)
– Apéndices prostomiales situados en herradura ..... *E. collini* Augener, 1906 (C)

43(36) Branquias presentes en el último tercio del ejemplar, con un solo filamento branquial; pectinas isodontas; ganchos subaciculares desde parápodos previos al 40 ..... *E. gagzoi* Augener, 1922[3] (*partim*) (G, C) (P, Q)
– Branquias en una región corporal grande, en más del 65 % del cuerpo; pectinas anodontas; ganchos subaciculares desde parápodos posteriores al 120 ... *E. tenuis* (Treadwell, 1921) (G, C)

44(32) Branquias inician desde el parápodo 6 ..... **45**
– Branquias inician desde parápodos posteriores al 14 ..... **46**

45(44) Branquias más cortas que el cirro dorsal, con hasta 19 filamentos branquiales ..... *E. contingens* (Chamberlin, 1919) (P)
– Branquias tan largas como el cirro dorsal, con hasta 4 filamentos branquiales ..... *E. barviciensis* McIntosh, 1885 (C)

46(44) Acícula distalmente curva **47**
– Acícula recta ..... *E. mikeli* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998[4] (C)

47(46) Branquias con un solo filamento branquial, más corto que el cirro dorsal; ganchos subaciculares desde parápodos 47–59 ..... *E. ibarzabalae* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
– Branquias con hasta tres filamentos branquiales, más largos que el cirro dorsal; ganchos subaciculares desde parápodos 26–32 ..... *E. hernandezi* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)

48(30) Cirro dorsal articulado (al menos en región pre- y branquífera) **49**
– Cirro dorsal no articulado **50**

49(48) Falcígeros bidentados con diente proximal mucho más pequeño que el diente distal; branquias pectinadas desde el parápodo 4, con hasta 21 filamentos branquiales ..... *E. reducta* Fauchald, 1970 (P)
– Falcígeros bidentados con diente proximal más grande que el diente distal; branquias palmadas desde parápodos 78–79, con hasta 3 filamentos branquiales .. *E. excariboea* Fauchald, 1992 (C)

50(48) Con branquias **51**
– Sin branquias ..... *E. brevis* (Ehlers, 1887) (C)

51(50) Branquias tan largas o más largas que el cirro dorsal **52**
– Branquias más cortas que el cirro dorsal **55**

52(51) Pectinas heterodontas; branquias desde los parápodos 4–8 ..... **53**
– Pectinas isodontas; branquias posteriores al parápodo 15 ..... **54**

53(52) Cirro ventral en parápodos posteriores triangular, casi en forma de cuchara; acículas aplanadas ..... *E. colombia* Ardila, Fauchald & Lattig, 2005 (C)
– Cirro ventral en parápodos posteriores digitiformes; acículas redondeadas ..... *E. guildingi* Baird, 1869 (C)

54(52) Branquias pectinadas, con hasta 6 filamentos branquiales ..... *E. afra* Peters, 1854 (P, C, Q en ambas)
– Branquias palmadas, con hasta 2 filamentos branquiales ..... *E. guanica* (Treadwell, 1921) (C)

55(51) Apéndices prostomiales totalmente articulados; branquias pectinadas, con hasta 5 filamentos branquiales ..... *E. pauroneurata* (Chamberlin, 1919) (P)
– Apéndices prostomiales con articulación solo desde la parte media a la distal, basalmente no articulados; branquias como simples filamentos ..... *E. rosaurae* Monro, 1939 (*partim*) (C)

56(30) Cirro dorsal no articulado ..... *E. pulvinopalpata* Fauchald, 1982 (P)
– Cirro dorsal articulado (por lo menos en la región prebranquífera) **57**

57(56) Cirros peristomiales alcanzan o rebasan el margen anterior del peristomio **58**
– Cirros peristomiales no alcanzan el margen anterior del peristomio ..... *E. longisetis* Webster, 1884 (C) (P, Q)

58(57) Con solo un gancho subacicular por parápodo **59**
– Con 2 a 3 ganchos subaciculares por parápodo **64**

59(58) Branquias pectinadas con hasta 12 o 20 filamentos branquiales **60**
– Branquias con hasta 2 o 3 filamentos branquiales **62**

60(59) Apéndices prostomiales cortos, antena media no más allá del parápodo 2; branquias con hasta 12 filamentos branquiales ..... *E. multipectinata* Moore, 1911 (B, P) (C, Q)
– Apéndices prostomiales largos, antena media alcanza el parápodo 6 o 7; branquias con hasta 18–20 filamentos branquiales **61**

61(60) Pectinas isodontas en parápodos medio-posteriores; cirro ventral con la base expandida ovalada y punta digitiforme ..... *E. nigricans* Schmarda, 1861 (C)
– Pectinas heterodontas en parápodos medio-posteriores; cirro ventral con la base expandida en forma de cojinete transversal y punta digitiforme ..... *E. violaceomaculata* Ehlers, 1887 (C)

62(59) Branquias más cortas que el cirro dorsal; prostomio con surco medio dorsal somero **63**
– Branquias más largas que el cirro dorsal; prostomio con surco medio dorsal profundo ..... *E. stanleyi* Fauchald, 1992 (G)

63(62) Antena media alcanza el parápodo 11; branquias del parápodo 3 al 56, presentes en el 50% del total de parápodos ..... *E. nonatoi* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
– Antena media alcanza el parápodo 6; branquias del parápodo 4 al 79, presentes en más del 65% del total de parápodos ..... *E. thomasiana* Augener, 1922 (C)

64(58) Branquias inician desde parápodos 8–10; acículas aguzadas .... *E. floridana* (Pourtalès, 1867) (G, C)
– Branquias inician desde el parápodo 3; acículas en parápodos anteriores ensanchadas distalmente ..... *E. elegans* (Verrill, 1900) (C)

65(24) Branquias inician en parápodos 22–30, con hasta 2 filamentos branquiales; apéndices prostomiales cortos, no rebasan el peristomio; acícula distalmente expandida .... *E. cirrobranchiata* McIntosh, 1885 (C)
– Branquias inician en el parápodo 3, con un solo filamento branquial; apéndices prostomiales largos, rebasan el parápodo 2; acícula aguzada .....*E. rosaurae* Monro, 1939 (*partim*) (C)

Comentarios

1) *Eunice antillensis* fue considerada como miembro del género *Leodice* por Zanol *et al.* (2014); sin embargo, esta especie tiene ganchos subaciculares bidentados, apéndices prostomiales con articulación cilíndrica y acículas aguzadas; contrario a *Leodice sensu stricto* (*sensu* Molina-Acevedo & Carrera-Parra 2017) que presentan ganchos subaciculares tridentados, apéndices prostomiales con articulación moniliforme, y acículas en forma de "T" en parápdos medios. Por tal motivo, la especie se mantiene en la clave de *Eunice*.
2) *Eunice americana* es un caso similar al previo, aunque la especie tiene ganchos subacicular tridentado, la articulación de los apéndices prostomiales es cilíndrica y su acícula no es en forma de "T"; por tal motivo se mantiene en la clave de *Eunice*.
3) *Eunice gagzoi* es una especie con branquias, pero estas están limitadas al último tercio el cuerpo. Debido a la gran dificultad que representa colectar ejemplares completos, es muy probable que ejemplares de esta especie sean colectados sin incluir la región branquífera y entonces puedan ser confundidos con alguna especie sin branquias. Es por eso, que esta especie ha sido incluida dos veces en la clave, tanto en el dilema con branquias, como en el dilema sin branquias con la finalidad de evitar un error en la identificación.
4) *Eunice mikeli* fue considerada como una especie del género *Nicidion* por Zanol *et al.* (2014); sin emabrgo, la especie difiere en varias caracteriscas morfológicas considerada por los autores como diagnosticas de *Nicidion*. Además, la revisión del ejemplar identificado como *E. mikeli* (USNM 1120737, colectado en aguas someras) y utilizado en su estudio no corresponde con la especie. Por tal motivo, *E. mikeli* (especie de aguas más profundas) se mantiene en la clave de *Eunice*.

Euniphysa **Wesenberg-Lund, 1949**

1 Con un solo gancho subacicular por setígero; maxila IV izquierda con dos dientes, derecha con cuatro; con espinígeros compuestos y pseudocompuestos, sin falcígeros compuestos .... *E. quadridentata* Lu & Fauchald, 2000 (G, C)
– Con múltiples ganchos subaciculares por setígero, con un máximo de 4; maxila IV izquierda con un diente, derecha con tres; con falcígeros compuestos y espinígeros compuestos, sin espinígeros pseudocompuestos ..... *E. auriculata* (Treadwell, 1900) (C)

Leodice **Savigny *in* Lamarck, 1818**[1]

1 Cirros peristomiales articulados **2**
– Cirros peristomiales no articulados **9**

2(1) Cirro dorsal articulado (al menos en parápodos anteriores) **3**
– Cirro dorsal no articulado **8**

3(2) Falcígeros compuestos bidentados en setígeros anteriores, bi- y tridentados en setígeros posteriores 4
– Falcígeros compuestos bidentados en todos los parápodos **5**

4(3) Pectinas heterodontas antenas laterales y antena media alcanzan los setígeros 10 y 14 respectivamente; un solo gancho subacicular por setígero ..... *L. miurai* (Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998) (C)
– Pectinas anodontas y heterodotas; antenas laterales y antena media alcanzan los setígeros 1 y 3 respectivamente; con hasta dos ganchos subaciculares por setígero ..... *L. calcaricola* Bergamo, Carrerette, Zanol & Nogueira, 2018 (C)

5(3) Cirros peristomiales largos, rebasan el peristomio ..... "*Leodice" lanai* (Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998)+ (C)
– Cirros perostomiales cortos, no alcanzan el límite anterior del peristomio **6**

6(5) Cirro ventral con la base expandida ovalada, pequeña; pectinas heterodontas **7**
– Cirro ventral con la base expandida globular, muy grande; pectinas anodontas ..... *L. panamena* Chamberlin, 1919+ (P)

7(6) Falcígeros compuestos con mucrón en setígeros anteriores; cirro ventral con la base expandida hasta cerca del final del cuerpo; prostomio con surco medio dorsal profundo ..... *L. lucei* (Grube & Ørsted *in* Grube, 1857) (P)
– Falcígeros compuestos sin mucrón; cirro ventral con la base expandida no más allá del parápodo 40 ..... *L. rubra* (Grube & Ørsted *in* Grube, 1857) (G, C)

8(2) Sin ojos; antena media alcanza el setígero 11..... "*Leodice" pellucida* Kinberg, 1865+ (C)
– Con ojos; antena media alcanza el setígero 6 ..... "*Leodice" weintraubi* Lu & Fauchald, 1998+ (G)

9(1) Cirros peristomiales largos, alcanzan la mitad del prostomio ..... *L. aedificatrix* (Monro, 1933) (B, P)
– Cirros peristomiales cortos, alcanzan la mitad del peristomio ..... "*Leodice"chicasi* de León-González, Rivera & Romero, 2004+ (P)

Comentarios

1) *Leodice antennata* Savigny *in* Lamarck, 1818, especie descrita del Canal del Suez, ha sido ampliamente reportada en la región de América tropical (Atlántico y Pacífico). Se ha demostrado que algunos de estos registros corresponden a otras especies (*v.gr.*, *E. weintraubi* Lu & Fauchald, 1998); por tal motivo, la especie no fue incluida en la clave.

+ Estás especies aún son consideradas como miembros del género *Eunice*; sin embargo, todas ellas tienen las características típicas que definen a *Leodice sensu stricto* (ver clave a géneros); por tal motivo, estas especies son incluidas en la clave a *Leodice* reconociendo que este procedimiento es una combinación informal. Para realizar de manera formal la nueva combinación, se requiere de la redescripción de la especie con base en la revisión del material tipo, trabajo que está en desarrollo por el primer autor.

Lysidice **Savigny *in* Lamarck, 1818**[1]

1 Ganchos subaciculares amarillos o translucidos en todos los setígeros **2**
– Ganchos subaciculares negros al menos en algunos setígeros **7**

2(1) Acículas negras al menos en algunos setígeros **3**
– Acículas amarillas o ambar en todos los setígeros **5**

3(2) Acículas negras en todos los setígeros **4**
– Acículas negras en setígeros anteriores, translúcidas en posteriores .....
..... *L. phyllisae* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (C)

4(3) Lóbulo postsetal redondeado en setígeros anteriores; pectinas anodontas en todos los setígeros ..... *L. carribowensis* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (C)
– Lóbulo postsetal auricular en setígeros anteriores; pectinas heterodontas en setígeros anteriores y anodontas en setígeros medio-posteriores .....
..... *L. ninetta* Audoin & Milne-Edwards, 1833[2] (B, P, G, C, Q en todas)

5(2) Prostomio redondeado; cirro ventral con la base expandida no más allá del primer tercio del cuerpo; pectinas anodontas; preferentemente en roca coralina **6**
– Prostomio bilobulado; cirro ventral con la base expandida hasta el último parápodo; pectinas heterodontas; perforador de hojas de pasto marino (*Thalassia testudinum*) .....
..... *L. thalassicola* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (C)

6(5) Pectinas anodontas de dos tamaños, en setígeros anteriores con hojas delgadas con hasta 15 dientes, en posteriores con hojas amplias con hasta 26 dientes .....
..... *L. caribensis* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (C)
– Pectinas anodontas con hoja amplia con hasta 28 dientes en todos los setígeros .....
..... *L. collaris* Grube, 1870[3] (P, Q)

7(1) Prostomio redondeado; pectinas heterodontas ..... *L. notata* Ehlers, 1887 (C)
– Prostomio bilobulado; pectinas anodontas **8**

8(7) Ganchos subaciculares negros en todos los setígeros; en profundidades de 50 a 60 m .....
..... *L. sulcata* Treadwell, 1901 (C)
– Ganchos subaciculares negros al inicio, cambiando progresivamente a translucidos hacia los setígeros más posteriores; en aguas someras .....
..... *L. adrianae* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (G, C)

Comentarios

1) *Lysidice tortugae* Treadwell, 1921 fue descrita de Florida con un solo ejemplar incompleto que carece tanto de ganchos subaciculares como de pectinas, características típicas de las especies de *Palola*.

2) *Lysidice ninetta* (Norte de Francia) ha sido ampliamente registrada en América tropical. Como fue demostrado por Carrera-Parra *et al.* (2011), el estudio detallado de especímenes del Caribe dio como resultado la descripción de cinco especies que tradicionalmente habían sido reportadas bajo el nombre de *L. ninetta*; es muy probable que muchos de los registros de esta región correspondan a algunas de estas especies o otras especies que requieren ser descritas. Caso similar debe ocurrir con los registros de *L. ninetta* para el Pacífico tropical.

3) Con los registros de esta especie ocurre algo similar a la especie *L. ninetta* (ver comentario previo). Los registros de *L. collaris* (Mar Rojo) en el Pacífico oriental tropical deben de ser revisados, es muy probable que correspondan a especies indescritas.

Marphysa de Quatrefages, 1865[1]

1 Cirro dorsal bifurcado desde el setígero 14 ..... *M. mortenseni* Monro, 1928 (B, P) (G, Q)
– Cirro dorsal entero en todo el cuerpo **2**

2(1) Setas limbadas en la posición supra- y subacicular en región media-posterior .....
..... *M. brevitentaculata* Treadwell, 1921 (C)
– Setas limbadas solo supraciculares **3**

3(2) Con espinígeros compuestos **4**
– Con falcígeros compuestos **11**
– Con falcígeros y espinígeros compuestos **13**

4(3) Gancho subacicular translucido **5**
– Gancho subacicular rojizo u oscuro **9**

5(4) Gancho subacicular unidentado **6**
– Gancho subacicular bidentado **7**

6(5) Lóbulo postsetal redondeado en los primeros tres setígeros; maxila IV derecha con 6-7 dientes ..... *M. aransensis* Treadwell, 1931 (G, C)
– Lóbulo postsetal digitiforme en los primeros cuatro setígeros; maxila IV derecha con 9 dientes ..... *M. brevibranchiata* Treadwell, 1921 (C)

7(5) Cirro dorsal cónico con base amplia, lóbulo presetal con borde superior más largo que el inferior en la región anterior del cuerpo; con dos tipos de pectinas ..... *M. acicularum* Webster, 1884 (C)
– Cirro dorsal cónico con base estrecha, lóbulo presetal como una línea transversa en región anterior; con cuatro tipos de pectinas **8**

8(7) Lóbulo postsetal en forma de lengua en los setígeros 4 al 10, setígeros medio-posteriores con un tipo de pectina anodonta y dos isodontas ..... *M. californica* Moore, 1909 (P)
– Lóbulo postsetal redondeado en los setígeros 4 al 10, setígeros medio-posteriores con dos tipos de pectinas anodontas y una isodonta ..... *M. viridis* Treadwell, 1917 (G, C)

9(4) Cirro dorsal cónico con la base expandida ventralmente en setígeros anteriores y medios; gancho subacicular unidentado ..... *M. nobilis* Treadwell, 1917 (G, C)
– Cirro dorsal cónico, sin la base expandida en todos los setígeros; gancho subacicular bidentado **10**

10(9) Branquias desde el setígero 13, con hasta 3 filamentos branquiales; ganchos subaciculares desde el setígero 39 (holotipo 25 mm) ..... *M. schmardai* Gravier, 1907[2] (P)
– Branquias desde el setígero 45, con hasta 12 filamentos branquiales; ganchos subaciculares con distribución discontinua, el más anterior en el setígero 117 (Holotipo 278 mm) ..... *M. americana* Monro, 1933 (P)

11(3) Cirro dorsal cónico con base estrecha; branquias con un solo filamento branquial; setígeros anteriores con 20-21 pectinas isodontas por setígero ..... *M. stylobranchiata* Moore, 1909 (B, P)
– Cirro dorsal cónico con base amplia, o digitiforme; branquias con 3–5 filamentos branquiales; setígeros anteriores con 1–5 pectinas isodontas por setígero **12**

12(11) Cirros dorsales en setígeros anteriores y medios con base ancha; lóbulo postsetal en forma de lengua en los tres primeros setígeros ..... *M. regalis* Verrill, 1900 (C)
– Cirros dorsales en setígeros anteriores y medios con la base expandida cerca de la base; lóbulo postsetal cónico en los tres primeros setígeros ..... *M. fragilis* Treadwell, 1919 (G, C)

13(3) Gancho subacicular translucido ..... *M. orenzansi* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (G, C)
– Gancho subacicular oscuro al menos en la parte basal **14**

14(13) Ganchos subacicular basalmente oscuro, desde la parte media translucido; branquias con filamentos branquiales cortos, tres veces más largos que el cirro dorsal; pectina isodonta estrecha en setígeros anteriores..... *M. angelensis* Fauchald, 1970 (P)
– Gancho subacicular oscuro con la región distal translucida; branquias con filamentos branquiales largos, cinco veces más largos que el cirro dorsal; pectina isodonta amplia en la región anterior ..... *M. emiliae* Molina-Acevedo & Carrera-Parra, 2017 (G)

Comentarios

1) *Marphysa sanguinea* (Montagu, 1813) es una especie que ha sido ampliamente registrada en ambas costas de América, pero cuya distribución ha sido recientemente restringida a la región del Atlántico nororiental (Inglaterra, Irlanda, Francia, y Mar del Norte) (Martin *et al*. 2020). Además, los registros de la esta especie en la América tropical han sido considerados cuestionables y algunas especies que habían sido consideradas sus sinónimos menores han sido reestablecidas (Molina-Acevedo & Carrera-Parra 2015, Molina-Acevedo & Idris 2020). Por tal motivo, *M. sanguinea* no ha sido incluida en la clave.
Los registros de *Marphysa aenea* (Blanchard, 1849) para California y México son erróneos, ya que los ejemplares se describen con ganchos subaciculares bidentados; mientras que la especie se caracteriza por tener ganchos subaciculares unidentados. Además, Orensanz (1990) señaló que la distribución de esta especie es circum-subantártica. Por tal motivo, la especie no fue incluida en la clave.
Marphysa striata (Kinberg, 1865) descrita de las costas del Pacífico panameño, es considerada una especie indeterminable (Molina-Acevedo 2018).
2) Los caracteres utilizado en esta clave para diferenciar las especies *M. schmardai* Gravier, 1907 (Norte de Perú) y *M. americana* Monro, 1933 (Panamá, Pacífico) son dependientes de la talla; la cual es muy evidente entre los holotipos, siendo la primer especie mucho más pequeña que la segunda. *Marphysa americana* ha sido recientemente redescrita con base en el holotipo (Molina-Acevedo & Idris 2020); sin embargo, se requiere de la revisión del material tipo o topotípico de *M. schmardai* para poder clarificar si existen diferencias entre estas especies utilizando información de caracteres que no dependan de la talla de los ejemplares; por ejemplo, formas de los lóbulos parapodiales, setas pectinadas o el aparato maxilar.

Nicidion Kinberg, 1865

1 Con branquias presente a lo largo del cuerpo **2**
– Con branquias restringidas al último tercio del cuerpo en adultos, juveniles sin branquias **4**

2(1) Apéndices prostomiales en línea recta; branquias pectinadas con hasta 6 filamentos branquiales ..... *N. mutilata* (Webster, 1884) (G, C) (P, Q)
– Apéndices prostomiales en semicírculo; branquias palmadas con hasta tres filamentos branquiales **3**

3(2) Gancho subacicular con el diente proximal grande, dirigido lateralmente; con pectinas heterodontas ..... *N. angeli* (Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998) (C)
– Gancho subacicular con diente proximal corto, dirigido distalmente; con pectinas isodontas .... *N. notata* (Treadwell, 1921) (C)

4(1) Acícula en setígeros posteriores tres veces más gruesa que el gancho subacicular; antena media alcanza hasta el setígero 8 ..... *N. longula* (Ehlers, 1887) (G, C)
– Acícula en setígeros posteriores de similar tamaño al gancho subacicular; antena media nunca más allá del setígero 3 ..... **5**

5(4) Acículas mucronadas en los primeros 20 setígeros ..... *N. obtusa* (Verrill, 1900)(G, C)
– Acículas sin mucrón ..... *N. cariboea* Grube & Ørsted *in* Grube, 1857[1] (G, C) (P, Q)

Comentario

1) Aunque la especie fue redescrita por Fauchald (1992a) con acículas mucronadas, la revisión del material tipo (obs. per. Carera-Parra) permitió esclarecer que la especie carece de acículas mucronadas.

Palola **Gray** *in* **Stair, 1847**[1]

1 Antenas laterales y antena media de similar longitud **2**
– Antena media mucho más larga que las antenas laterales .....
..... *P. brasiliensis* Zanol, Paiva & Attolini, 2000 (C)

2(1) Branquias nunca más largas que la mitad del ancho del cuerpo **3**
– Branquias largas, tan largas como el ancho del cuerpo ..... *P. paloloides* (Moore, 1904) (B, P)

3(2) Maxilas IV bidentadas ..... *P. siciliensis* (Grube, 1840) (P, G, C, Q en todas)
– Maxilas IV unidentadas .....*P. pallidus* Hartman, 1938 (P)

Comentario

1) El registro de *P. edentulum* (Ehlers, 1901) realizado por Monro (1933) para las islas Galápagos no puede asignarse con seguridad a la especie por falta de una descripción detallada. La especie fue descritas para la isla Juan Fernández, por lo cual no fue incluida en la clave. *Nicidion gallapaensis* Kinberg, 1865, descrita de las islas Galápagos fue revisada por Fauchald (1992b), quien consideró que la especie pertenece a *Palola*, pero, por la condición del material tipo, consideró que la especie es indeterminable.

Paucibranchia **Molina-Acevedo, 2018**[1]

1 Con falcígeros compuestos **2**
– Con espinígeros compuestos **6**
– Con falcígeros y espinígeros compuestos **7**

2(1) Prostomio bilobulado; sin ojos; portadores maxilares muy cortos, un tercio de la longitud de la maxila I ..... *P. miroi* Molina-Acevedo, 2018 (C)
– Prostomio redondeado; con ojos; portadores maxilares largos, al menos la mitad de la longitud de la maxila I **3**

3(2) Falcígeros compuestos con hojas de similar tamaño en setígeros anteriores 4
– Falcígeros compuestos con hojas largas y cortas en setígeros anteriores **5**

4(3) Setígeros anteriores con lóbulo postsetal cónico, dirigido lateralmente ; acículas basalmente rojizas, distalmente translucidas ..... *P. conferta* (Moore, 1911) (B, P)
– Setígeros anteriores con lóbulo postsetal ovalado basalmente con punta digitiforme, dirigidos dorsalmente; acículas translucidas ..... *P. patriciae* Molina-Acevedo, 2018 (G)

5(3) Ganchos subaciculares translucidos; acículas translucidas .....
..... *Paucibranchia* sp. 2 *sensu* Molina-Acevedo (2018) (G)
– Ganchos subaciculares basalmente rojizos, distalmente translucidos; acículas basalmente rojizas, distalmente ambar ..... *P. gathofi* Molina-Acevedo, 2018 (G)

6(1) Con ojos; pectinas en setígeros anteriores con el borde distal transversal, en setígeros posteriores con 10–11 dientes; espinígeros compuestos con hojas de dos tamaños.....
..... *P. disjuncta* (Hartman, 1961)[2] (*partim*) (B, P)
– Sin ojos; pectinas en setígeros anteriores con el borde distal oblicuo, en setígeros posteriores con 10–11 dientes; espinígeros compuestos con hojas de tres tamaños.....
..... *P. gilberti* Molina-Acevedo, 2018 (G)

7(1) Acícula y gancho subacicular translucidos **8**
– Acícula y gancho subacicular oscuros ..... *P. disjuncta* (Hartman, 1961)[2] (*partim*) (B, P)

8(7) Lóbulo postsetal redondeado en la región prebranquial; falcígeros desde el primer setígero.. ..... *Paucibranchia* sp. 1 *sensu* Molina-Acevedo (2018) (G)
– Lóbulos postsetal cónico, distalmente aguzado en la región prebranquial; falcígeros desde los setígeros 11-26 ..... *P. oculata* Treadwell, 1921 (G)

Comentarios

1) *Paucibranchia bellii* (Audoin & Milne-Edwards, 1833), del Canal de la Mancha, es una especie que fue ampliamente reportada en la región del Gran Caribe como *Marpysa bellii* (ver Salazar-Vallejo 1996; Dean 2012). Carrera-Parra (2009) consideró que los registros de esta especie en el Gran Caribe deberían de considerarse cuestionables por las diferencias ecológicas entre esta región y el norte de Europa. Recientemente, Molina-Acevedo (2018) restringió la distribución de *P. bellii* a la zona que comprende el Canal de la Mancha y el mar Mediterráneo occidental, demostrando además, que algunos de los ejemplares con los cuales había sido registrada *P. bellii* en la región, correspondían a especies indescritas. Por tal motivo, *P. bellii* ya no es incluida en la clave.
2) Se ha demostrado que en la especie *P. disjuncta*, como en otros eunícidos, la distribución de algunas setas es dependiente del tamaño corporal de los ejemplares. En esta especie, durante su desarrollo ontogenético, en los estadios "Nematonereis" y "Lysidice" los falcígeros compuestos están presentes en todos los setígeros; sin embargo, en organismos adultos estas setas están presentes desde los setígeros medios o en los más posteriores (Molina-Acevedo 2018). Teniendo en cuenta que en la mayoría de los casos los ejemplares son colectados incompletos, la especie aparece en dos ocasiones en la clave porque los adultos de la especie tienen los falcígeros restringidos a setígeros medio-posteriores, los cuales no serán observados en ejemplares incompletos.

Treadwellphysa **Molina-Acevedo & Carrera-Parra, 2017**

1 Con falcígeros y espinígeros compuestos **2**
– Solo con falcígeros compuestos **4**

2(1) Lóbulo postsetal truncado, nunca más largo que el lóbulo setal; pectinas isodontas y anodontas **3**
– Lóbulo postsetal auricular a redondeado, mucho más largo que el lóbulo setal en setígeros anteriores; solo pectinas isodontas ..... *T. amadae* (Fauchald, 1977) (C)

3(2) Falcígeros compuestos con hojas de dos tamaños en setígeros anteriores; gancho subacicular translucido, diente distal notorio; con espinofalcígeros .... *T. yucatanensis* Molina-Acevedo & Carrera-Parra, 2017 (G, C)
– Falcígeros compuestos con hojas de similar tamaño en setígeros anteriores; gancho subacicular oscuros al inicio, cambiando progresivamente a translucidos hacia los setígeros más posteriores, diente distal muy reducido; sin espinofalcígeros ..... *T. mixta* (Fauchald, 1970) (P)

4(1) Lóbulos postsetal redondeado, poco desarrollado, nunca más largo que el lóbulo setal en setígeros anteriores; pectinas isodontas y anodontas **5**
– Lóbulo postsetal cónico, bien desarrollado, más largo que el lóbulo setal en setígeros anteriores; solo pectinas isodontas ..... *T. languida* (Treadwell, 1921) (C)

5(4) Gancho subacicular con diente distal notorio, tan largo como la mitad del diente proximal; sin espinofalcígeros ..... *T. villalobosi* Molina-Acevedo, 2019 (P)
– Gancho subacicular con diente distal muy corto, tan largo como una quinta parte del diente proximal; con espinofalcígeros .... *T. veracruzensis* (de León-González & Díaz-Castañeda, 2006) (G)

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por Julio Parapar (Departamento de Bioloxía, Universidade da Coruña) ayudó a mejorar la claridad del texto. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Allen MJ. 1957. The Breeding of Polychaetous Annelids near Parguera, Puerto Rico. Biol Bull 113:49-57.

Berthold AA. 1827. Latreille's Natürliche Familien des Thierreichs. Aus dem Franzosischen, mit Anmerkungen und Zusätzen. Verlage Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar. 606 pp.

Borradaile LA. 1902. On the spawn and young of a Polychaete worm of the genus *Marphysa*. Proc Zool Soc 2:714–721.

Budavea N, Schepetov D, Zanol J, Neretina T & Willassen E. 2016. When molecules support morphology: Phylogenetic reconstruction of the family Onuphidae (Eunicida, Annelida) based on 16S rDNA and 18S rDNA. Mol Phylogenet Evol 94:791–801.

Carrera-Parra LF. 2006. Eunicemorfos: poliquetos de boca armada. La Jornada, Suplemento La Jornada Ecológica, 27 Octubre.
http: / / www.jornada.unam.mx / 2003 / oct03 / 031027 / eco-cara.html

Carrera-Parra LF. 2009. Eunicidae Berthold, 1827. *In*: JA de León-González, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp. 165–181.

Carrera-Parra LF & Salazar-Vallejo SI. 1998. A new genus and 12 new species of Eunicidae (Polychaeta) from the Caribbean sea. J Mar Biol Assoc UK 78:145–182.

Carrera-Parra LF, Rizzo AE & Salazar-Vallejo SI. 2008. Redescription of *E. sebastiani* and recognition of *E. riojai* (Polychaeta: Eunicidae). J Mar Biol Assoc UK 88:503–507.

Carrera-Parra LF, Fauchald K & Gambi MC. 2011. Revision of the taxonomic status of *Lysidice* (Polychaeta, Eunicidae) in the Western Caribbean Sea with observation on species reproductive features and habitat preference. Ital J Zool 78:27–40.

Dean HK. 2012. A literatura review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596:1–86.

El Barhoumi M, Scaps P & Zghal F. 2013. Reproductive Cycle of *Marphysa sanguinea* (Montagu, 1815) (Polychaeta: Eunicidae) in the Lagoon of Tunis. Sci World J 2013:624197, 1–7.

Fauchald K. 1992a. A review of the genus *Eunice* (Eunicidae: Polychaeta) based upon type material. Smithson Contrib Zool 523:1–422.

Fauchald K. 1992b. Review of the type of *Palola* (Eunicidae: Polychaeta). J Nat Hist 26:1177–1225.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanog Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Gambi, MC & Cigliano M. 2006. Observations on reproductive features of three species of Eunicidae (Polychaeta) associated with *Posidonia oceanica* seagrass meadows in the Mediterranean Sea. Sci Mar 70S3:301–308.

Gambi MC, Castelli A, Giangrande A, Lanera P, Prevedelli D & Zunarelli Vandini R. 1994. Polychaetes of commercial and applied interest in Italy: an overview. Mem Mus Natn Hist Nat Paris 162:593–601.

Hartmann-Schröder G & Zibrowius H. 1998. Polychaeta associated with antipatharia (Cnidaria: Anthozoa): description of Polynoidae and Eunicidae. Mitt Hamb Zool Mus Inst 95:29–44.

Jamieson BGM & Rouse GW. 1989. The spermatozoa of the Polychaeta (Annelida): an ultrastructural review. Biol Rev 64:93–157.

Jumar PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7:497–520.

Kielan-Jaworowska Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. Palaeont Pol 16:1–152.

Kozur H. 1970. Zur klassifikation und phylogenetischen entwicklundg der fossilen Phyllodocida und Eunicida (Polychaeta). Freiberger Forschhft. Ser. C 260:35–81.

Latumahina M & Mailoa MN. 2016. Iodine content and nutrition worms Polychaeta "Laor" fresh and processed products. Int J ChemTech Res 9:147–150.

Lavesque N, Daffe G, Bonifácio P & Hutchings P. 2017. A new species of the Marphysa sanguinea complex from French waters (Bay of Biscay, NE Atlantic) (Annelida, Eunicidae)- ZooKeys 716:1–17.

Malathi E, Sunder Raj SK & Mercy Bai P. Larval development of *Marphysa gravelyi* (Polychaeta: Eunicidae) from Pulicat Lake, India. Ital J Zool 78(S1):249–254.

Mandario MAE, Alava VR & Añasco NC. 2019. Evaluation of the bioremediation potential of mud polychaete *Marphysa* sp. in aquaculture pond sediments. On-line first. https: / / doi.org / 10.1007 / s11356-019-06092-z

Martin D, Gil J, Zanol J, Meca MA & Pérez Portela R. 2020. Digging the diversity of Iberian bait worms *Marphysa* (Annelida, Eunicidae). PLoS ONE 15(1): e0226749.

Milne-Edwards H. 1836. Les Annelides (Avec un Atlas). *In* G. Cuvier (ed.) Règne Animal. Distribue d'après son organization, pour servir de base a l'histoire Naturelle des animaux, et d'introduction a l'Anatomie comparée. Fortin, Masson et cie, Paris 15:1–54.

Molina-Acevedo IC. 2018. Morphological revision of the Subgroup 1 Fauchald, 1970 of *Marphysa* de Quatrefages, 1865 (Eunicidae: Polychaeta). Zootaxa 4480:1–125.

Molina-Acevedo IC & Carrera-Parra LF. 2015. Reinstatement of three species of the *Marphysa sanguinea* complex (Polychaeta: Eunicidae) from the Grand Caribbean Region. Zootaxa 3925:37–55.

Molina-Acevedo IC & Carrera-Parra LF. 2017. Revision of *Marphysa* de Quatrefages, 1865 and some species of *Nicidion* Kinberg, 1865 with the erection of a new genus (Polychaeta: Eunicidae) from the Grand Caribbean. Zootaxa 4241:1–62.

Molina-Acevedo IC & Idris I. 2020. Reinstatement of species belonging *Marphysa sanguinea* complex (Annelida: Eunicidae) and description of new species from the mid-Pacific Ocean and the Adriatic Sea. Zootaxa 4816:1–48.

Monro CCA. 1933. The polychaeta Errantia collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama Region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. St. George. Proc Zool Soc Lond 1033:1–96.

Olive PJW. 1994. Polychaeta as a world resource: a review of patterns of exploitation as sea angling baits, and potential for aquaculture based production. Mem Mus Natn Hist Nat Paris 162:603–610.

Orensanz JM. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With addenda to the Eunicemorpha of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. Antarctic Res Ser 52:1–183.

Pamungkas J. 2015. Species richness and macronutrient content of wawo worms (Polychaeta, Annelida) from Ambonese waters, Maluku, Indonesia. Biodivers Data J 3: e4251. 8 pp.

Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England region. 1. Families Aphroditidae through Trochochaetidae. US Nat Mus Bull 227:1–356.

Pillai TG. 1958. Studies on a brackish-water polychaetous annelid, *Marphysa borradailei*, sp. n. from Ceylon. Ceylon J Sci (Bio Sc) 1:94–106.

Prevedelli D, N'Siala G.M, Ansaloni I & Simonini R. 2007. Life cycle of *Marphysa sanguinea* (Polychaeta: Eunicidae) in the Venice Lagoon (Italy). Mar Ecol 28:1–10.

Rouse G & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26:139–204.

Rousset V, Pleijel F, Rouse G, Erséus C & Siddall M. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistic 23:41–63.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, UNAM 67:11–50.

Salazar-Vallejo SI & Carrera-Parra LF. 1998. Eunícidos (Polychaeta) del Caribe mexicano con claves para las especies del Gran Caribe: *Fauchaldius, Lysidice, Marphysa, Nematonereis* y *Palola*. Rev Biol Trop 45 / 46:1481–1498.

Salazar-Vallejo SI, Carrera-Parra LF & de León-González JA. 2011. Giant eunicid polychaetes (Annelida) in shallow tropical and temperate seas. Rev Biol Trop 59:1463–1474.

Struck T, Purschke G & Halanych K. 2006. Phylogeny of Eunicida (Annelida) and exploring data congruence using a Partition Addition Bootstrap Alteration (PABA) Approach. Syst Biol 55:1–20.

Thompson I & Johnson RG. 1977. New fossil polychaete from Essex, Illinois. Fieldiana Geol 33:471–487.

Winsnes I. 1989. Eunicid polychaetes (Annelida) from Scandinavian and adjacent waters. Family Eunicidae. Zool Scr 18:483–500.

Zanol J & Bettoso N. 2006. Identity of *Eunice roussaei* (Eunicidae: Polychaeta: Annelida) from the Adriatic and Mediterranean Seas. J Mar Biol Assoc UK 86:1017–1024.

Zanol J, Fauchald K & Paiva P. 2007. A phylogenetic analysis of the genus Eunice (Eunicidae, polychaete, Annelida). Zool J Linn Soc 150:413–434.

Zanol J, Halanych KM & Fauchald K. 2014. Reconciling taxonomy and phylogeny in the bristleworm family Eunicidae (Polychaete: Annelida). Zool Scr 43:79–100.

18. Euphrosinidae Williams, 1851

Beatriz Yáñez-Rivera[1] & Elizabeth Borda[2]

1) CONACYT-CIAD, A.C., Unidad Mazatlán, México
beyariv7@gmail.com, beyariv@ciad.mx
2) Texas A&M University San Antonio, San Antonio, Texas, EU

Introducción

Los eufrosínidos son poliquetos poco conocidos (Borda & Kudenov 2014). Son organismos pequeños con cuerpo ovalado y corto; más largo que ancho, con una longitud máxima de 4 cm. Presentan una carúncula trilobulada (Fig. 1A-D) y se distinguen por las hileras transversas de branquias y notosetas sobre el dorso (Figs. 1E-G, 2A); así como por las setas bostezantes ("ringent" en inglés, del latín "ringor": boca abierta, mueca, sonrisa), presentes en la mayoría de las especies (Fig. 2F).

Generalmente se encuentran a gran profundidad en regiones frías, la mayoría de las especies se han registrado en el océano Antártico (Kudenov 1993, Hartman-Schröder & Rosenfeldt 1988, 1992). Sin embargo, se conocen algunos eufrosínidos con distribución tropical en la zona intermareal (Chamberlin 1919, Day 1967) y asociados a esponjas (Prentiss & Harris 2011).

Como forman parte del clado de Amphinomida, algunos autores también les atribuyen el nombre común de gusanos de fuego, debido a que se asume la presencia de las setas calcificadas como en Amphinomidae, pero recientemente se ha resaltado la necesidad de corroborar la composición mineralógica de las setas en la familia para verificar que las setas calcificadas realmente representan una autopomorfia en Amphinomida (Tilic & Bartolomaeus 2021).

Se carece de observaciones sobre la biología de estos organismos. Se consideran carnívoros porque se alimentan de foraminíferos de acuerdo con el perfil de lípidos; así como, consumidores de detrito presente en las esponjas, con evidencia isótopica de carbono y nitrógeno (Jumars *et al*. 2015). Además, de la estructura musculosa de la faringe que facilitaría el raspado de las esponjas (Gustafson 1930), con una superficie de pliegues dorsolaterales ciliados (Purschke & Tzetlin 1996).

A pesar de que se han observado varios ejemplares con oocitos, en cuanto a su reproducción el conocimiento es nulo. Presentan un sistema circulatorio cerrado, sin corazón definido y mixonefridios (Hutchings 2000).

Los recursos genómicos disponibles en las bases de datos son limitados, prácticamente sólo se cuenta con secuencias parciales de algunos marcadores moleculares como 18S, 28S (nucleares), COI y 16S (mitocondriales) para pocas especies. Así como tres genes putativos de hemeritrinas para *Euphrosine capensis* Kinberg, 1857 (Costa-Paiva *et al*. 2017).

El nombre de la familia, así como el de los otros géneros reconocidos, se derivan de *Euphrosine* Lamarck, 1818, el cual está inspirado en la mitología griega y no se considera un error ortográfico, como se explica más abajo. Euphrosyne, hija de Zeus y de Eurynome, es la diosa de la alegría y la diversión, quien junto a sus dos hermanas son conocidas como las "Tres Gracias"; ya que representan el encanto, la gracia y la belleza.

Se reconocen alrededor de 70 especies y tres géneros: *Euphrosine* Lamarck, 1818, *Euphrosinella* Detinova, 1985 y *Euphrosinopsis* Kudenov, 1993 (Borda & Kudenov 2014). En México son pocos los registros de eufrosínidos; sólo seis especies en el Pacífico (Rioja 1941, 1948, Hartman 1968, Fauchald 1972, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991, 1999, Hernández-Alcántara *et al*. 2003,) y una sola en el Atlántico (Salazar-Vallejo 1997).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Sistemática

Hay varios problemas con relación a la autoría del género tipo de la familia, similar a la que se presenta en los anfinómidos (ver ese capítulo en esta obra). El nombre fue primero propuesto como *Euphrosyne* por Savigny, en un manuscrito que estuvo disponible antes de ser publicado. Sin embargo, el nombre ya había sido usado para un género de dípteros en 1800. En el volumen correspondiente a los anélidos, Lamarck propuso *Euphrosine*, por lo que el nombre correcto y válido debe ser *Euphrosine* Lamarck, 1818, como ya se ha sugerido (Kudenov 1993, Hutchings 2000). Debido a esta diferencia procede que para todas las especies descritas como parte de *Euphrosyne* Savigny, 1822, se debe anotar el autor y el año entre paréntesis. En este sentido, es necesario asegurar la correcta escritura, pese a que en la literatura se pueden encontrar ambas formas y dado que *Euphrosyne* Savigny, 1822 es un homónimo menor.

Anteriormente, las especies de eufrosínidos eran incluidas en la familia Amphinomidae bajo el género *Euphrosine*. La primera vez que se utilizó el nivel de familia, Euphrosinidae, fue en un trabajo de anatomía (Williams 1851). Sin embargo, en las monografías del siglo XIX y la primera mitad del XX, prevaleció la idea de considerar a estos organismos como un género más dentro de los anfinómidos. Durante ese periodo fueron pocos los trabajos que atribuyeron la categoría de familia a los eufrosínidos, entre los cuales destacan las publicaciones de Johnson (1897), Moore (1911) y Gustafson (1930). Los estudios filogenéticos respaldan el nivel de familia, que también se corrobora con datos moleculares como grupo hermano de los anfinómidos (Wiklund *et al*. 2008).

A pesar de la morfología tan particular e interesante de estos organismos, pocos se han involucrado en su estudio y la mayoría de las descripciones de las especies se encuentran en trabajos monográficos. El primer trabajo enfocado a los eufrosínidos lo realizó Horst (1903), donde además de describir varias especies, elaboró la primera clave para todas las especies conocidas. La monografía de Gustafson (1930) contribuyó con los aspectos histológicos y morfológicos que son conocidos hasta ahora. Kudenov (1987, 1993, 1995) estandarizó la terminología, propuso uno de los tres géneros reconocidos, describió alrededor de 10 especies y revisó los eufrosínidos del Antárctico (Borda & Kudenov 2014).

A partir de la combinación de los tipos de carúncula y las características de las setas bostezantes se caracterizaron seis grupos (Kudenov 1987), por lo que es posible que los tres géneros válidos no reflejen las relaciones filogenéticas entre los organismos. Es necesario realizar la revisión de la familia, acompañada de estudios filogenéticos para obtener una clasificación que refleje la evolución del grupo.

Tradicionalmente se reconocían los géneros *Euphrosine* y *Palmyreuphrosyne* Fauvel, 1913 (Hartman 1959, Fauchald 1977). Sin embargo, Kudenov (1995) consideró que este último no pertenece a los eufrosínidos pero, desafortunadamente, no discutió la ubicación del género en cuestión. Con anterioridad, Fauchald (1977) argumentó que estos organismos podrían estar más cercanos al género *Palmyra* Savigny *in* Lamarck, 1818, debido a la presencia de paleas y atributos de la faringe; este último género se ha transferido a la familia Aphroditidae (Watson-Russell 1989). De acuerdo con la descripción original, *Palmyreuphrosyne* presenta tres pares de branquias ramificadas y las notosetas en hilera transversa sobre el dorso, característica de Euphrosinidae (Fauvel 1913). Sin embargo, en la ilustración original se observan papilas ventrales semejantes a ventosas, no se ilustra el prostomio ni el tipo de carúncula, por lo que los materiales tipo deben revisarse para aclarar su ubicación. Hutchings (2000) introdujo el género *Erchinome*, que al parecer corresponde a un error ortográfico por *Archinome*.

Por otro lado, Blake (1985) describió una especie de ventilas hidrotermales del Pacífico con características intermedias entre Amphinomidae y Euphrosinidae como *Euphrosine rosacea*. Cabe destacar que esta especie carece de setas bostezantes y no presenta el peculiar arreglo de las branquias y las notosetas en hileras transversales. Los análisis filogenéticos permitieron aclarar que esta especie pertenece a los anfinómidos y se ubica en el género *Archinome* Kudenov, 1991, con una relación más cercana a *Chloeia* (Wiklund *et al*. 2008), dentro del clado de anfinómidos con cuerpos fusiformes (Borda *et al*. 2013), que fue formalmente designado como Archinominae (Borda *et al*. 2015).

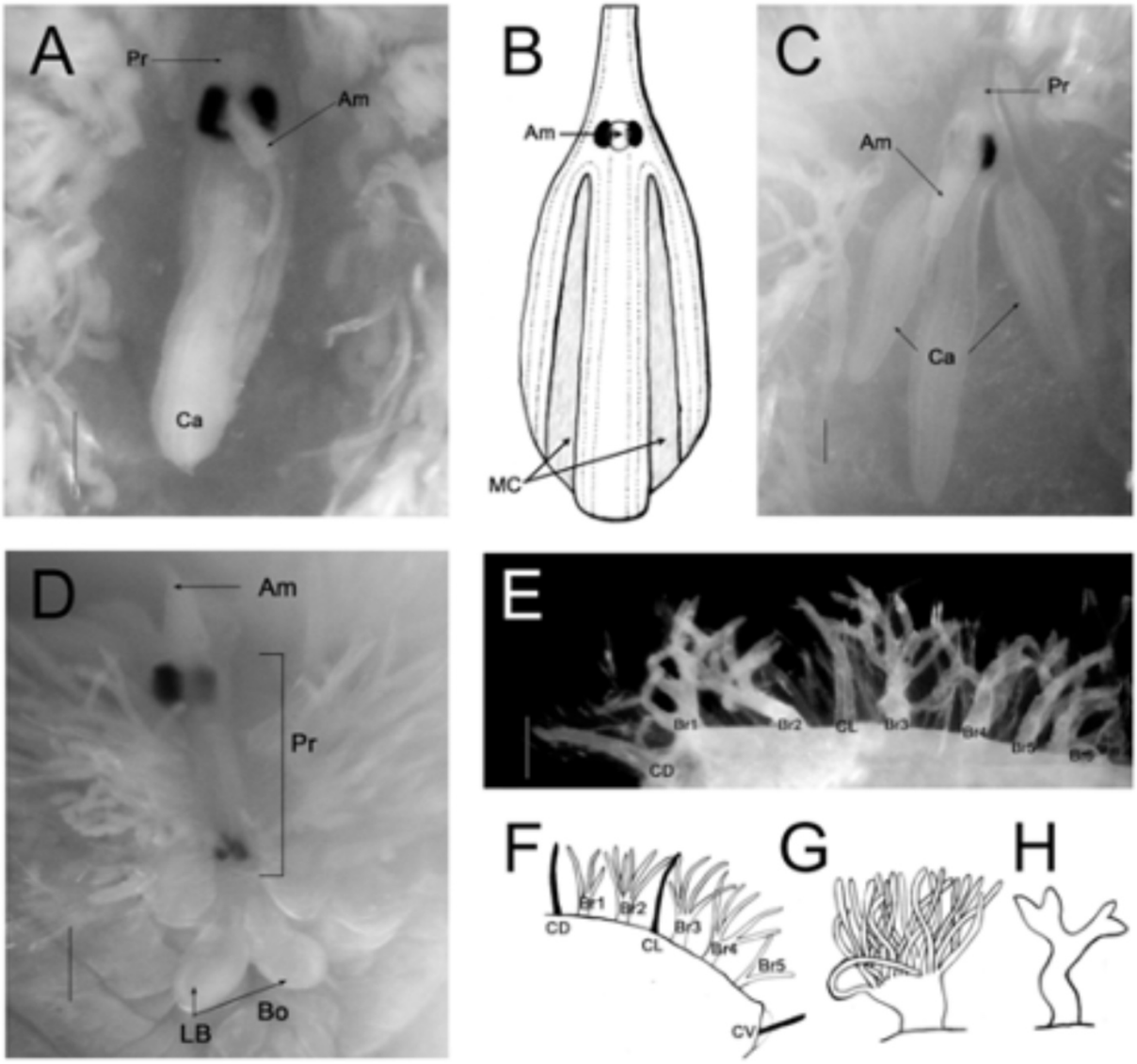


Figura 1. *Euphrosine* sp.: A) Carúncula tipo K-1, VD; *E. laureata*: B) Carúncula tipo K-2, VD; *E. triloba*: C) Carúncula tipo K-3, VD, D) Prostomio, VF, E) Parápodo; *E. orientalis*: F) Parápodo; *Euphrosine sp.* A: G) Branquia; *Euphrosine sp.* D: H) Branquia. Abreviaturas: Am= antena media, Bo= boca, Br= branquia, Ca= carúncula, CD= cirro dorsal, CL= cirro lateral, CV= cirro ventral, LB= labios bucales, MC= membrana caruncular, Pr= prostomio, VD= vista dorsal, VF= vista frontal). Escala 0.2 mm. Fotografía: Humberto Bahena-Basave. B) y F) modificadas de Gustafson 1930, G) y H) de Gathof 1984.

Morfología

El cuerpo de estos organismos generalmente no excede los 50 segmentos, el dorso es curvo y la región ventral es plana. En la región anterior se encuentra el prostomio y el peristomio, el cual no se percibe en vista dorsal y se encuentra reducido a los labios bucales (Fig. 1D).

El prostomio es alargado, se extiende del extremo anterior del dorso hacía la región ventral por el borde anterior del cuerpo, frecuentemente se encuentra cubierto por los primeros setígeros y no se observa fácilmente (Fig. 1A-D). La mayoría de los eufrosínidos presentan una antena media, dos pares de ojos y un par de palpos. Únicamente en las especies de los géneros *Euphrosinella* y *Euphrosinopsis* hay un par de antenas laterales. Una de las principales diferencias entre estos dos géneros es que en *Euphrosinopsis* solamente hay un par de ojos (Kudenov 1993). La antena media se proyecta en medio del par posterior de ojos, por lo que es visible en vista dorsal (Fig. 1A-C).

Los palpos se proyectan entre el borde anterior del prostomio y los labios bucales, por lo cual se observan en una vista ventral o frontal, aproximadamente a la altura del par anterior de ojos. En los eufrosínidos los palpos son proyecciones cirriformes muy pequeñas, para observarlas es necesario teñir al organismo en azul de metileno y montarlo con alfileres entomológicos de tal manera que muestre el prostomio (Fig. 1D). Para estandarizar los términos, los apéndices del prostomio son referidos siguiendo la terminología de Orrhage (1990), establecida para los anfinómidos. En todas las publicaciones de Kudenov los palpos se encuentran referidos como antena palpal porque se confundían las estructuras.

La carúncula, proyección posterior del prostomio, es trilobulada. Los órganos nucales corren a lo largo de la carúncula en ocho hileras ciliadas (Fig. 1B). La carúncula de los eufrosínidos se presenta en tres tipos principales (Kudenov 1987): 1) Carúncula tipo K-1, presenta los lóbulos laterales fusionados en toda su longitud al lóbulo medio (Fig. 1A), es el tipo más frecuente, 2) Carúncula tipo K-2, presenta los lóbulos laterales unidos al lóbulo medio mediante una membrana (Fig. 1B) y 3) Carúncula tipo K-3, presenta los lóbulos fusionados anteriormente y divergentes en el extremo posterior (Fig. 1C), este tipo de carúncula es menos común.

Las carúnculas K-1 y K-2, se encuentran unidas con la pared del cuerpo a diferencia de la carúncula tipo K-3, donde sólo el lóbulo medio se encuentra adherido a la pared del cuerpo y los lóbulos laterales son libres. Es importante resaltar que la carúncula K-1 puede parecer bilobulada en un corte transversal, particularmente si los lóbulos laterales son estrechos. La tipificación de la carúncula es general y es posible encontrar más tipos con un análisis detallado (Kudenov 1987). Los atributos de la carúncula no son diagnósticos para el nivel de género ya que en los tres géneros se encuentra la carúncula tipo K-3.

En el dorso de los organismos se presenta la característica distintiva de este taxón, la extensión dorsal del notópodo que resulta en hileras transversas de branquias y notosetas (Figs. 1E-F, 2A). Las branquias se presentan desde el primer setígero y pueden ser cirriformes o con ramificaciones de diversos tipos (Fig. 1G-H). El número de pares de branquias y su forma son importantes para la determinación de especies. Las branquias se numeran de manera secuencial desde la más dorsal hasta la más lateral en el notópodo (Figs. 1E-F, 2A). El conteo de las branquias se debe realizar en los segmentos medios, ya que puede variar a lo largo del cuerpo (Kudenov 1987).

Las notosetas se proyectan a lo largo del dorso, en una hilera anterior a la hilera de las branquias, entre ambas hileras se encuentran los cirros dorsales (Fig. 2A). Los eufrosínidos presentan dos cirros dorsales, el más dorsal se conoce como cirro dorsal y al siguiente se le llama cirro lateral (Figs. 1E-F, 2A). El cirro ventral, generalmente es más corto que los cirros dorsales (Kudenov 1993).

Entre las notosetas se encuentran setas furcadas y la distintiva seta bostezante, la cual se identifica por la serración presente en el margen interno de ambas ramas en la abertura de la seta. Por estas serraciones resulta la apariencia de una boca dentada abierta (Fig. 2D, F, G).

La presencia y las características de las setas bostezantes son de gran relevancia para la identificación de las especies. Kudenov (1987) consideró dos categorías a partir de la división de la longitud de la rama superior de la abertura (b) entre la longitud de la rama basal (a), según el ángulo de abertura. Cuando la rama superior es de menor longitud que la basal, la seta bostezante es de tipo IIA ($b/a = <1$), esta seta presenta una estructura similar a las setas bifurcadas (Fig. 2B-D, G). Por lo contrario, cuando la rama superior es de mayor longitud que la basal, la seta bostezante es de tipo IIB ($b/a = >1$), esta seta presenta una estructura modificada (Fig. 2F). Los valores de esta división para las especies conocidas oscilan entre 0.35 y 1.51. Desde el punto de vista práctico estas setas se podrían distinguir por la anchura y extensión de las ramas desde la abertura, en lugar de la división sugerida por Kudenov. De tal manera que la seta bostezante IIA se podría caracterizar como una seta bostezante con las dos ramas de anchura similar, dentro de este tipo se podría distinguir entre las setas con la rama superior larga (Fig. 2D) y corta (Fig. 2G). Mientras que las setas tipo IIB se caracterizarían como setas bostezantes con la rama inferior ensanchada (Fig. 2F).

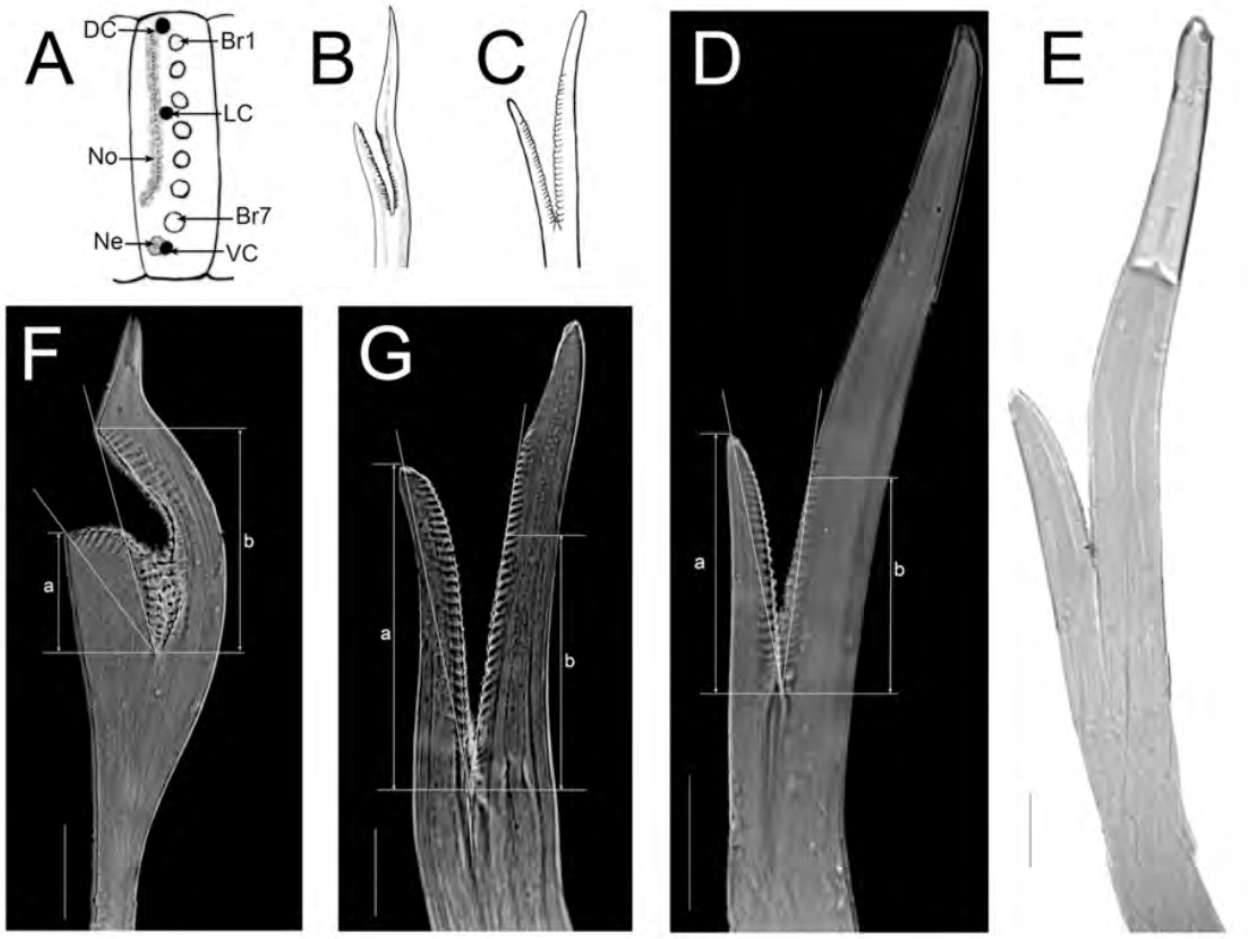


Figura 2. *Euphrosine myrtosa*: A) Parápodo; *E. arctia*: B) Seta bostezante tipo IIA; *E. armadillo*: C) Seta bostezante tipo IIA; *Euphrosine s*p.: D) Seta bostezante tipo IIA con la rama superior larga; *E. triloba:* E) Seta furcada con punta hialina, F) Seta bostezante tipo IIB; *Euphrosine* sp.: G) seta bostezante tipo IIA con la rama superior corta (Abreviaturas: a= longitud de la rama basal según el ángulo de abertura, b= longitud de la rama superior según el ángulo de abertura, Br: branquias, CD= cirro dorsal, CL:= cirro lateral, CV= cirro ventral, No= notosetas, Ne= neurosetas). Escala 0.05 mm. Fotografía: Humberto Bahena-Basave. A) modificada de Kudenov 1987, B) de Johnson 1897 y C) de Fauvel 1923.

Las neurosetas se proyectan en arreglo circular en el neurópodo (Fig. 2A). Las neurosetas también son furcadas, y de tamaño variable (Fig. 2E). En algunas especies se han registrado neurosetas capilares (Kudenov 1993).

El pigidio presentan dos cirros gruesos, en ocasiones globosos.

Claves

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una serie de letras entre paréntesis, las cuales, refieren la región en la que han sido registradas. Las especies que se distribuyen en el Pacifico Este se indican con **B** para la costa occidental de Baja California y con **P** para el Pacífico Oriental Tropical. Las especies que se encuentran en el Atlántico Oeste se indican con **G** para los registros en el Golfo de México y con **C** para la región del Gran Caribe.

Adicionalmente, si la especie registrada corresponde a un registro cuestionable, puesto que se encuentra fuera del área de distribución potencial y/o que en la descripción se encuentran características diferentes a la especie designada, se indica con **Q** y los comentarios al respecto se explican al final de la clave.

En la clave se incluyen las especies registradas en la región tropical, tanto del Pacífico como del Atlántico, incluso las especies no descritas formalmente para el Golfo de México (Gathof 1984).

Clave para géneros y especies (modificada de Yáñez-Rivera 2009)

1 Prostomio con tres apéndices o menos ..... *Euphrosine* Lamarck, 1818 ..... **2**
– Prostomio con cinco apéndices: antena media, dos antenas laterales y dos palpos; carúncula tipo K-1; sin setas bostezantes ..... *Euphrosinella paucibranchiata* (Hartman, 1960)[1] (B)

2(1) Sin branquias **3**
– Con branquias **4**

3(2) Prostomio únicamente con antena media; setas bostezantes tipo IIB; cirros dorsales sencillos; carúncula tipo K1 ..... *Euphrosine* sp. B Gathof, 1984[2] (G)
– Prostomio con tres apéndices: antena media y dos palpos; sin setas bostezantes; cirros dorsales dobles; carúncula tipo K1 ..... *Euphrosine* sp. C Gathof, 1984 (G)

4(3) Branquias cirriformes, 6–7 pares; carúncula tipo K-1; setas bostezantes tipo IIA ..... *E. bicirrata* (Moore, 1905)[3] (B, Q)
– Branquias arborescentes **5**

5(4) Sin setas bostezantes; carúncula tipo K-1 ..... *E. armadilloides* (Ehlers, 1900)[4] (G, Q)
– Con setas bostezantes **6**

6(5) Setas bostezantes tipo IIA **7**
– Setas bostezantes tipo IIB **10**

7(6) Con cuatro pares de branquias **8**
– Con por lo menos cinco pares de branquias **9**

8(7) Branquias con muchas ramificaciones terminales (Fig. 1G); carúncula tipo K-1 ..... *Euphrosine* sp. A Gathof, 1984 (G)
– Branquias con dos ramificaciones dicotómicas (Fig. 1H); carúncula tipo K-1 ..... *Euphrosine* sp. D Gathof, 1984 (G)

9(7) Con cinco pares de branquias; carúncula tipo K-1; ramas de las setas bostezantes paralelas (Fig. 2B) ..... *E. arctia* (Johnson, 1897) (B)
– Con 5–6 pares de branquias; carúncula tipo K-1; ramas de las setas bostezantes divergentes (Fig. 2C) ..... *E. armadillo* (Sars, 1851)[5] (C, Q)
– Con 12–13 pares de branquias; carúncula tipo K-1 ..... *E. hortensis* (Moore, 1905)[6] (B)

10(6) Carúncula tipo K-1; con 5–8 pares de branquias ..*E. aurantiaca* (Johnson, 1897)[7] (B, C, Q)
– Carúncula tipo K-3 .....**11**

11(10) Con 6–8 pares de branquias ..... *E. triloba* (Ehlers, 1887) (C)
– Con 12 pares de branquias ..... *E. panamica* (Chamberlin, 1919)[8] (P)

Comentarios

1) La especie se describió en *Euphrosine*, fue transferida al género *Euphrosinella*, por tener cinco apéndices prostomiales (Kudenov 1993). La localidad tipo es la fosa de Santa Cruz, en California, a más de 500 m de profundidad. En México, el registro corresponde a Isla Natividad, a más de 200 m.

2) La falta de palpos no se ha registrado en otra especie; es probable que sea una descripción errónea. Incluso en la caracterización se propone que probablemente se trate de juveniles.
3) Descrita con material del Canal Behm, Alaska. Se ha registrado en California, en rocas a más de 100 m de profundidad y en el Golfo de California. Tovar-Hernández *et al*. (2019) consideraron los registros para la costa occidental de Baja California como cuestionables.
4) El único registro fue por Gathof (1984). Es cuestionable ya que la localidad tipo es Punta Arenas, Estrecho de Magallanes.
5) Descrita de Noruega, tiene múltiples registros en el Mar del Norte y Océano Ártico. El registro en el Gran Caribe, en la Isla Santa Lucía por Augener (1906) es cuestionable. En la descripción del organismo resaltó diferencias, pero no las mencionó y no proporcionó ilustraciones.
6) La localidad tipo es Chilkoot, Alaska. Sin embargo, Hartman (1968) la registró para la frontera México-Estados Unidos, en un ambiente rocoso de la plataforma continental. Cabe destacar que las últimas branquias (de la octava en adelante) son menos ramificadas, incluso algunas cirriformes.
7) Los registros para el Gran Caribe, en Brasil se consideran cuestionables, la localidad tipo es San Pedro California. EUA.
8) La localidad tipo de esta especie es Isla Perico, Panamá y los ejemplares fueron colectados en la costa a profundidades someras.

Agradecimientos

A todo el comité editorial por su empatía y comprensión. A Ángel de León por favorecer la consolidación de este capítulo. A Luis F. Carrera-Parra y Sergio Salazar-Vallejo por su paciencia y observaciones.

Referencias

Blake JA. 1985. Polychaeta from the vicinity of deep-sea geothermal vents in the eastern Pacific, 1. Euphrosinidae, Phyllodocidae, Hesionidae, Nereididae, Glyceridae, Dorvilleidae, Orbiniidae and Maldanidae. Bull Biol Soc Wash 6: 67–101.

Borda E & Kudenov JD. 2014. Euphrosinidae (Annelida: Amphinomida) collected from Antarctica (R/V Polarstern, 1984, 1986) with comments on the generic placement of *Euphrosine magellanica* Ehlers, 1900. Proc Biol Soc Wash 126: 299–311

Borda E, Kudenov JD, Chevaldonné P, Blake JA, Desbruyères D, Fabri MC, Hourdez S, Pleijel F, Shank TM, Wilson NG, Schulze A & Rouse GW. 2013. Cryptic species of *Archinome* (Annelida: Amphinomida) from vents and seeps. P Roy Soc B: Biol Sci 280: 20131876.

Borda E, Yáñez-Rivera B, Ochoa G, Kudenov JD, Sánchez-Ortiz C, Schulze A & Rouse GW. 2015. Revamping Amphinomidae (Annelida: Amphinomida), with the inclusion of *Notopygos*. Zool Scripta 44: 324–333.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the Albatross Tropical Pacific Expedition, 1891-1905. Mem Mus Comp Zool Harv Univ 48: 1–514.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus Nat Hist Publ 656: 1–878.

Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1–575.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA County Sci Ser 28: 1–190.

Fauvel P. 1913. Quatrième note préliminaire sur les Polychètes provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice, ou déposées dans le Musée Océanographique de Monaco. Bull Inst Ocean Mon 270: 1–80.

Gathof JM. 1984. Family Euphrosinidae. In: JM Uebelacker & PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor Ass Mobile, pp 38.1–38.13.

Gustafson G. 1930. Anatomische Studien uber die Polychaeten-Familien Amphinomidae und Euphrosynidae. Zool Bidr Uppsala 12:301–471.

Hartman O. 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World, Pt 1. Allan Hancock Found Occ Pap 23: 1–353.

Hartman O. 1968. Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found Univ So Calif, pp 1–828.

Hartmann-Schröder G & Rosenfeldt P. 1988. Die Polychaeten der "Polarstern"-Reise ANT III/2 i die Antarktis 1984 1. Euphrosinidae bis Chaetopteridae. Mitt Hamb Zool Mus Inst 85: 25–72.

Hartmann-Schröder G & Rosenfeldt P. 1992. Die Polychaeten der "Polarstern"-Reise ANT V/1 in die Antarktis 1986 Teil 1. Euphrsoinidae bis Iphitimidae. Mitt Hamb Zool Mus Inst 89: 85–124.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 1999. Systematic and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. Oceánides 13: 25–38.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 1991. New records of errantiate polychaetous annelids from the Gulf of California. Bull Mar Sci 48: 251–260.

Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC & Solís-Weiss V. 2003. Commented checklist of the

polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific. Bull So California Acad Sci 102: 1–16.

Horst R. 1903. New species of the genus *Euphrosyne* from the Siboga Expedition, with a table of the species hitherto known. Notes Leyden Mus 23: 213–222.

Hutchings PA. 2000. Family Euphrosinidae. *In:* Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia, 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing Melbourne, pp 110–112.

Johnson HP. 1897. A preliminary account of the marine annelids of the Pacific coast, with descriptions of new species. Cal Acad Sci Proc Zool 3: 153–198.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of Worms Emended: An Update of Polychaete Feeding Guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497-520.

Kudenov JD. 1987. Review of the primary species characters for the genus *Euphrosine* (Polychaeta: Euphrosinidae). Bull Biol Soc Wash 7: 184–193.

Kudenov JD. 1991. A new family and genus of the order Amphinomida (Polychaeta) from the Galapagos hydrothermal vents. Ophelia Suppl 5: 111–120.

Kudenov JD. 1993. Amphinomidae and Euphrosinidae (Annelida: Polychaeta) principally from Antarctica, the Southern Ocean, and Subantarctic regions. Biol Antar Seas 22, Antarctic Res Ser 58: 93–150.

Kudenov JD. 1995. Family Euphrosinidae Williams 1851. *In:* Blake JA, Hilbig & Scott PH (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp 217–228.

Moore JP. 1911. The polychaetous annelids dredged by the USS "Albatross" off the coasts of southern California in 1904. III Euphrosynidae to Goniadidae. Proc Acad Nat Sci Phila 63:234–318.

Orrhage L. 1990. On the microanatomy of the supraoesophageal ganglion of some amphinomids (Polychaeta Errantia), with further discussion of the innervation and homologues of the polychaete palps. Acta Zool 71: 45–59.

Prentiss NK & Harris LH. 2011. Polychaete fauna inhabiting sediments associated with the stinking vase sponge (Ircinia campana Lamarck, 1814), St. John, United States Virgin Islands. Italian J Zool 78: 317–323.

Purschke G & Tzetlin AB. 1996. Dorsolateral ciliary folds in the polychaete foregut: structure, prevalence and phylogenetic significance. Acta Zool 77: 33–49.

Rioja E. 1941. Estudios anelidológicos 3. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. Ann Inst Biol UNAM 12: 669–746.

Rioja E. 1948. Estudios anelidológicos 17. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. Ann Inst Biol UNAM 18: 197–224.

Salazar-Vallejo SI. 1997. Anfinómidos y eufrosínidos (Polychaeta) del Caribe mexicano con claves para las especies reconocidas del Gran Caribe. Rev Biol Trop 44 / 45: 379–390.

Tilic E & Bartolomaeus T. 2021. Commentary on: "Unravelling the ultrastructure and mineralogical composition of fireworm stinging bristles" by Righi et al. 2020. Zoology 144: 125890.

Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA. 2019. Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. Rev Mex Biodiv 90: e902764.

Watson-Russell C. 1989. Revision of *Palmyra* Savigny (Polychaeta: Aphroditidae) and redescription of *Palmyra aurifera*. Beagle Rec Mus Arts Sci 6: 35–53.

Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2008. Amphinomidae, Archinomidae and Euphrosinidae (Amphinomidae: Aciculata: Polychaeta), inferred from molecular data. J Mar Biol Ass UK 83: 509–513.

Williams T. 1851. Report on the British Annelids. Rep Brit Ass Adv Sci 21: 159–272.

Yáñez-Rivera B. 2009. Familia Euphrosinidae Williams, 1851 *In*: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds.) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp: 183.-190.

19. Fauveliopsidae Hartman, 1971

Sergio I. Salazar-Vallejo

El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com

Introducción

El nombre de la familia se deriva de *Fauveliopsis* McIntosh, 1922. El género fue dedicado a Pierre Fauvel, famoso especialista francés, usando materiales procedentes de la expedición del Challenger.

Los fauveliópsidos son una familia con especies del bentos que mantienen baja densidad en los sedimentos que habitan. La mayoría de las especies proceden del mar profundo; sin embargo, se han descrito especies de aguas someras en las Canarias (5 m), en Nueva Zelanda (20 m), y del Adriático (60 m). Se considera que los miembros de la familia son de vida libre o residentes de tubos (Blake & Petersen 2000); dichos tubos son de granos de sedimento cementados y, a menudo, los forman en el interior de conchas de moluscos escafópodos o de gasterópodos o en algunos foraminíferos tubulares.

Los escasos materiales no han sido estudiados más allá de la morfología. El cuerpo de los fauveliópsidos es subcilíndrico o con forma de maza; los extremos del cuerpo son difíciles de precisar. Por ello, vale la pena hacer una comparación sencilla con otros grupos tubícolas, especialmente considerando cuatro rasgos que generalmente comparten: 1) Las porciones anteriores son las más anchas; 2) los segmentos son menos definidos hacia el extremo anterior; 3) los haces setales se ubican hacia la parte anterior del segmento en los setígeros anteriores y rápido se desplazan hacia la sección media y luego hacia la posterior en los segmentos medianos o posteriores; y 4) la orientación de las setas es hacia la parte anterior en unos pocos setígeros anteriores y hacia los lados o hacia la parte posterior en el resto del cuerpo.

Ese patrón parece estar invertido en los fauveliópsidos, ya que lo que se considera como la región anterior es la más delgada, sus segmentos están mejor definidos y las setas se alinean hacia la parte anterior de los segmentos hasta la mitad del cuerpo, por lo menos. Los patrones de bandas ciliadas, así como que la región delgada es la expuesta en algunas ilustraciones (Katzmann & Laubier 1974:10, Fig. 3C), parecen confirmar esta consideración, aunque no se ha descartado que la porción expuesta sea la caudal, como es el caso entre arenicólidos o maldánidos.

Dado que el integumento es muy grueso, el conocimiento histológico sobre los órganos internos es muy incipiente y merece estudiarse con mayor intensidad, en particular el sistema nervioso y la inervación de los extremos del cuerpo. Algunos detalles sobre la histología fueron presentados por Riser (1987); Purschke (1997) hizo una fotografía de barrido para mostrar los órganos nucales. El primero también documentó el contenido estomacal, que consistía en foraminíferos y sedimento fino, pero es el único estudio a la fecha.

Sistemática

La historia de la clasificación de los fauveliópsidos es parte de un proceso recurrente para los organismos abisales y con morfología simplificada. Así, *Fauveliopsis* fue considerado como un flabeligérido aberrante y en ocasión de la compilación para los poliquetos abisales, Hartman (1971:1411), propuso una nueva familia. Para ello, agrupó a varios géneros con afinidades aparentes con los flabeligéridos: *Bruunilla* Hartman, 1971, *Fauveliopsis, Flabelligella* Hartman, 1965, y *Flota* Hartman, 1967. En una publicación subsecuente

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

(Hartman, 1974:199, 235) aparentemente cambió de parecer ya que insertó al género *Fauveliopsis* en los Flabelligeridae.

Por otro lado, los otros géneros incluidos en la familia no tienen afinidad con *Fauveliopsis*. Así, Pettibone (1979) demostró que *Bruunilla* pertenece a los Polynoidae, *Flabelligella* fue transferido a los Acrocirridae por Orensanz (1974), y *Flota* fue utilizado para proponerlo como una familia independiente por Buzhinskaya (1996), pero recientemente se ha mostrado que es un sinónimo menor de *Buskiella* McIntosh, 1885 (Salazar-Vallejo & Zhadan 2007).

Dos trabajos sobre la fauna de la cuenca de Santa María, California (Blake & Petersen 2000) y otro con la propuesta de un nuevo género por Petersen (2000), así como dos síntesis recientes pueden consultarse para otros detalles (Zhadan & Salazar-Vallejo 2019, Salazar-Vallejo *et al.* 2019), serán usados para las secciones de morfología y claves. En suma, la familia contenía dos géneros: *Fauveliopsis* y *Laubieriopsis* Petersen, 2000, con una veintena de especies. Recientemente se agregó un género más (*Riseriopsis* Salazar-Vallejo, Zhadan & Rizzo, 2019).

Morfología

Cuerpo. El cuerpo puede ser cilíndrico (Fig. 1A, B), tener un ensanchamiento anterior o medial (Fig. 1C), o en forma de coma y los extremos del cuerpo son romos. El tegumento es liso o rugoso, a veces hay papilas pequeñas entre los lóbulos parapodiales o dispersas a lo largo del cuerpo. La forma relativa de los segmentos y la setación correspondiente pueden separar al cuerpo en 2-3 regiones. El número de setígeros puede ser reducido y fijo, lo que es muestra de crecimiento definido, o numerosos y variables, lo que indicaría crecimiento indefinido.

Extremo anterior. Prostomio y peristomio fusionados, con márgenes lisos (sin palpos o antenas), a veces con una depresión subdistal o con un escudo ventral. Un par de sectores ciliados se han considerado como órganos nucales, pero no están en una depresión.

Parápodos. Los parápodos son birrámeos pero los lóbulos setales están poco desarrollados; de acuerdo con la polarización vigente, los parápodos posteriores tendrían mejor desarrollo de los lóbulos setales, siendo proyecciones cilíndricas cortas, que incluso pueden llevar la papila interramal en el lóbulo notosetal. Estas proyecciones cilíndricas se reducen progresivamente hasta desaparecer en lo que ahora se considera como la región anterior. La papila asociada es corta y redondeada en los setígeros ahora considerados como posteriores y se hace más prominente y fungiforme en los segmentos considerados anteriores.

Setas. Todas las setas son simples y se presentan en dos tipos básicos: capilares y aciculares. Los capilares son lisos o finamente espinulosos mientras que las aciculares pueden ser rectas o sigmoides, de punta roma o bidentada.

Papilas genitales. Algunas especies presentan papilas lobuladas o digitadas, con posible función reproductiva, en uno de los setígeros del cuerpo, hacia el tercio anterior según la polarización vigente, o en el tercio posterior según la alternativa. Las papilas genitales pueden estar pareadas (Fig. 1A, B) o sólo ocurrir en un lado del cuerpo (Fig. 1C); se ubican en el límite entre los setígeros, por encima de la línea de los lóbulos setales, y puede llegar a ser 5-8 veces más grande que la papila interramal de los segmentos adyacentes.

Pigidio. El cuerpo termina, según la polarización actual, en un lóbulo cónico, romo, aparentemente retráctil, rodeado con 1-2 pares de rebordes diminutos o papilas, y a veces un lóbulo medio redondeado.

La cobertura geográfica de la clave incluye el Gran Caribe y el Pacífico oriental tropical, según las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004). Sin embargo, se han anexado también las especies presentes en la costa occidental de Baja California porque llegan a la frontera con México (Hartman 1969). Un asterisco en el nombre del género indica que no se ha documentado para la región. Los registros cuestionables se marcan como tales por las diferencias ambientales entre la localidad tipo y las de nuestra región.

A menos que se indique otra cosa, las fotos corresponden con material tipo o topotipo. En

los pies de figura, se abrevian las vistas como sigue: **VD** indica vista dorsal, **VL** indica vista lateral, y **VV** denota una vista ventral.

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable.

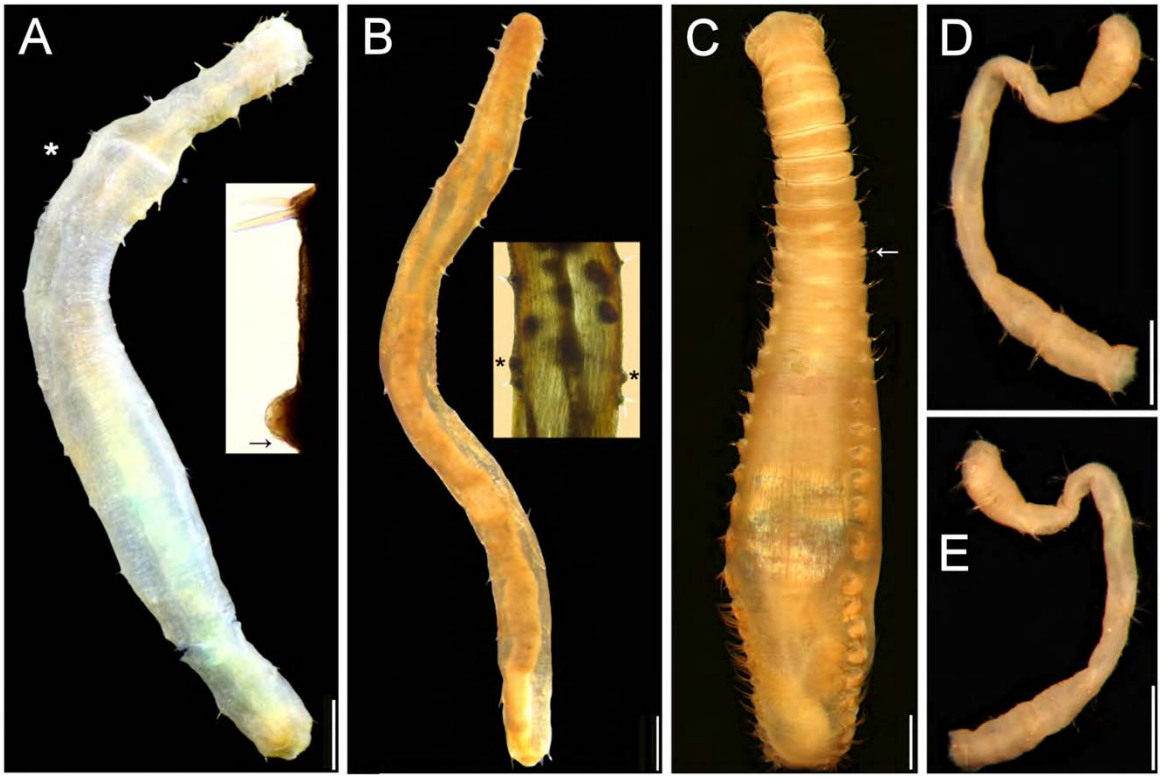


Figura 1. A) *Laubieriopsis blakei* Salazar-Vallejo *et al*., 2019, VD (*: papila genital; detalle: flecha indica espina basal); B) *L. brevis* (Hartman, 1965), VD (detalle: setígeros 6–7 y ** indican papilas genitales); C) *Fauveliopsis glabra* (Hartman *in* Hartman & Barnard, 1960) (flecha indica papila genital); D) *F. rugosa* Fauchald, 1972, VD del extremo anterior; E) Mismo, VV. (Escalas: A: 0.5 mm, B: 0.4 mm, C: 1.3 mm, D: 0.8 mm, E: 0.7 mm).

Clave para todos los géneros y para las especies regionales

1 Cuerpo con superficie rugosa, opaca; segmentos medianos más anchos que largos (cuerpo más ancho medialmente o progresivamente más ancho); setas aciculares falcadas; en conchas de moluscos o testas de foraminíferos ..... *Fauveliopsis* McIntosh, 1922 ……. **2**

- Cuerpo con superficie lisa, transparente, raramente opaca; segmentos medianos tan largos como anchos; setas aciculares falcadas o sigmoides **3**

2(1) Superficie escasamente rugosa, casi lisa (Fig. 1C); 33 setígeros; setas aciculares falcadas .. .. *F. glabra* (Hartman *in* Hartman & Barnard, 1960) (C, Q; P)

- Integumento papilado, luce rugoso (Fig. 1D, E); 35 setígeros; setas aciculares ligeramente curvas ..... *F. rugosa* Fauchald, 1972 (P)

3(1) Cuerpo cilíndrico, regions anterior y posterior tan anchas como la media, no hinchados; papila genital presente en algunos setígeros; en tubos o sin ellos .... *Laubieriopsis* Petersen, 2000 .... **4**

- Cuerpo no cilíndrico, hinchado en ambos extremos, especialmente en la región posterior; papilas genitales no vistas; a veces en tubos blandos con partículas sedimentarias ..... *Riseriopsis* Salazar-Vallejo, Zhadan & Rizzo, 2019*

4(3) Con 16 setígeros; papilas genitales en la interfase de los setígeros 6-7, bases lisas (Fig. 1B, inserto) ..... *L. brevis* (Hartman, 1965) (C)

– Con 15 setígeros; papilas genitales pares en la interfase de los setígeros 6–7, cada una con espinas basales (Fig. 1A, inserto) ..... *L. blakei* Salazar-Vallejo, Zhadan & Rizzo, 2019 (P)

* No reportado para la región.

Estudios futuros

El cuerpo de los fauveliópsidos presenta pocos atributos morfológicos y algunos pueden modificarse dependiendo del sustrato que ocupen, o por efecto de la fijación. Pese a que la mayoría de las especies son del mar profundo, en las colecciones disponibles podrían estudiarse la variación morfológica, así como la anatomía, dado que se conoce poco de la organografía interna. Es posible que haya todavía un 30% de especies indescritas, por lo que el esfuerzo taxonómico puede resultar reconfortate al resolver confusiones, mejorar la delimitación de los géneros conocidos, y proponer nuevos taxa.

Agradecimientos

Este capítulo se benefició del amable respaldo de Kristian Fauchald (†) y Len Hirsch (†), así como por Leslie Harris y David Ocker fue fundamental para facilitar el estudio de algunos materiales en las colecciones del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, y del Natural History Museum of Los Angeles County y realizar la primera edición de este capítulo. La cuidadosa lectura por María Ana Tovar-Hernández, María Elena García-Garza, Patricia Salazar-Silva, Luis F. Carrera-Parra y dos revisores anónimos mejoró mucho la claridad del texto. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). Esta segunda edición fue mejorada por la cuidadosa lectura de María Elena García-Garza y Pablo Hernández-Alcántara. La nueva edición de este capítulo se impulsó por el proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Blake JA & Petersen ME. 2000. Family Fauveliopsidae Hartman, 1971. *In*: JA Blake, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida 4, Polychaeta: Flabelligeridae to Sternaspidae. Sta Barbara Mus Nat Hist, pp 31-45.

Buzhinskaya GN. 1996. Unique morphological features of certain deep-water pelagic polychaetes. Doklady Biol Sci 347:139-141.

Hartman O. 1969. Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Univ So Calif, Los Angeles, 812 pp.

Hartman O. 1971. Abyssal polychaetous annelids from the Mozambique basin off Southeast Africa, with a compendium of abyssal polychaetous annelids from world-wide areas. J Fish Res Bd Can 28:1407-1428.

Hartman O. 1974. Polychaetous annelids of the Indian Ocean including an account of species collected by members of the International Indian Ocean Expeditions, 1963-64 and a catalogue and bibliography of the species from India. J Mar Biol Ass India 16:191-252.

Katzmann W & Laubier L. 1974. Le genre *Fauveliopsis* (polychète sédentaire) en Méditerranée. Mikro Meeresb 50:529-42.

Orensanz JM. 1974. Poliquetos de la provincia biogeográfica argentina, 10. Acrocirridae. Neotropica 20:113-118.

Petersen ME. 2000. A new genus of Fauveliopsidae (Annelida Polychaeta), with a review of its species and redescription of some described taxa. Bull Mar Sci 67:491-515

Pettibone MH. 1979. Redescription of *Bruunilla natalensis* Hartman (Polychaeta: Polynoidae), originally referred to Fauveliopsidae. Proc Biol Soc Wash 92:384-388.

Purschke G. 1997. Ultrastructure of nuchal organs in polychaetes (Annelida). Acta Zool 78:123-143.

Riser NW. 1987. A new interstitial polychaete (Family Fauveliopsidae) from the shallow subtidal of New Zealand with observations on related species. Bull Biol Soc Wash 7:211-216.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67:11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol UNAM 75:9–97.

Salazar-Vallejo SI & Zhadan AE. 2007. Revision of *Buskiella* McIntosh, 1885 (including *Flota* Hartman, 1967), and description of its trifid organ (Polychaeta, Flotidae). Invert Zool 4:65-82.

Salazar-Vallejo SI, Zhadan AE & Rizzo AE. 2019. Revision of Fauveliopsidae Hartman, 1971 (Annelida, Sedentaria). Zootaxa 4637:1–67.

Zhadan AE & SI Salazar-Vallejo. 2019. Fauveliopsidae Hartman, 1971; pp 317–328 *In:* Purschke G, Böggemann M y Westheide W (Eds), Handbook of Zoology: Annelida, 1. DeGruyter, Berlin, 480 pp.

20. Flabelligeridae de Saint-Joseph, 1894

Sergio I. Salazar-Vallejo

El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com

Introducción

El nombre de la familia se basa en *Flabelligera* Sars, 1829; este nombre se construyó al combinar las palabras del latín para abanico (*flabell-*) con la que denota portar o llevar (*ger-*). El abanico se forma por la hilera casi continua de setas del primer setígero, pero esta larga serie se limita a unos pocos géneros afines ya que la mayoría tiene las setas en haces. Además, el extremo anterior que incluye al prostomio, al peristomio y a uno o dos segmentos anteriores, es retráctil y ha sido poco estudiado, lo que explica la gran confusión que ha privado en la taxonomía de la familia.

Los flabeligéridos tienen varios aspectos sobresalientes en comparación con el resto de las familias de poliquetos. Por ejemplo, tienen las setas más largas en relación con el tamaño corporal, especialmente en algunas formas abisales del género *Ilyphagus* Chamberlin, 1919. Las especies de los géneros *Piromis* Kinberg, 1867, *Pycnoderma* Grube, 1877 y *Trophoniella* Caullery, 1944, tienen la cutícula más gruesa de todos los poliquetos, por lo que se puede denominar túnica. Los nefridios se restringen a un par único formado por dos grandes sacos longitudinales, que se extienden a lo largo de la parte anterior del cuerpo y cuyos nefridioporos se limitan a la región cefálica. Además, las gónadas son permanentes y en varios géneros convergen en uno o dos pares de papilas gonopodiales presentes en los setígeros anteriores.

A pesar de todos estos aspectos, la familia ha sido poco estudiada en términos de biología o fisiología comparadas y, además de la necesidad de más estudios en taxonomía, hacen falta otros esfuerzos en la biología y en la ecología del grupo. De hecho, hasta hace poco se redefinió la setación de la familia, al eliminar los géneros provistos de setas con una serie de anillos de espínulas a lo largo de las mismas, que fueron transferidos a la familia Acrocirridae (Salazar-Vallejo *et al.* 2007, 2008).

La familia contiene unas 130 especies, de las cuales unas 30 han sido registradas en los mares tropicales de América, pero estos números pueden duplicarse una vez que se conozca mejor la variación en el extremo anterior del cuerpo. Los adultos de las especies de la familia pueden medir 10-100 mm de largo, pero las especies pasan desapercibidas para la mayoría de los biólogos debido a sus hábitos crípticos o excavadores.

Se conoce muy poco sobre la ecología de las especies. La presencia de largas setas anteriores, formando una caja cefálica, tiene connotaciones defensivas; sin embargo, se ha observado que algunas especies son capaces de producir filamentos de moco entre las setas de la caja y luego de un tiempo, dichos filamentos son ingeridos, con lo que serían suspensívoros pasivos. La mayoría de las especies son del bentos y unas pocas son holopelágicas (*Poeobius meseres* Heath, 1930) que se alimentan de la nieve marina; las formas del bentos viven en la interfase agua-sedimento, en posición oblicua (*Bradabyssa* Hartman, 1965), o verticales (*Pherusa* Oken, 1807), y otras son capaces de permanecer en el interior del sedimento (*Piromis, Trophoniella*). Algunas especies viven en los intersticios de las rocas en playas mixtas (*Trophoniella*), mientras que otras pueden perforar los sustratos calcáreos consolidados o rocosos de donde apenas asoman su caja cefálica (*Semiodera* Chamberlin, 1919). Los interesados en profundizar otros detalles deberían buscar una síntesis reciente (Salazar-Vallejo 2019).

Sistemática

La familia Flabelligeridae no había sido revisada desde la síntesis de Grube (1877). Algunas contribuciones útiles fueron hechas por varios autores: Chamberlin (1919) estandarizó la

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

delimitación de los géneros y propuso varios nuevos. Støp-Bowitz (1948), al estudiar los flabeligéridos escandinavos, redefinió varios géneros y especies. Day (1961, 1967, 1973) enfatizó algunos aspectos de la setación y del desarrollo de los apéndices del extremo anterior. Fauchald (1972, 1977) propuso una estandarización del desarrollo de las branquias y de algunas modificaciones corporales, como la presencia de escudos dorsales, para delimitar los géneros y en el Libro Rosa (Fauchald 1977), propuso una clave para todos los géneros conocidos. Sin embargo, en estos estudios ha faltado un esfuerzo por revisar los materiales tipo y por caracterizar de manera estandarizada los apéndices del extremo anterior. En este sentido, merecen destacarse los estudios de Day ya mencionados y un artículo hecho por Spies (1975), en el que ilustró los extremos anteriores de representantes de varios géneros de flabeligéridos.

Como parte de una revisión que duró más de una década, la clave que se presenta para los géneros tiene muchas modificaciones con el esquema propuesto por Fauchald (1977). Sin embargo, para tratar de facilitar la identificación de los géneros y de las especies, se ha minimizado la necesidad de hacer disecciones o de hacer observaciones muy detalladas, que no pueden obviarse, por desgracia.

Morfología

La identificación de los géneros y especies de flabeligéridos depende de la observación cuidadosa de algunos atributos, por lo que será útil comprender las variantes del cuerpo para facilitar esa labor.

Cuerpo. El cuerpo de los flabeligéridos es básicamente cilíndrico con el extremo anterior romo, a veces hinchado (Fig. 1B), y el extremo posterior afilado, sin mayor diferenciación corporal. Sin embargo, varios géneros tienen el cuerpo más o menos fusiforme, mientras que en otros hay diferenciación notoria en un tronco seguido de una marcada atenuación en el extremo posterior, o cauda (Fig. 1H).

La mayoría de los géneros tienen setas muy largas en los primeros setígeros, lo que forma la caja cefálica. Sólo en *Flabelligera* y en *Flabelliderma* Hartman, 1969, las setas alargadas se limitan al primer setígero y están arregladas en una serie más o menos continua. En los otros géneros las setas están limitadas a haces con pocas setas.

En *Semiodera* se presenta un escudo dorsal formado por partículas de sedimento cementadas (Fig. 1H, inserto). El escudo puede ser bien desarrollado, relativamente alto, aunque en algunos casos los márgenes están mal definidos o pueden llegar a faltar por completo. En *Semiodera* y en *Stylarioides* delle Chiaje, 1831, hay una cauda distal, muy delicada, que cumple las mismas funciones que la correspondiente en sabeláridos. Por eso mismo, no se usa este atributo como único para separar grupos afines.

En la mayoría de los géneros de flabeligéridos, los setígeros cambian su longitud gradualmente, aunque hay algunas variaciones. En *Diplocirrus,* los segmentos anteriores son muy largos y a menudo varios de ellos se hinchan (Fig. 1B), mientras que en *Semiodera* (Figs. 1H, 4F), los primeros segmentos están muy reducidos ventralmente. Por otro lado, en *Therochaeta* Chamberlin, 1919, el segundo setígero es mucho más largo que los vecinos y a veces está contraído hacia su margen posterior (Figs. 1I, 3H).

Túnica y papilas. Otro rasgo distintivo de los flabeligéridos es su capacidad para adherir partículas de sedimento a su túnica. Dicha adhesión ocurre directamente sobre las papilas individuales o sobre la túnica misma. A su vez, las partículas pueden ser pequeñas, fijándose directamente a cada papila o pueden estar inmersas en la túnica; del mismo modo, pueden ser de mayor tamaño y adherirse a las papilas individualmente o fijarse a la túnica y sobresalir de la misma (Fig. 1I). Por otra parte, la extensión de las partículas sobre el cuerpo tiene dos patrones básicos: cubre totalmente el cuerpo o se limita a las superficies dorsal y laterales.

Las papilas de los flabeligéridos pueden separarse en cuatro grupos básicos: piliformes, aguzadas, capitadas y globosas, aunque a veces pueden hipertrofiarse basalmente para formar tubérculos. Las piliformes son las más delicadas y a menudo las más largas de todas; son especialmente abundantes en las especies de *Ilyphagus* (Fig. 1D) y en algunas especies de

Bradabyssa (Fig. 2C, D) por lo que el cuerpo adquiere una apariencia pilosa o aterciopelada. Las aguzadas son frecuentes en las especies de *Pherusa* y le dan al cuerpo un aspecto rugoso (Fig. 1E). Las capitadas pueden tener una dilatación distal o subdistal (*Flabelligera*) en cuyo caso han sido llamadas lageniformes, por tener forma de jarrón romano. Las globosas son cortas, redondeadas, raramente alargadas y a menudo se arreglan en hileras transversas más o menos regulares, especialmente en los setígeros anteriores; su presencia se limita a algunas especies perforadoras de *Semiodera*. Las papilas hipertrofiadas se limitan a algunas especies de *Bradabyssa* (Fig. 1A).

Una parte de las papilas de los flabeligéridos cumple funciones sensoriales. Las papilas están expuestas a través de la túnica y forman hileras longitudinales (*Piromis, Trophoniella*), o son muy alargadas en las inmediaciones de las setas, como ocurre en la mayoría de los géneros. La mayoría de las papilas no se expone a través de la túnica por lo que su función es enigmática; aunque por su semejanza con algunos filamentos de soporte en la túnica de algunos ascidiáceos, se considera que cumplen una función esquelética.

Extremo anterior y branquias. La estructura del extremo anterior de los flabeligéridos es bastante consistente, con la excepción de *Buskiella* McIntosh, 1885, que aparentemente carece de palpos y de branquias (Salazar-Vallejo & Zhadan 2007). En general, la cabeza (prostomio, peristomio y placa branquial) es eversible como un dedo de guante; es decir, la cabeza se desliza a lo largo de un tubo de longitud variable, que cuando se extiende por completo presenta dos anillos. Este tubo o sifón está muy poco desarrollado en *Flabelligera* y puede ser muy largo en otros géneros, ya que puede ser de por lo menos la mitad de la longitud de las setas mayores de la caja cefálica.

El prostomio es un lóbulo redondeado, pequeño, que porta cuatro ojos oscuros que raramente faltan. Hacia atrás del prostomio se localiza la carúncula, que consiste de un lóbulo carnoso central, alargado, más o menos ensanchado basalmente y afinado distalmente, con un par de rebordes ciliados que se localizan a cierta distancia en la parte basal y que convergen distalmente, de modo que corren paralelos al lóbulo central. A menudo a los lados de la carúncula se hallan los lóbulos nefridiales. El peristomio rodea la boca y porta los palpos; las bases de los palpos, o palpóforos, tienen una depresión ciliada, oblicua, que son los órganos nucales. La boca consiste de un labio dorsal o superior, dos labios laterales mucho más desarrollados y el labio ventral es muy reducido.

Una característica que varía mucho y es un atributo de relevancia es el patrón branquial. Las branquias se forman en los primeros dos segmentos corporales, pero han migrado hacia delante; la evidencia directa es que en los géneros con pocos filamentos, como *Pherusa* o *Diplocirrus,* se distinguen un grupo distal y otro proximal, cada uno asociado con un segmento y separados por los lóbulos nefridiales; la evidencia es indirecta por la irrigación, según demostró Spies (1973). La caracterización de las branquias puede hacerse usando el número de los filamentos.

Pocos filamentos. Los géneros provistos con pocas branquias tienen un patrón de dos hileras básicas, a veces separdas por la carúncula en dos grupos laterales. Así, en *Pherusa* o en *Diplocirrus,* hay un bloque de cuatro filamentos distales y los cuatro proximales están separados en dos branquias por lado. En *Poeobius* o en *Ilyphagus* hay dos hileras con filamentos alternantes, aunque en el primero debe estudiarse esta organización (Salazar-Vallejo 2008).

Muchos filamentos. Otros géneros tienen muchos filamentos branquiales; pueden ser sésiles, arreglados en una hilera concéntrica por lado (*Therochaeta*), o dispuestos en una serie de hileras concéntricas (*Bradabyssa,* Fig. 2B), o la placa branquial puede proyectarse como una lengua aplanada, con los filamentos arreglados en dos grupos (*Piromis, Pycnoderma, Trophoniella*). Una variación está en *Stylarioides* ya que presenta dos branquias pedunculadas y cada una lleva muchos filamentos en espiral, como en los serpúlidos, pero el género no se ha documentado en nuestros mares.

Setas. Las notosetas en los flabeligéridos son multiarticuladas, por lo menos distalmente, con los márgenes lisos y varían sólo en la longitud relativa de los artículos. Las neurosetas son mucho más variables ya que las presentes en los

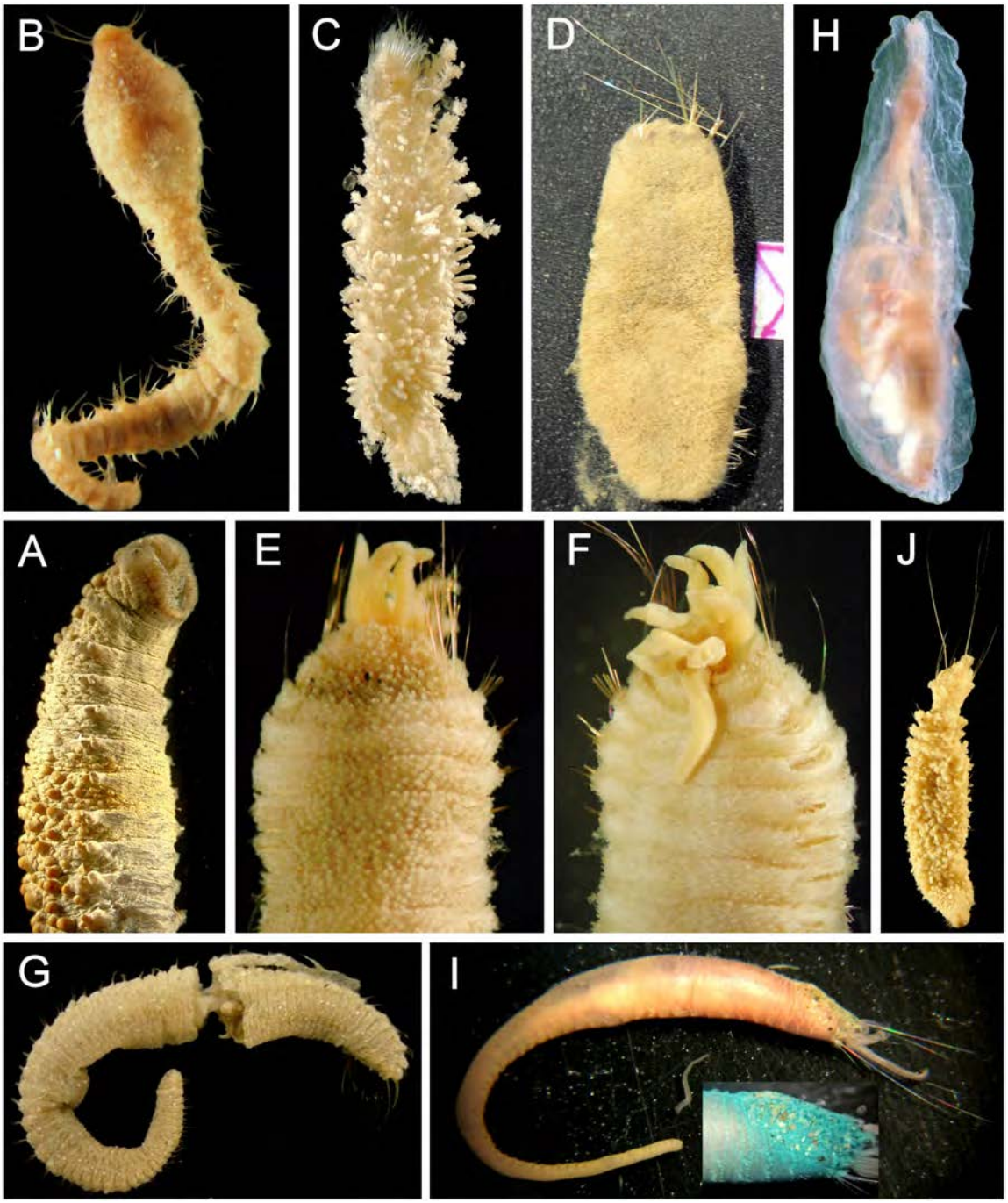


Figura 1. A) *Bradabyssa verrucosa*, VL; B) *Diplocirrus* sp, VD; C) *Flabelliderma papillosa*, VD; D) *Ilyphagus bythincola*, VD; E) *Pherusa papillata*, extremo anterior, VD; F) Misma, extremo anterior, VV; G) *Piromis arenosus*, VL; H) *Poeobius* sp, VD; I) *Semiodera dubia*, VL, inserto extremo anterior; J) *Therochaeta collarifera*, VL.

primeros setígeros son similares a las notosetas, pero la mayoría de los géneros tienen varias modificaciones. La única excepción es *Diplocirrus* ya que las neurosetas son todas multiarticuladas, aunque ligeramente más gruesas que las notosetas (Fig. 4H).

Las neurosetas se pueden clasificar de acuerdo con su articulación. Así, serían multiarticuladas si en la mayor parte de su longitud tiene artículos notorios y numerosos (>10), con una variante en la que se distinguen pocos artículos (<5) y que podrían denominarse oligoarticuladas. También pueden ser seudocompuestas cuando sólo se aprecia una muesca oblicua que asemeja la articulación de las setas compuestas de otras familias, como neréididos o hesiónidos, pero carecen de la membrana articular y de la bisagra. Es muy frecuente, empero, que las articulaciones estén reducidas o marcadamente reducidas en su longitud y atrofiadas en su articulación o anquilosadas. En estos casos, los artículos anquilosados son muy cortos, pero pueden distinguirse a través de la seta, o por lo menos en sus partes basal y media. En algunos casos la articulación se ha reducido tanto que apenas se percibe en la porción no emergida de la seta, mientras que la parte expuesta se aprecia homogénea o sólida.

Otra forma de distinguir las neurosetas es por su punta. Así, pueden ser falcadas si están marcadamente curvas (Fig. 4G, J), pueden ser aristadas si llevan una proyección muy fina y aguzada (Fig. 4I), o pueden incluso ser bidentadas, con un diente primario y otro accesorio (Fig. 4F). Aunque ya se mencionó que la superficie de las setas es lisa, en algunas neurosetas las fibrillas que la forman pueden romperse subdistalmente con lo que la seta parece hirsuta.

La cobertura geográfica para la clave comprende las áreas biogeográficas del Gran Caribe y del Pacífico Oriental Tropical de acuerdo con las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004) y contribuciones más recientes. Empero, se han anexado también las especies presentes en la costa occidental de Baja California porque han sido halladas en la frontera con México (Hartman 1969). Los géneros marcados con un asterisco no han sido documentados para la región. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Las claves para las especies en los géneros con más de una especie están en orden alfabético al final de la clave para géneros, mientras que si el género tiene una única especie, aparecerá en la sección de los géneros. Si hay otros nombres registrados en la región y se consideran como sinónimo menor, van en paréntesis antecedidos de la abreviatura "incl." para indicar que se consideran dentro del nombre reconocido. Las fotografías corresponden al material tipo o son topotipos. En los pies de figura, se abrevian las vistas como sigue**: VD** indica vista dorsal, **VF** vista frontal, y **VL** vista lateral.

Clave para todos los géneros
(*: No registrado en América tropical)

1 Extremo anterior con setas; branquias variables **2**
– Extremo anterior sin setas ni parápodos; branquias en una serie sencilla (Fig. 1G) (pelágicos) ..... *Poeobius* Heath, 1930 …… *P. meseres* Heath, 1930 (B, P)

2(1) Caja cefálica expuesta, bien desarrollada (Figs 1D, E–J, I, 2A, D); setígero 1 con setas gruesas, rígidas, por lo menos dos veces mayores que la anchura corporal **3**
– Caja cefálica cubierta por la túnica o pobremente desarrollada; setígero 1 con setas, raramente más largas que la anchura corporal; de serlo, son delgadas, flexibles **16**

3(2) Túnica gruesa, cubre mayoría de papilas, por lo menos en región anterior (Figs 1I, 4A, D), más notorio en la posterior **4**
– Túnica delgada, la mayoría de las papilas visibles individualmente (Fig. 1E) **8**

4(3) Setígero 2 marcadamente más largo que los siguientes, a veces con una constricción hacia el margen posterior (Fig. 1J) **5**
– Setígero 2 de longitud similar a los setígeros vecinos **7**

5(4) Túnica sin sedimento; todos los setígeros con espinas largas multiarticuladas; extremo anterior con un par de órganos trífidos (pelágicos) ..... *Buskiella* McIntosh, 1885*
– Túnica con sedimento, a veces con tubérculos notorios; setígeros medianos y posteriores con neurosetas cortas; extremo anterior con palpos y branquias, sin órganos trífidos **6**

6(5) Setígeros anteriores (3–7) con neurosetas seudocompuestas .....
..... *Therochaeta* Chamberlin, 1919 (*partim*)
– Setígeros anteriores (3–7) sin neurosetas seudocompuestas, con ganchos anquilosados o setas multiarticuladas ….. *Paratherochaeta* Salazar-Vallejo, 2013 ….. Papilas corporales con partículas grandes, forman tubérculos (Fig. 3I); segmentos medianos con neurosetas falcadas, sigmoides ..... *P. scutigera* (Ehlers, 1887) (G, C)

7(4) Segmentos medios y posteriores con neurosetas multi-articuladas, a menudo bidentadas (Fig. 4G); túnica cubierta de sedimento ..... *Piromis* Kinberg, 1867
– Segmentos medios con neurosetas multiarticuladas; segmentos posteriores con neurosetas oligoarticuladas (Fig. 4E); túnica sin partículas de sedimento ..... *Pycnoderma* Grube, 1877
– Segmentos medios con neurosetas articuladas o anquilosadas; segmentos posteriores con neurosetas anquilosadas (Fig. 4F), a veces bífidas, bidentadas o subdistalmente expandidas; túnica con variable cobertura de sedimento ..... *Trophoniella* Hartman, 1959

8(3) Setígeros anteriores con granos de sedimento cubriendo completa o parcialmente los segmentos (Fig. 3H); papilas corporales alargadas con o sin sedimento .....
..... *Therochaeta* Chamberlin, 1919 (*partim*)
– Setígeros anteriores con granos de sedimento formando un escudo dorsal (Fig. 3F); papilas corporales diminutas, sin sedimento adherido **9**
– Setígeros anteriores sin escudo dorsal; papilas corporales mayores, con granos de sedimento fijos a las papilas (a veces forman tubérculos), si menores, muy abundantes **10**

9(8) Setígeros anteriores con neuroganchos seudo-compuestos; región posterior cilíndrica con 2-4 neurosetas en hilera transversa ..... *Semiodera* Chamberlin, 1919
– Setígeros anteriores con neurespinas articuladas; región posterior deprimida con 5-8 neurosetas en hilera longitudinal ..... *Daylithos* Salazar-Vallejo, 2012*

10(8) Setígeros medianos con neurespinas multi-articuladas largas (Fig. 4G) **11**
– Setígeros medianos con neurespinas anquilosadas, falcadas, a veces muy cortas **12**

11(10) Caja cefálica con más de 4 setas largas por fascículo; branquias todas cirriformes, de grosor similar ..... *Saphobranchia* Chamberlin, 1919
– Caja cefálica con hasta 3 setas cortas por fascículo; branquias dimórficas: posteriores lameladas, gruesas; anteriores cirriformes, delgadas ..... *Diplocirrus* Haase, 1915

12(10) Neurosetas medianas y posteriores largas, mucho mayores que las papilas **13**
- Neurosetas medianas y posteriores diminutas, del mismo tamaño o menores que las papilas; papilas abundantes, brindan una apariencia aterciopelada o granulosa al cuerpo; filamentos branquiales abundantes, sobre dos pedúnculos laterales .....
..... *Stylarioides* delle Chiaje, 1831*

13(12) Papilas corporales delgadas, abundantes, brindan una apariencia pilosa al cuerpo (Fig. 1D); 8-16 filamentos branquiales, sésiles en la placa branquial ….. *Ilyphagus* Chamberlin, 1919 ….. Cuerpo corto o digitado; margen anterior proyectado (Fig. 2H, I); neurosetas ligeramente hirsutas o lisas; unos 40 filamentos branquiales ..... *I. bythincola* Chamberlin, 1919[1] Pacífico Oriental Tropical

- Papilas corporales gruesas, brindan una apariencia tuberculada al cuerpo, por lo menos en la región anterior **14**

14(13) Con 8 filamentos branquiales sésiles en la placa branquial **15**

– Con dos pedúnculos branquiales, cada uno con filamentos abundantes en hileras transversas ..... *Treadwellius* Salazar-Vallejo, 2011*

15(14) Neurosetas medianas falcadas, romas o aguzadas, más cortas que el ancho corporal ..... *Pherusa* Oken, 1807

– Neurosetas medianas foliosas, aguzadas, más largas que el ancho corporal ..... *Lamispina* Salazar-Vallejo, 2014

16(2) Setígero 1 con setas en una hilera larga, casi continua (Fig. 2F, G); neurosetas oligo-articuladas, marcadamente falcadas **17**

– Setígero 1 con setas en haces cortos, separados; neurosetas medianas anquilosadas **22**

17(16) Papilas dorsales cubiertas completamente por una túnica más o menos continua **18**

– Papilas dorsales visibles, individualmente o forman grandes tubérculos con sedimento, no cubiertos por la túnica **21**

18(17) Notosetas tan largas como el ancho corporal o menores, articuladas por lo menos en la mitad de su extension; notópodos sucesivos ordenados en el mismo nivel; setas de la caja cefálica cubiertas por una tunica delgada o por hileras de papilas, sin túnica gruesa **19**

– Notosetas dos veces más largas que el ancho corporal (incluyendo la túnica), la mayoría anquilosadas, artejos restringidos a la punta; notópodos sucesivos arreglados en tríadas, en distinto nivel; setas de la caja cefálica cubiertas por una tunica gruesa ..... *Flabegraviera* Salazar-Vallejo, 2012*

19(18) Ganchos neuropodiales con cresta gruesa, falcada, entera **20**

– Ganchos neuropodiales con cresta delgada, afilada con mucro curvo, aparentemente articulado; cuerpo con túnica frágil ..... *Annenkova* Salazar-Vallejo, 2012*

20(19) Notópodos medianos dorsolaterales o laterales; extreme anterior truncado ..... *Flabelligera* Sars, 1829[2] ….. Túnica transparente, lisa; neurofalcígeros con cresta chica (4–5 veces más larga que ancha); manubrio con 4 o más articulaciones similares ..... *F. salazarae* Salazar-Vallejo 2012 (P)

– Notópodos medianos ventrolaterales; extremo anterior aguzado ..... *Flabehlersia* Salazar-Vallejo, 2012*

21(17) Lóbulos notopodiales perpendiculares, grandes, cubren las notosetas: neurópodos medianos laterales ..... *Flabelliderma* Hartman, 1969

– Lóbulos notopodiales longitudinales, cortos, con forma de abanico, no cubren las notosetas; neurópodos medianos ventrales ..... *Flabesymbios* Salazar-Vallejo, 2012

22(16) Neurosetas espinas aristadas (Fig. 4H); branquias numerosas ..... *Bradabyssa* Hartman, 1967

– Neurosetas espinas romas, falcadas (Fig. 4F); sólo 8 branquias cirriformes ..... *Brada* Stimpson, 1854*

1) *I. ascendens* Chamberlin, 1919 es sinónimo menor (Salazar-Vallejo 2012a).
2) Ver Salazar-Vallejo (2012d) para una clave a especies.

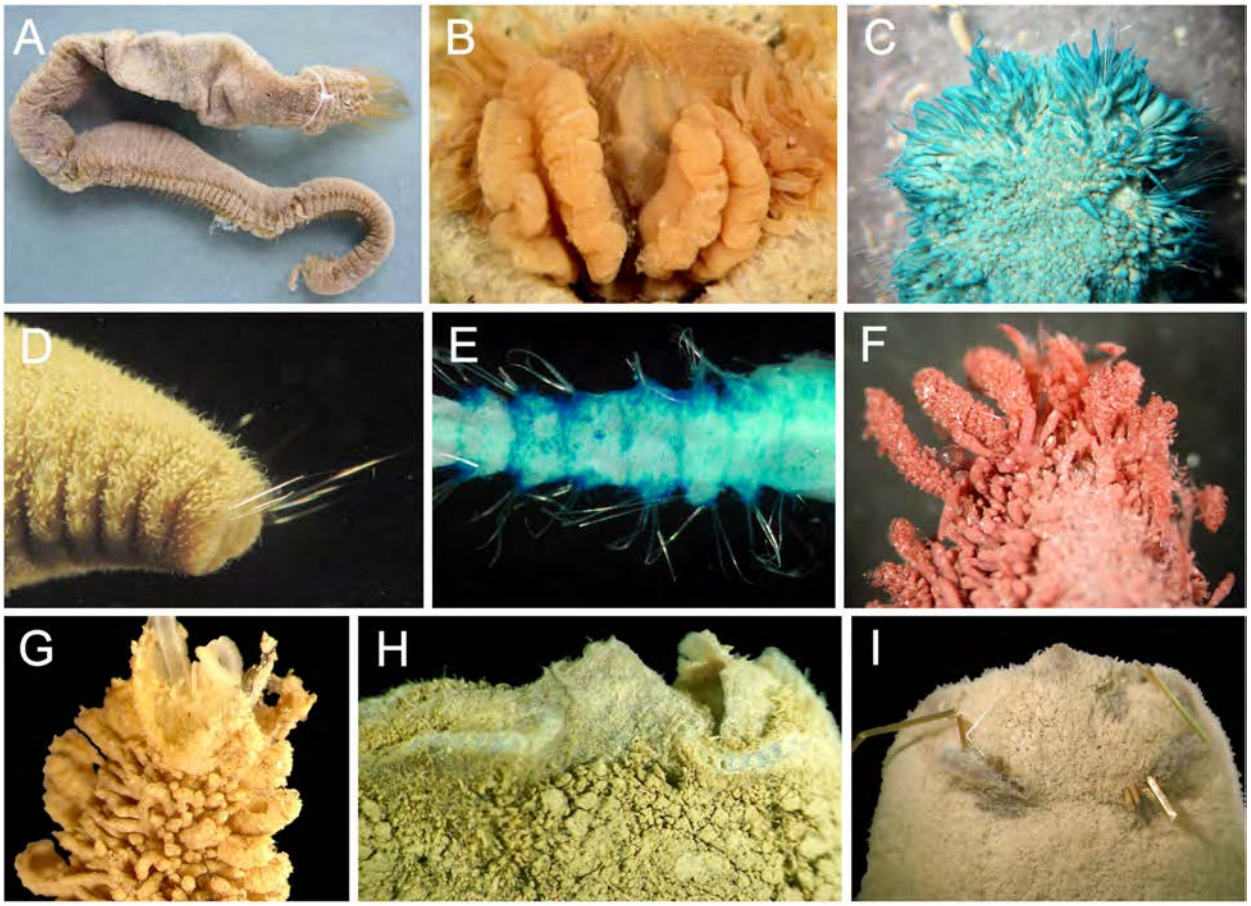


Figura 2. A) *Trophoniella grandis*; B) *Bradabyssa* sp, extremo anterior, VF; C) *B. ilyvestis,* extremo anterior, VD, con verde de metilo; D) *B. pilosa,* extremo anterior, VL; E) *Diplocirrus micans,* segmentos medianos, con verde de metilo; F) *Flabelliderma lighti,* extremo anterior, VD; G) *F. papillosa,* extremo anterior, VD; H) *Ilyphagus bythincola,* extremo anterior, VD; I) *I. bythincola (*holotipo de *I. ascendens),* extremo anterior, VD.

Claves para especies

Bradabyssa **Hartman, 1967**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2017)

1 Papilas corporales tenuemente cubiertas por sedimento, no forman tubérculos, o de tenerlos son blandos **2**
– Papilas corporales cubiertas por sedimento forman tubérculos variables, rígidos, de dos tamaños diferentes **3**
– Papilas corporales cubiertas por corteza de sedimento; setas de la caja cefálica 1.5–2.0 veces más largas que el cuerpo ..... *B. mexicana* Salazar-Vallejo, 2017 (P)

2(1) Papilas dorsales cónicas, 2-3 veces más largas que anchas, con granos de arena media a fina ..... *B. pluribranchiata* (Moore, 1923) (B, P)
– Papilas dorsales filiformes, 10 veces más largas que anchas, con partículas de fango (Fig. 2C) ..... *B. ilyvestis* (Hartman, 1960) (B, P)
– Papilas dorsales cónicas, 2–3 veces más largas que anchas, sin sedimento o sedimento limitado a las bases de las papilas (Fig. 2D) ..... *B. pilosa* (Moore, 1906) (B, P)

3(1) Tubérculos mayores con sedimento pigmentado; dorso con 3–4 hileras transversas de papilas por segmento (Fig. 1A) .....*B. verrucosa* (Chamberlin, 1919) (P)
– Tubérculos mayores sin sedimento pigmentado; dorso con 5–6 hileras transversas de papilas por segmento ..... *B. irenaia* (Chamberlin, 1919) (P)

Diplocirrus **Haase, 1915**
(Modificada de Salazar-Vallejo y Buzhinskaja 2011)

1 Papilas corporales sin arena, digitadas, más largas que anchas, a veces hinchadas basalmente; segmentos medianos con 4–5 neurosetas ..... *D. capensis* Day, 1961 (G, C Q)
– Papilas corporales sin arena, hemisféricas o digitadas, tan largas como anchas; segmentos medianos con 5–6 neurosetas ..... *D. kudenovi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaja, 2011) (P)

Flabelliderma **Hartman, 1969**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2007)

1 Segmentos medios con 20–22 papilas por hilera transversa, menores que los lóbulos notopodiales; lóbulos notopodiales con poco sedimento (Fig. 2F) .....
..... *F. lighti* Salazar-Vallejo, 2007 (B, P)
– Segmentos medios con 12–14 papilas por hilera transversa, la mayoría del mismo tamaño que los lóbulos notopodiales; lóbulos notopodiales con mucho sedimento (Fig. 2G) .....
..... *F. papillosa* (Essenberg, 1922) (incl. *F. essenbergae* (Hartman, 1961)) (B, P)

Lamispina **Salazar-Vallejo, 2014**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2014)

1 Papilas corporales sin arena, ni grandes partículas sedimentarias **2**
– Papilas corporales con arena o grandes partículas sedimentarias sobre el dorso; lamispinas desde el setígero 3, bidentadas, diente accesorio largo, afilado .....
..... *L. keeli* Salazar-Vallejo, 2014 (G, C)

2(1) Papilas corporales rígidas, cónicas o aguzadas; caja cefálica 6 veces más larga que el ancho corporal; segmentos medianos con 8 notosetas por lado .....
..... *L. carrerai* Salazar-Vallejo, 2014 (P)
– Papilas corporales delicadas, filiformes **3**

3(2) Caja cefálica 2 veces más larga que el ancho corporal; segmentos medianos con 10 notosetas por lado ..... *L. milligani* Salazar-Vallejo, 2014 (G, C)
– Caja cefálica ligeramente mayor que el ancho corporal; segmentos medianos con 14 notosetas por lado ..... *L. polycerata* Salazar-Vallejo, 2020 (P)

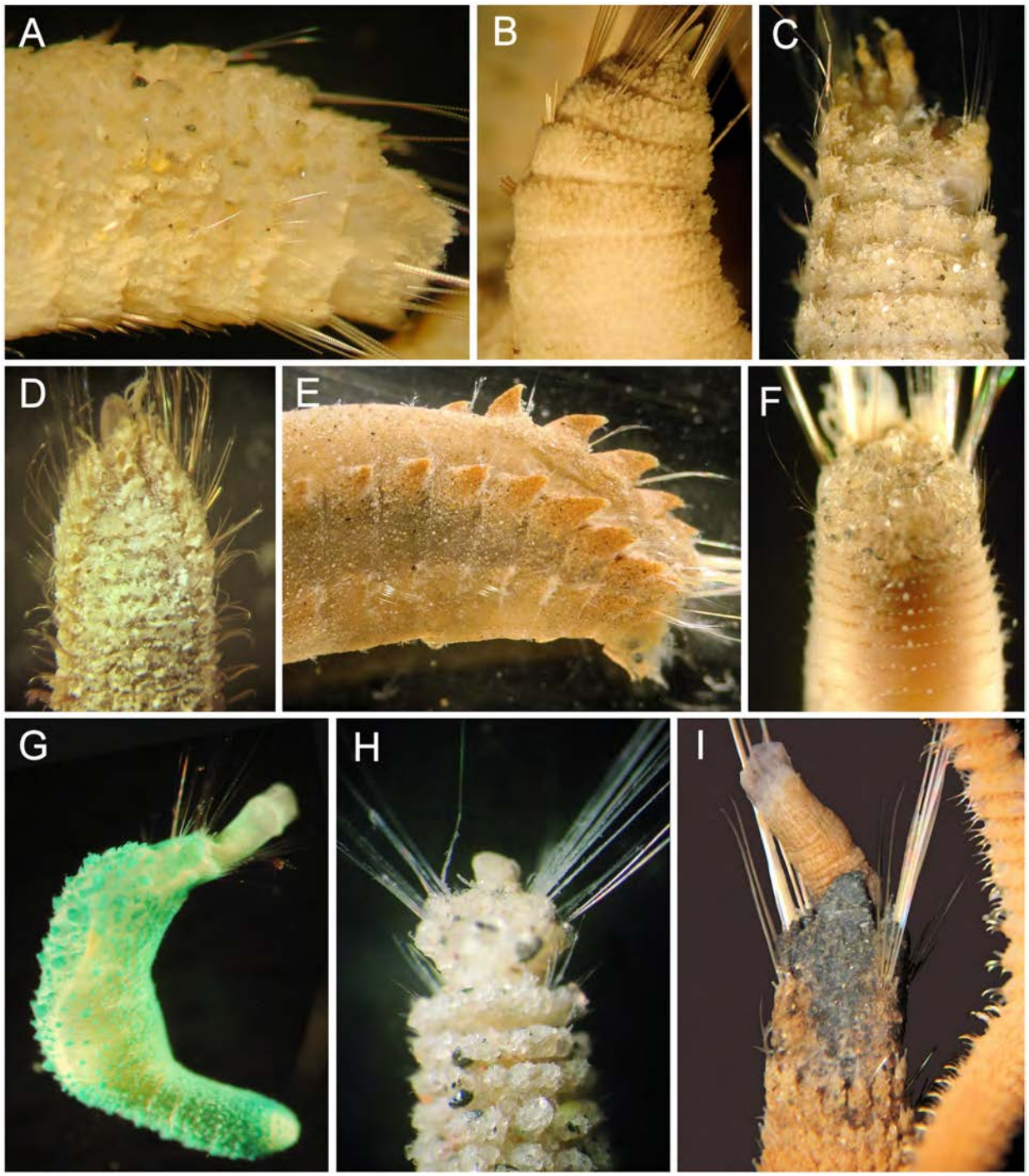


Figura 3. A) *Pherusa neopapillata,* extremo anterior, VL, VD; B) *P. papillata,* extremo anterior, VD; C) *Piromis capulata,* extremo anterior, VD; D) *P. robertsi,* extremo anterior, VD; E) *Pycnoderma gracilis,* extremo anterior, VL; F) *Semiodera inflata,* extremo anterior, VD; G) *Therochaeta caudata,* VL, con verde de metilo; H) *T. collarifera,* extremo anterior, VD; I) *Paratherochaeta scutigera,* extremo anterior, VD y cauda.

Pherusa **Oken, 1807**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2014)

1 Papilas dorsales de segmentos anteriores con partículas de limo; segmentos medianos con 6–8 hileras transversas de papilas ..... *P. plumosa* (Müller, 1776) (G, C; P Q en todas)
– Papilas dorsales de segmentos anteriores con granos de arena **2**
– Papilas dorsales de segmentos anteriores sin sedimento; segmentos medianos con más de 10 hileras transversas por segmento (Fig. 3B) .....*P. papillata* (Johnson, 1901) (B, P)

2(1) Granos de arena a lo largo del dorso; segmentos medianos con 3–4 hileras transversas de papilas ..... *P. andersonorum* Salazar-Vallejo, 2014 (B, P)
– Granos de arena limitados al dorso de pocos segmentos anteriores (Fig. 3A); segmentos medianos con 6–10 hileras transversas de papilas ..... *P. neopapillata* Hartman, 1961 (B, P)

Piromis **Kinberg, 1867**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2011)

1 Túnica con abundantes granos de arena, papilas individuales invisibles **2**
– Túnica con pocos granos de arena, papilas visibles; segmentos medianos con notosetas tan gruesas como las neurosetas; neurosetas con artículo distal falcado .....
..... *P. brisegnoi* Salazar-Vallejo, 2011 (P)

2(1) Setígeros anteriores con lóbulos notopodiales, a veces erosionados o reducidos **3**
– Setígeros anteriores sin lóbulos notopodiales **5**

3(2) Setígeros anteriores con tubérculos dorsales ..... *P. websteri* Day, 1973 (G, C)
– Setígeros anteriores sin tubérculos dorsales **4**

4(3) Falcígeros neuropodiales desde el setígero 4–5, mucho menores que los de setígeros previos; setígeros medianos y posteriores con neurofalcígeros con artículos largos, distal mayor, entero ..... *P. eruca* (Claparède, 1869) (G, C Q)
– Falcígeros neuropodiales desde el setígero 6, similares a los de setígeros previos; neurofalcígeros con artículo distal ensanchado medialmente, bidentado .....
..... *P. arenosus* Kinberg, 1867 (P Q)

5(2) Setígeros anteriores con granos finos de sedimento (Fig. 3C); a menudo con tubérculos dorsales ..... *P. capulata* (Moore, 1909) (B, P)
– Setígeros anteriores con granos grandes de sedimento (Fig. 3D); sin tubérculos dorsales **6**

6(5) Primer setígero con un par de tubérculos ventrolaterales .....
..... *P. robertsi* (Hartman, 1951) (G, Caribe; P Q)
– Primer setígero sin tubérculos ventrolaterales **7**

7(6) Setígeros medianos con neurofalcígeros con artículos dos veces más largos que anchos .....
..... *P. fauchaldi* Salazar-Vallejo, 2011 (P)
– Setígeros medianos con neurofalcígeros con artículos ligeramente más largos que anchos .....
..... *P. vossae* Salazar-Vallejo, 2011 (G, C)

Pycnoderma **Grube, 1877**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2011)

1 Túnica con pocos granos de sedimento o sin ellos; neurofalcígeros enteros **2**
– Túnica cubierta con granos pequeños de sedimento; neurofalcígeros bidentados; setígeros anteriores con lóbulos dorsales grandes (Fig. 3E) ..... *P. gracilis* (Hartman, 1961) (P)

2(1) Caja cefálica con setas tan largas como los primeros 11–14 setígeros; papilas notopodiales 2–8 veces más largas que anchas ..... *P. escobarae* Salazar-Vallejo, 2011 (G, C)
– Caja cefálica con setas tan largas como los primeros 7–8 setígeros; papilas notopodiales 2–4 veces más largas que anchas ..... *P. glabra* (Treadwell, 1902) (G, C)

Saphobranchia **Chamberlin, 1919**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2020)

1 Túnica corporal sin arena, o con pocos granos de arena y partículas finas; segmentos medios con notosetas más largas que el ancho corporal; neurosetas con artículos marcadamente más largos que anchos **2**
– Túnica croporal con arena **4**

2(1) Neurosetas con puntas falcadas **3**
– Neurosetas con puntas rectas, no falcadas ..... *S. omorpha* Salazar-Vallejo, 2020 (P)

3(2) Setigeros medios con neurosetas con porción basal anquilosada 1/2–1/3 del total; regiones media y distal con artículos 4–5 veces más largos que anchos, con poca reducción distal ..... *S. ilys* Salazar-Vallejo, 2020 (P)
– Segmentos medios con neurosetas con porción basal anquilosada 1/5–1/6 del total; regiones media y distal con artículos dos veces más largos que anchos, progresivamente menores ..... *S. micans* (Fauchald, 1972) (P)

4(1) Neurosetas con puntas falcadas; setígeros medios con notosetas ligeramente mayores que la anchura corporal; neuropodios medios con 8 neurosetas por fascículo; pared corporal y setas color canela ..... *S. canela* Salazar-Vallejo, 2020 (P)
– Neurosetas con puntas rectas, no falcadas; setígeros medios con notosetas casi dos veces más largas que la anchura corporal; neuropodios medios con 5 neurosetas por fascículo; pared corporal y setas amarillentas ..... *S. octobranchia* (Hartman, 1965) (G, C)

Semiodera **Chamberlin, 1919**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2012b)

1 Extremo anterior con escudo dorsal limitado al dorso, a veces extendido lateralmente, a menudo proyectado posteriormente **2**
– Extremo anterior con escudo dorsal extendido lateral y ventralmente, raramente reducido dorsalmente, o sin escudo **5**

2(1) Setígero 6 con 2–3 hileras de papilas dorsales largas **3**
– Setígero 6 con una hilera transversa de papilas largas (Fug, 3F); lóbulos notosetales y neurosetales con papilas pequeñas ..... *S. inflata* (Treadwell, 1914) (B, P)

3(2) Integumento escamoso con áreas irregulares, opaco, grisáceo o pálido .... *S. caribea* (Grube & Ørsted *in* Grube, 1856) (G, C)
– Integumento liso, pálido, a menudo transparente **4**

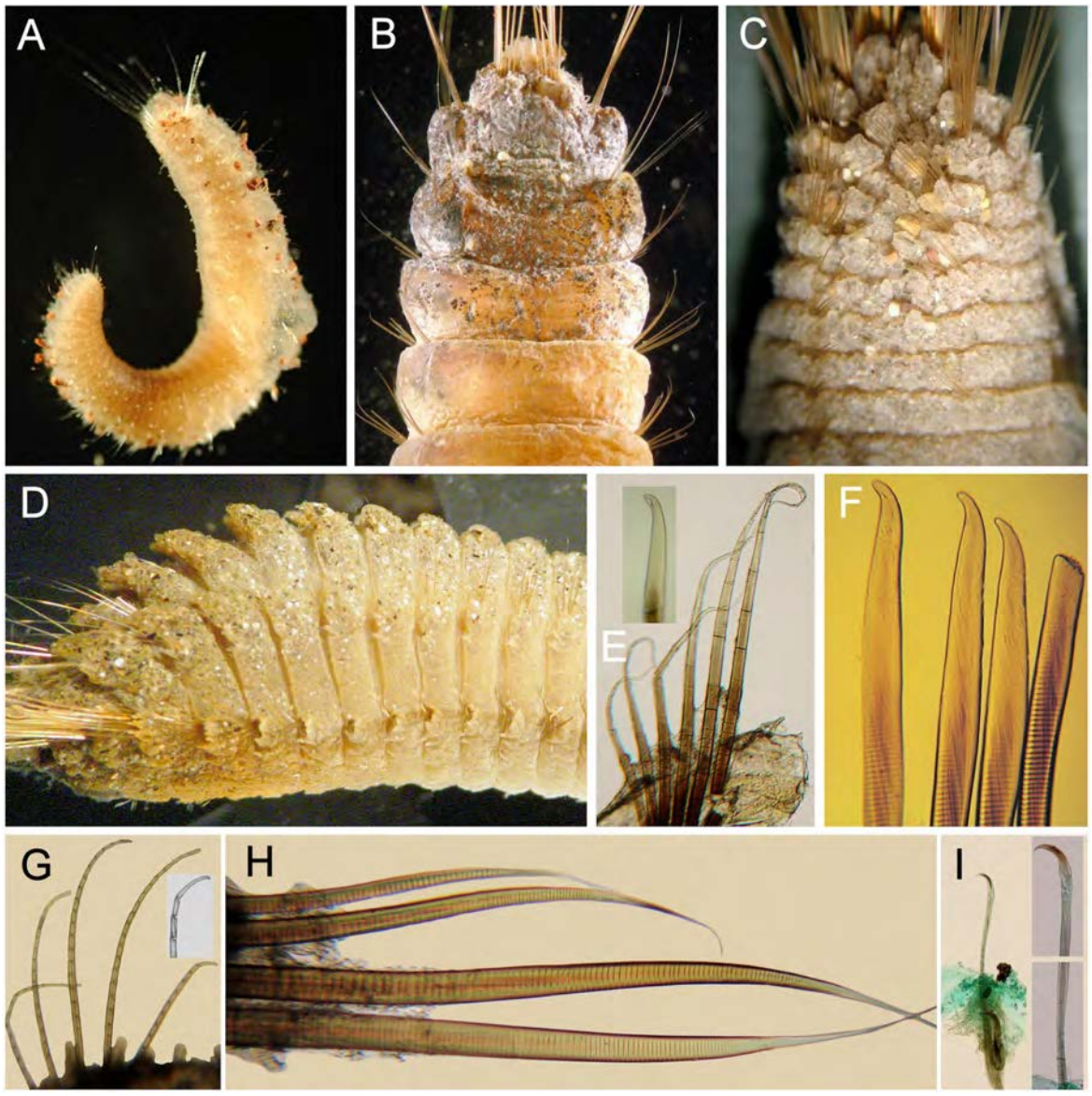


Figura 4. A) *Trophoniella americana,* juvenil, VL, B) *T. borealis,* extremo anterior, VD; C) *T. grandis,* extremo anterior, VD; D) *T. hospita,* extremo anterior, VL, Neurosetas: E) Multiarticuladas enteras (inserto: bidentadas), F) Anquilosadas, G) Multiarticuladas, H) Anquilosadas aristadas, I) Multiarticuladas falcadas con cresta.

4(3) Setígeros medianos con neuroganchos hinchados subdistalmente; escudo dorsal no extendido lateralmente (Fig. 1I, inserto) .....*S. dubia* (Treadwell, 1929) (G, C)
– Setígeros medianos con neuroganchos afilados; escudo dorsal extendido lateralmente .... *S. tovarae* Salazar-Vallejo, 2012 (P)

5(1) Setígeros medianos con 2–4 neuroganchos por fascículo **6**
– Setígeros medianos con un neurogancho por fascículo **7**

6(5) Escudo dorsal restringido al dorso; segmentos con 3 hileras transversas de papilas .... *S. glynni* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
– Escudo dorsal extendido lateral y ventralmente; segmentos con una hilera transversa de papilas ..... *S. villalobosi* Salazar-Vallejo, 2012 (G, C)

7(5) Escudo dorsal robusto, extendido lateral y ventralmente, alcanza la línea medioventral .. .. *S. salazarae* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
– Escudo dorsal delicado, a veces falta, extendido lateral y ventralmente sin alcanzar la línea medioventral .....*S. treadwelli* Salazar-Vallejo, 2012 (G, C)

Therochaeta **Chamberlin, 1919**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2013)

1 Extremo anterior con escudo, papilas corporales con tubérculos con sedimento en setígeros anteriores (Figs. 1I, 3H)..... **2**
– Extremo anterior sin escudo, papilas corporales cubiertas por sedimento fino **3**

2(1) Setígeros 3–4 con tubérculos grandes, fusionados lateralmente formando collares completos; setígeros subsiguientes con tubérculos, pero no fusionados lateralmente .... *T. collarifera* (Ehlers, 1887) (G, C)
– Setígeros 3–4 con tubérculos pequeños, apenas fusionados lateralmente, no forman collares completos .....*T. pacifica* Fauchald, 1972 (P)

3(2) Cuerpo con pocas papilas por segmento, dorsales mayores (Fig. 3G) .... *T. caudata* (Rioja, 1963) (P)
– Cuerpo con abundantes papilas, todas de casi el mismo tamaño ....*T. fauchaldi* Salazar-Vallejo, 2013 (G, C)

Trophoniella **Hartman, 1959**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2012c)

1 Neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 4–7 ..... **2**
– Neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 14 o posteriores **7**

2(1) Partículas adheridas en las superficies dorsal y ventral **3**
– Partículas adheridas concentradas dorsalmente, a veces extendidas lateralmente (Fig. 4A) 6

3(2) Partículas pequeñas, muy abundantes (Fig. 4C); setígeros anteriores con tubérculos dorsales; primeros falcígeros anquilosados desde el setigero 7 ....*T. grandis* (Blanchard *in* Gay, 1849) (P)
– Partículas grandes, ralas; setígeros anteriores sin tubérculos dorsales; falcígeros anquilosados desde el setígero 5 ..... **4**

4(3) Túnica con pocas partículas en los setígeros anteriores; caja cefálica con setas dos veces más largas que anchura corporal; notópodos con 6–8 setas por fascículo ....*T. reishi* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
– Túnica sin partículas de sedimento **5**

5(4) Túnica lisa, transparente (por lo menos en setígeros anteriores); notópodos con unas 10 setas por fascículo ..... *T. minuta* (Blanchard *in* Gay, 1849) (P)
– Túnica papilada, grisácea a rojiza; 5–8 notosetas por fascículo .... *T. salazarae* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
– Túnica papilada, blanquecina o transparente; 4–5 notosetas por fascículo .... *T. jareckiorum* Salazar-Vallejo, 2012 (G, C)

6(2) Partículas pequeñas a muy pequeñas; notópodos con 6–7 setas por fascículo; falcígeros anquilosados desde el setígero 5–6 .....*T. lindae* Salazar-Vallejo, 2012 (G, C)
– Partículas medianas a grandes; notópodos con 4–5 setas por fascículo; falcígeros anquilosados desde el setígero 4–5 .....*T. americana* (Monro, 1928) (P)

7(1) Túnica con partículas en las superficies dorsal y ventral **8**
– Túnica sin partículas, lisa (Fig. 4B) **9**

8(7) Neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 25; tubérculos dorsales visibles hasta el setígero 25 (Fig. 4D)..... *T. hospita* (Fauchald, 1972) (P)
– Neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 20; tubérculos dorsales visibles hasta el setígero 40 .....*T. harrisae* Salazar-Vallejo, 2012 (B, P)

9(7) Lóbulos notopodiales grandes en setígeros 2–5 (mayores en setígeros 3–5); neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 26; notópodos con 6–7 setas por fascículo ..... *T. bastidai* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
– Lóbulos notopodiales grandes en setígeros 2–3; neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 32; notópodos con 7–8 setas por fascículo .... *T. borealis* (Hartman, 1965) (G, C)

Estudios futuros

La cantidad de publicaciones recientes sobre los géneros o especies en la familia pueden dar la falsa impresión de que no queda nada por hacer. No es así. Nuevos muestreos siguen resultando en nuevas especies en el Mediterráneo o en Japón, por lo que puede esperarse que en nuestra región haya un 30% de especies indescritas. Además, ignoramos muchos detalles de la biología y ecología de la mayoría de las especies, incluyendo las de mayor tamaño como las de *Piromis*, *Pycnoderma* y *Trophoniella*. Entre las perforadoras de coral (*Daylithos* y *Semiodera*), ignoramos el mecanismo para la perforación o el impacto erosivo por individuo, de modo que deberían estudiarse en conjunto con las especies de otros grupos perforadores, especialmente ahora que el calentamiento global amenaza la continuidad de los arrecifes coralinos.

Agradecimientos

La primera edición de este capítulo fue parte de una serie de publicaciones que empezó en mi sabático en 2002, que se repartió en la Institución Smithsonian, el Museo de Historia Natural de Los Angeles, y la Universidad Católica del Oeste en Francia. En ese período, fui respaldado por los finados Kristian Fauchald y Len Hirsch, y por Leslie Harris y David Ocker, y Patrick Gillet. La lectura cuidadosa de la primera edición por María Ana Tovar, Nuri Méndez, Luis F. Carrera-Parra, Oscar Díaz-Díaz, Mikel Liñero y un revisor anónimo, así como el uso crítico de las claves por Mikel y Oscar, ayudó a mejorar la claridad del documento. Los fondos para ese sabático fueron provistos por ECOSUR, la Fundación Fulbright y las instituciones anfitrionas. Esa contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). Viktoria Bogantes y María Elena García-Garza amablemente leyeron la segunda edición de este capítulo. La nueva edición de este capítulo se impulsó por el proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the *Albatross* Tropical Pacific Expedition, 1891–1905. Mem Mus Comp Zool, Harvard 48:1–514.

Day JH. 1961. The Polychaeta Fauna of Sout Africa, 6. Sedentary species dredged off Cape coast with a few new records from the shore. Zool J Linn Soc, Lond 44:463–560.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus (Nat Hist) Publ 656:38 + 878 pp.

Day JH. 1973. New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA, Techn Rep Natl Mar Fish Serv, Circ 375:1–153.

Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep waters off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7:1–575.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28:1–190.

Grube AE. 1877. Mittheilungen über die Familie der Chlorhaeminen. Jahr-Ber Schles Gesells Vaterländ Cultur 45:60–73.

Hartman O. 1969. Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, Los Angeles, 812 pp.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67:11–50.

Salazar-Vallejo SI. 2007. Revision of *Flabelliderma* Hartman, 1969 (Polychaeta: Flabelligeridae). J Nat Hist 41:2037–2061.

Salazar-Vallejo SI. 2008. Review of *Poeobius* Heath, 1930 (Polychaeta: Flabelligeridae). Cah Biol Mar 41:2037–2061.

Salazar-Vallejo SI. 2011. Revision of *Piromis* Kinberg, 1867 and *Pycnoderma* Grube, 1877 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zootaxa 2819:1–50.

Salazar-Vallejo SI. 2012a. Revision of *Ilyphagus* Chamberlin, 1919 (Polychaeta, Flabelligeridae). ZooKeys 190:1–19.

Salazar-Vallejo SI. 2012b. Revision of *Semiodera* Chamberlin, 1919 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zootaxa 3562:1–62.

Salazar-Vallejo SI. 2012c. Revision of *Trophoniella* Hartman, 1959 (Polychaeta, Flabelligeridae). Zoosystema 34:453–519.

Salazar-Vallejo SI. 2012d. Revision of *Flabelligera* Sars, 1829 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zootaxa 3203:1–64.

Salazar-Vallejo SI. 2013. Revision of *Therochaeta* Chamberlin, 1919 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zoosystema 35:227–263.

Salazar-Vallejo SI. 2014. Revision of *Pherusa* Oken, 1807 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zootaxa 3886:1–61.

Salazar-Vallejo SI. 2017. Revision of *Brada* Stimpson, 1853, and *Bradabyssa* Hartman, 1967 (Annelida, Flabelligeridae). Zootaxa 4343:1–98.

Salazar-Vallejo SI. 2019. Flabelligeridae; pp 398–421 *In:* Purschke G, Böggemann M, y Westheide W (Eds), Handbook of Zoology: Annelida, 1. Annelida Basal Groups and Pleistoannelida, Sedentaria. DeGruyter, Berlin, 480 pp.

Salazar-Vallejo SI. 2020. Four new deep-water flabelligerid species from Pacific Costa Rica (Annelida, Sedentaria, Flabelligeridae). Zootaxa 4885:560–578.

Salazar-Vallejo SI & Buzhinskaja G. 2011. Revision of *Diplocirrus* Haase, 1915, including *Bradiella* Rullier, 1965, and *Diversibranchus* Buzhinskaja, 1993 (Polychaeta, Flabelligeridae). ZooKeys 106:1–45.

Salazar-Vallejo SI, Carrera-Parra LF & Fauchald K. 2008. Phylogenetic affinities of the Flabelligeridae (Annelida: Polychaeta). J Syst Zool Evol Res 46:203–215.

Salazar-Vallejo SI, Gillet P & Carrera-Parra LF. 2007. Revision of *Chauvinelia,* redescriptions of *Flabelliseta incrusta* and *Helmetophorus rankini,* and their recognition as acrocirrids (Polychaeta: Acrocirridae). J Mar Biol Ass U K 87:465–477.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75:9–97.

Salazar-Vallejo SI & Zhadan AE. 2007. Revision of *Buskiella* McIntosh, 1885 (including *Flota* Hartman, 1967), and description of its trifid organ (Polychaeta, Flotidae). Invert Zool 4:65–82

Spies RB. 1973. The blood system of the flabelligerid polychaete *Flabelliderma commensalis* (Moore). J Morph 139:465–490.

Spies RB. 1975. Structure and function of the head in flabelligerid polychaetes. J Morph 147:187–208.

Støp-Bowitz C. 1948. Les Flabelligériens Norvégiens. Bergens Mus Arbok 1946(2):1–59.

21. Glyceridae Grube, 1850

Jesús Angel de León-González, María Elena García-Garza, María Ana Tovar-Hernández & Iliana Torres-Manriquez

Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas
jesus.deleongn@uanl.edu.mx

Introducción

La familia Glyceridae incluye a los "gusanos de sangre", término otorgado debido a su característico color rojo brillante originado por su alto contenido de hemoglobina que suele ser visible a través de su tegumento (Fig. 1A). Éstos organismos cuentan con una poderosa faringe eversible armada con cuatro mandíbulas que están conectadas a glándulas productoras de veneno (Figs. 1A–B, 2B), su mordida ocasiona la paralización de sus presas, la cual puede provocar dolor e inflamación severa en el humano (Pleijel 2001). En algunas especies de *Glycera*, el veneno esta compuesto por 20 clases de toxinas, siendo algunas de ellas homólogas a las toxinas encontradas en los peces escorpión, gasterópodos túrridos y anémonas (von Reumont *et al.* 2014, Richter *et al.* 2017), y por ello su relevancia para la industria farmacológica. Los glicéridos también tienen importancia comercial, pues son explotados del medio para su uso como carnada en la pesca deportiva y en la acuariofilia (Cole *et al.* 2018).

La familia presenta una amplia distribución mundial, se les puede encontrar en sustratos blandos desde la zona de entremareas hasta los de la zona abisal, siendo más abundantes en aguas someras (Jumars *et al*. 2015). Son discretamente móviles, habitan en galerías conectadas por túneles a través de los cuales cazan la epifauna. Los adultos se desplazan en la columna de agua durante la noche (Dean, 1978).

Estos organismos se diferencian fácilmente de otras familias por presentar un prostomio cónico y anulado, y una faringe eversible, la cual esta armada con cuatro prominentes mandíbulas oscuras situadas en la parte terminal (Figs. 1A–C, 2B). Su tipo de alimentación ha sido bastante controversial a lo largo de las últimas décadas, pues se han considerado depredadores discretamente móviles debido a que capturan a sus presas con sus cuatro mandíbulas, provocando la muerte por la inyección de veneno (Fauchald & Jumars 1979); pero también se han considerado detritívoros (Ambrose 1984). No obstante, el estudio de los gremios alimenticios en la familia se ha abordado desde diferentes ángulos: determinación de los contenidos estomacales, digestión de lípidos, transcriptómica de las glándulas de veneno y análisis de isótopos estables (Jumars *et al*. 2015 y referencias ahí citadas). Estos últimos análisis confirman que los glicéridos son depredadores (Le Loc'h *et al*. 2008) y con base en un análisis detallado de la información publicada, Jumars *et al*. (2015) evidencian que el detrito no puede ser considerado la fuente primaria de alimento en ningún glicérido.

La faringe de los glicéridos no solo es utilizada para atrapar presas, también es un órgano eficiente para escoger el lugar para construir la madriguera. Los glicéridos empujan o extienden su faringe dentro del sedimento, cuando el prostomio hace contacto con este, la faringe se invagina y simultáneamente la parte frontal del cuerpo entra o penetra dentro de la oquedad que ha formado. Cuando realizan esta actividad para alimentarse, en ningún momento los dientes quedan expuestos en el sedimento, protegiéndolos así, de alguna fractura accidental. Una vez construida la madriguera, el gusano se mueve lentamente con movimientos peristálticos. Las madrigueras de estos organismos se encuentran reforzadas con mucus que ellos mismos secretan, y son recubiertos por el sedimento que los rodea (Murphy & Dorgan 2011).

Sistemática

La familia Glyceridae fue establecida por Grube (1850, 1851) como Glycerea, para incluir dos géneros: *Glycera* y *Goniada* dentro de Rapacia.

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

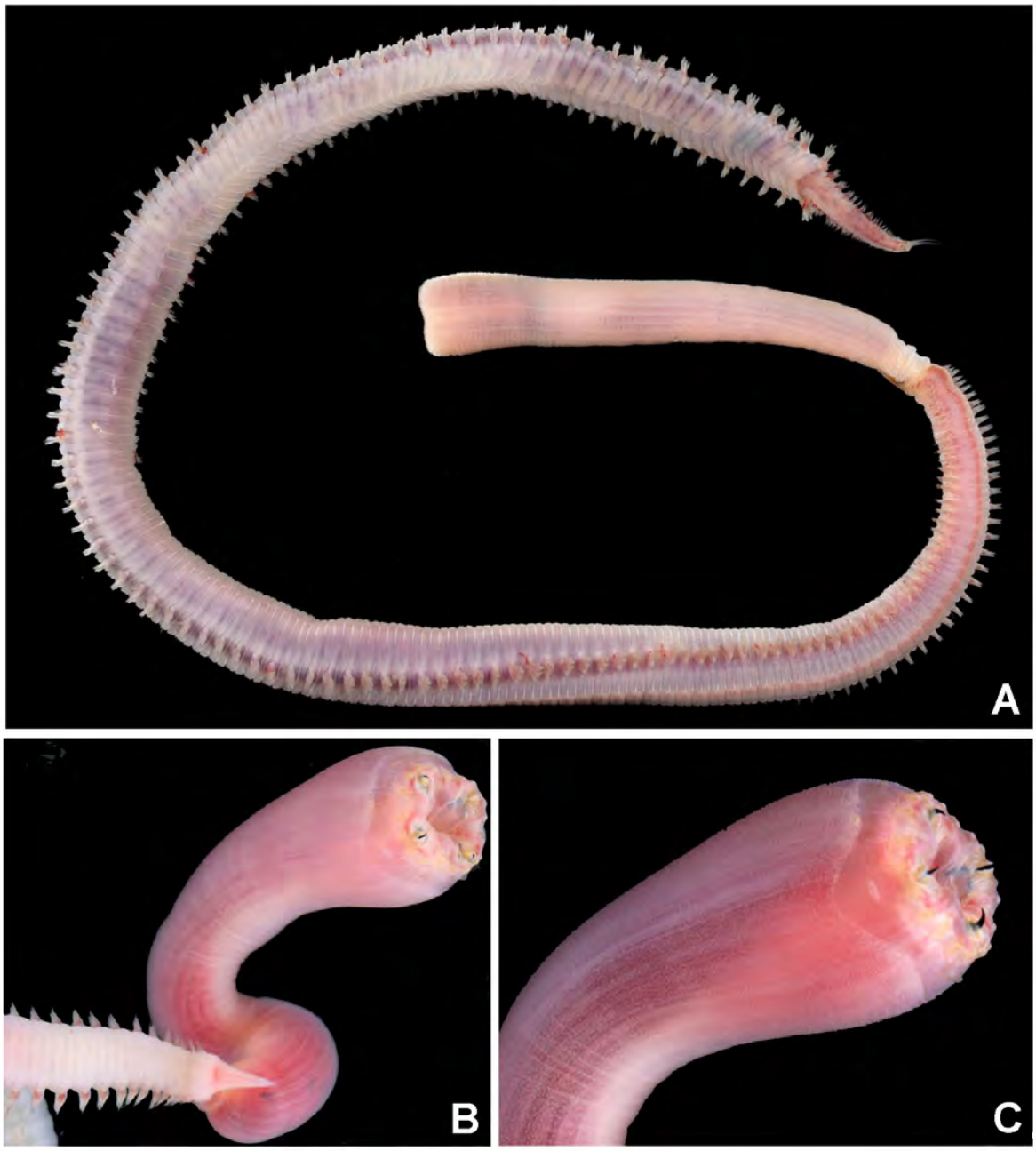


Figura 1. Glyceridae. A) Cuerpo completo con la faringe evertida, B) prostomio y faringe, C) detalle de la faringe. A) *Glycera americana*, B–C) *Glycera tridactyla*. Fuentes: A) Yale Peabody Museum-Eric Lazo Wassem; B–C) Biorede.

Posteriormente, Kinberg (1865) precisó que había caracteres distintivos de ambos géneros que permitían el reconocimiento de dos familias diferentes, por lo que Goniadidae y Glyceridae deberían separarse. Esta separación fue controversial por un tiempo, pero Hartman (1950) evidenció de nuevo la diferencia entre estas dos familias. Fauchald (1977) agrupó a Glyceridae y Goniadidae dentro de Glyceriformia. Rouse & Fauchald (1997) y Struck (2019) la ubicaron dentro de Phyllodocida.

La familia fue revisada por Böggemann (2002), quien estudió 172 especies, concluyendo que solo 42 de ellas eran válidas. No obstante, cabe enfatizar que en su revisión incluye numerosas especies con amplia distribución. Por ejemplo, *Glycera capitata*, una especie descrita para

Groenlandia, fue sinonimizada con siete especies y además registrada en numerosas localidades del Atlántico sur y norte, del Pacífico sur y norte, en el Mar del norte, en el Océano Indico y en la Antártida, en profundidades que van entre la zona de intermarea hasta los 4850 m. Quizá, como ocurre en otras familias, el uso de herramientas moleculares y el estudio detallado de la variabilidad ontogenética permitirá en un futuro definir los límites de las especies de glicéridos y aclarar su distribución.

Actualmente, se reconocen sólo tres géneros en Glyceridae: *Glycera, Glycerella* y *Hemipodia* y 87 especies (Pamungkas *et al*. 2019, (Read & Fauchald 2020), pero la gran mayoría pertenecen al género *Glycera*. En América tropical se han reportado los tres géneros y 25 especies, aunque una es *nomen dubium* (ver Tabla).

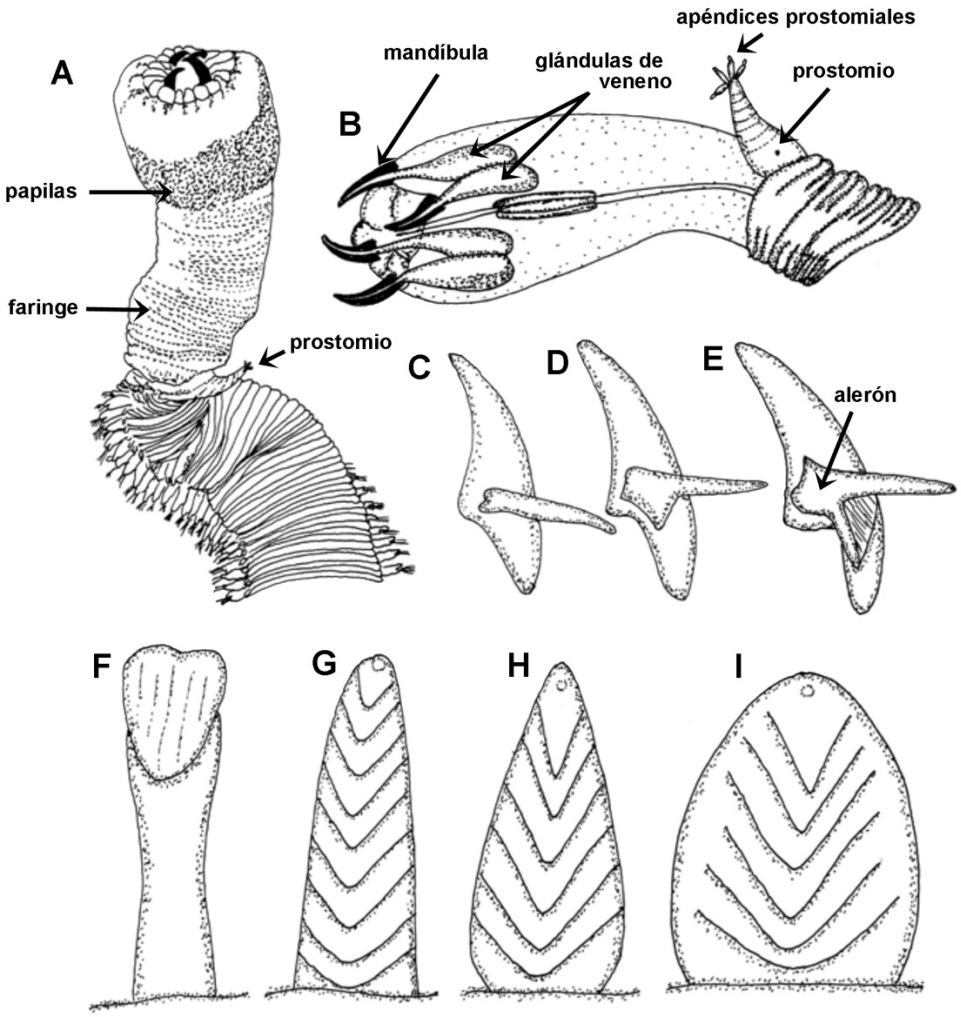


Figura 2. A) Glyceridae, parte anterior del cuerpo en vista dorsolateral; B) detalle de la faringe evertida y prostomio, en vista lateral; C–E) mandíbulas con diferentes tipos de alerones; F–I) papilas faríngeas, F) papila con una estructura en forma de uña en la parte terminal, G) digitiforme; H) cónica; I) oval a globular. A) Modificada de Wilson (2000), B) Modificada de Brusca & Brusca (2003).

Morfología

El cuerpo de los glicéridos oscila entre 1 cm hasta 1 m de longitud (Böggemann 2006). Las características morfológicas distintivas para esta familia se basan en el número de lóbulos pre y postsetales, presencia o ausencia de branquias, posición de los parapodios (Fig. 3A), forma de los segmentos, de las mandíbulas y de los alerones (Fig. 3B), las cuales son estructuras accesorias de las mandíbulas, así como la estructura adicionales de las papilas localizadas en la faringe. La interpretación de estas características en ocasiones

es confusa, pero son necesarias para la identificación adecuada de las especies.

Prostomio. Los glicéridos (y goniadidos) tienen un prostomio diferente al del resto de los poliquetos. Es usualmente cónico, carece de órganos oculares y está constituido por varios anillos, en la parte apical se encuentran cuatro apéndices anteniformes (Figs. 1B, 2A–B). Los órganos nucales son estructuras sensoriales epidérmicas que aparecen en pares y se encuentran ubicadas dorsalmente en la región posterior del prostomio, lo que sugiere que son mecanoreceptores (Whittle y Zahid 1974). El prostomio no es una buena característica para llevar a cabo la identificación de los organismos, ya que presenta variabilidad en cuanto a tamaño y número de anillos.

Mandíbulas. Las mandíbulas se encuentran siempre asociadas a un conducto unido a una glándula de veneno (Fig. 2B). Las cuatro mandíbulas se encuentran situadas en la parte final la faringe, cada una de éstas posee un alerón lateral que presenta diferente grado de desarrollo, de simples (como bastones) a compuestos (con una rama externa, una rama interna y una placa interramal) (Fig. 2D-E).

En *Hemipodia* y *Glycerella* los alerones son en forma de bastón (Fig. 2C, 3C–D); en *Glycera* aparecen con diferente grado de desarrollo, pudiendo presentar ya sea una base ligeramente arqueada (Fig. 3E), triangular redondeada (Fig. 3F), triangular (Fig. 3G), triangular con la placa interramal somera (Fig. 3H), triangular con la placa interramal completa (Fig. 3I), y triangular con una incisión profunda (Fig. 3J). Sin embargo, como Böggeman (2002) enfatizó, que la forma de los alerones cambia de acuerdo con estados juveniles o adultos.

Pigmentación. La pigmentación no es un carácter que pueda ser tomado en cuenta para la separación de las especies, ya que la permanencia del color de los especímenes preservados depende directamente del elemento fijador, ya sea en alcohol o formol. La pigmentación solo se preserva en forma similar a la original sobre estructuras como los parapodios y en el prostomio con tonos ligeramente uniformes.

Papilas. En este grupo de gusanos la faringe está cubierta por papilas suaves, que pueden ser de diferentes tipos y tamaños (Fig. 2A). Las papilas pueden ser delgadas con una estructura distal en forma de "uña" (Fig. 2F), digitiformes (Fig. 2G), cónicas (Fig. 2H), y oval a globular (Fig. 2I). Cada una de estas papilas presenta variabilidad en su textura, pudiendo presentarse lisas o con surcos longitudinales (Fig. 4J–K) o transversos en forma de "U" (Fig. 5B–C) o en forma de "V" (Fig. 2G–I), dependiendo de la especie.

Branquias. Las branquias se encuentran presentes solo en algunas especies de *Glycera*, siendo de varios tipos y se pueden localizar en diferentes áreas de los parapodios. Es importante mencionar, que su número y forma pueden variar con la ontogenia de las especies (Böggemann 2002). Pueden presentarse en forma de papila (Fig. 4A), digitiforme (Fig. 4B) o con ramificaciones en diferente grado (Fig. 4C), y situarse en la parte dorso–basal del parapodio, en la medio–dorsal, término–dorsal, etc. Fauchald & Rouse (1997) consideraron que las extensiones de algunos glicéridos no son branquias dado que no presentan sistema circulatorio cerrado. Sin embargo, Böggemann (2002) esquematizó el sistema circulatorio localizado en los parapodios de *Glycera tridactyla*, y concluyó que el término branquia es apropiado en estos animales.

Parapodios. Los parapodios de las especies del género *Hemipodia* son todos unirrámeos, *Glycera* y *Glycerella* los presentan birrámeos (excepto por los dos primeros setígeros). Los parapodios unirrámeos se caracterizan por presentar un lóbulo presetal con diferente grado de desarrollo y uno postsetal redondeado (Fig. 4D). Los parapodios birrámeos presentan ambas ramas muy cercanas una de otra, solo se pueden distinguir por la presencia de ambas acículas, poseen dos lóbulos presetales, y uno o dos lóbulos postsetales, el lóbulo presetal es siempre delgado y de forma triangular a digitada (Figs. 4E).

Setas. Las setas muestran una ligera variación la cual es utilizada solo para clasificar a los géneros. Las especies de *Hemipodia* presentan una acícula y espinígeros compuestos (Fig. 3P); *Glycerella* posee una acícula en cada rama, notosetas capilares simples y neurosetas espinígeros y falcígeros compuestos (Fig. 3M–O); y *Glycera* presenta notosetas capilares simples y espinígeros compuestos como neurosetas (Fig. 3K–L).

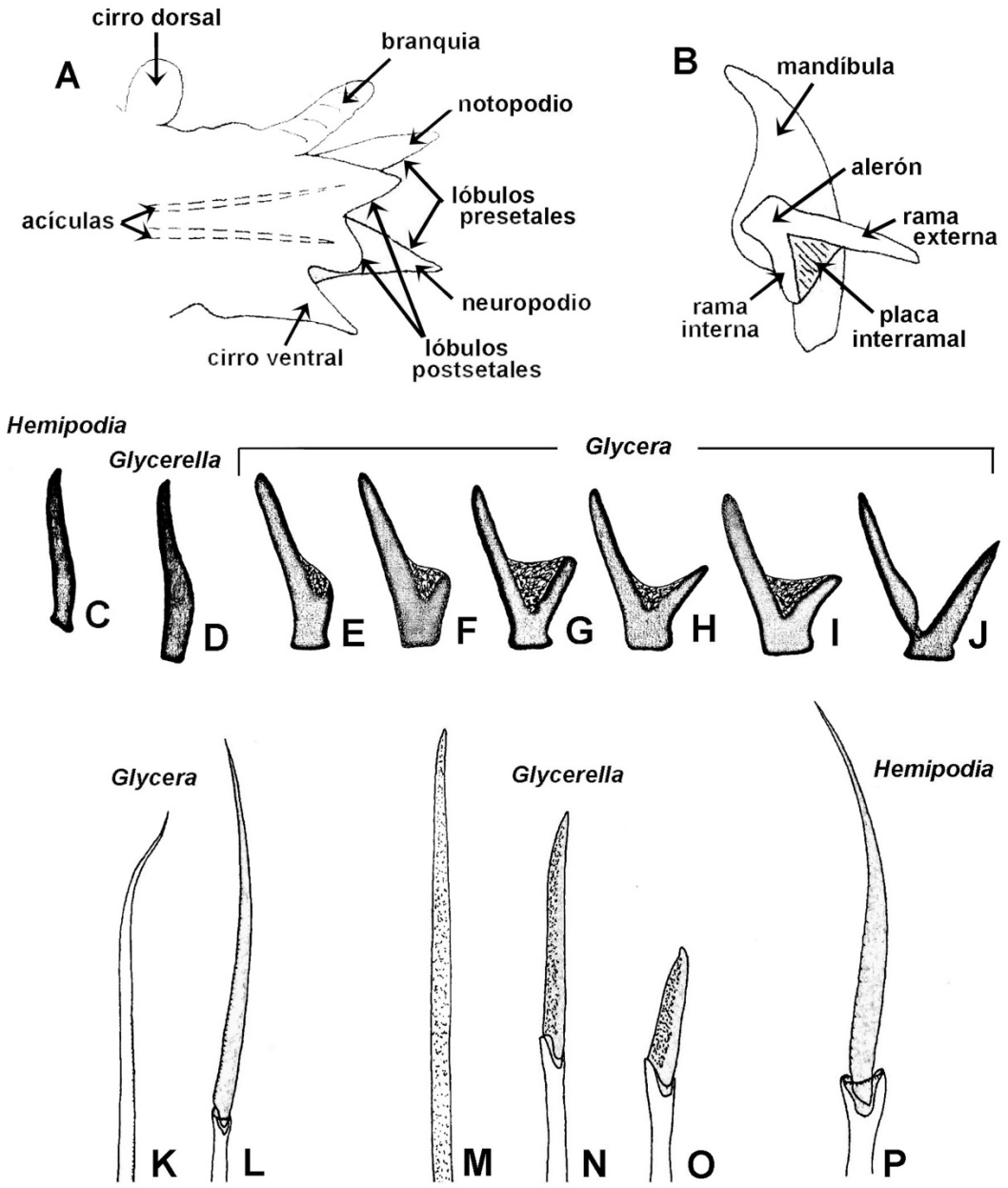


Figura 3. Principales características de un parápodo, una mandíbula, alerones y setas. A) Parápodo birrámeo, B)mandíbula, C–J) alerones, C–D) en forma de bastón, E) base ligeramente arqueada, F) base triangular redondeada, G) triangular, H) triangular con la placa interramal somera, I) triangular con la placa interramal completa, J) triangular con una incisión profunda, K) seta capilar simple, L) falcígero compuesto, M) capilar simple, N) espinígero compuesto, O) falcígero compuesto, P) espinígero compuesto. C, P) *Hemipodia,* D, M–O) *Glycerella*, E-L) *Glycera.* A–P) Modificadas de Böggemann (2002).

Consideraciones para este capítulo

Se recomienda enfáticamente antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

La tabla contiene los nombres de las especies registradas para América tropical hasta el primer trimestre de 2020, su localidad tipo (tan completa y específica como citada en la literatura

original) y los registros de acuerdo a cada una de las ecorregiones: Costa occidental de Baja California **(B)**, Pacífico oriental tropical **(P)**, Golfo de México **(G)**, Gran Caribe **(C)**, **(Q)** indica un registro cuestionable.

La gran mayoría de las referencias de las especies reportadas en América tropical se encuentran en las compilaciones de Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) para el POT y algunas para la PC; Fauchald *et al*. (2009) para el Golfo de México; Dean (2012) para el GC; Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo (2014) y Tovar-Hernández *et al*. 2019 para el golfo de California (POT). Las citas bibliográficas de trabajos no incluidos o posteriores (nuevos registros) a esas compilaciones son indicadas en la sección de referencias. No se incluyen las citas para géneros o especies, éstas se pueden consultar en Böggemann (2002) y en WoRMS (Read & Fauchald 2020).

Clave para géneros

1 Alerón en forma de bastón (sencillo) (Fig. 3C–D) **2**
– Alerón triangular, con diferente desarrollo de la base (Fig. 3E–J); notopodios con setas capilares simples (Fig. 3K); neuropodios con espinígeros compuestos (Fig. 3L) .... *Glycera* Savigny, 1818

2(1) Primeros dos parapodios unirrámeos, los siguientes birrámeos con dos lóbulos presetales y dos postsetales; prostomio con cuatro anillos; apéndices prostomiales relativamente largos; notopodios con setas capilares simples (Fig. 3M), neuropodio con espinígeros y falcígeros compuestos (Fig. 3N–O) ..... *Glycerella magellanica* (McIntosh, 1885) (C)
– Todos los parapodios unirrámeos, sólo con un lóbulo presetal y uno postsetal; prostomio con más de cinco anillos, apéndices prostomiales relativamente cortos; sin notopodios, neuropodios con espinígeros compuestos (Fig. 3P) ..... *Hemipodia* Kinberg, 1865

Clave para especies
Glycera **Savigny, 1818**[1]

1 Lóbulo postsetal simple a lo largo del cuerpo **2**
– Lóbulo postsetal doble, al menos en parapodios medios y posteriores **5**

2 (1) Con branquias digitiformes (Fig. 4B) en posición termino–dorsal a partir de los setígeros 25–45; alerón con una incisión profunda (Figs. 3J, 4F) .... *G. sphyrabrancha* Schmarda, 1861[2] (G, C, P)
– Sin branquias **3**

3(2) Lóbulo presetal notopodial de menor tamaño que el neuropodial; base del alerón ligeramente arqueada (Fig. 3E); papilas faríngeas de dos tipos: digitiformes con un surco medio, ondulado, y cónicas sin surcos ..... *G. lapidum* Quatrefages, 1866 (G, P)
– Lóbulo presetal noto y neuropodial en otra fórmula **4**

4(3) Papilas faríngeas con surcos transversos de dos tipos, cónicas con 5–20 surcos (Fig. 4H), ovales con 4–11 surcos (Fig. 4I); alerón con base ligeramente arqueada (Fig. 3E) .... *G. oxycephala* Ehlers, 1887[3] (C, B, P)
– Papilas faríngeas de dos tipos, digitiformes con un surco medio longitudinal (Fig. 4J), y ovales sin surcos (Fig. 4K); alerón triangular (Fig.3G) ..... *G. branchiopoda* Moore, 1911[4] (B, P)
– Papilas faríngeas digitiformes con un surco medio longitudinal recto; alerón con la base triangular con la placa interramal completa (Fig. 3I); lóbulos presetales del notopodio ligeramente más cortos que los lóbulos neuropodiales ..... *G. capitata* Örsted, 1842 (B, P)

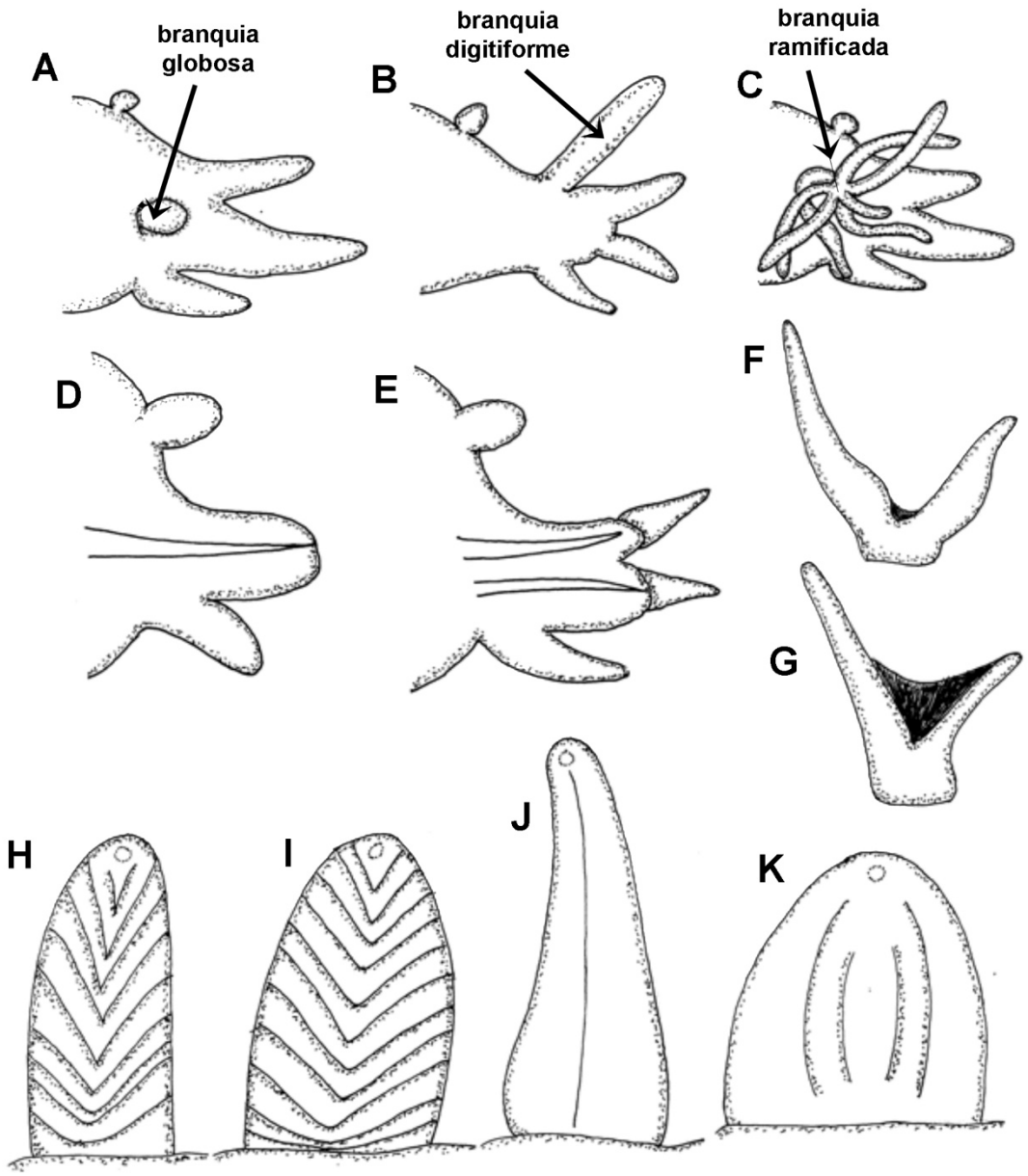


Figura 4. A) Branquia simple globosa, B) branquia simple digitiforme, C) branquia ramificada, D) parapodio unirrámeo, E) parapodio birrámeo, F) alerón triangular con incisión profunda, G) alerón triangular con la placa interramal somera, H–I) papilas faríngeas con surcos transversales, J) papila faríngea con surco medio longitudinal, K) papila oval sin surco.

5(1) Sin branquias, si están presentes, sólo con uno o dos lóbulos retráctiles **6**
– Con branquias **10**

6(5) Con dos tipos de papilas faríngeas (digitiformes, ovales-cónicas); alerón con la base profundamente hendida (Fig. 3J) **7**
– Papilas faríngeas de tres tipos; numerosas, con terminaciones en forma de uña y 4–6 surcos en forma de "V" (Fig. 5A), cónicas con 4–6 surcos en forma de "U" (Fig. 5B) y ovales con 4–6 surcos en forma de "U" (Fig. 5C); alerón con base triangular (Fig. 4G) .....
..... *G. gilbertae* Böggemann & Fiege, 2001 (G)

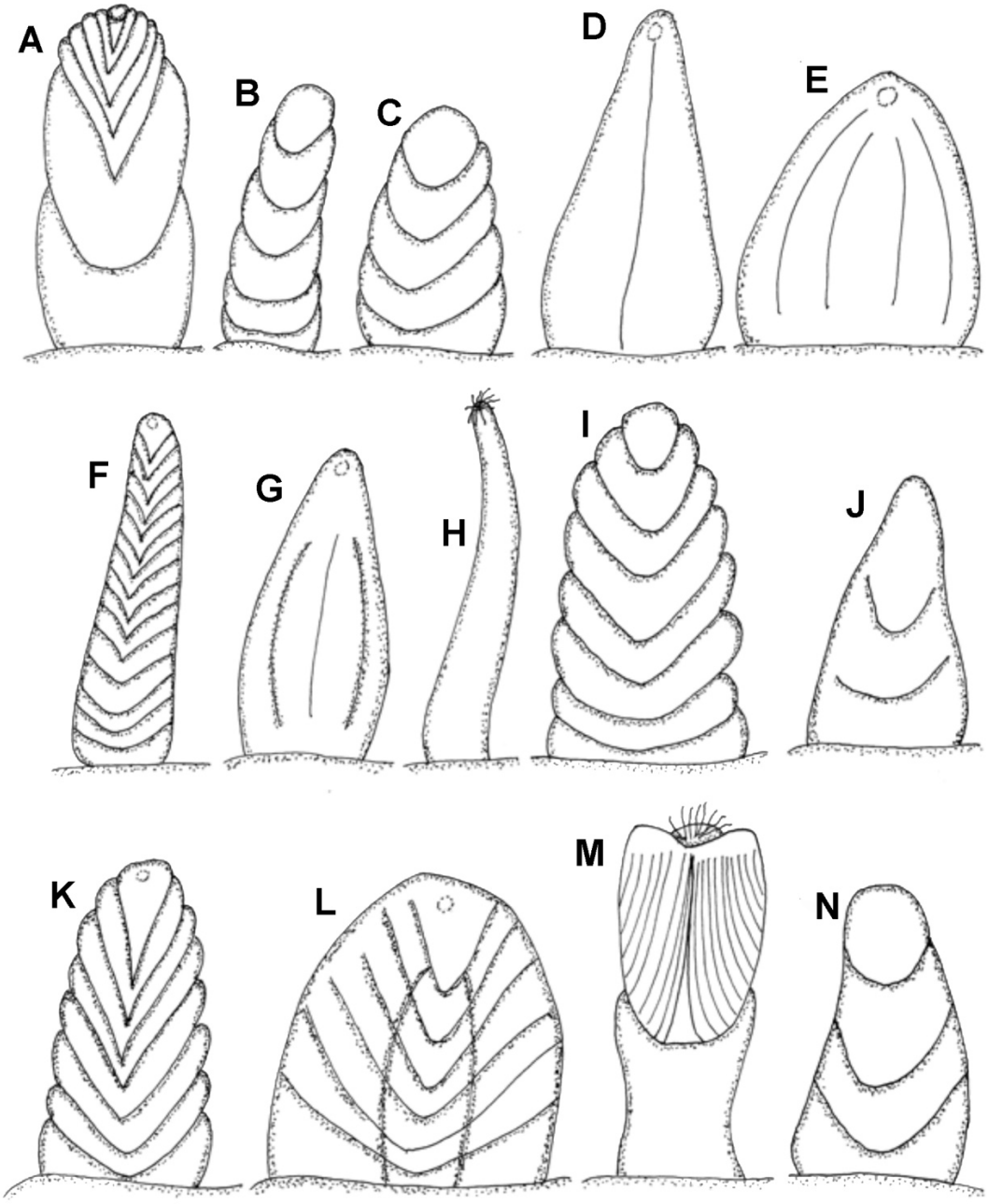


Figura 5. Distintos tipos de papilas faríngeas.

7(6) Papilas faríngeas cónicas, con un surco longitudinal medio (Fig. 5D) y ovales sin surcos (Fig. 5E); lóbulo presetal notopodial mayor que el neuropodial en parapodios medios y posteriores ..... *G. guatemalensis* Böggemann & Fiege, 2001 (P)

– Papilas faríngeas con tres tipos: digitiformes, cónicas u ovales; lóbulo presetal neuropodial mayor que el notopodial **8**

8(7) Papilas faríngeas digitiformes, con hasta tres surcos o sin ellos 9

– Papilas faríngeas digitiformes, con 6–20 surcos en forma de "U"(Fig. 5F), las cónicas con un surco longitudinal medio (Fig.5G)..... *G. brevicirris* Grube, 1870[5] (G, C, P)

9(8) Papilas faríngeas digitiformes con hasta tres surcos en forma de "U", papilas ovales con dos surcos longitudinales laterales bien marcados y un reborde longitudinal central .... *G. unicornis* Lamarck, 1818 (P)
– Papilas faríngeas digitiformes muy delgadas, con un surco longitudinal medio, las cónicas con un reborde longitudinal medio ..... *G. tesselata* Ehlers, 1863 (G, C, B, P)

10(5) Branquias globosas o en forma de ampolla (Fig. 4A), sitas en posición dorsal, presentes a partir de los setígeros 19–28; papilas faríngeas cónicas, con 4–9 surcos en forma de "U" (Fig. 5I), y ovales, con 4–8 surcos similares ..... *G. robusta* Ehlers, 1868 (P)
– Branquias de otro tipo **11**

11(10) Branquias retráctiles **12**
– Branquias no retráctiles **13**

12(11) Branquias desde el setígero 14–15; papilas faríngeas cónicas con tres surcos en forma de "U" (Fig. 5N) ..... *G. pacifica* Kinberg, 1866 (B, P)
– Branquias desde el setígero 7–22; papilas faríngeas cónicas con dos surcos en forma de "U" (Fig. 5J) ..... *G. americana* Leidy, 1855 (G, C, B, P)

13(11) Papilas faríngeas terminadas en forma de uña (Fig. 5M) **14**
– Papilas faríngeas de otro tipo, cónicas con 4–8 surcos (Fig. 5K), y ovales con 3–6 surcos (Fig. 5L), en ambos tipos, los surcos basales en forma de "U", los apicales en forma de "V"; dos branquias simples: una dorsal y otra ventral ..... *G. dibranchiata* Ehlers, 1868 (G, C, B, P)

14(13) Todos los parapodios birrámeos con dos lóbulos postsetales **15**
– Parapodios anteriores con un lóbulo postsetal triangular, parapodios medios y posteriores con un lóbulo notopodial triangular y un neuropodial redondeado .... *G. macrobranchia* Moore, 1911 (B, P)

15(14) Branquias desde la región anterior hasta cerca del extremo posterior, mejor desarrolladas en la parte media, y extendidas mucho más allá del lóbulo presetal .... *G. tridactyla* Schmarda, 1861 (C, P)
– Branquias limitadas a la mitad anterior del cuerpo, mejor desarrolladas en la parte media y extendidas mucho más allá del lóbulo presetal .... G. *prosobranchia* Böggemann & Fiege, 2001 (C, P)

Hemipodia Kinberg, 1865

1 Papilas faríngeas con numerosos surcos en forma de "U" **2**
– Papilas faríngeas con un surco medio longitudinal (Fig. 6B-C); cirro ventral en parapodios anteriores cónico, en los posteriores elongado, delgado, triangular a digitiforme .... *H. simplex* (Grube, 1857) (P)

2(1) Lóbulo presetal delgado, triangular a digitiforme, con un proceso distal digitiforme **3**
– Lóbulo presetal de parapodios medios relativamente ancho, más o menos triangular, sin proceso digitiforme distal; cirro ventral cónico a oval; papilas faríngeas digitiformes, con 9–40 surcos (Fig. 6D–E) ..... *H. californiensis* (Hartman, 1938) (B, P)

3(2) Proceso digitiforme distal del lóbulo presetal aparece desde parapodios medios; cirro ventral de parapodios anteriores cónicos, transformándose a ovales; en parapodios posteriores delgados, triangulares a digitiformes; papilas faríngeas digitiformes con 14–40 surcos (Fig. 6F), las cónicas con 7–16 surcos (Fig. 6G) ..... *H. pustatula* (Friedrich, 1956) (P)

– Proceso digitiforme distal del lóbulo presetal aparece desde los parapodios anteriores; cirro ventral cónico a oval; papilas faríngeas digitiformes con 15–34 surcos, las cónicas con 15–18 surcos (Fig. 6H) ..... *H. armata* (Hartman, 1950) (P)

Comentarios

(1) *Glycera papillosa* Grube, 1857 fue reportada por Domínguez-Castanedo *et al.* (2012) para Campeche. La especie se describió para Valparaiso, Chile y su material tipo está perdido. Esta especie fue determinada por Böggemann (2002) como *nomen dubium* por lo que no se incluye en la clave.

(2) Fue sinonimizada con *Glycera longipinnis* Grube, 1878 por Böggemann (2002). En WoRMS (Read & Fauchald 2020) aún reconocen como válida *G. longipinnis*

(3) Fue sinonimizada con *Glycera tenuis* Hartman, 1944 por Böggemann 2002. En WoRMS (Read & Fauchald 2020) aún reconocen como válida *G. tenuis*. Böggemann (2002) indicó que la localidad tipo es desconocida, pudiendo ser el Golfo de México o el Caribe.

(4) Böggemann (2002) sinonimizó *Hemipodus mexicanus* Chamberlin, 1919 y *Glycera profundi* Chamberlin 1919 con *G. branchiopoda*. En WoRMS (Read & Fauchald 2020) reconocen aún como válida a *G. profundi*.

(5) No hay certeza sobre la ubicación de la localidad tipo, se atribuye al Océano Indico.

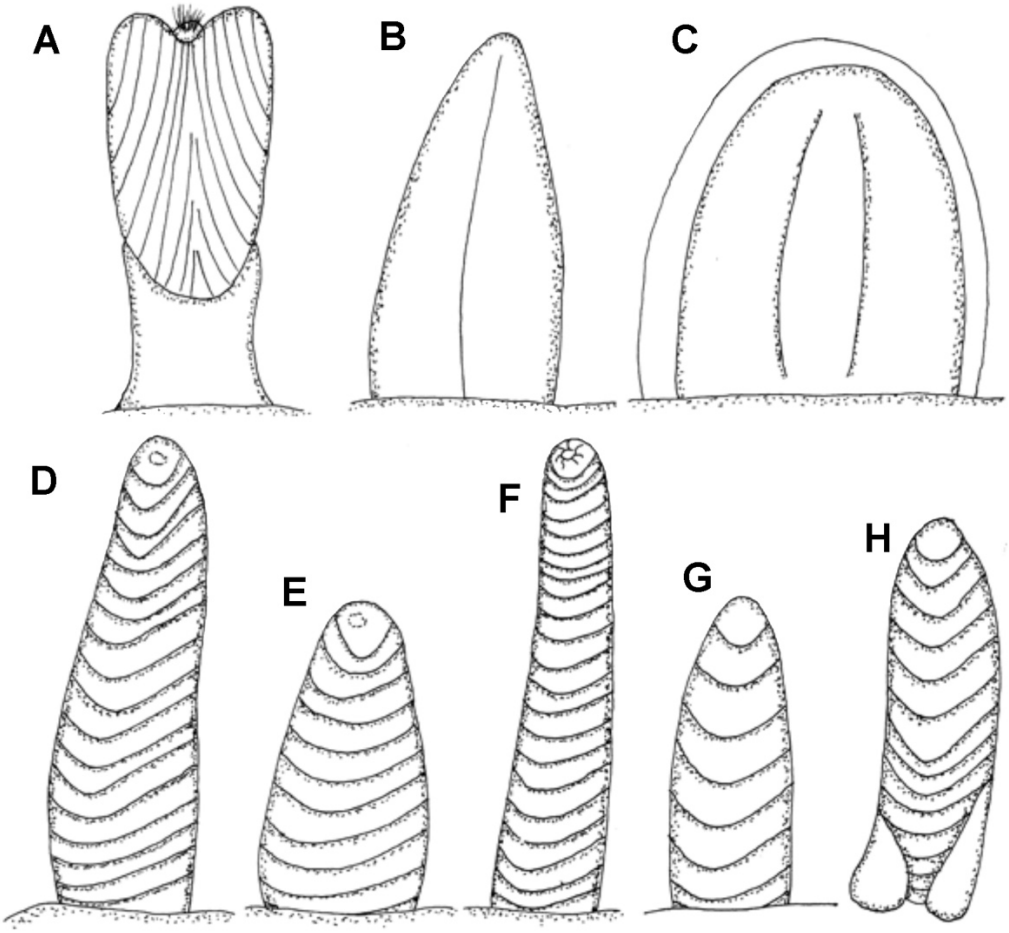


Figura 6. Distintos tipos de papilas faríngeas.

Agradecimientos

Agradecemos a Osmar Araujo Leyva (Instituto de Investigaciones Oceanológicas) por las sugerencias vertidas a este capítulo. Esta edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT–CONACYT (A3–S–73811).

Referencias

Ambrose WG Jr. 1984. Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structure of a soft–bottom community in a Maine estuary. J Exp Mar Biol Ecol 81(2):115–145.

Böggemann M. 2002. Revision of the Glyceridae Grube, 1850 (Annelida: Polychaeta). Abhand Sencken natur Gesell 555:1–249.

Böggemann M. 2006. Worms that might be 300 million years old. Mar Biol Res 2:130–135.

Böggemann M & Fiege, D. 2001. Description of seven new species of the genus *Glycera* Savigny, 1818 (Annelida: Polychaeta: Glyceridae). Ophelia 54(1) 29–49.

Brusca RC & Brusca GJ. 2003. Invertebrates, 2nd edition, Sinauer Associates Inc. Massachusetts.

Cole VJ, Chick RC & Hutchings PA. 2018. A review of global fisheries for polychaete worms as a resource for recreational fishers: diversity, sustainability and research needs. Rev Fish Biol Fisheries https://doi.org/10.1007/s11160-018-9523-4

Cuéllar-Mercado DM, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2019. Composition, richness and taxonomic diversity of Polychaete assemblages from La Paz and adjacent oceanic areas of the Southern Gulf of California. Reg Stud Mar Sci 28, 100576. https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100576

Dean D. 1978. The swimming of bloodworms (*Glycera* spp.) at night, with comments on other species. Mar Biol 48:99–104.

Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596:1–86.

Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortés J. 2012. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. Pac Sci 66(3):347–386.

Dean HK. 2017. Some intertidal and shallow water polychaetes of the Caribbean coast of Costa Rica. Rev Biol Trop 65(1):127–152.

Díaz-Castañeda V, de León–González JA & Solana–Arellano E. 2014. Biodiversity of polychaete assemblages in a highly productive lagoon located in Baja California Sur, Mexico. Procc Biol Soc Wash 127(2):406–422.

Díaz-Castañeda V & Valenzuela Solano S. 2009. Polychaete fauna in the vicinity of bluefin tuna sea–cages in Ensenada, Baja California, Mexico. Zoosymposia 2:505–526.

Domínguez-Castanedo N, Hernández-Alcántara P, Solís–Weiss V & Granados Barba A. 2012. Distribution of polychaete feeding guilds in sedimentary environments of the Campeche Bank, Southern Gulf of Mexico. Helg Mar Res 66:469–478.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. Nat Hist Mus Los Angeles Co, Sci Ser 28:1–188.

Fauchald K, Granados–Barba A & Solís–Weiss V. 2009. 37 Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico. *In*: Felder DL & DK Camp (eds) Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota. Vol 1 Biodiversity. Texas A&M University Press.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Annual Rev 17:193–284.

Fauchald K & Rouse GW. 1997. Polychaete systematics: past and present. Zool Scrip 26:71–138.

Ferrando A & Méndez N. 2011. Effects of organic pollution in the distribution of annelid communities in the Estero de Urías coastal lagoon, Mexico. Sci Mar 75(2):351–358.

García-Garza ME, Torres-Manríquez I, Tovar-Hernández MA & de León-González JA. 2019. First record of *Glycera guatemalensis* and *G. sphyrabrancha* (Annelida: Glyceridae) from Western Mexico. Rev Biol Trop 67(S5):63–69.

Gilbert KM. 1984. Family Glyceridae Grube, 1850. pp 1-26, chapter 32 En JM Uebelacker & PG Johnson (eds). Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Mobile: Barry A. Vittor & Associates, Mobile, Alabama.

Grube E. 1850. Die Familien der Anneliden. Archiv für Natur Jahrg 161:249–364.

Grube E. 1951. Die Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. Ein systematischer Versuch. Verlag Nicolai Buch 1–164.

Hartman O. 1950. Goniadidae, Glyceridae and Nephtyidae. Allan Hancock Pac Exped 15(1):1–181.

Hernández-Alcántara P, Cuéllar-Mercado DM, Barbosa-López A & Solís-Weiss V. 2017. Spatial patterns of species richness and taxonomic composition of polychaetes along the Baja California Peninsula, Eastern Pacific. J Mar Biol Ass UK 97:1037–1049.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7:497–520.

Kinberg JGH. 1865. Annulata nova. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps–Akademiens Förhandlingar 22(4):239–258.

Le Loc´h F, Hily C & Grall J. 2008. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the

Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis. J Mar Sys 72:17–34.

Miranda-Salinas AV, García-Garza ME & de León-González JA. 2016. Registros nuevos de poliquetos (Annelida) de la zona costera de isla del Carmen, Campeche, México. Rev Mex Biod 87:1212–1224.

Murphy EAK & Dorgan KM. 2011. Burrow extension with a proboscis: mechanics of burrowing by the glycerid *Hemipodus simplex*. J Exp Biol 214:1017–1027.

Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ. 2019. Progress and perspectives in the discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. Helgol Mar Res 73:4.

Pleijel F. 2001. 24 Glyceriformia Fauchald, 1977. In: Polychaetes (Rouse GW & Pleijel F). Oxford University Press.

Prado-Navarro A, Díaz-Castañeda V, Leija-Tristán A & de León-González JA. 2016. Composición y estructura de las comunidades de poliquetos (Annelida) asociadas a fondos blandos de la costa occidental de la península de Baja California, México. Rev Mex Biod 87:74–85.

Read G. & Fauchald K. (Ed.) (2020). World Polychaeta database. Glyceridae Grube, 1850. Accessed through: World Register of Marine Species at: https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=952 on 2020–01–28

Richter S, Helm C, Meunier FA, Hering L, Campbell LI, Drukewitz SH, Undheim EAB, Jenner RA, Schiavo G & Bleidorn C. 2017. Comparative analyses of glycerotoxin expression unveil a novel structural organization of the bloodworm venom system. BMC Evol Biol 17(64) DOI 10.1186/s12862–017–0904–4

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scrip 26(2):139–204.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol Ser Zool UNAM 75(1):9–97.

Sibaja-Cordero JA, Camacho-García YE, Azofeifa-Solano JC & Alvado-Arraz B. 2019. Ecological patterns of macrofauna in sandy beaches of Costa Rica: A Pacific- T Caribbean comparison. Estuarine Coast Shelf Sci 112:94–104.

Struck T. 2019. 2 Phylogeny. *In*: Annelida, Handbook of Zoology, Vol. 1, Basal groups and Pleisto-Annelida, Sedentaria I. Purschke G, Böggemann M, & Westheide W (eds). De Gruyter, Germany.

Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA. 2019. Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. Rev Mex Biod 90:e902764.

Villalobos Guerrero TF & Molina–Acevedo IC. 2014. Lista de especies y estado del conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta de Sinaloa, Golfo de California. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela 53(1):79–109.

Villamar F. 2013. Estudio de los poliquetos (gusanos marinos) en la zona intermareal y submareal de la bahía de Manta (Ecuador), y su relación con algunos factores ambientales, durante marzo y agosto del 2011. Acta Ocean Pac. INOCAR 18(1):117–130.

von Reumont BM, Campbell LI, Richter S, Hering L, Sykes D, Hetmanl J, Jenner RA & Bleidorn C. 2014. A Polychaete's Powerful Punch:VenomGland Transcriptomics of *Glycera* Reveals a Complex Cocktail of Toxin Homologs. Gen Biol Evol 6(9):2406–2423.

Whittle AC & Zahid ZR. 1974. Fine Structures of Nuchal Organs in some Errant Polychaetous Annelids. J Morph 144(1):167–184.

Wilson RS. 2000. Family Glyceridae En: Beesley PL, Ross GJ. & Glasby C. (Eds). Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia Vol. 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing: Melbourne, xii, 465 pp.

TABLA. Especies de Glyceridae registradas en América tropical.

ESPECIE	LOCALIDAD TIPO	REGISTROS
Glycera americana Leidy, 1855	Rhode Island, EUA	**G:** norte del Golfo de México (Gilbert, 1984) C: Colombia, Cuba, St. Croix, México, Venezuela (Dean 2012, listado). México (Domínguez-Castanedo *et al*. 2012). **B:** México (Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa 2004, listado, como *Glycera rugosa*; Díaz-Castañeda & Valenzuela-Solano 2009; Prado-Navarro *et al*. 2016). **P:** Colombia, Costa Rica, México, Panamá, Perú (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, algunos registros contenidos en él como *Glycera rugosa*); Ecuador (Villamar 2013); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado; Tovar-Hernández *et al*. 2019, listado).
Glycera branchiopoda Moore, 1911(1)	Cabo Colnett (México) y Monterey Bay (EUA)	**B:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado). **P:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado; Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado).
Glycera brevicirris Grube, 1870	Océano Indico(2)	**G:** norte del Golfo de México (Gilbert, 1984 como *Glycera abranchiata*). C: Antigua, Aruba, Barbados, Belice, Colombia, Cuba, Curaçao, Guadalupe, Jamaica, México, Panamá, Puerto Rico, St. Croix, Tobago, Trinidad, Venezuela (Dean 2012, listado); México (Domínguez-Castanedo *et al*. 2012). **P:** Panamá, Colombia, México, Ecuador, Costa Rica (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, algunos registros contenidos en él como *Glycera abranchiata*); Costa Rica (Dean *et al*. 2012).
Glycera capitata Örsted, 1842	Groenlandia	**B:** México (Díaz-Castañeda *et al*. 2014; Prado-Navarro *et al*. 2016). **P:** Costa Rica, México, Perú (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado).
Glycera dibranchiata Ehlers, 1868	Massachussets Bay, EUA	**G:** norte del Golfo de México (Gilbert, 1984). C: Colombia, Cuba, Trinidad, Venezuela, Antillas Orientales (Dean 2012, listado). **B:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado). **P:** Costa Rica, México, Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado, Tovar-Hernández *et al*. 2019, listado).
Glycera fallax Quatrefages, 1850	Bréhat, Francia	**P:** Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, como *Glycera gigantea*).
Glycera gilbertae Böggemann y Fiege, 2001	Puerto Isabel, Texas, EUA	**G:** EUA y México (como *Glycera* sp. E en Gilbert, 1984; no hay registros adicionales desde su descripción,).
Glycera guatemalensis Böggemann y Fiege, 2001	Puerto San José, Guatemala	**P:** Guatemala (Böggemann & Fiege, 2001); Golfo de california (García-Garza *et al*. 2019).

Glycera lapidum Quatrefages, 1866	Berwick Bay, Inglaterra	**G:** EUA (Böggemann 2002 no incluido en Dean 2012). **P:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado; Hernández-Alcántara *et al*. 2017; Tovar-Hernández *et al*. 2019, listado).
Glycera macrobranchia Moore, 1911	San Diego, California	**B:** México (Böggemann 2002, no incluida en Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004). **P:** El Salvador (Böggemann 2002 no incluida en Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004); México (Ferrando & Méndez 2011).
Glycera mexicana (Chamberlin, 1919)	Pacífico mexicano	**P:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, como *Hemipodus mexicanus*).
Glycera oxycephala Ehlers, 1887[3]	Barbados[4]	**C:** Barbados, Costa Rica, Cuba, Dominica, Española, Estados Unidos, Haiti, Panamá (Dean 2012, listado). **B:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado); Díaz Castañeda & Valenzuela–Solano (2009); Díaz Castañeda *et al*. (2014) como *G. tenuis;* Prado-Navarro *et al*. 2016. **P:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
Glycera pacifica Kinberg, 1866	Eimeo, Society Islands, Oceáno Pacífico	**G:** México (Miranda Salinas *et al*. 2016). **B:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado). **P:** México, Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
Glycera papillosa Grube, 1857[5] (*nomen dubium*)	Chile	**G:** norte del Golfo de México (Gilbert, 1984); México (Domínguez-Castanedo *et al.* 2012). **P:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
Glycera prosobranchia Böggemann y Fiege, 2001	Río Chagres, Fuerte San Lorenzo, Panamá	**C:** Panamá (Dean 2012, listado). **P:** México, Panamá, Costa Rica (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
Glycera robusta Ehlers, 1868	San Francisco y Mendocino, California, EUA	**G:** norte del Golfo de México (Gilbert, 1984) **P:** Costa Rica, México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
Glycera sphyrabrancha Schmarda, 1861[6]	Jamaica	**G:** norte del Golfo de México (Gilbert, 1984). C: Aruba, Belice, Cuba, Curaçao, Estados Unidos, Honduras, Jamaica, Panamá, Tobago, Trinidad, Venezuela (Dean 2012, listado). **P:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, García-Garza *et al*. 2019).
Glycera tesselata Ehlers, 1863	Lussin Piccolo, Croacia	**G:** norte del Golfo de México (Gilbert, 1984). C: Colombia, Cuba, Curaçao, México, Panamá, Puerto Rico, Venezuela (Dean 2012, listado). **B:** México (Díaz-Castañeda & Valenzuela-Solano 2009; Díaz-Castañeda *et al.* 2014; Prado-Navarro *et al.* 2016). **P:** México, Perú, Costa Rica (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado); Tovar-Hernández *et al.* 2019, listado).

Glycera tridactyla Schmarda, 1861	Océano Atlántico	**C:** Trinidad (Dean 2012, listado). **P:** Costa Rica, México, Perú (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, como *Glycera convoluta*); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado).
Glycera unicornis Savigny en Lamarck, 1818	Desconocida	**B:** México (Díaz-Castañeda *et al.* 2014 como *G. rouixii*). **P:** México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado, como *G. rouixii*).
Glycerella magellanica (McIntosh, 1885)	Estrecho de Magallanes	**C:** Barbados (Böggemann 2002 no incluido en Dean 2012).
Hemipodia armata (Hartman, 1950)	Bahía Petatlán, Guerrero, Pacífico mexicano	**C:** Colombia, Costa Rica (Dean 2012, listado). **P:** descripción original.
Hemipodia californiensis (Hartman, 1938)	California, EUA	**C:** Cuba, Venezuela (Dean 2012, listado). **B:** México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado). **P:** México, El Salvador (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
Hemipodia pustatula (Friedrich, 1956)	El Salvador	**C:** Costa Rica (Dean 2012, listado; Dean 2017). **P:** El Salvador, Costa Rica, México, Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, algunos registros contenidos en él como *Hemipodus ciliatus*); Costa Rica (Dean *et al.* 2012).
Hemipodia simplex (Grube, 1857)	Pacífico sur	**C:** EUA (Böggemann 2002 no incluido en Dean 2012). **P:** Costa Rica, México, Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, como *Hemipodus borealis*; México (Cuéllar-Mercado *et al.* 2019); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado); Costa Rica (Sibaja-Cordero *et al.* 2019).

22. Goniadidae Kinberg, 1866

Jesús Angel de León–González, María Elena García–Garza
& María Ana Tovar–Hernández

Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas
jesus.deleongn@uanl.edu.mx

Introducción

Goniadidae incluye a poliquetos excavadores muy activos de cuerpo largo y cilíndrico (Fig. 1A). Se caracterizan por presentar un prostomio cónico y anulado, y una faringe muscular muy distintiva, también larga, cilíndrica, cubierta de papilas (Fig. 1B-D) y equipada con un par de mandíbulas (macrognatos), con numerosas estructuras quitinosas en forma de dientes dispuestos en círculo (micrognatos) (Fig. 1E). La armadura de la faringe puede presentar como peculiaridad, unas hileras laterales de chevrones, que son piezas esclerotizadas y oscuras en forma de "V" (Fig. 1B–E).

La familia presenta una amplia distribución mundial, hallándose en todas las profundidades marinas. Los goniádidos habitan en galerías ya sea de manera temporal o permanente, y son carnívoros (Jumars *et al*. 2015). En algunos goniádidos los ganchos de los macro y micrognatos apuntan hacia atrás (Fig. 1E), por lo que no pueden ser utilizados para cazar a sus presas, pero posiblemente para asegurar a su presa dentro de su galería (Silberstein, 1987).

Por lo general, los goniádidos son confundidos con especies de la familia Glyceridae, por lo que están estrechamente relacionados. Si la faringe está evertida, es fácil distinguir las dos familias, los goniádidos solo tienen un par de mandíbulas (macrognatos) y un número variable de micrognatos dorsales y ventrales dispuestos en círculo (Fig. 1E), y a veces chevrones laterales (Fig. 1C–D), mientras que los glicéridos poseen cuatro mandíbulas dispuestas en cruz, cada una con un alerón que es una placa accesoria y conectadas a las glándulas de veneno (ver capítulo Glyceridae Grube, 1850 de este libro).

Los parapodios son también útiles para distinguir a los goniádidos, por lo general carecen de lóbulos notopodiales en los setígeros anteriores y, en los posteriores generalmente presentan lóbulos bien desarrollados (excepto en *Progoniada*); mientras que en los glicéridos los lóbulos notopodiales están presentes a lo largo del cuerpo en *Glycera* y *Glycerella,* pero *Hemipodia* carece completamente de lóbulos notopodiales.

Sistemática

La primera especie descrita en el grupo fue *Goniada eremita* Audouin y Milne–Edwards, 1833, de Nice, Francia; junto con *Glycera* y *Nephtys,* fue incluida en el grupo denominado "Nereidins non tentaculés". Más tarde, Grube (1850, 1851) estableció la familia Glyceridae como Glycerea, para incluir dos géneros *Glycera* y *Goniada* dentro del suborden Rapacia.

Posteriormente, Kinberg (1866) precisó que había caracteres distintivos de ambos géneros que permitían el reconocimiento de dos familias diferentes, por lo que Goniadidae y Glyceridae deberían separarse. Esta separación fue controversial por un tiempo, pero Hartman (1950) reconoció las familias Glyceridae y Goniadidae destacando los caracteres que las definen actualmente.

Fauchald (1977) agrupó a Glyceridae y Goniadidae dentro de Glyceriformia. Ambas familias se ubican dentro de Phyllodocida (Rouse & Fauchald 1997, Zrzavý *et al*. 2009, Struck *et al*. 2011, Struck 2019), pero también hay hipótesis en las que los goniádidos muestran afinidades con Lumbrineridae y Onuphidae (Rousset *et al*. 2007; Struck *et al*. 2011).

Böggemann (2005) hizo la revisión mundial de la familia, trabajo que sigue siendo la principal obra de referencia en el estudio de estos

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

gusanos hasta nuestros días. Su revisión incluye numerosas especies con amplia distribución. Por ejemplo, *Goniada maculata*, una especie descrita para Prope Hellebaek (Dinamarca), fue registrada en el Atlántico Norte, en el Gran Caribe, en el Mar de Barents, el Mediterráneo, el Atlántico sur, el Mar de Bering, el Pacífico norte y el Pacífico sureste, desde la zona de intermarea hasta los 3859 m de profundidad. Quizá, como ocurre en otras familias, el uso de herramientas moleculares y el estudio detallado de la variabilidad ontogenética permitirá en un futuro definir los límites de las especies de goniádidos y aclarar su distribución.

Actualmente se reconocen 90 especies y 12 géneros; sin embargo, en WoRMS (Read & Fauchald, 2020) no se reconocen nueve especies ni el género *Ophiogoniada* propuestos por Böggemann (2005) pero sí en una versión previa de World Polychaeta Database aún disponible en línea (Read y Fauchald, 2018). Desde que se publicó la primera edición de este capítulo (de León–González & García–Garza 2009), la familia no ha tenido cambios significativos, pues no se han establecido nuevas especies o géneros de goniádidos, ni se han realizado nuevas revisiones. Únicamente existen registros en listados taxonómicos y estudios ecológicos regionales. Para América tropical se han reportado 28 especies en siete géneros (Tabla).

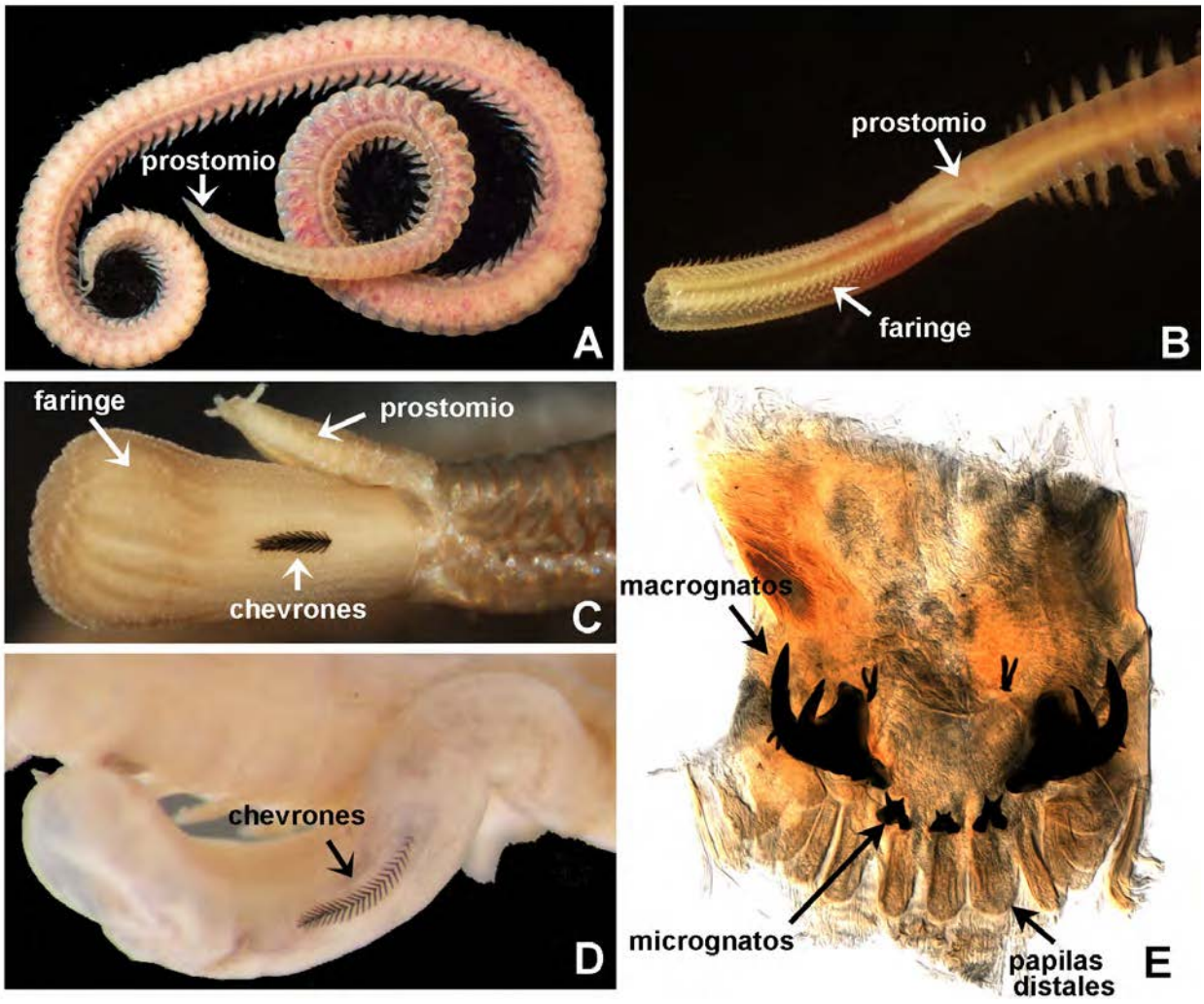


Figura 1. Cuerpo de un goniadido, faringe y estructuras accesorias. A) Cuerpo completo, B–D) prostomios y faringes evertidas, E) macrognatos, micrognatos y papilas distales. Fuentes: A) Geoffrey Read, NIWA, vía Twitter, B) Andre w Mackie, National Museum Wales, vía Twitter, C) Southern California Coastal Water Research vía Encyclopedia of Life, D) Tim Worsfold, APEM Ltd, vía WoRMS, E) D. Drew, Yale Peabody Museum of Natural History via WoRMS.

Morfología

El cuerpo de los goniádidos es alargado y cilíndrico (Fig. 1A). Su talla oscila entre 1 cm hasta 1 m (Böggemann 2005).

Los caracteres más importantes para la identificación de las especies se localizan en la faringe: forma, número y arreglo de los macrognatos y micrognatos, presencia y número de chevrones, la estructura y distribución de las papilas faríngeas, forma de los parapodios en las diferentes regiones del cuerpo, así como el número y forma de lóbulos pre y potsetales, y la forma y posición de las setas.

Región cefálica. El prostomio es cónico y tiene un número variado de anillos, de los cuales el basal tiene un par de órganos nucales y el terminal dos pares de apéndices prostomiales (Fig. 2A). Los órganos nucales consisten en un par de estructuras sensoriales ciliadas epidérmicas, localizadas dorsalmente en la región posterior del prostomio; sin embargo, no son visibles fácilmente en juveniles. Los apéndices prostomiales son considerados junto a los órganos nucales como quimiorreceptores (Whittle & Zahid 1974). Algunas especies pueden presentar un par de ojos subdermales en posición subdistal y/o basal. Esta característica es de importancia taxonómica en algunas especies de *Goniada*, pero en algunos casos estos pueden estar ocultos por el integumento, e inclusive perderse en el estado adulto o desaparecer por efecto de la fijación. El peristomio está limitado al segmento donde se encuentra la abertura oral (Fauchald & Rouse 1997; Rouse y Pleijel 2001).

Faringe. Los goniádidos tienen una faringe muscular fuerte, la cual es eversible, típica del Orden Phyllodocida (Dales 1962; Purschke 1988). La faringe está constituida por un anillo de papilas terminales suaves, macro y/o micrognatos, numerosas papilas faríngeas y algunas veces chevrones adicionales (Figs. 1B–E, 2A–D).

Hartman (1950) dividió la superficie externa de una faringe evertida en áreas bien definidas de la I a la VI (Fig. 2D). Para distinguirlas es necesario visualizar la faringe manteniendo la parte dorsal hacia arriba como se detalla a continuación (Fig. 2D):

Área I: es simple, medio–dorsal, presenta de una a varias hileras de papilas pequeñas y cónicas, en forma de tetera, o cónicas a digitiformes con una placa terminal. *Goniadides* carece de papilas en esta área.

Área II: es pareada y dorso–lateral. Consiste en varias hileras de papilas (3, 5 o 6 hileras) dispuestas en series oblicuas y se numera de la siguiente forma: II–1 (dorsal) hasta la II–6 (lateral).

Área III: es pareada y lateral. Esta tiene entre una a varias hileras de papilas pequeñas, globulares a cónicas, en forma de canoa o rectangulares con picos laterales más o menos desarrollados.

Área IV: es pareada, latero–ventral. Tiene una hilera de papilas pequeñas y cónicas a globulares. Las papilas cónicas tienen una estructura en forma de "pata de pato" en el lado posterior.

Área V: es pareada, ventro–lateral. Tiene una hilera de papilas globulares a redondas, o cónicas con una estructura en forma de "pata de pato", cónicas rectas, y usualmente con puntas bífidas o trífidas en la parte media de la faringe.

Área VI: es simple, medio–ventral. Siempre carece de papilas.

Papilas. Las papilas usualmente son duras, gruesas y esclerotizadas. Presentan depresiones subapicales en forma de taza que contienen paquetes de cilios cortos.

Las papilas distales están bien desarrolladas (Fig. 1E), cada una presenta una hilera de células sensoriales (Hartman 1950). Las papilas que cubren toda la superficie de la faringe son diminutas y presentan formas variadas dependiendo del género o la especie. Es necesario examinar las papilas en cada una de las áreas de la faringe, pues los tipos y formas varían de la zona dorsal a la ventral, tanto como de la zona basal a la terminal. Inclusive, se recomienda revisarlas desde diferentes ángulos, pues su forma puede variar dependiendo de su posición (Fig. 3A1–A3). La revisión de Böggemann (2005) incluye imágenes de las papilas de cada especie en todos los ángulos, por lo que se sugiere su uso.

En *Goniada* se pueden encontrar papilas en forma de corazón con una gran cantidad de variantes (Fig. 3A1, C1) y con márgenes lisos o dentados; en forma de campana (Fig. 3B1–B2, F1–F3); cónicas con el extremo anterior delgado y la base ancha (Fig. 3D1–D2); en forma de corona con hasta 5 dientes superiores; globulares distalmente bífidas; y en forma de "tetera" (Fig. 3E1–E2).

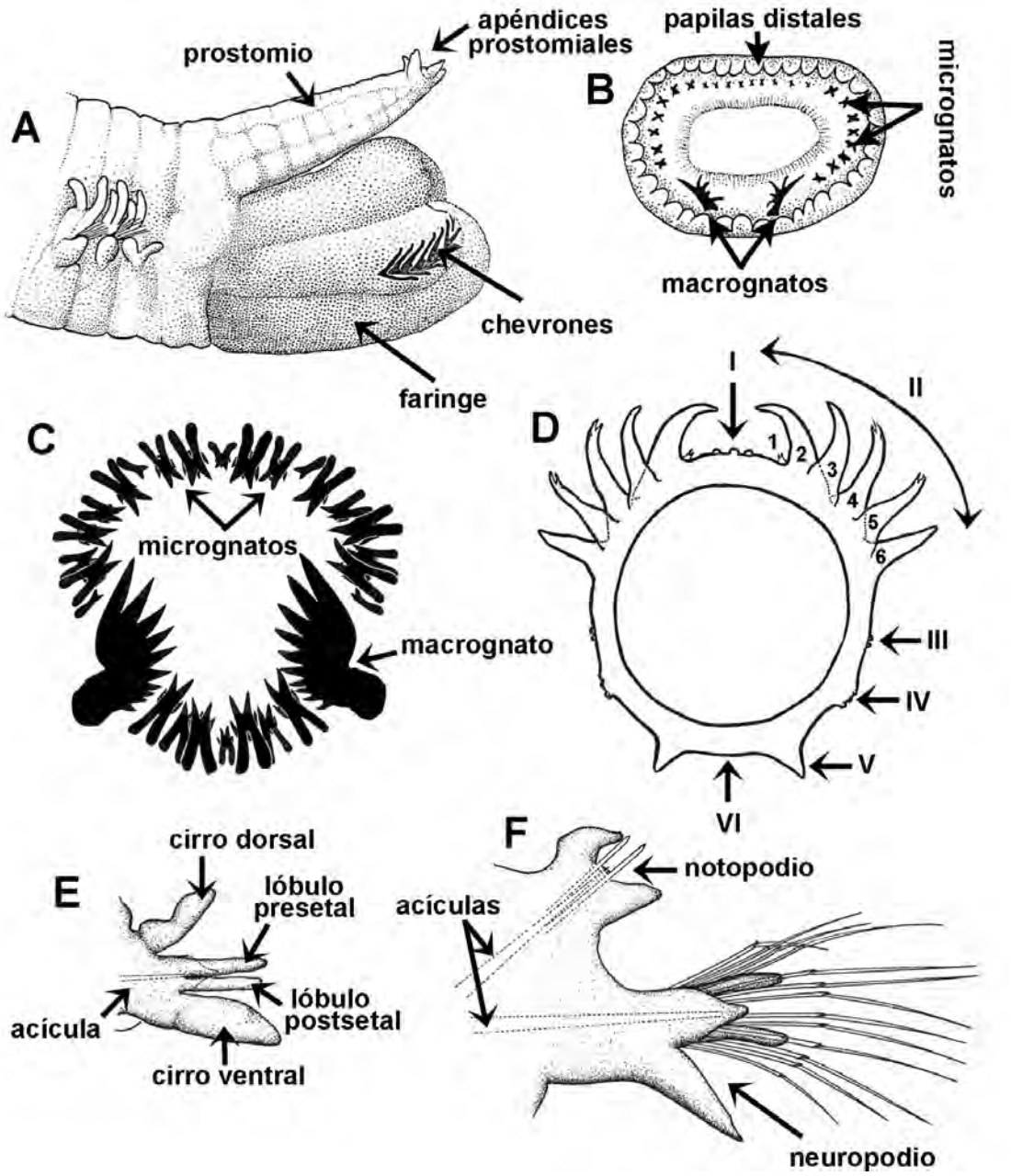


Figura 2. Prostomio, faringe y parápodos en Goniadidae. A) Prostomio y faringe en vista lateral, B) apertura distal de una faringe evertida en vista frontal mostrando la disposición de las papilas distales, macro y micrognatos, C) armadura mostrando los macro y micrognatos dorsales y ventrales, D) zonación de la faringe de acuerdo con Hartman (1950), E) parapodio unirámeo, F) parapodio birrámeo. Modificadas de: A–B) Wilson 2001, C, E–F) Gallardo 1968, D) Hartman 1950.

En *Goniadella* además de las papilas en forma de corazón y distalmente bífidas, se encuentran otras alargadas y ligeramente curvas en forma de gancho (Fig. 4A). *Ophiogoniada* posee pocos tipos de papilas, entre las que se encuentran las redondeadas (Fig. 4B) o en forma de campana (Fig. 3B1, F1), y las que tienen forma de "uña", de dos tipos, cortas y largas (Fig. 4C–D).

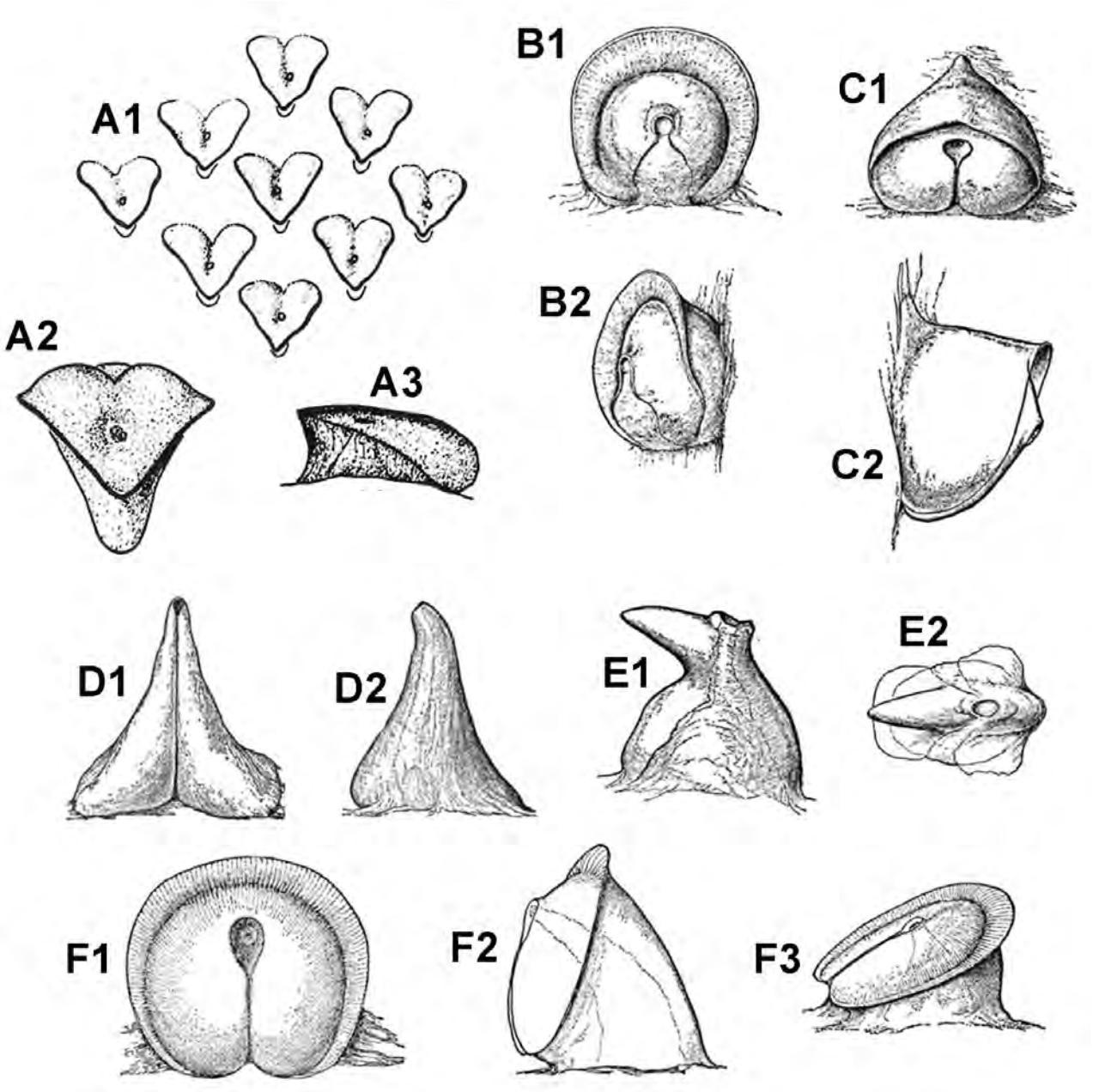


Figura 3. Papilas faríngeas. A) Forma de corazón, A1) vista apical, A2) vista frontal, A3) vista lateral, B) forma de campana, B1) vista frontal, B2) vista lateral, C) forma de corazón, C1) vista apical, C2) vista lateral, D) forma cónica, D1) vista frontal, D2) vista posterior, E) forma de tetera, E1) vista lateral, E2) vista apical, F) forma de campana, F1) vista frontal, F2) vista lateral con la base extendida, F3) vista lateral con la base retraída. Modificadas de: A) Gallardo (1968), B–F) Hartman (1950).

Goniadides, *Bathyglycinde* y *Glycinde* presentan papilas arregladas en 5 a 6 grupos longitudinales bien definidos, destacando los del grupo II que se dividen a su vez en 3 a 6 subgrupos: 3 subgrupos en *Goniadides*, y 6 en *Bathyglycinde* y *Glycinde*; *Bathyglycinde* tiene varios tipos de papilas, entre estos las del área I, donde aparecen algunas pequeñas tridentadas (Fig. 4E), y pedunculadas con una proyección distal en forma de placa (Fig. 4H, I). El área IV de algunas especies de *Glycinde* presenta papilas con proyecciones distales en forma de "pata de pato" con pedúnculo o sin él (Fig. 4J, K). El área V posee a su vez, varios tipos de papilas, las descritas anteriormente en forma de "pata de pato", algunas bidentadas con la base amplia (Fig. 4L) y, triangulares con la base muy amplia (Fig. 4M).

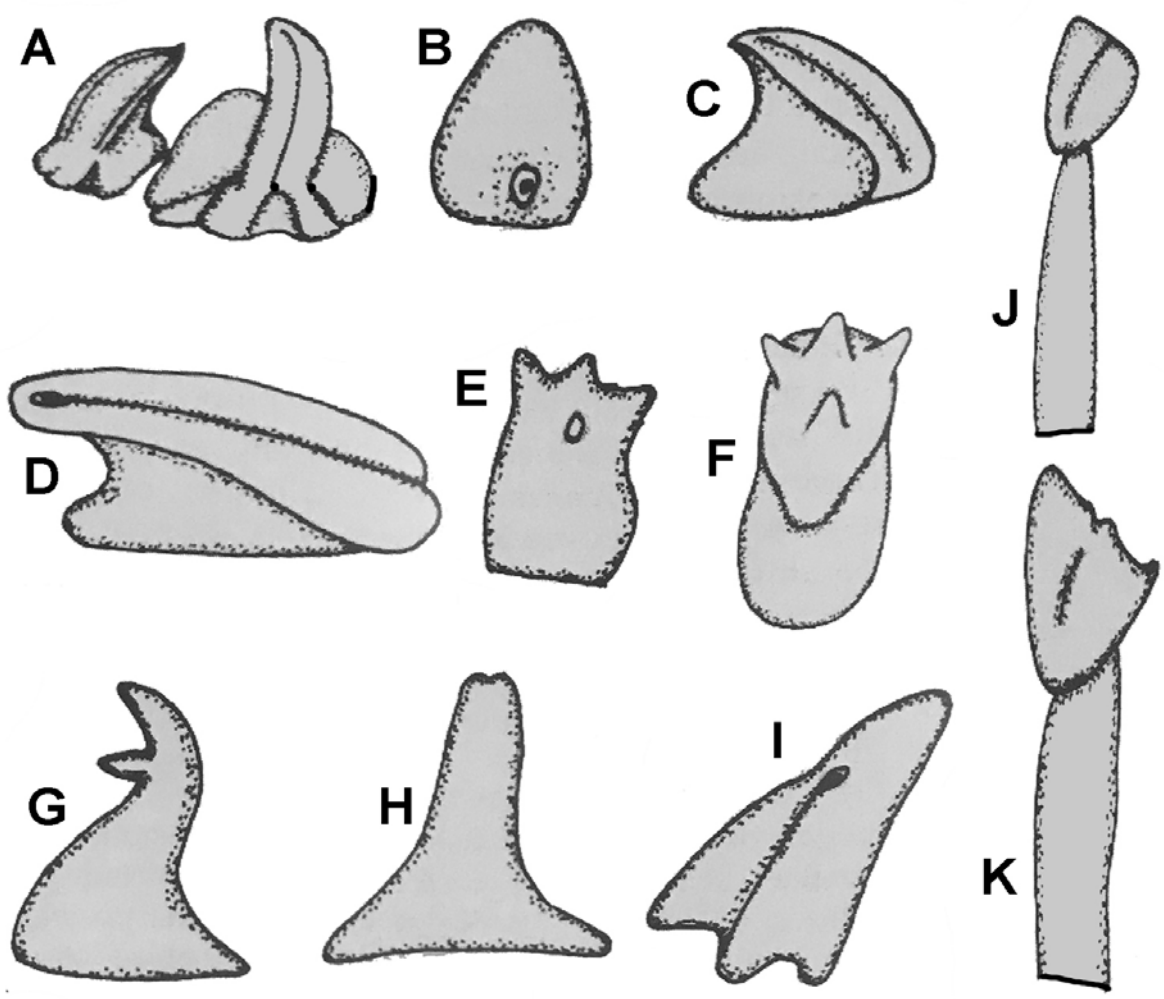


Figura 4. Tipos de papilas. A) en forma de gancho, B) oval, blobular a redondeada, C) uña corta, D) uña larga, E) tridentada, F) pedunculada en forma de pata de pato, G) bidentada con base amplia, H) triangular con base amplia, I) en forma de pata de pato sin pedúnculo, J–K) pedunculadas. Modificadas de: de León–González & García–Garza 2009.

Mandíbulas. Las mandíbulas presentan una coloración café a negro dependiendo del grado de madurez del espécimen y pueden ser observadas aunque la faringe no esté completamente evertida, ya que la pared del cuerpo de los goniádidos es más o menos trasparente, pero para la identificación es necesario diseccionarlas en caso de que este invertida.

Macrognatos y micrognatos. Las mandíbulas presentan un par de macrognatos (Fig. 5N) que tienen una zona basal embebida en el tejido de la farínge, y un número variable de micrognatos (Figs. 1E, 2B–C). Los macrognatos presentan dientes de diferente tamaño. Los micrognatos aumentan en número de acuerdo con el tamaño del ejemplar. Además, en algunos géneros se localizan líneas laterales de chevrones, cada uno en forma de "V" (Figs. 1C–D, 2A, 5O–Q).

Los micrognatos consisten de una pieza (simples) (Fig. 5A–I) o de dos piezas (compuestos) (Fig. 5J–M) y están dispuestos en una o varias hileras, formando un arco ventral y/o uno dorsal. La parte basal de los micrognatos está anclada al tejido mientras que las puntas están proyectadas hacia afuera. Por lo general el tamaño de los micrognatos decrece hacia la parte distal de la faringe cuando hay más de una hilera. El arco ventral de los micrognatos está ausente en algunas de las especies de *Bathyglycinde*, *Glycinde* y *Goniadides*. En algunas especies, el número de micrognatos puede presentar variación que podría ser dependiente de la edad de los especímenes.

Los micrognatos simples tienen formas bidentadas (en forma de "V" con dientes delgados o gruesos) (Fig. 5A–B, F), tridentadas (Fig. 5C), tetradentadas (Fig. 5D), en forma de corona (Fig. 5E), en forma de "X" (Fig. 5G), de "Y" invertida con puntas bífidas (Fig. 5H) o con forma de bastón con puntas bífidas (Fig. 5I). Algunas especies presentan en el arco dorsal cuatro pequeños micrognatos en forma de bastón, otros en forma de "H" o de "X".

Los micrognatos compuestos presentan una pieza mayor en forma de "H" (Fig. 5J), "W" o "VV" dependiendo del número de cúspides que presenten, y de una pieza pequeña. Las piezas pequeñas tienen diferentes formas: con dos cúspides en forma de "v" (Fig. 5K), tres cúspides en forma de "w" (Fig. 5J, L) o cuatro cúspides en forma "vv" (Fig. 5M). Böggemann (2005) utilizó fórmulas para describir el arreglo y la forma de los micrognatos compuestos, por ejemplo: "H+v" (Fig. 5K), "H+w" (Fig. 5J, L), "H+vv" (Fig. 5M), "W+v/w/vv" o "VV+v/w/vv".

Chevrones. Los chevrones son una serie de placas obscuras en forma de "V" (Fig. 1C–D), pueden ser visibles a través de la pared del cuerpo; estas estructuras están involucradas en la captura de la presa. Se presentan sólo en los géneros *Goniada*, *Goniadella* y *Progoniada*. En la mayoría de las especies la forma de los chevrones es similar (Fig. 5O–Q), por lo cual no es un carácter distintivo, aunque no se ha evaluado su variabilidad de acuerdo con la ontogenia.

Segmentos. El cuerpo presenta numerosos segmentos que pueden ser uni, bi o trianulados. En *Goniadopsis* hay tubérculos distintivos dorsalmente a cada lado de los segmentos de la región media del cuerpo.

Cada segmento tiene usualmente un par de parapodios y setas asociadas bien desarrolladas en la parte media del cuerpo. Las estructuras parapodiales del primer segmento a menudo difieren en forma y tamaño de los siguientes. En numerosas especies el primer segmento es apodo y aqueto, con solo un par de pequeños cirros laterales que se presentan generalmente en organismos juveniles.

El cuerpo está dividido en una región anterior con parapodios unirrámeos (Fig. 2E), seguida de una región posterior con parapodios birrámeos (Fig. 2F) o subbirrámeos, a excepción de *Progoniada*, el cual tiene parapodios unirrámeos a lo largo del cuerpo. Pueden presentar una región media transicional con cambios graduales en los parapodios. Todos los parapodios tienen cirros dorsales y ventrales insertos en la base (Fig. 2E).

Parapodios. Presentan parapodios unirrámeos (Fig. 2E), subbirrámeos y/o birrámeos (Fig. 2F). El cambio puede ser abrupto entre los diferentes tipos, o presentarse una región media transicional que puede tener cambios graduales.

Los parapodios unirrámeos consisten de un cirro dorsal, un neuropodio con una acícula simple, uno o dos lóbulos presetales y un lóbulo potsetal, así como un cirro ventral (Fig. 2E). Los parapodios birrámeos tienen una acícula adicional en el notopodio, con sólo un lóbulo, o se encuentra subdividido en un lóbulo pre y postsetal en especímenes mayores (Fig. 2F). En el parapodio subbirrámeo el lóbulo notopodial está ausente y el notopodio está representado únicamente por una acícula y una seta.

Setas. Las setas no presentan gran diversidad, pero la forma y arreglo de los diferentes tipos son de

importancia genérica. Las notosetas forman fascículos más o menos densos de setas capilares simples que son delgadas, rectas o ligeramente curveadas (Fig. 6A), o setas aciculares, que en las especies de *Glycinde* son robustas y distalmente curvas (Fig. 6E–F). Las neurosetas son compuestas: espinígeros (Fig. 6C), falcígeros (Fig. 6D) y setas tipo "lira" (Fig. 6H).

Consideraciones para este capítulo

La tabla contiene los nombres de las especies registradas para América tropical hasta el primer trimestre de 2020, su localidad tipo (tan completa y específica como citada en la literatura original) y los registros de acuerdo a cada una de las ecorregiones: Costa occidental de Baja California (B), Pacífico oriental tropical (P), Golfo de México (G), Gran Caribe (C), (Q) indica un registro cuestionable.

La gran mayoría de las referencias de las especies reportadas en América tropical se encuentran en las compilaciones de Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa (2004) para el POT y algunas para la PC; Dean (2012) para el GC; Fauchald *et al*. (2009) para el Golfo de México, aquí considerado dentro del GC; Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo (2014) y Tovar–Hernández *et al*. 2019 para el golfo de California (POT).

Clave a géneros
Modificada de Böggemann (2005)

1 Faringe con chevrones (Fig. 1C–D) **2**
– Faringe sin chevrones **4**

2(1) Neuropodios con falcígeros (Fig. 6D) y espinígeros (Fig. 6B–C); parapodios birrámeos (Fig. 2F) o subbirrámeos y / o unirrámeos (Fig. 2E) **3**
– Usualmente todos los neuropodios con espinígeros (Fig. 6B–C); parapodios unirrámeos anteriores y birrámeos posteriores ..... *Goniada* Audouin & H Milne-Edwards, 1833

3(2) Parapodios birrámeos (Fig. 2F) o subbirrámeos ..... *Goniadella* Hartman, 1950
– Todos los parapodios unirrámeos (Fig. 2E) .....
..... *Progoniada* Hartman, 1965 … *P. regularis* Hartman, 1965 (C)

4(1) Papilas faríngeas muy similares, en arreglo irregular; neurosetas en forma de "lira" (Fig. 6H) … *Ophiogoniada* Böggemann, 2005 *O. lyra* (Granados–Barba & Solís Weiss, 1997)[1] (G)
– Papilas faríngeas de diferentes tipos, en arreglos longitudinalmente notorios: neurosetas de otro tipo **5**

5(4) Con parapodios birrámeos (Fig. 2F); notosetas capilares o aciculares **6**
– Con parapodios subbirrámeos; notosetas aciculares retas o ligeramente curvas .....
..... *Goniadides* Hartman–Schröder, 1960

6(5) Notosetas capilares (Fig. 6A) ..... *Bathyglycinde* Fauchald, 1972
- Notosetas aciculares rectas o curvas (Fig. 6E–F)..... *Glycinde* Müller, 1858

Comentario
1)*Ophiogoniada* fue establecido por Böggemann (2005) para *Ophioglycera lyra* Granados–Barba & Solís-Weiss, 1997, descrita para la sonda de Campeche (Golfo de México), reportada además por Böggemann (2005) para Alabama, Louisiana y Texas (Estados Unidos). *Ophiogoniadida* no es incluido en WoRMS (Read & Fauchald 2020).

Bathyglycinde **Fauchald, 1972**

1 Parapodios posteriores con dos lóbulos presetales neuropodiales; área faríngea II con 5 líneas de papilas **2**
– Parapodios posteriores con solo un lóbulo presetal neuropodial; área faríngea II con 6 líneas de papilas ..... *B. profunda* (Hartman & Fauchald, 1971)[1] (C)

2(1) Faringe con numerosos micrognatos dorsales **3**
– Faringe con 6 micrognatos dorsales compuestos (H+v) (Fig. 5K); con 19–20 setígeros unirrámeos ..... *B. mexicana* Fauchald, 1972 (P)

3(2) Prostomio con cuatro anillos irregulares poco notorios; 24–32 setígeros unirrámeos .... *B. lindbergi* (Uschakov, 1955) (P)
– Prostomio sin anillos, con un par de surcos laterales longitudinales; 36–38 setígeros unirrámeos ..... *B. stepaniantsae* (Averinev, 1972) (P)

Comentario

1) *Bathyglycinde profunda* fue originalmente descrita en el género *Glycinde*, se recolectó en aguas profundas del Atlántico entre 1500 y 5023 m de profundidad, en el norte de Bermuda y el Noreste de Brasil (Hartman & Fauchald, 1971; Rizzo & Amaral, 2004).

Glycinde **Müller, 1858**

1 Área faríngea V con una línea de papilas en forma de huella de "pata de pato"(Fig. 4I) **2**
– Área faríngea V con una línea de papilas cónicas (Fig. 3D1–D2) **3**

2(1) Área II–I con papilas cortas unidentadas de base amplia; 4–28 micrognatos dorsales en forma H+v / w (Fig. 5K-L), sin micrognatos ventrales .... *G. multidens* Müller en Grube, 1859[1] (G, P)
– Área II–I con papilas tridentadas (Fig. 4E); 4–40 micrognatos dorsales en forma H+v / w (Fig. 5K-L); 0–8 micrognatos ventrales en forma H+v / w ..... *G. picta* Berkeley, 1927[2] (P)

3(1) Con 26–32 setígeros unirrámeos; área I con tres líneas de papilas pequeñas en forma de "tetera" (Fig. 3E1) ..... *G. armigera* Moore, 1911 (C, B, P)
– Con 33–40 setígeros unirrámeos; rea I con una línea de papilas pequeñas en forma de "tetera" (Fig. 3E1) ..... *G. nordmanni* (Malmgren, 1866)[3] (G)

Comentarios

1) *Glycinde pacifica* Monro, 1928 descrita para el Pacífico de Panamá y *Glycinde solitaria* (Webster, 1879) descrita para Cabo Cod y Cabo Hatteras (EUA) fueron sinonimizadas con *G. multidens* Müller en Grube, 1858 por Böggemann (2005).
2) Böggemann (2005) revisó los materiales tipo de *Glycinde picta* y determinó que son idénticos a *G. polygnatha* Hartman, 1950, incluyendo los de *G. paucignatha* Hartmann–Schröder, 1959 para El Salvador, por lo que ambas especies son sinónimos menores de *G. picta*.
3) *Goniada oculata* Treadwell, 1901, descrita para Puerto Rico, fue sinonimizada con *Glycinde nordmanni* (Malmgren, 1866) por Böggemann (2005).

Goniada **Audouin y Milne-Edwards, 1833**

1 Notoseta acicular simple (no geniculada) (Fig. 6G) **2**
– Notoseta capilar (Fig. 6A) **7**

2(1) Notosetas aciculares situadas entre el cirro dorsal y el notopodio **3**
– Notosetas aciculares insertas de otro modo **5**

3(2) Con 41–150 pares de chevrones, con 33–40 setígeros unirrámeos; prostomio formado por 8 –10 anillos ..... *G. multidentata* Arwidsson, 1899 (C)
– Menos de 30 pares de chevrones **4**

4(3) Macrognatos con 4 a 5 dientes; con 5–27 micrognatos dorsales de forma H+v/w y 4 alargados con punta bífida, 1–10 ventrales H+v/w; notopodio disminuye su tamaño hasta desaparecer en los parapodios posteriores; 39–55 setígeros unirrámeos, con algunas papilas cónicas a globulares con punta bífida (Fig. 5I) ..... *G. bifida* Böggemann, 2005 (G)
– Macrognatos con 3 a 6 dientes; con 4–35 micrognatos dorsales de forma H+v/w, 0–30 ventrales H+v/w; arco dorsal en ocasiones con 4 micrognatos largos con punta bífida. Notopodio presente a lo largo del cuerpo; 46–69 setígeros unirrámeos, papilas faríngeas sin el extremo superior bífido ..... *G. emerita* Audouin & H Milne–Edwards, 1833 (C)

5(2) Con 68–80 pares de chevrones; 34–52 setígeros unirrámeos; 3–6 macrognatos; con 8–21 micrognatos dorsales H+v/w, los ventrales 5–12 H+v/w .... *G. multidentopsis* Perkins, 1980 (G)
– Menos de 30 pares de chevrones, notoseta acicular inserta dorsal al cirro dorsal, entre el cirro dorsal y el notopodio, y abajo del notopodio **6**

6(5) Prostomio con 11 anillos; papilas faríngeas ventrales pequeñas, en forma de corazón (Fig. 3A1) a globulares (Fig. 4B) ..... *G. acicula* Hartman, 1940 (G, C, B, P)
– Prostomio con 9–10 anillos; papilas faríngeas ventrales cónicas a globulares con punta bífida ..... *G. teres* Treadwell, 1931 (G, C, P)

7(1) Papilas faríngeas distales grandes en forma de cono **8**
– Todas las papilas faríngeas pequeñas **9**

8(7) Papilas faríngeas cónicas más o menos rectas; cirro dorsal foliáceo .... *G. foliacea* Moore, 1903[1] (B, P)
– Papilas faríngeas cónicas con protuberancia distal; cirro dorsal digitiforme en parapodios anteriores y posteriores, los medios triangulares .... *G. echinulata* Grube, 1870[2]: (G, C, B, P)

9(7) Micrognatos dorsales en forma de bastón con punta bífida (Fig. 5I) **10**
– Micrognatos dorsales compuestos en forma de H+v/w y algunos pequeños en forma de H o X (Fig. 5G)..... **13**

10(9) Lóbulo neuropodial presetal inferior desde el setígero 2–7 ..... **11**
– Lóbulo neuropodial presetal inferior desde el setígero 14–51 ..... **12**

11(10) Notopodio con un solo lóbulo, parte anterior del prostomio cónico; con 4–6 pares de chevrones; 4 micrognatos dorsales simples, el par superior recto, el inferior en forma de "Y" invertida (Fig. 5H), ambas con la punta bífida ..... *G. virgini* Kinberg, 1866 (G)
– Notopodio formado por un lóbulo pre y postsetal, parte anterior del prostomio recto; con 4–20 pares de chevrones; 4 micrognatos dorsales simples todos en forma de "Y" invertida con la punta bífida ..... *G. brunnea* Treadwell, 1906 (G, B, P)

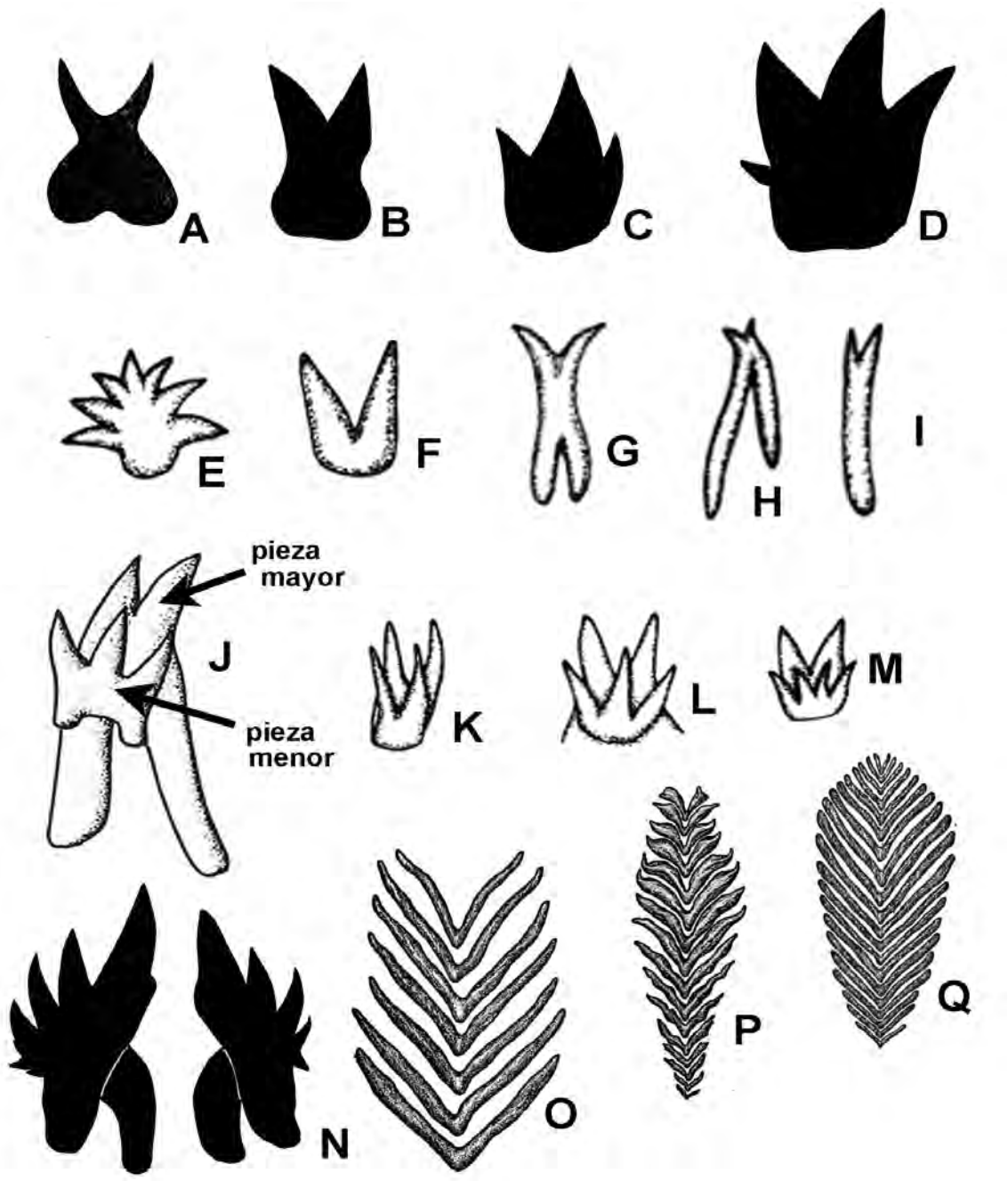


Figura 5. Micro, macrognatos y chevrones. A–I) Micrognatos simples, J–M) micrognatos compuestos, A) bidentado con dientes delgados (o en forma de "V"), B) bidentado con dientes gruesos (o en forma de "V"), C) tridentado, D) tetradentado, E) en forma de corona, F) bidentado o en forma de "V", G) en forma de "X", H) en forma de "Y" inversa, I) en forma de bastón con punta bífida, J) forma H+w, K) forma H+v, L) forma H+w, M) forma H+vv, N) par de macrognatos, O–P) chevrones. Modificadas de: A–D, J, N) Gallardo (1968); E–I, K–M) de León–González & García–Garza (2009); O–Q) Hartman (1950).

12(10) Con 23–33 setígeros unirrámeos; 7–15 pares de chevrones; 1–5 micrognatos compuestos en forma de H–v / w, las externas usualmente W o V+v / w .... *G. crudelis* (Kinberg, 1866) (G, P)
– Con 31–51 setígeros unirrámeos; 3–11 pares de chevrones; 0–5 micrognatos ventrales compuestos en forma de H+v / w / vv, algunos W o vv+v / w / vv .... *G. maculata* Örsted, 1843 (C, B, P)

13(9) Con 29–38 setígeros unirrámeos, cirro dorsal digitiforme en todos los parapodios .... *G. norvegica* Örsted, 1845 (G)
– Con 45–69 setígeros unirrámeos, cirro dorsal digitiforme anterior y posterior, en parapodios medios triangular ..... *G. vorax (*Kinberg, 1866) (G)

Comentarios

1) *Goniada foliacea* fue referida al género *Ophioglycera* por Hartman (1950) con base a la ausencia de chevrones; Böggemann (2005) revisó el material tipo y adicional y encontró unas pequeñas placas quitinosas con chevrones en forma de corazón, por lo que la mantuvo en el género *Goniada*. Además, Böggemann (2005) sinonimizó *Goniada annulata* Moore, 1905, descrita de Alaska con *G. foliacea*, teniendo esta última prioridad.
2) *Goniada littorea* Hartman, 1950, una especie descrita para el Sur de California, fue referida a *G. echinulata* Grube, 1870 por Böggemann (2005).

Goniadella **Hartman, 1950**[1]

1 Con 12–13 setígeros unirrámeos; 5–11 micrognatos dorsales con fórmula H–h+v, 1–3 micrognatos ventrales con fórmula H+w; 6–24 chevrones .... *G. katherineae* Böggemann, 2005 (G, C)
- Con más de 19 setígeros unirrámeos, micrognatos dorsales con fórmula H+v / w, o H+v **2**

2(1) Con 19–20 setígeros unirrámeos, 13–17 micrognatos dorsales con fórmula H+v / w, 3 micrognatos ventrales H+w; 13–22 chevrones ..... *G. revizee* Rizzo y Amaral, 2004 (C)
- Con 26–30 setígeros unirrámeos; 4–15 micrognatos dorsales con fórmula H+v; 0–3 micrognatos ventrales con fórmula H+v / w; 4–32 chevrones .... *G. gracilis* (Verrill, 1873) (P)

Comentario

1) La única diferencia entre las tres especies incluidas en la clave es el número de parapodios unirrámeos, los demás caracteres presentan rangos sobrelapados.

Goniadides **Hartmann–Schröder, 1960**

1 Notosetas aciculares más o menos rectas; 12 a 31 setígeros unirrámeos; sin micrognatos ventrales ..... *G. falcigera* Hartmann–Schröder, 1962 (P)
– Notosetas aciculares con punta curva; 7–9 setígeros unirrámeos; 0–3 micrognatos ventrales ..... *G. carolinae* Day, 1973 (G, C)

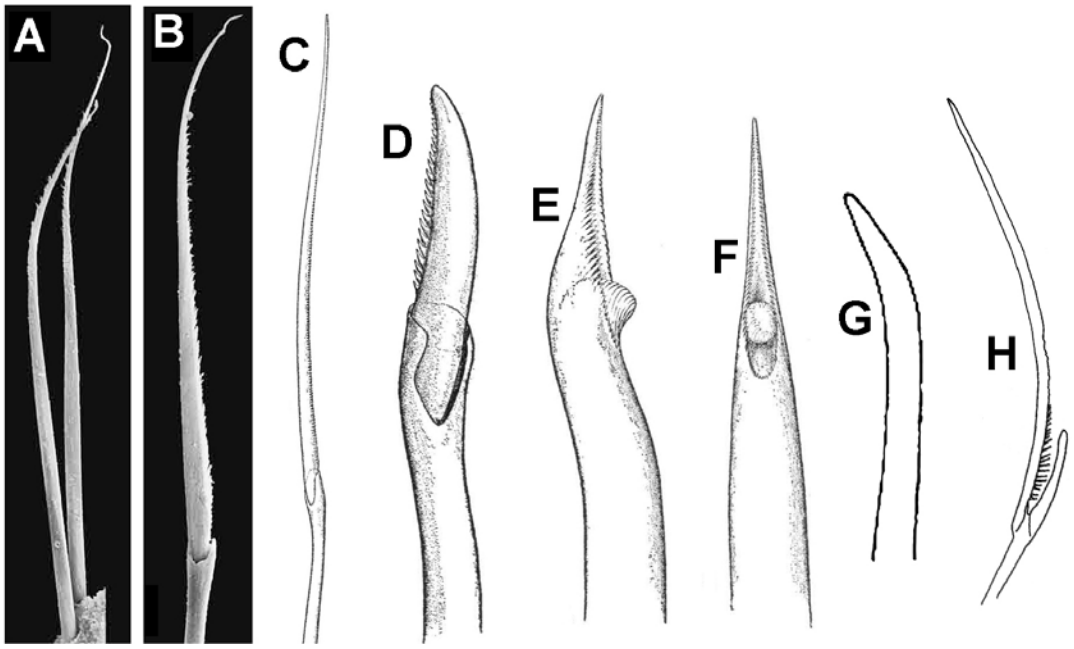


Figura 6. Setas en Goniadidae. A) Notosetas capilares en *Bathyglycinde*, B–C) neuroespinígeros, D) falcígero en *Goniadella*, E–F) notosetas aciculares en *Glycinde*, G) notoseta acicular en *Goniada*, H) neuroseta en forma de "lira" en *Ophiogoniada*. Modificadas de: A–B) Böggemann (2009), C–F) Hartman (1950), G) Hartman (1940); H) Granados-Barba & Solís-Weiss (1997).

Agradecimientos

Esta edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT–CONACYT (A3–S–73811). Agradecemos las sugerencias de Alexandra E. Rizzo (Rio de Janeiro State University) y de Yasmín Dávila-Jiménez (Cinvestav Mérida).

Referencias

Arwidsson I. 1899. Studien über die Familien Glyceridae und Goniadidae. Bergens Museums Aarbog 1898(11):1–69.

Audouin JV & Milne Edwards H. 1833. [Part 3.] Classification des Annélides et description de celles qui habitent les côtes de la France. Ann Sci Nat, Paris (series 1) 29:195–269.

Averincev VG. 1972. Benthic polychaetes Errantia from the Antarctic and Subantarctic collected by the Soviet Antarctic Expedition]. Issl fauny morei. Zool Inst Akad Nauk USSR 11(19):88–292.

Berkeley E. 1927. Polychaetous annelids from the Nanaimo district. Part 3. Leodicidae to Spionidae. Contr Can Biol Fish 3(17):407–422.

Böggemann M. 2005. Revision of the Goniadidae (Annelida, Polychaeta). Ab Natur Ver Hamb 39:1–354.

Böggemann M. 2009. Polychaetes (Annelida) of the abyssal SE Atlantic. Org Div y Evol 9:251–428.

Dales RP. 1962. The polychaete stomodeum and the inter–relationships of the families of Polychaeta. Proc Zool Soc London 139(3):389–428.

Day JH. 1973. New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA Technical Reports, Ser. Nat Mar Fish Serv Circulars 375:1–140.

de León–González JA & García–Garza ME. 2009. 20 Goniadidae Kinberg, 1866 *In*: Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y de América Tropical. De León–González JA, JR Bastida–Zavala, LF Carrera–Parra, ME García–Garza, A Peña–Rivera, SI Salazar–Vallejo y V. Solís–Weiss (Eds). UANL, Monterrey, México. I:217–225.

Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596:1–86.

Díaz–Castañeda V, de León–González JA & Solana–Arellano E. 2014. Biodiversity of polychaete assemblages in a highly productive lagoon located in Baja California Sur, Mexico. Proc Biol Soc Wash 127(2):406–422.

Díaz-Castañeda V & Valenzuela-Solano S. 2009. Polychaete fauna in the vicinity of bluefin tuna sea–

cages in Ensenada, Baja California, Mexico. Zoosymposia 2:505–526.
Domínguez–Castanedo N, Hernández–Alcántara P, Solís–Weiss V & Granados Barba A. 2012. Distribution of polychaete feeding guilds in sedimentary environments of the Campeche Bank, Southern Gulf of Mexico. Helg Mar Res 66:469–478.
Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monographs in Mar Biol 7:1–575.
Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. Nat Hist Mus Los Angeles Co, Sci Ser 28:1–188.
Fauchald K, Granados–Barba A & Solís–Weiss V. 2009. 37 Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico. *In*: Felder DL y DK Camp (eds) Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota. Vol 1 Biodiversity. Texas AyM University Press.
Fauchald K & Rouse GW. 1997. Polychaete systematics: past and present. Zool Scrip 26:71–138.
Gallardo VA. 1968 (1967). Polychaeta from the Bay of Nha Trang, South Viet Nam. *Naga Report.* 4(3):35–279.
Granados-Barba A & Solís-Weiss V. 1997. The polychaetous annelids from oil platforms areas in the southeastern Gulf of Mexico: Phyllodocidae, Glyceridae, Goniadidae, Hesionidae, and Pilargidae, with description of *Ophioglycera lyra*, a new species, and comments on *Goniada distorta* Moore and *Scoloplos texana* Maciolek y Holland. Proc Biol Soc Wash 110(3):457–470.
Grube AE. 1850. Die Familien der Anneliden. Archiv für Naturgesch Jahrgang Berlin 16(1):249–364.
Grube AE. 1851. Die Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. Ein systematischer Versuch Berlin, 164 pp.
Grube E. 1870. Bemerkungen über die Familie der Glycereen. Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur Breslau 47:56–68.
Hartman O. 1940. Polychaetous annelids. Part II. Chrysopetalidae to Goniadidae. Allan Hancock Pac Exped 7(3):173–287.
Hartman O. 1950. Goniadidae, Glyceridae and Nephtyidae. Allan Hancock Pac Exped 15:1–181.
Hartman O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Occ Papers Allan Hancock Found 28:1–384.
Hartman O & Fauchald K. 1971. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas Part II. Allan Hancock Monogr Mar Biol, Los Angeles, California 6:1–327.
Hartmann-Schröder G. 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beiträge zur Neotropischen Fauna Jena 1(2):69–183.
Hartmann-Schröder G. 1960. Polychaeten aus dem Roten Meer. Kieler Meeresforschungen 16(1):69–125.
Hartmann-Schröder G. 1962. Zweiter Beitrag zur Polychaetenfauna von Peru. Kieler Meeresforschungen 18(1):109–147.
Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7:497–520.
Kinberg JGH. 1866. Annulata Nova. Continuatio. *Öfversigt af Königlich Vetenskapsakademiens förhandlingar, Stockholm* 22(4):239–258.
Malmgren AJ. 1866. Nordiska Hafs-Annulater. *Öfversigt af Königlich Vetenskapsakademiens förhandlingar, Stockholm* 22(5):355–410.
Monro CCA. 1928. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–16. XLV. On the polychaeta collected by Dr. Th. Mortensen off the coast of Panama. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Köbenhavn 85:75–103.
Moore JP. 1903. Polychaeta from the coastal slope of Japan and from Kamchatka and Bering Sea. Proc Acad Nat Sci Phil 55:401–490.
Moore JP. 1905. New species of Polychaeta from the North Pacific, chiefly from Alaskan waters. Proc Acad Nat Sci Phil 57: 525–554.
Moore JP. 1911. The polychaetous annelids dredged by the U.S.S. "Albatross" off the coast of Southern California in 1904. III. Euphrosynidae to Goniadidae Proc Acad Nat Sci Phil. 63:234–318.
Müller F. 1858. Einiges über die Annelidenfauna der Insel Santa Catharina an der brasilianischen Küste. Archiv für Naturg Berlin 24(1):211–220.
Örsted AS. 1843. Annulatorum danicorum conspectus. Auctore A.S. Örsted. Fasc. I. Maricolæ. (Quæstio ab universitate Hafniensi ad solvendum proposita et proemio ornata).
Örsted AS. 1845. Fortegnelse over Dyr, samlede i Christianiafjord ved Drøbak fra 21–24 Juli, 1844. *Naturhistorisk Tidsskrift, Kjøbenhavn*. Ser. 2, 1:400–427.
Perkins TH. 1980. Review of the species previously referred to *Ceratonereis mirabilis*, and descriptions of new species of *Ceratonereis*, *Nephtys*, and *Goniada* (Polychaeta. Proc Biol Soc Wash 93(1):1–49.
Prado–Navarro A, Díaz–Castañeda V, Leija–Tristán A & de León–González JA. 2016. Composición y estructura de las comunidades de poliquetos (Annelida) asociadas a fondos blandos de la costa occidental de la península de Baja California, México. Rev Mex Biod 87:74–85.
Purschke G. 1988. Pharynx; pp 177–197 *In:* The Ultrastructure of the Polychaeta. W Westheide W y CO Hermans (eds.). Microfauna Marina 4, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
Read G & Fauchald K. (Ed.) 2018. World Polychaeta database. *Ophiogoniada* Böggemann, 2005. Accessed at:
http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetailsyid=240602 on 2020-02-19

Read G & Fauchald K. (Ed.) 2020. World Polychaeta database. Goniadidae Kinberg, 1866. Accessed through: World Register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetailsyid=953 on 2020–01–16

Reish DJ. 1963. A quantitative study of the benthic polychaetous annelids of Bahia de San Quintin, Baja California. Pac Nat 3(14):399–436.

Rizzo AE & Amaral ACZ. 2004. *Bathyglycinde profunda* (Hartman y Fauchald) (Polychaeta, Goniadidae): new combination. Rev Bras Zool 21(4):937–942.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scrip 26(2):139–204.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ. Press, Oxford, 354 pp.

Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistics 23:41–63.

Salazar–Vallejo SI & Londoño–Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol Ser Zool UNAM 75(1):9–97.

Silberstein M. 1987. Feeding ecology of the polychaete worm *Glycinde polygnatha* Hartman 1950, an infaunal predator, with notes on life history. Ms thesis. San José, California. San José State University.

Struck T. 2019. 2 Phylogeny. *In*: Annelida, Handbook of Zoology, Vol. 1, Basal groups and Pleisto–Annelida, Sedentaria I. Purschke G, Böggemann M, y Westheide W (eds). De Gruyter, Germany.

Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S & Hösel C 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 470:95–8.

Tovar–Hernández MA, Salazar–Silva P & de León–González JA. 2019. Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. Rev Mex Biod 90:e902764.

Treadwell AL. 1901 (1902). The Polychaetous annelids of Porto Rico. Bull US Fish Comm. 20(2):181–210.

Treadwell AL. 1906. Polychaetous annelids of the Hawaiian Islands collected by the steamer Albatross in 1902. Bull US Fish Comm 23(3):1145–1181.

Treadwell AL. 1931. New species of polychaetous annelids from California, Mexico, Porto Rico, and Jamaica. Am Mus Nov 482:1–7.

Uschakov PV 1955. Monogoshchetinkovye chervi dal'nevostochnykh morei U.S.S.R. 1–445. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. Moscow y Leningrad.

Verrill AE. 1873. XVIII. Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. *Report on the condition of the sea fisheries of the south coast of New England* 1:295–778.

Villalobos Guerrero TF & Molina–Acevedo IC. 2014. Lista de especies y estado del conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta de Sinaloa, Golfo de California. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela 53(1):79–109.

Webster HE. 1879. Annelida Chaetopoda of New Jersey. NY State Mus Nat Hist, Annual Report 32:101–128.

Whittle AC & Zahid ZR 1974 Fine structure of nuchal organs in some errant polychaetous annelids. J Morph 144(1):167–184.

Wilson RS. 2000. Family Goniadidae En: Beesley PL, Ross GJ. y Glasby C. (Eds). Polychaetes y Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia Vol. 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing: Melbourne, xii, 465 pp.

Zrzavý J, Říha P, Piálek L & Janouškovec J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evol Biol 9:189, 14 pp.

TABLA. Especies de Goniadidae registradas en América tropical

ESPECIE	LOCALIDAD TIPO	REGISTROS
Bathyglycinde lindbergi(1)	Mar de Okhotsk, Rusia	**P:** México (Fauchald, 1972 como *B. cedroensis*[1]); Costa Rica, Colombia, Perú (Böggemann 2005).
Bathyglycinde mexicana	Farallón, Baja California Sur, México	**P:** México (Böggemann 2005).
Bathyglycinde profunda	norte de Bermuda (Mar de los Sargazos)	No hay registros posteriores a su descripción en América tropical.
Bathyglycinde stepaniantsae	Mac–Roberson Land, Antártida	**P:** Perú (Böggemann 2005).
Glycinde armigera	Monterey Bay y Sur de California, EUA	**G:** Golfo de México (Fauchald *et al.* 2009, listado). **B:** México (Böggemann 2005; Díaz–Castañeda *et al.* 2014). **P:** Ecuador, Costa Rica, Colombia, México, Panamá (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado; Böggemann 2005; México (Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado).
Glycinde multidens(2)	Zona ecónomica exclusiva de Brasil	**G:** Florida, Alabama, Louisiana (EUA), México, Curação, Grenada, Guyana, Trinidad (Böggemann 2005; Fauchald *et al.* 2009, listado como *G. pacifica* y *G. solitaria*; Dean 2012, listado). **P:** Costa Rica, Perú, México (Salazar–Vallejo y Londoño–Mesa 2004, listado, como *G. pacifica o G. solitaria*); Costa Rica, Panamá (Böggemann 2005); México (Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado, como *G. solitaria*).
Glycinde nordmanni(3)	Bohuslän y Koster island, Suecia	**C:** Florida, Texas (EUA), Puerto Rico (Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald *et al.* 2009, listado).
Glycinde picta(4)	Nanaimo, Columbia Británica, Canadá	**B:** México (Prado–Navarro *et al.* 2016, como *G. polygnatha*). **P:** México, El Salvador (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado, como *G. picta, G. polygnatha* y *G. paucignatha*). México (Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado).
Goniada acicula	Isla Ángel de la Guarda, Baja California, México	**G** Florida ((Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald *et al.* 2009, listado). **C:** Colombia, Panamá, Puerto Rico, Trinidad, Islas Vírgenes, Venezuela (Böggemann 2005; Dean 2012, listado). **B:** México (Díaz–Castañeda *et al.* 2014 como *G. aciculata* sic). **P:** México (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado; Böggemann 2005; Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado;

		Tovar–Hernández *et al.* 2019, listado); Panamá (Böggemann 2005).
Goniada bifida[5]	norte del Golfo de México, EUA	**G:** Florida, Alabama, Louisiana y Texas, EUA (Böggemann 2005)
Goniada brunnea	Hawaii, EUA	**G:** Golfo de México (Fauchald *et al.* 2009, listado). **B:** México (Böggemann 2005; Prado–Navarro *et al.* 2016). **P:** Costa Rica, México, Perú (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado); México (Böggemann 2005; Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado).
Goniada crudelis	Rio de Janeiro, Brasil	**G:** Florida y Texas (EUA); México (Böggemann 2005). **P:** Costa Rica, Panamá (Böggemann 2005).
Goniada echinulata[6]	Zona ecónomica exclusiva de Brasil	**G:** Florida, Alabama, Louisiana, Texas (Böggemann 2005; Dean 2012, listado). Golfo de México (Fauchald *et al.* 2009, listado, como *G. littorea*). **C:**) Colombia, Trinidad, Venezuela (Böggemann 2005; Dean 2012, listado). **B:** San Diego (EUA) (Böggemann 2005); México (Reish 1963, Díaz–Castañeda & Valenzuela–Solano 2009). **P:** México (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa, 2004, listado, como *G. littorea*)**;** Perú (Böggemann 2005).
Goniada emerita	Mediterráneo	**C:** Cuba (Dean 2012, listado).
Goniada foliacea	Sagami Bay, Japón	**B:** México (Böggemann 2005). **P:** México, Perú (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado, como *G. annulata*).
Goniada maculata	Prope Hellebaek, Dinamarca	**C:** República Dominicana, Puerto Rico, Colombia, Venezuela (Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald *et al.* 2009, listado). **B:** San Diego (Böggemann 2005); México (Díaz–Castañeda & Valenzuela–Solano 2009; Prado–Navarro *et al.* 2016). **P:** Colombia (Böggemann 2005).
Goniada multidentata	Zona Económica Exclusiva del Congo, Africa	**C:** Puerto Rico (Böggemann 2005).
Goniada multidentopsis[7]	Hutchinson Island, Florida	**G:** Florida (Böggemann 2005).
Goniada norvegica	Christianiafjord, Noruega	**G:** Golfo de México (Fauchald *et al.* 2009, listado).

Goniada teres	Montego Bay, Jamaica	**G:** Florida (EUA); (Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald *et al*. 2009, listado). **C:**, Panamá, Colombia (Böggemann 2005); **P:** Panamá (Böggemann 2005).
Goniada virgini	Rio de Janeiro, Brasil	**G:** Florida y Texas (EUA) (Böggemann 2005).
Goniada vorax	Zona ecónomica exclusiva de Brasil	**G:** Florida (EUA); México (Böggemann 2005).
Goniadella gracilis	Massachusetts	**P:** México (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado).
Goniadella katherineae[8]	Florida, EUA	**G:** Florida, Alabama (EUA), México (Böggemann 2005). **C:**, Islas Vírgenes (Böggemann 2005).
Goniadella revizee	Brasil	**C:** Barbados (Böggemann 2005).
Goniadides carolinae	Carolina del Norte, EUA	**G:** Florida (EUA), México, (Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald *et al*. 2009, listado). **C:** Curação (Böggemann 2005). **P:** Costa Rica (Böggemann 2005).
*Goniadides falcigera*1962	Zona económica exclusiva de Perú	**P:** No hay registros posteriores a du descripción en América tropical.
Ophiogoniada lyra	Sonda de Campeche, México	**G:** Alabama, Louisiana, Texas (EUA); México (Böggemann 2005; Golfo de México (Fauchald *et al*. 2009, listado); Domínguez–Castanedo *et al*. 2012).
Progoniada regularis	Bermuda	No hay registros posteriores a su descripción en América tropical.

23. Hesionidae Grube, 1850

Sergio I. Salazar-Vallejo[1] & Alexandra E. Rizzo[2]

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com
2) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brazil

Introducción

El nombre de la familia Hesionidae se deriva de *Hesione* Savigny *in* Lamarck, 1818. Hay por lo menos tres explicaciones para personajes ligados con este nombre de mujer. Una de las aventuras de Hércules lo relaciona con Hesíone, hija de Laomedón, Rey de Troya. La princesa fue rescatada por el héroe a pesar de haber sido ofrecida, por su propio padre, como tributo a un monstruo enviado por Poseidón. Laomedón le ofreció a Hércules una recompensa, pero luego del rescate no cumplió su palabra por lo que tiempo después, el héroe arrasó el pueblo y se llevó a la princesa para darla como esposa a Telamón. Las otras dos versiones aluden a una de las 3,000 hijas de Oceanus y Tethis, también llamadas oceánides. En fin, según Esquilo y Acusilao de Argos, se casó con Prometeo, o según Cercope y Apolodoro, fue la segunda esposa de Nauplius.

En la primera edición mantuvimos a los típicos hesiónidos con unos géneros más o menos afines, mismos que denominamos hesionoideos, pero que de acuerdo con una publicación reciente (Salazar-Vallejo *et al*. 2019), deben separarse como familia independiente, Microphthalmidae, misma que se presenta en esta nueva edición.

Los miembros de este grupo se caracterizan por la cefalización de los segmentos anteriores, notable por el desarrollo de varios pares de cirros alargados y muestran dos patrones corporales: pueden ser animales de cuerpo fuerte, por lo general macroscópicos, o pueden ser diminutos, residentes de los intersticios en los sedimentos o asociados con otros invertebrados. Los que viven en fondos rocosos o mixtos, son frecuentes, pero poco abundantes, por lo que conocemos un poco más de la biología de las formas menores que de las mayores. Pueden presentarse en fondos duros o blandos, de vida libre, o asociarse con varios grupos de invertebrados, especialmente equinodermos y viven en un amplio intervalo de profundidad. Dado que algunos tienen crecimiento determinado y otros pueden tener coloraciones impactantes, no extraña que se hayan propuesto especies usando las variaciones en la pigmentación corporal.

Los hesiónidos tienen una faringe muscular eversible, a menudo provista de mandíbulas; los mayores parecen ser todos carnívoros, como las especies de *Hesione* o *Leocrates* Kinberg, 1866, mientras que los de menor tamaño podrían ser microherbívoros o sedimentívoros (Fauchald & Jumars 1979). Las especies simbiontes de estrellas de mar podrían ser defensores de las mismas, pero algunos como *Ophiodromus pugettensis* (Johnson, 1901), cuya faringe carece de mandíbulas, cuando no se asocia con los equinodermos, se desempeña como carnívoro que atrapa sus presas por succión, y puede consumir gran variedad de invertebrados del fondo marino (Shaffer 1979).

Sistemática

El grupo ha sido revisado por Fredrik Pleijel y otros en una serie de publicaciones; el resultado ha sido una mejor comprensión y delimitación del grupo. En particular, debe revisarse la filogenia del grupo por Pleijel (1998) para las agrupaciones genéricas y publicaciones subsecuentes para las especies.

Se han notado en *Ophiodromus* Sars, 1862 (ahora *Oxydromus* Grube, 1855), en *Gyptis* Marion & Bobretzky *in* Marion, 1874 (Haaland & Schram 1982a, b) y en *Nereimyra* de Blainville, 1828 (Schram & Haaland 1984), la fusión progresiva de los setígeros anteriores hacia el peristomio, así como la simultánea pérdida de setas, e hipertrofia de los cirros parapodiales para convertirse en cirros

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

tentaculares. Estos eventos se repiten secuencialmente, y el grado de fusión de los segmentos es variable.

Se conoce poco sobre las transformaciones corporales para la reproducción, como lo que ocurre durante la epitoquia para los neréididos y sílidos, pero de los hesiónidos estudiados sabemos que no hay transformación corporal marcada durante la madurez sexual (Schroeder & Hermans 1975). Es decir, el desarrollo de los apéndices anteriores, así como el tamaño relativo de los ojos, podría usarse con confianza para separar especies vecinas. Por lo menos en cuanto al desarrollo de los órganos nucales, Pleijel (1998) mostró que en *Leocrates chinensis* hay ciertas diferencias con la ontogenia; en la madurez tienden a aproximarse dorsalmente y a ocupar la porción dorsoterminal del prostomio. De hecho, Pettibone (1970) utilizó estas variantes para su clave a especies de *Leocrates*, pero no las consideró tan relevantes como para separar géneros.

En esta contribución consideramos que las formas intersticiales, tales como *Hesionides* Friedrich, 1937 y *Microphthalmus* Mecznikow, 1865, son parte de una familia independiente, Microphthalmidae Hartmann-Schröder, 1971 (Salazar-Vallejo *et al*. 2019) y se presenta en otro capítulo. La familia Hesionidae tendría tres subfamilias según la revisión de Pleijel (1998): Hesioninae Grube, 1850, Ophiodrominae Pleijel, 1998, y Hesiolyrinae Pleijel, 1998. Un estudio más reciente por Summers *et al*. (2015) reconoció esas mismas subfamilias y separó los Psamathinae Pleijel, 1998, propuestos inicialmente como tribu, de los Hesioninae por ser parafiléticos.

Por otro lado, pese a su nombre, *Glyphohesione* Friedrich, 1950 es considerado miembro de los Pilargidae y se trata en esa familia. Claves para todos los géneros de hesionoideos puede hallarse en Salazar-Vallejo & Orensanz (2007) y en Rizzo & Salazar-Vallejo (2014).

Morfología

Cuerpo. El cuerpo de los hesiónidos es obcónico a rectangular, truncado en ambos extremos. Raramente, el cuerpo puede ser deprimido y más o menos fusiforme. El patrón de pigmentación se ha usado para distinguir especies, pero desaparece muy rápido en el alcohol, por lo que su utilidad es limitada. En varios géneros, el cuerpo tiene pocos setígeros y es frecuente que haya algunos de gran tamaño (hasta 12 cm) pero con apenas 16 setígeros o 21 segmentos, como *Hesione*. Hasta donde se ha estudiado, el número de setígeros es independiente del tamaño corporal y puede usarse, bajo ciertos límites, para separar especies afines.

Cabeza. La cefalización en los hesiónidos es distintiva y variable en relación con el grado de fusión de uno o varios de los primeros segmentos entre sí, con el peristomio y de este con el prostomio. El prostomio es angular (Fig. 1E, K), ovoide (Figs 1G, I, 2C), más o menos alargado (Fig. 3B) pero frecuentemente más ancho que largo (Figs 1Q, S, 2I, 3O, Q). El margen anterior lleva generalmente un par de palpos y un par de antenas, con los palpos generalmente insertos debajo de las antenas con la faringe invaginada, pero se hacen laterales al expelerse la misma. Una antena media puede presentarse en el centro del prostomio (Fig. 1I, O, M, 3H, J), raramente hacia el margen posterior y puede ser diminuta (Fig. 2I) o más frecuentemente en el margen anterior (Figs. 1K, 3A, B, O, Q, 4A, C, E, G, J, L). Los palpos son frecuentemente más anchos que las antenas y en la mayoría de los casos el palpóforo es distinguible, por lo que se consideran como biarticulados (Figs. 1E, G, I, Q, 2G, I, 3J, L, M); en otros casos, el palpóforo es tan corto que se ha considerado que los palpos son simples, como en *Elisesione* Salazar-Vallejo, 2016. En un buen número de géneros hay dos pares de ojos y su tamaño relativo y arreglo espacial son de utilidad para separar especies afines.

El margen posterior de la cabeza está delineado por los órganos nucales. Están formados por dos depresiones ciliadas que pueden ser dos pequeñas zonas en las esquinas del prostomio, tomar la forma de muescas curvas separadas, o llegar a fusionarse medio-dorsalmente, a veces cada una puede tomar una forma de **U** (Fig. 3E), o de proyecciones laterales como una **L** (Fig. 3H, J). Para notarlas, puede usarse un colorante con afinidad con los fosfolípidos, como el verde de metilo, si es que se hubieran desprendido los cilios. Además, el peristomio puede presentar un reborde carnoso, el tubérculo medio-dorsal, por encima de la boca y en medio de los palpos. Dicha estructura fue llamada tubérculo facial por Pleijel (1998) (Fig. 3E,

H, J). Sin embargo, no es facial porque lo que corresponde con la cara sería la superficie en donde van los ojos, y esa es la superficie dorsal del prostomio, sino que está en la base del peristomio.

Cirros tentaculares (no cirros anteriores alargados). Distinguir el prostomio, el peristomio y los segmentos tentaculares en los hesiónidos es complejo por la cefalización. Sin embargo, su observación es indispensable para distinguir los géneros. En condiciones extremas, el peristomio se reduce a un anillo basal a la faringe, en la región peribucal, y los segmentos se desplazan anteriormente de forma oblicua, de modo que en el por lo menos el primer segmento tentacular, la región ventral es anterior a la región dorsal. Dicho de otra manera, en vista lateral, los cirróforos tentaculares no se aprecian como pares transversos a la longitud del cuerpo, sino como pares oblicuos, dirigidos hacia adelante (Figs. 3D, 4Q). En la larva surgen dos cirros en el peristomio y el primer segmento es setígero; luego, dependiendo del género involucrado, las setas se pierden en segmentos sucesivos lo que puede modificar hasta los primeros 3–4 setígeros de la larva. Entonces, al tiempo que los cirros se alargan, se pierden los lóbulos setales y setas y el número máximo de pares de cirros tentaculares sería de 8. Los cirros son muy delicados y se rompen frecuentemente, pero persisten los cirróforos por lo que su presencia y número pueden notarse fácilmente.

Considerar estos cirros tentaculares, que fueron parapodiales pero los lóbulos setales se perdieron en la ontogenia, como cirros anteriores alargados ha sido desafortunado. Por lo menos por dos razones importantes. La primera, la región anterior correspondería con la mitad del cuerpo e incluso en los géneros con 21 segmentos o 16 setígeros, la región anterior incluiría la mitad anterior del cuerpo, o sea 10 segmentos u ocho setígeros. En el caso de algunas especies de *Hesione* y *Leocrates*, por lo menos, los cirros de la región media del cuerpo pueden ser tan largos como los tentaculares. La segunda es que, al caracterizar los cirros por su aparente alargamiento, se pierde de vista que son pocos los segmentos que perdieron los lóbulos setales y setas, y devienen cirros tentaculares. Entonces, los segmentos cefalizados están muy reducidos; en las especies de *Hesione* y *Leocrates*, los primeros dos segmentos no se perciben dorsalmente, y en los géneros con 8 pares de cirros tentaculares, los segmentos 3 y 4 se fusionan dorsalmente en un solo metasegmento. Por ello, dado que son dos segmentos, pueden referirse como cinturón tentacular.

Parápodos. Los parápodos son birrámeos (Fig. 3F, I, K) o sesquirrámeos (subbirrámeos) si carecen de notosetas pero presentan cirro dorsal (Figs. 1C, F, J, L, N, P, R, T); varios géneros presentan ambos tipos de parápodos a lo largo del cuerpo, de modo que el inicio de las notosetas puede usarse para distinguir entre especies vecinas. El notópodo está reducido al cirro dorsal, que es frecuentemente alargado; empero, cuando hay notosetas el lóbulo notosetal surge de la parte basal anterior del ceratóforo (Fig. 3F, I). Las branquias no se presentan en el grupo, con la excepción del género *Branchihesione* Ruta & Pleijel, 2006, en el que hay unos pocos filamentos cirriformes asociados con el notópodo. El neurópodo está mejor desarrollado; puede tener dos haces de setas: las supraciculares y las infraciculares, aunque cuando las neurosetas son muy abundantes, estos haces son difíciles de separar. El cirro ventral es mucho más corto que el dorsal y no tiene mayor relevancia para la identificación. En *"Capricornia"* (las comillas indican que se denominó usando el PhyloCode), algunos setígeros anteriores tienen lóbulos carnosos pareados que son considerados penes, indicativos de fertilización interna.

Setas. Las notosetas, cuando se presentan, son simples. Pueden ser capilares lisos, finamente espinulosos subdistalmente, o setas aciculares (Fig. 4F). Las especies de *Hesiospina* Imajima & Hartman, 1964, tienen ganchos muy cortos, ubicados en la parte posterior de los cirróforos dorsales, en algunos setígeros anteriores o medianos (Fig. 2H, J). Las neurosetas son casi exclusivamente compuestas, falcígeros y espinígeros (Fig. 3G), bidentados o unidentados, con el margen del ápice liso, serrado o denticulado, o reducido a un reborde redondeado (Fig. 3C izquierda). Las formas relativas del diente principal y del dentículo accesorio, así como la extensión de la lamela que cubre al diente accesorio y puede alcanzar al principal, pueden usarse para separar especies afines (Figs. 2A, B, E, F, 3N). Las neurosetas simples son capilares denticulados o lisos.

Pigidio. El cuerpo termina abruptamente. El ano es frecuentemente terminal, a menudo flanqueado por los dos pares de cirros del último segmento aqueto y con dos cirros anales ventrales. En el hesiónido *Lizardia* Pleijel & Rouse, 2005, el pigidio es un cilindro carnoso con tres pares de cirros anales y dos penes dorsales más gruesos que los cirros vecinos.

La cobertura de la clave siguiente es para las especies registradas en el Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996), el Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), incluyendo la costa occidental de Baja California (Hartman 1968). Las claves para las especies en los géneros con más de una especie están en orden alfabético al final de la clave para géneros, pero si el género tiene una única especie, aparecerá en la sección de los géneros. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.Las ilustraciones presentadas son redibujadas de las usadas en las descripciones originales o en alguna redescripción reciente. En los pies de figura, las vistas se abrevian así: **VD** para vista dorsal, **VL** vista lateral y **VV** vista ventral.

Clave para géneros
(modificado de Rizzo y Salazar-Vallejo 2014 y Salazar-Vallejo 2020)

1 Con 8 pares de cirros tentaculares (Figs. 1G, 2C, G, 3H) **2**
– Con 6 pares de cirros tentaculares (Fig. 3L, O, 4J) **10**
– Con 4 pares de cirros tentaculares; palpos biarticulados; parápodos sesquirrámeos (Fig. 1O, P) ..... *Hesiocaeca* Hartman, 1965
– Con 2 pares de cirros tentaculares; palpos simples; parápodos sesquirrámeos (Fig. 1N) …… *Sirsoe* Pleijel, 1998 ….. cirros multiarticulados (Fig. 1M); neurofalcígeros con láminas largas, denticuladas ..... *S. grasslei* (Blake, 1985) (P)

2(1) Cuerpo con 16 setígeros **3**
– Cuerpo con más de 20 setígeros; palpos biarticulados, palpóforo bien desarrollado **6**

3(2) Prostomio con palpos biarticulados; antena media presente o ausente 4
- Prostomio sin palpos; sin antena media; faringe inerme ... *Hesione* Savigny *in* Lamarck, 1818

4(3) Faringe con mandíbulas superior e inferior, a veces la superior doble 5
- Faringe inerme (Fig. 1B); neurosetas con láminas bífidas, sin guardias (lámina accesoria que alcanza o sobrepasa el dentículo accesorio) (Fig. 1D) ..... *Dalhousiella* McIntosh, 1901

5(4) Organos nucales con forma de **L**, proyecciones laterales a menudo sobrepasan los márgenes laterales del prostomio: faringe con mandíbulas cónicas simples ..... ……. *Lamprophaea* Grube, 1867 ……. ojos anteriores dos veces más grandes que los posteriores (Fig. 3J) ..... *L. longicirrata* (Treadwell, 1902) (G, C)
- Organos nucales sin proyecciones laterales ni posteriores; faringe con mandíbulas cónicas .. ……. *Leocrates* Kinberg, 1866[1] … Ojos anteriores menores o del mismo tamaño que los posteriores ..... *L. harrisae* Salazar-Vallejo, 2020 (P)
- Organos nucales con forma de **U** (Fig. 3E), a veces pigmentados; faringe con mandíbula superior doble, con forma de T, inferior como placa transversa ..... …… *Dalhousia* McIntosh, 1885 … notosetas largas, alcanzan las puntas de las neurosetas (Fig. 3F); neurosetas superiores con lámina extra larga . *D. atlantica* McIntosh, 1885 (G, C Q)

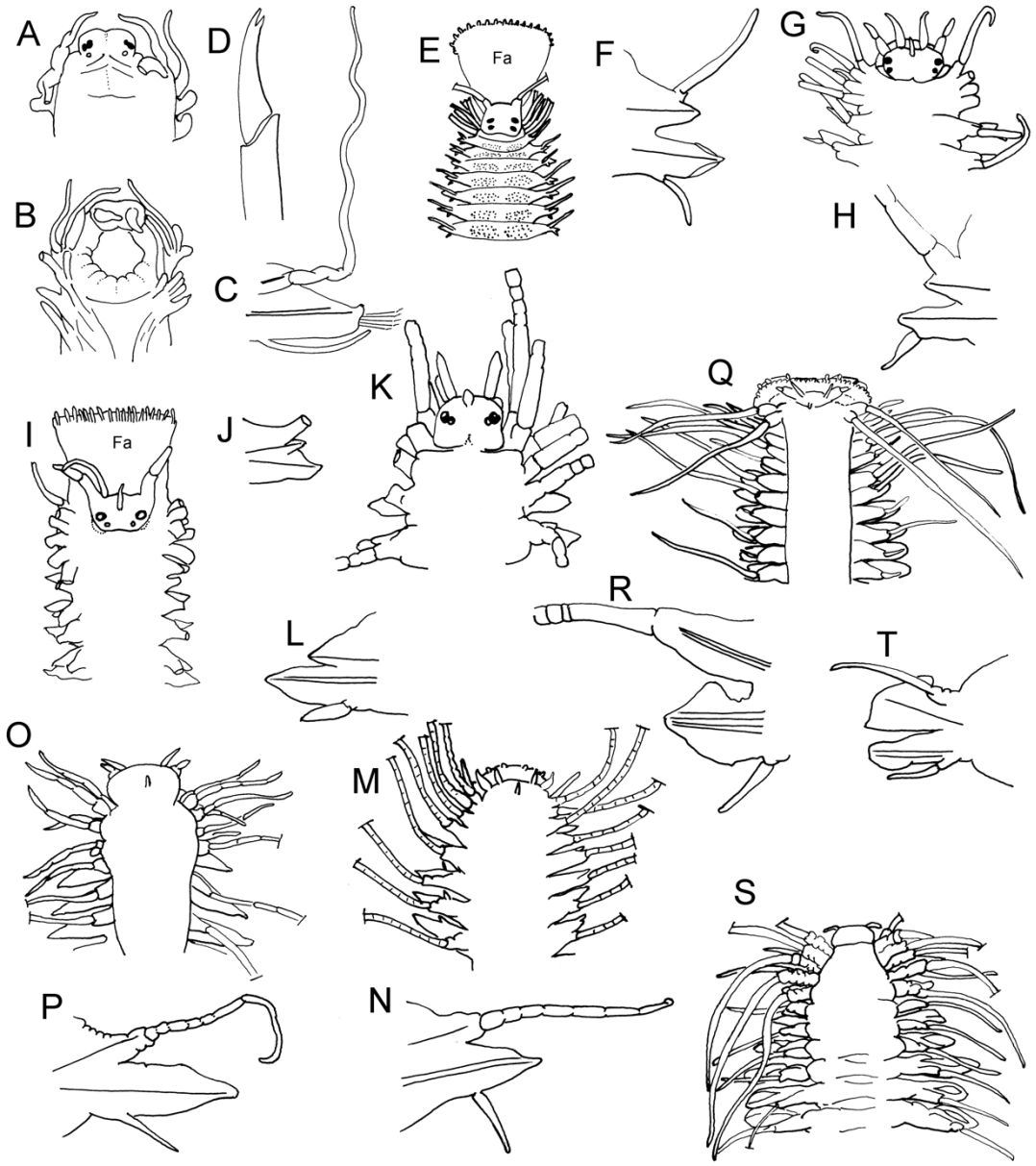


Figura 1. *Dalhousiella hesionides*: A) Extremo anterior, VD; B) Extremo anterior, VV; C) Parápodo; D) Neuroseta; *Gyptis brunnea*: E) Extremo anterior, VD; F) Parápodo; *G. crypta*: G) Extremo anterior, VD; H) Parápodo; *G. plurisetis*: I) Extremo anterior, VD; J) Parápodo; *G. vittata*: K) Extremo anterior, VD; L) Parápodo; *Sirsoe grasslei*: M) Extremo anterior, VD; N) Parápodo; *Hesiocaeca hessleri*: O) Extremo anterior, VD; P) Parápodo; *Vrijenhoekia methanicola*: Q) Extremo anterior, VD; R) Parápodo; *Hesiolyra bergi*: S) Extremo anterior, VD; T) Parápodo (Abreviatura: Fa = faringe).

6(2) Palpos biarticulados (palpóforos distintivos) **7**
– Palpos simples (palpóforos reducidos); prostomio ovoide; antena media central .... *Amphiduropsis* Pleijel, 2001 ..... antenas y palpostilos muy largos; sin ojos (en ventilas cálidas o frías) ..... *A. axialensis* (Blake & Hilbig, 1990) (P)

7(6) Parápodos con notosetas capilares **8**
– Parápodos sin notosetas capilares, con ganchos pequeños (Fig. 2J) .... *Hesiospina* Imajima & Hartman, 1964
– Parápodos sin notosetas capilares ni ganchos ..... *Psamathe* Johnston, 1836

8(7) Antena media anterior; notosetas escasas, cortas, furcadas y capilares .... *Podarkeopsis* Laubier, 1961
– Antena media central (raramente posterior) **9**

9(8) Peristomio con dos tubérculos ventrales (glándulas labiales); faringe con papilas .... *Gyptis* Marion & Bobretzky *in* Marion, 1874
– Peristomio sin tubérculos ventrales; faringe con papilas .... *Neogyptis* Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012

10(1) Prostomio con tres antenas (mediana a veces diminuta) **11**
– Prostomio con dos antenas; palpos biarticulados **14**

11(10) Palpos biarticulados (palpóforos distintivos) **12**
– Palpos simples (palpóforos reducidos); parápodos sesquirrámeos (Fig. 1N, P, R) **13**

12(11) Antena media anterior (Fig. 4A, C, E); parápodos sesquirrámeos o birrámeos .... *Oxydromus* Grube, 1855[2]
– Antena media posterior (Fig. 1Q); parápodos sesquirrámeos .... *Vrijenhoekia* Pleijel, Rouse, Ruta, Wiklund & Nygren, 2008

13(11) Neurofalcígeros con lámina ligeramente más larga que ancha, redondeada (Fig. 3C) ... .*Heteropodarke* Hartmann-Schröder, 1962
– Neurofalcígeros con lámina aguzada, mucho más larga que ancha ..... *Sirsoe* Pleijel, 1998 [3]

14(10) Parápodos birrámeos **15**
– Parápodos unirrámeos; faringe con mandíbulas y 10 papilas marginales .... *Syllidia* de Quatrefages, 1866

15(14) Notópodos cortos, cónicos; notosetas ralas; neurofalcígeros denticulados .... *Nereimyra* de Blainville, 1828
– Notópodos largos, expandidos distalmente (Fig. 1T); notosetas abundantes; neurofalcígeros lisos ……..…… *Hesiolyra* Blake, 1985 ……. notosetas ligeramente bidentadas; neurosetas simples bifurcadas, falcígeros compuestos con láminas largas o cortas .... *H. bergi* Blake, 1985[4] Pacífico Oriental Tropical

1) Los registros de *L. chinensis* Kinberg, 1866 para nuestra región son cuestionables. La localidad tipo es Hong Kong (Wang et al. 2018).
2) Incluido como *Ophiodromus* Sars, 1862 en la edición previa; sinónimo menor según Villalobos-Guerrero & Harris (2012). Ver Martin *et al*. (2017) para una tabla con simbiontes.
3) Confundido con *Hesiocaeca* Hartman, 1965 en la edición previa.
4) Redescripción en Rouse *et al*. (2018).

Claves para especies

Dalhousiella McIntosh, 1901[5]

1 Ojos anteriores reniformes o con forma de ocho (Fig. 1A); palpostilos alargados, alrededor de $^2/_3$ del largo del palpóforo (Fig. 1B) ..... *D. hesionides* (Augener, 1906) (G, C)
– Ojos anteriores redondos; palpostilos cortos, alrededor de $^1/_3$ del largo del palpóforo .... *D. carpenteri* McIntosh, 1901[6] (G, C Q)

5) Ver Salazar-Vallejo & Rizzo (2020); *Oxydromus longisetis* Grube & Ørsted *in* Grube, 1857, fue descrita de Saint Croix, Antillas Menores. El material tipo parece haberse perdido y fue considerado como *nomen dubium* por Pleijel (1998:162).
6) Fue descrita con materiales del sur de Irlanda y en fondos abisales enfrente de las Azores. El registro de Monro (1939:348) debe revisarse. Ver Parapar *et al*. (2004) y Salazar-Vallejo & Rizzo (2020).

Gyptis **Marion & Bobretzky** *in* **Marion, 1874**
(modif. Uebelacker 1984)

1 Ojos próximos entre sí (Fig. 1K); notosetas desde el setígero 1, denticuladas subdistalmente ..... *G. vittata* Webster & Benedict, 1887 (G, Caribe; P Q)
– Ojos separados (Fig. 1E); notosetas desde el setígero 1, denticuladas distalmente .... *G. brunnea* (Hartman, 1961) (B, P)
– Sin ojos; primer setígero con notosetas y tipo de notosetas desconocidos (ventilas de metano). ..... *G. robertscrippsi* Rouse, Carvajal & Pleijel, 2018 (P)

Hesiocaeca **Hartman, 1965**

1 Antena media posterior, muy larga, rebasa a los palpos; prostomio alargado .... *H. bermudensis* Hartman, 1965 (G, C; P Q)
– Antena media central, diminuta **2**

2(1) Prostomio ovoide o subhexagonal (Fig. 1O); lóbulo neurosetal ligeramente más largo que ancho (Fig. 1P)..... *H. hessleri* Blake, 1991*
– Prostomio subrectangular; lóbulo neurosetal ligeramente más ancho que largo .... *H. munki* (Rouse, Carvajal & Pleijel, 2018)[7] (P)

7) Descrita como *Sirsoe* Pleijel, 1998, pero tiene 4 pares de cirros tentaculares.

Hesione **Savigny** *in* **Lamarck, 1818**
(Modificada de Salazar-Vallejo 2018)

1 Parápodos con lóbulo acicular sencillo (mayor 3–4 veces más largo que el accesorio) **2**
– Parápodos con lóbulo acicular doble (similares, o mayor 2–3 veces más largo que el menor) **6**

2(1) Neurofalcígeros con láminas bidentadas, lamela se aproxima al diente distal (Fig. 2A, B, E, F) **3**
– Neurofalcigeros con láminas unidentadas (sin diente subdistal); neurofalcígeros con láminas 6–8 veces más largas que anchas, lamelas alcanzan al diente distal .... *H. harrisae* Salazar-Vallejo, 2018 (G, C)

3(2) Dorso brillante; diente distal mucho mayor que el accesorio (Fig. 2F) (cuerpo gris perla o grisáceo en vida) ..... *H. splendida* Savigny *in* Lamarck, 1818 (P, Q)
– Dorso opaco (color variable en vida) **4**

4(3) Ojos anteriores circulares **5**
– Ojos anteriores más anchos que largos; lóbulos aciculares aguzados; diente subdistal más delgado que el distal (dorso con manchas negruzcas redondeadas) .... *H. panamena* Chamberlin, 1919 (P)

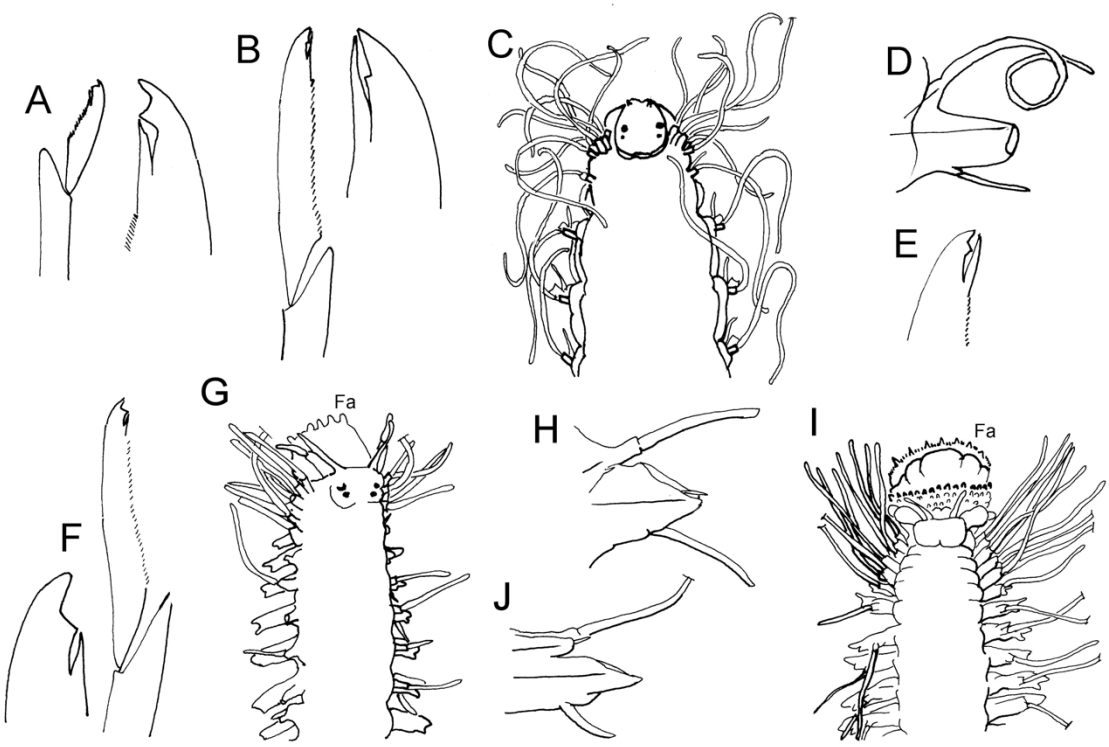


Figura 2. *Hesione genetta*: A) Falcígero y detalle de la punta; *H. panamica*: B) Falcígero y detalle de la punta; *H. picta*: C) Extremo anterior, VD; D) Parápodo; E) Neuroseta, punta; *H. splendida*: F) Falcígero y detalle de la punta; *Hesiospina* sp: G) Extremo anterior, VD; H) Parápodo; *H. vestimentifera*: I) Extremo anterior, VD; J) Parápodo (Abreviaturas: Fa = faringe).

5(4) Lóbulos aciculares aguzados; neurofalcígeros con láminas 3–4 veces más largas que anchas; diente distal mucho mayor que el subdistal (Fig. 2F) (dorso con áreas pálidas ovales a fusiformes en vida) ..... *H. intertexta* Grube, 1878 (G, C, P Q en todas)

– Lóbulos aciculares digitados; neurofalcígeros con láminas 4–6 veces más largas que anchas (dorso con áreas pálida irregulares, pequeñas en vida) ..... *H. praetexta* Ehlers, 1887 (G, C)

6(1) Falcígeros con láminas con diente subdistal más delgado o menor que el distal, lamelas se aproximan al diente distal; antenas cortas, tres veces más largas que anchas **7**

– Falcígeros con láminas con diente subdistal tan ancho como el distal; dientes distal y subdistal subiguales (Fig. 2A); lóbulos aciculares de tamaño similar (dorso con bandas transversas pardas o moteado incluso preservados) .....*H. genetta* Grube, 1864 (P Q)

7(6) Lóbulos aciculares tan largos como la mitad de la anchura del lóbulo setal (dorso con bandas pardas transversas hasta el setígero 4 en vida) .... *H. hartmanae* Salazar-Vallejo, 2018 (P)

– Lóbulos aciculares tan largos como $^1/_3$ de la anchura del lóbulo setal; diente subdistal simétrico, perpendicular al principal (Fig. 2E), lamela homogéneamente afilada (Fig. 2D) (dorso con bandas oscuras gruesas alternantes con bandas pálidas delgadas a lo largo del cuerpo en vida) ..... *H. picta* Müller, 1858[8] (G, C)

7) *Hesione pantherina* Risso, 1826, fue descrita del Mediterráneo francés y tiene 16 setígeros, pero sus registros son cuestionables para América Tropical.

Hesiospina **Imajima & Hartman, 1964**
(cf. Pleijel 2004)

1 Antenas y palpos casi del mismo grosor **2**
– Antenas mucho más delgadas que los palpos (Fig. 2I); espina notopodial casi recta; faringe con una banda de papilas basales (Fig. 2I) .....*H. vestimentifera* Blake 1985[9] (P)

2(1) Antenas y palpos casi del mismo tamaño (Fig. 2G); espinas notopodiales desde el setígero 8-10 ..... *H.* sp. A Uebelacker, 1984 (G, C)
– Antenas menores que los palpos, apenas rebasan el palpóforo; espinas notopodiales desde los primeros setígeros ..... *H. similis* Hessle, 1925*
– Antenas mucho mayores que los palpos (no se precisó el inicio de las espinas notopodiales) ..... *H. similis* según O'Connor & Shin, 1983*

9) Restringida; no tan ampliamente distribuida (Bonifácio *et al*. 2018).

Heteropodarke **Hartmann-Schröder, 1962**[10]
(Modificada de Pleijel 1999)

1 Ojos separados; prostomio alargado; palpos insertos centralmente **2**
– Ojos muy cercanos entre sí; palpos insertos distalmente **3**

2(1) Ojos diminutos, par anterior apenas mayor que el posterior (Fig. 3D) .... *H. lyonsi* Perkins, 1984 (G, C)
– Ojos mayores, subiguales (Fig. 3B) .....*H. heteromorpha* Hartmann-Schröder, 1962 (G, C Q; P)

3(1) Prostomio cuadrangular; cirros anteriores cortos (Fig. 3A); espinígeros en los primeros setígeros ..... *H. formalis* Perkins, 1984 (G, C)
– Prostomio alargado; cirros anteriores largos; sin espinígeros en los primeros setígeros .... *H. "zmyrina"* Pleijel 1999*[11]

10) Las características siguen la revisión de Pleijel (1999); el nombre entre comillas implica que lo introdujo de manera informal; *H. heteromorpha* se ha encontrado de California a Perú y es poco probable que se presente en el Gran Caribe.
11) Ver Muona (2006) para la alternativa ante los uninóminos.

Neogyptis **Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012**
(Modificada de Rizzo & Salazar-Vallejo 2014)

1 Ojos negros o pardos, arreglados en una serie, ojos externos reniformes; faringe con 10 papilas ..... *N. fauchaldi* Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012 (G, C)
– Ojos rojizos **2**
– Sin ojos [en almejas *Acharax johnsoni* (Dall, 1891) en ventilas de metano] .... *N. jeffrucoi* Rouse, Carvajal & Pleijel, 2018 (P)

2(1) Faringe con 10 papilas **3**
– Faringe con 35–40 papilas; antena media aguzada; ojos anteriores dos veces mayores que los posteriores ..... *N. plurisetis* (Hilbig, 1992) (B, P)

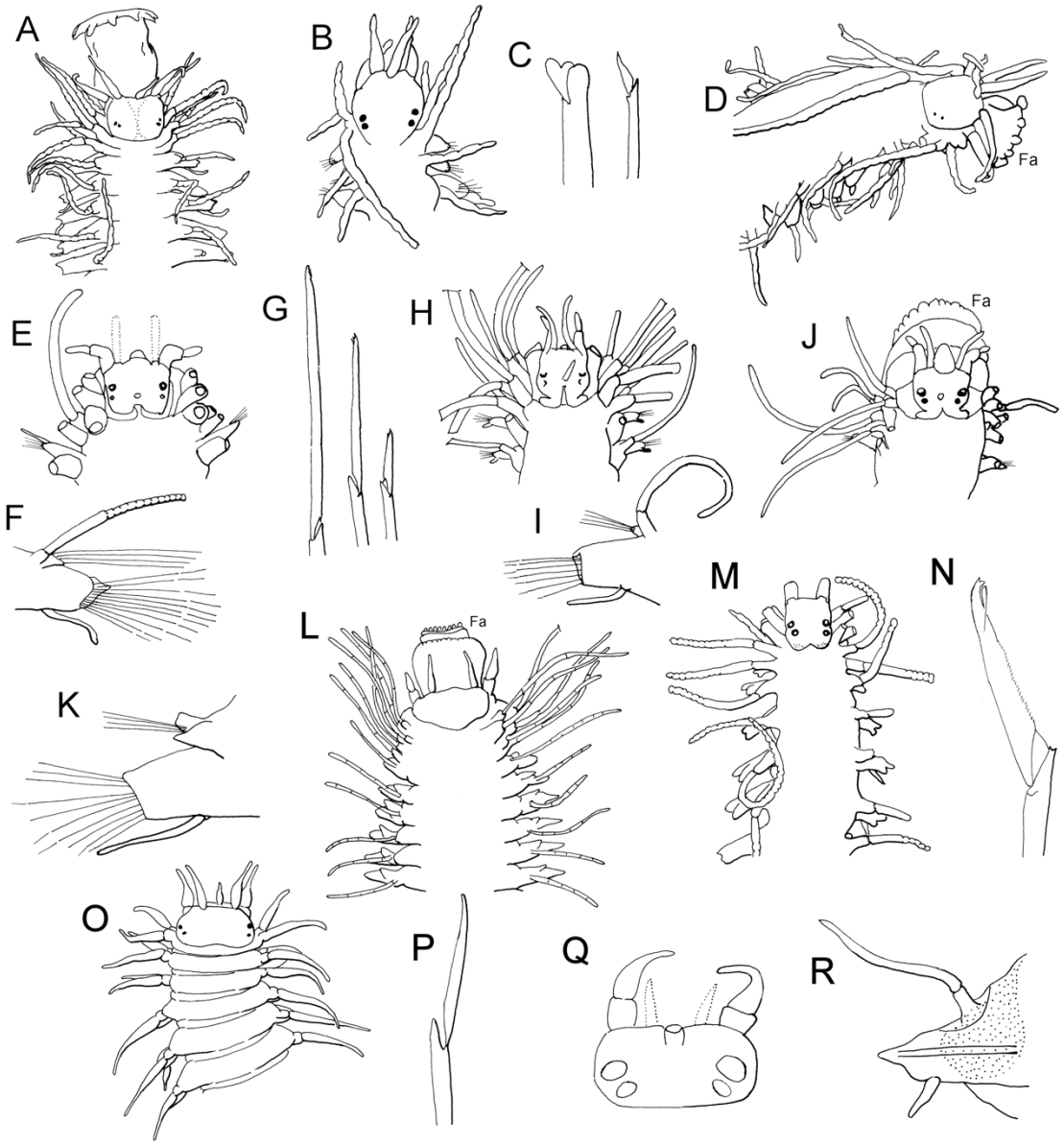


Figura 3. *Heteropodarke formalis*: A) Extremo anterior, VD; *H. heteromorpha*: B) Extremo anterior, VD; C) Neurosetas; *H. lyonsi*: D) Extremo anterior, VL; *Leocrates atlanticus*: E) Extremo anterior, VD; F) Parápodo; G) Neurosetas; *L. greffianus*: H) Extremo anterior, VD; I) Parápodo; *L. longocirratus*: J) Extremo anterior, VD; K) Parápodo; *Nereimyra alvinae*: L) Extremo anterior, VD; *N.* sp. B: M) Extremo anterior, VD; N) Neuroseta; *Oxydromus minutus*: O) Extremo anterior, VD; P) Neuroseta; *O. mutilatus*: Q) Prostomio, VD; R) Parápodo (Abreviatura: Fa = faringe).

3(2) Antena media aguzada **4**
– Antena media roma; ojos anteriores mayores, ligeramente reniformes .....
..... *N.* sp. A Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012 (G, C)

4(3) Ojos coalescentes, anteriores mayores; cuerpo con 28 segmentos .....
.....*N. carriebowcayi* Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012 (G, C)
– Ojos separados, anteriores ligeramente mayores; cuerpo con 39 segmentos .....
..... *N. crypta* (Pleijel, 1993) (G, C)

Nereimyra **de Blainville, 1828**
(Modificada de Uebelacker 1984)

1 Ojos casi del mismo tamaño (Fig. 3M); neurosetas con ápices largos bidentados y lámina subdistal (Fig. 3N) ..... *N.* sp B Uebelacker, 1984 (G, C)
– Ojos anteriores 2–3 veces más grandes que los posteriores; neurosetas con ápices largos unidentados y sin lámina subdistal **2**
– Sin ojos (Fig. 3L); neurosetas con ápices largos unidentados; dorso con papilas o verrugas diminutas ..... *N. alvinae* Blake, 1985 (P)

2(1) Faringe con unas 10 papilas marginales ..... *N. woodsholea* (Hartman, 1965)[12]
– Faringe con abundantes papilas marginaes ..... *N. punctata* (Müller, 1776) (G, C Q)

12) Ver Nygren *et al.* (2005) para afinidades entre las especies atlánticas, y Pleijel *et al.* (2012) para una revisión.

Oxydromus **Grube, 1855**[13]

1 Notosetas abundantes, espigadas y algunas aciculares (Fig. 4F); ojos laterales fusionados (Fig. 4E) ..... *O.* sp A Uebelacker, 1984 (G)
– Notosetas muy escasas, nunca aciculares, a veces furcadas **2**

2(1) Antenas laterales afiladas, lisas **3**
– Antenas laterales ensanchadas basalmente, antena media un poco menor que los palpos (Fig. 3O); prostomio más ancho que largo; ojos en arreglo trapezoidal, anteriores 2 veces más grandes que posteriores; neurosetas falcígeros compuestos unidentados (Fig. 3P) .... *O. minutus* (Hartmann-Schröder, 1959) (P)

3(2) Prostomio no cubierto por el peristomio, parece regular **4**
– Prostomio cubierto por el peristomio, parece mucho más ancho que largo; ojos similares, equidistantes; antenas laterales 4–5 veces mayores que la media .... *O. spinosus* (Ehlers, 1908)*

4(3) Prostomio corto, oblongo; ojos anteriores dos veces mayores que los posteriores **5**
– Prostomio alargado, ovoide; ojos subiguales; notosetas capilares .... *O. agilis* (Ehlers, 1864) (G, C Q)
– Prostomio cordado (subpentagonal) **6**

5(4) Antenas laterales de alrededor de la mitad del largo de los palpos (Fig. 3Q); cirros dorsales cirriformes, lisos (Fig. 3R); sin ocelos adicionales .... *O. mutilatus* (Treadwell, 1901) (G, C) (incl. *O. guanicus* Hoagland 1919)
– Antenas laterales y palpos subiguales (Fig. 4A); cirros corrugados (Fig. 4B); a menudo con un par de ocelos anteriores adicionales .....*O. obscurus* (Verrill, 1873)[14] (G, C; P Q)

6(4) Cirros corrugados, subarticulados; ojos coalescentes (anteriores ligeramente mayores) .... *O.* sp (como *Podarke* sp A) Uebelacker, 1984[15] (G, C)
– Cirros lisos; ojos separados (anteriores ligeramente mayores) .... *O. pugettensis* (Johnson, 1901) (B, P Q)

13) Ver Rizzo & Salazar-Vallejo (2014) para una clave a todas las especies. *O. brevis* Hartmann-Schröder, 1959, descrita de El Salvador, fue considerada como un *nomen dubium* por Pleijel (1998:161), que quizá pertenezca a *Oxydromus*.

14) Los ejemplares de localidades más norteñas no presentan ocelos y la antena media es redondeada (Gardiner 1976:116).
15) Podría incluir *P. guanica sensu* Hartman 1951; cf *P. pallida* Claparède *in* Fauvel 1923 o *P. viridescens* Ehlers 1864. Pueden separarse por el tipo de notosetas, furcadas *vs* bidentadas.

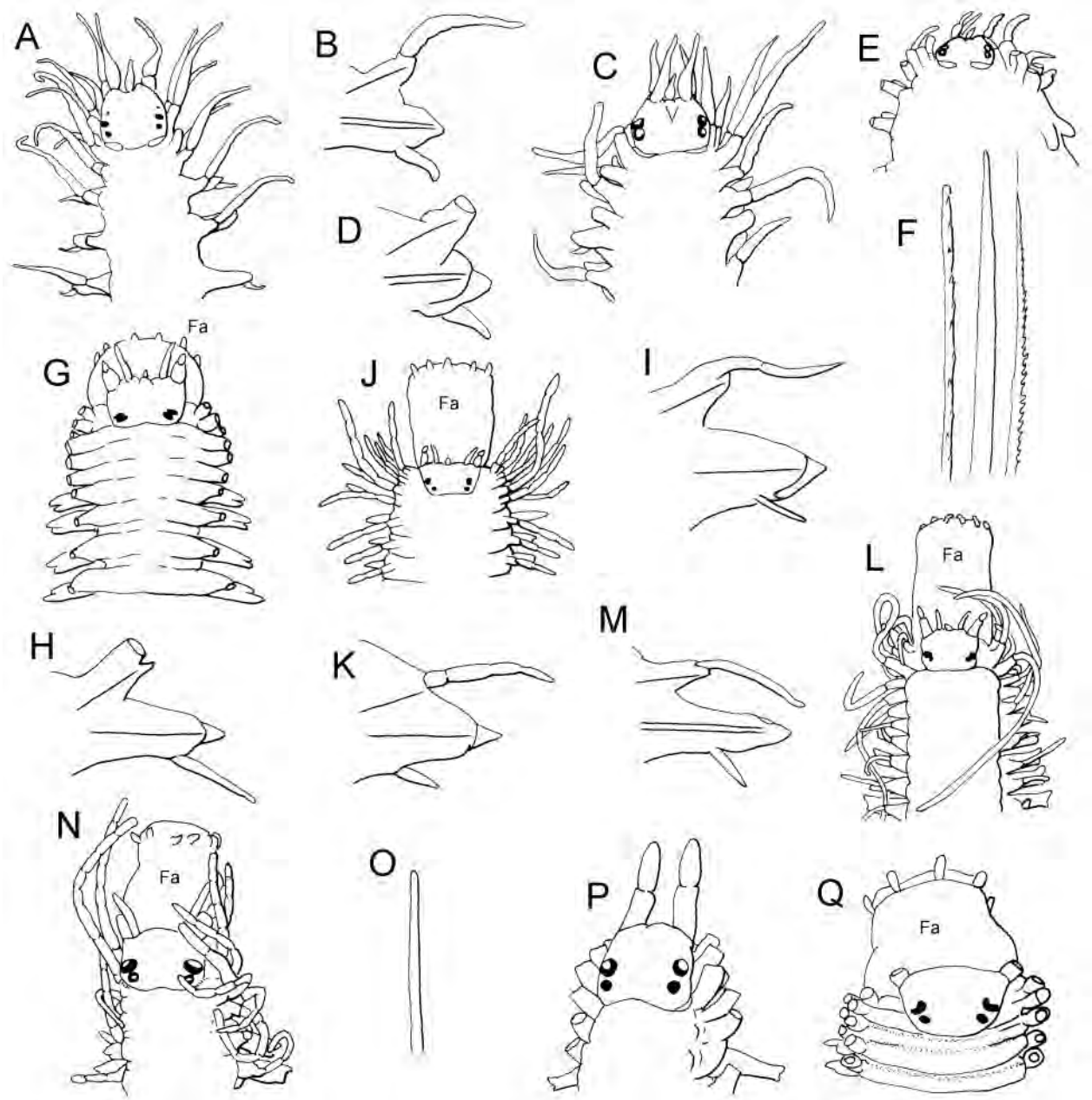


Figura 4. *Oxydromus obscurus*: A) Extremo anterior, VD: B) Parápodo; *Oxydromus* sp; C) Extremo anterior, VD; D) Parápodo; *O.* sp A: E) Extremo anterior, VD; F) Notosetas; *Podarkeopsis brevipalpa*: G) Extremo anterior, VD; H) Parápodo; *P. glabra*: I) Parápodo; *P. guadalupensis*: J) Extremo anterior, VD; K) Parápodo; *P. levifuscina*: L) Extremo anterior, VD; M) Parápodo; *Psamathe haploseta*: N) Extremo anterior, VD; O) Neuroseta simple; *P.* sp.; P) Extremo anterior, VD; *Syllidia liniata*: Q) Extremo anterior, VD (Abreviatura: Fa = faringe).

Podarkeopsis **Laubier, 1961**[16]

1 Ojos coalescentes, no se distingue la forma individual; antena media de 1/3 de la longitud de las laterales **2**
– Ojos separados o muy próximos, pero no se pierde la forma individual **3**

2(1) Antenas laterales mayores que los palpos (Fig. 4G); cirro ventral mucho más largo que el lóbulo neurosetal (Fig. 4H) ..... *P. brevipalpa* (Hartmann-Schröder, 1959) (G, C Q; P)
– Antenas laterales y palpos de tamaño similar; cirro ventral y lóbulo neurosetal de tamaño similar (Fig. 4I) ..... *P. glabra* (Hartman, 1961) (B, P)

3(1) Prostomio subhexagonal; antenas laterales ligeramente más cortas que los palpos; cirros alargados mayores dos veces más largos que la anchura corporal (Fig. 4L) ..... *P. levifuscina* Perkins, 1984 (G, C)
– Prostomio trapezoidal; antenas laterales y palpos de la misma longitud; cirros alargados mayores tan largos como la anchura corporal (Fig. 4J) ..... *P. guadalupensis* Amoureux, 1985 (G, C)

16) Ver Rizzo & Salazar-Vallejo (2014) para una clave a todas las especies.

Psamathe **Johnston, 1836**

1 Neurópodos con pocas setas simples (Fig. 4O), la mayoría compuestas ..... *P. haploseta* (Perkins, 1984) (G, C)
– Todas las neurosetas compuestas; neurosetas bidentadas; faringe con unas 20 papilas marginales; prostomio con ojos bien desarrollados 2

2(1) Ojos anteriores ligeramente mayores que los posteriores; falcígeros uni- o bidentados, todos con lámina que alcanza el diente accesorio ..... *Psamathe* sp Perkins 1984 (G, C)
– Ojos anteriores dos veces más grandes que los posteriores; falcígeros todos unidentados, con lámina que alcanza la punta del diente ..... *P. cirrata* Keferstein, 1862 (G, C Q)

Syllidia **de Quatrefages, 1866**[17]

1 Prostomio más ancho que largo; ojos anteriores reniformes, 1.5–2 veces mayores que los posteriores (Fig. 4Q); mandíbula con manubrio largo y recto ..... *S. liniata* Hartmann-Schröder, 1962 (P)
– Prostomio más largo que ancho; ojos anteriores ligeramente mayores que los posteriores; mandíbula con manubrio corto y curvo .....*S. armata* de Quatrefages, 1866 (G, C Q)

17) Ver Rizzo & Salazar-Vallejo (2014) para una clave a todas las especies.

Vrijenhoekia **Pleijel, Rouse, Ruta, Wiklund & Nygren, 2008**

1 Palpos divergentes (Fig. 1Q); faringe con 3–4 papilas cónicas romas, submarginales ..... *V. methanicola* (Desbruyères & Toulmond, 1998)[18] (G, C)
– Palpos convergentes; faringe con 10 papilas cónicas aguzadas, marginales ..... *V. dalailamai* (Rouse, Carvajal & Pleijel, 2018) (P)

18) Pleijel (1998:124) propuso *Sirsoe* y la incluyó, pero la propuesta no fue aceptada por Desbruyères & Toulmond (1998:97-98).

Estudios futuros

Los miembros de las especies de mayor tamaño, que son a menudo fáciles de reconocer por su pigmentación, pueden estudiarse en su ecología y biología reproductiva, especialmente para aclarar cómo ocurre la fertilización dado que los pocos estudiados son hermafroditas simultáneos (Salazar-Vallejo 2018). En cuanto a las especies con organismos de menor tamaño, muchos aparentemente simbiontes de otros invertebrados, conforme se incremente el interés por estudiar ese tipo de relaciones, estamos seguros que aumentará el número de especies conocidas. En particular, es recomendable que los estudios sean integrales e incorporen métodos moleculares para la caracterización de las especies conocidas, incluyendo a las de supuesta amplia distribución, como *Oxydromus pugettensis*, o aquellas que sean reconocidas como indescritas, de modo que siga mejorándose el conocimiento del grupo.

Agradecimientos

La colaboración desinteresada de colegas de varias instituciones o museos fueron fundamentales para terminar la primera edición de esta contribución. Del mismo modo, nuestros colegas de ECOSUR hicieron todo lo que pudieron para facilitar la conclusión de este trabajo. La cuidadosa lectura por María Ana Tovar Hernández, Harlan K. Dean y Tulio Fabio Villalobos mejoró la calidad del texto y de las ilustraciones de la primera edición. Esa contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Bonifácio P, Lelièvre Y & Omnes E. 2018. A new species and phylogenetic insights in *Hesiospina* (Annelida, Hesionidae). Zootaxa 4441:59–75.

Desbruyères D & Toulmond A. 1998. A new species of hesionid worm, *Hesiocaeca methanicola* sp. nov. (Polychaeta: Hesionidae), living in ice-like methane hydrates in the deep Gulf of Mexico. Cah Biol Mar 39:93–98.

Ehlers E. 1887. Report on the Annelids. Reports on the results of dredging, under the Direction of L.F. Pourtalès during the years 1868–1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877–78), and in the Caribbean Sea (1878–79) in the U.S. Coast Survey Steamer "Blake." Mem Mus Comp Zool Harvard Coll 15:1-335.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Ann Rev Oceanogr Mar Biol 17:193–284.

Gardiner SL. 1976(1975). Errant polychaete annelids from North Carolina. J Elisha Mitchell Sci Soc 91:77–220.

Haaland B & Schram TA. 1982a. Larval development and metamorphosis of *Ophiodromus flexuosus* (delle Chiaje) (Hesionidae, Polychaeta). Sarsia 68:85–96.

Haaland B & Schram TA. 1982b. Larval development and metamorphosis of *Gyptis rosea* (Malm) (Hesionidae, Polychaeta). Sarsia 68:107–118.

Hartman O. 1968. Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, 828 pp.

Martin D, Meca MA, Gil J, Drake P & Nygren A. 2017. Another brick in the wall: population dynamics of a symbiotic species of *Oxydromus* (Annelida, Hesionidae), described as new based on morphometry. Contr Zool 86:181–211.

Monro CCA. 1939. Polychaeta of the "Rosaura" Expedition. Novit Zool 41:345–354.

Muona J. 2007. To be named or not to be named – *Heteropodarke pleijeli* sp. n. (Annelida, Polychaeta). Cladistics 22:634–635.

Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2005. Genetic relationships between *Nereimyra punctata* and *N. woodsholea* (Hesionidae, Polychaeta). J Zool Syst Evol Res 43:273–276.

Parapar J, Besteiro C & Moreira J. 2004. Familia Hesionidae. Fauna Ibérica 25:210–267.

Pettibone MH. 1970. Polychaeta Errantia of the Siboga Expedition, 4. Some additional polychaetes of the Polynoidae, Hesionidae, Nereidae, Goniadidae, Eunicidae, and Onuphidae, selected as new species by the late Dr. Hermann Augener, with remarks on other related species. Siboga Exped 24(1d):199–270.

Pleijel F. 1998. Phylogeny and classification of Hesionidae (Polychaeta). Zool Scripta 27:89–163.

Pleijel F. 1999. Phylogenetic taxonomy, a farewell to species, and a revision of *Heteropodarke* (Hesionidae, Polychaeta, Annelida). Syst Biol 48:755–789.

Pleijel F. 2004. A revision of *Hesiospina* (Psamathini, Hesionidae, Polychaeta). J Nat Hist 38:2547–2566.

Pleijel F, Rouse GW & Nygren A 2012 A revision of *Nereimyra* (Psamathini, Hesionidae, Aciculata, Annelida). Zool J Linn Soc 164:36–51.

Rizzo AE & Salazar-Vallejo SI. 2014. Hesionidae Grube, 1850 (Annelida: Polychaeta) from South-Southeastern Brazil, with descriptions of four new species. Zootaxa 3856:267–291.

Rouse GW, Carvajal JI & Pleijel F. 2018. Phylogeny of Hesionidae (Aciculata, Annelida), with four new species from Deep-sea eastern Pacific methane sepes, and resolution of the affinity of *Hesiolyra*. Invert Syst 32:1050–1068.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, serie Zool, UNAM 67:11-50.

Salazar-Vallejo SI. 2018. Revision of *Hesione* Savigny *in* Lamarck, 1818 (Annelida, Errantia, Hesionidae). Zoosystema 40:227–325.

Salazar-Vallejo SI. 2020. Revision of *Leocrates* Kinberg, 1866 and *Leocratides* Ehlers, 1908 (Annelida, Errantia, Hesionidae). Zootaxa 4739: 1-114.

Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Carrera-Parra LF. 2019. Phylogeny of Microphthalminae Hartmann-Schröder, 1971, and revision of *Hesionella* Hartman, 1939, and *Struwela* Hartmann-Schröder, 1959 (Annelida, Errantia). PeerJ 7:e7723, 35 pp.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, serie Zool, UNAM 75:9-97.

Salazar-Vallejo SI & Orensanz JM. 2007(2006). *Pleijelius longae* n. gen., n. sp., a remarkable deep water polychaete from the Northwestern Atlantic (Polychaeta: Hesionidae). Sci Mar 70(S3):157–166.

Salazar-Vallejo SI & Rizzo AE. 2020. Review of *Dalhousiella* McIntosh, 1901 (Annelida, Hesionidae). Cah Biol Mar 61: 299-309.

Schram TA & Haaland B. 1984. Larval development and metamorphosis of *Nereimyra punctata* (O.F. Müller) (Hesionidae, Polychaeta). Sarsia 69:169–181.

Schroeder PC & CO Hermans. 1975. Annelida: Polychaeta. *In*: AC Giese & JS Pearse (eds), Reproduction of Marine Invertebrates. Academic, New York, pp 1–212.

Shaffer PL. 1979. The feeding biology of *Podarke pugettensis* (Polychaeta: Hesionidae). Biol Bull 156:343–355.

Summers M, Pleijel F & Rouse GW. 2015. Whale falls, multiple colonisations of the deep, and the phylogeny of Hesionidae (Annelida). Invert Syst 29:105–123.

Treadwell AL. 1901. The polychaetous annelids of Porto Rico. Bull US Fish Comm 1900 2:181-210.

Uebelacker JM. 1984. Family Hesionidae Sars, 1862. *In*: Uebelacker JM & PG Johnson (eds), Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor, Mobile, 7 vols, pp 28.1–28.39.

Villalobos-Guerrero TF & Harris LH. 2012. *Oxydromus* Grube, 1855 reinstated over *Ophiodromus* Sars, 1862 (Polychaeta, Hesionidae). ZooKeys 241:21–31.

Wang Z, Qiu JW & Salazar-Vallejo SI. 2018, Redescription of *Leocrates chinensis* Kinberg, 1866 (Annelida, Hesionidae). Zool Stud 57:5, 11 pp.

24. Hirudinida Lamarck, 1818

Alejandro Oceguera-Figueroa[1], Fernando Ruiz-Escobar[2]
& Gerardo Torres-Carrera[1, 3]

[1]Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
[2]Posgrado en Ecología Marina, Universidad del Mar campus Puerto Ángel
[3]Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Introducción

Las sanguijuelas o hirudíneos conforman la subclase Hirudinida Lamarck, 1818, y forman parte del phylum Annelida Lamarck, 1809. Esta subclase incluye tres órdenes: Acanthobdellida, Branchiobdellida e Hirudinida (Siddall *et al*. 2001; Tessler *et al*. 2018). Los miembros de Hirudinida se caracterizan por poseer una estructura glandular en el tercio anterior del cuerpo llamada clitelo, el cual no es claramente distinguible externamente en algunas especies, así como una ventosa en cada extremo del cuerpo, 34 somitos con patrones variables de anillamiento externo y, con excepción de los miembros de Acanthobdellida, por carecer de quetas (Sawyer 1986). Dentro del grupo se incluyen especies que habitan ambientes terrestres, de agua dulce y marinos (Sawyer 1986).

Las sanguijuelas son hermafroditas simultáneas y se reproducen por fecundación interna cruzada; en algunas especies, el intercambio de esperma se da a través de espermatóforos que son inyectados durante el apareamiento (Salas-Montiel et al. 2017). En algunos miembros de la familia Piscicolidae los espermatóforos se insertan en una porción específica del cuerpo cercana a los gonoporos conocida como región copulatoria, compuesta por tejido conectivo que facilita la transferencia de espermas hasta su llegada a los ovarios (Sawyer 1986). En la mayoría de las especies de Hirudiniformes, la transferencia de espermatozoides ocurre mediante la inserción del pene en la vagina, órganos relativamente bien desarrollados (Sawyer 1986). El ciclo de vida de los miembros de Hirudinida es directo, es decir, no incluye fases larvarias y los huevos son depositados en ootecas, las cuales se adhieren sobre superficies sólidas, y en el caso particular de las sanguijuelas de agua dulce de la familia Glossiphoniidae, los progenitores llevan las ootecas y las sanguijuelas jóvenes adheridas en el vientre, lo cual representa el único caso de cuidado parental en Hirudinida (Mann 1962, Sawyer 1986).

Existen más de 700 especies de sanguijuelas en todo el mundo, y aproximadamente 100-150 de ellas pertenecen a la familia Piscicolidae Johnston, 1865 (Burreson 2007, Sket & Trontelj 2008) y 10 a la familia Ozobranchidae Pinto, 1921 (Sawyer 1986). Estas familias forman el suborden Oceanobdelliformes (Tessler *et al*. 2018) y entre sus miembros se encuentran especies que habitan aguas dulces, marinas y salobres. La familia Piscicolidae está conformada por sanguijuelas que se alimentan principalmente de sangre de peces óseos y cartilaginosos, y existen registros aislados de parasitismo en pulpos (López-Peraza *et al*. 2017) y crustáceos (Zara *et al*. 2009), así como de consumo de huevos de peces (Richardson 1948). Las especies de Piscicolidae habitan desde la zona intermareal (Polgar *et al*. 2009, Moraga & Muñoz 2010) hasta profundidades hadales (Utevsky *et al*. 2019). Las especies de Ozobranchidae se alimentan exclusivamente de sangre de tortugas acuáticas (Sawyer 1986). La familia Ozobranchidae incluye dos especies marinas: *Ozobranchus branchiatus* y *Ozobranchus margoi* (Apáthy, 1890). Ambas presentan una distribución geográfica amplia, particularmente en regiones tropicales (Tseng *et al*. 2018), relacionadas con la vagilidad y hábitos migratorios de sus hospederos, las tortugas marinas (Bowen & Karl 2007). Actualmente se ha involucrado a estas dos especies como un posible vector del virus del herpes de las tortugas que causa la fibropapilomatosis, sin embargo este estudio es preliminar (Greenblatt *et al*. 2004).

En México y América tropical, las sanguijuelas marinas en general han sido

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

escasamente estudiadas (Oceguera-Figueroa & León-Règagnon 2014), sin embargo en los últimos años el interés por este grupo ha comenzado a incrementarse lo que se ve reflejado en algunas publicaciones recientes, por lo que se espera que el número de especies para la región aumente en los siguientes años (ver Curran *et al*. 2016; López-Peraza *et al*. 2017; Ruiz-Escobar 2019; Ruiz-Escobar & Oceguera-Figueroa 2019).

Sistemática

Las primeras especies de las familia Piscicolidae y Ozobranchidae fueron descritas dentro del género *Hirudo* Linnaeus, 1758: *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1758), especie de agua dulce de Europa, *Pontobdella muricata* (Linnaeus, 1758) del Océano Atlántico, y *Ozobranchus branchiatus* (Menzies, 1791) del Océano Pacífico, Los géneros *Piscicola* Blainville, 1818, *Pontobdella* Leach, 1815 y *Ozobranchus* de Quatrefages, 1852 fueron erigidos posteriormente, reconociendo la gran diversidad morfológica del grupo.

La sistemática tradicional de la familia Piscicolidae reconoce tres subfamilias (Sawyer 1986), con base en la presencia o ausencia de pares de vesículas pulsátiles por somito del urosoma: Platybdellinae Ephstein, 1970 (vesículas ausentes), Piscicolinae Caballero, 1940 (un par de vesículas) y Pontobdellinae Llewellyn, 1966 (dos pares de vesículas). Esta clasificación no está sustentada por análisis filogenéticos con base en datos morfológicos y moleculares (Williams & Burreson 2006; Utevsky 2007) por lo que es necesaria una revisión formal.

La familia Ozobranchidae incluye tres géneros, dos de ellos con especies dulceacuícolas: *Unoculubranchiobdella* Solano Lobo Peralta, Rodrigues Matos & Maues Serra-Freire, 1998 de Brasil y *Bogabdella* Richardson, 1969 de Australia y Colombia. El tercer género, *Ozobranchus* incluye formas exclusivamente marinas con dos especies en México: *Ozobranchus branchiatus* (Menzies, 1791) y *Ozobranchus margoi* (Apáthy, 1890). Ambas especies presentan una distribución geográfica amplia particularmente en regiones tropicales (Tseng *et al*. 2018), relacionada con la vagilidad y hábitos migratorios de sus hospederos, las tortugas marinas (Bowen & Karl 2007).

Morfología

Cuerpo. Las sanguijuelas marinas miden generalmente unos cuantos centímetros, aunque algunas especies de *Pontobdella* superan los 10 cm y, excepcionalmente, *Megaliobdella szidati* puede alcanzar los 34 cm. El cuerpo de las sanguijuelas de las familias Piscicolidae y Ozobranchidae se divide en dos partes: el traquelosoma, que incluye la región anterior del cuerpo con la ventosa anterior (oral) en un extremo, y el urosoma en la región posterior, con la ventosa caudal (Fig 1. A-C;). Algunas especies presentan proyecciones laterales de la pared del cuerpo, siendo notables las branquias foliadas de *Branchellion* spp. y digitiformes de *Ozobranchus* spp. (Fig 1 B, C; 2 B) o bien las especies del género *Pontobdella* presentan el cuerpo cubierto por tubérculos prominentes (Sawyer 1986) (Fig. 1 A; 2 A).

La ventosa anterior o ventosa oral porta las estructuras sensoriales: manchas oculares, papilas o tentáculos, además de la boca la cual se localiza en la superficie ventral generalmente en el centro de la ventosa (Sawyer 1986). La ventosa posterior o ventosa caudal es generalmente más grande que la ventosa oral.

Aparato digestivo. La proboscis y el esófago se localizan en el traquelosoma, mientras que el buche, con ciegos gástricos, el intestino con uno a seis divertículos y el recto se localizan en el urosoma; el ano es de posición dorsal, cercano a la ventosa posterior (Utevsky 2007) (Fig 2 B,D).
Aparato reproductivo. Las gónadas masculinas (testisacos) se encuentran en cinco o seis pares a lo largo del urosoma. Las gónadas femeninas (ovisacos) se encuentran en un par, en forma esférica o alargada (Fig 2E). Los gonoporos siempre son separados y se localizan en la superficie ventral de cuerpo, en el tercio anterior. El gonoporo masculino siempre es anterior al femenino (Sawyer 1986).

Recolecta, fijación y preservación

Las especies de la familia Piscicolidae pueden ser recolectadas mediante la inspección de la superficie corporal de peces y en mucho menor medida en otros hospederos como pulpos y crustáceos. Las sanguijuelas suelen adherirse en la piel de los peces de los que se alimentan, en sitios

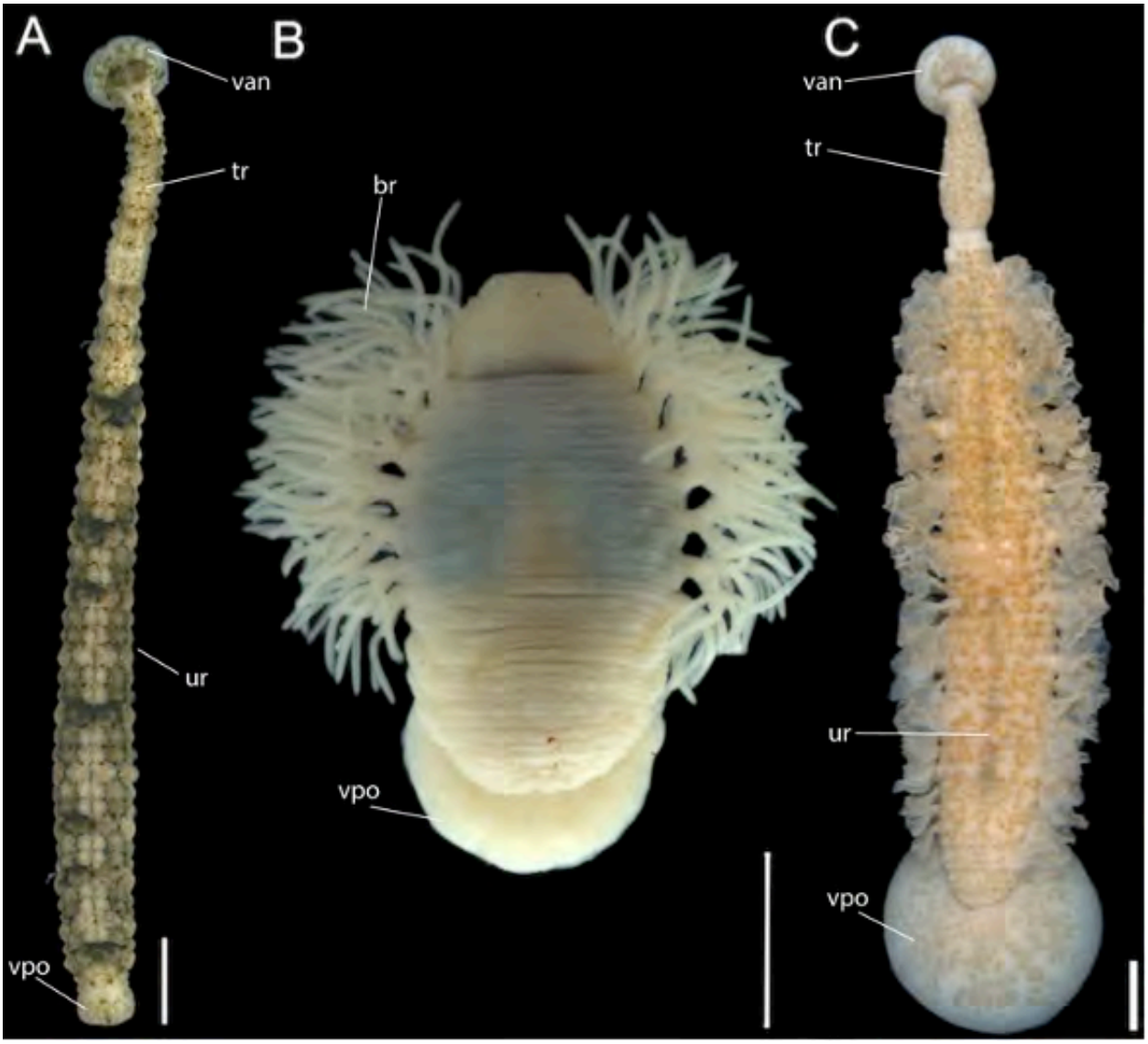


Figura 1. A) *Pontobdella* sp. ,B) *Ozobranchus branchiatus*; C) *Branchellion spindolaorum*. br= branquias; tr= traquelosoma; ur= urosoma; van= ventosa anterior; vpo= ventosa posterior; vs=vesícula seminal.

como aletas, branquias, cavidad oral y espiráculos (Caira *et al*. 2012), aunque en casos extremos se las ha encontrado en crías en desarrollo dentro de úteros (Moser & Anderson 1977). También es posible encontrar a las sanguijuelas y sus ootecas sobre artrópodos y moluscos bentónicos, de manera forética (Nagasawa & Fujiwara 2008, Nagasawa & Ueda 2013) o en el fondo marino (Burreson 2007). Las especies de Ozobranchidae, al ser parásitos estrictos, deben ser recolectadas directamente de la piel de sus hospederos (tortugas marinas), los cuales se encuentran bajo protección especial en países de América tropical, por lo que su recolecta puede requerir permisos especiales.

Para la fijación de las sanguijuelas, los ejemplares deben ser colocados en un recipiente con agua del medio, y relajados con adición gradual de alcohol al 70%, hasta que los ejemplares se encuentren inmóviles y no respondan al tacto. Si las sanguijuelas son fijadas directamente en alcohol o formol, estas se contraen y modifican su forma corporal característica, lo cual dificulta la observación de estructuras importantes para su correcta determinación. Posteriormente, se debe retirar el exceso de mucus con el uso de papel absorbente. La fijación se puede realizar con alcohol al 96% para ejemplares grandes (>2cm), lo cual facilitará la disección. Los ejemplares más

pequeños deben fijarse con formol al 4% con el objetivo de realizar cortes histológicos. Alternativamente, algunos ejemplares, inmediatamente después de la narcotización, pueden aplanarse al colocarse entre dos portaobjetos y ejerciendo presión sobre ellos; posteriormente, estos ejemplares pueden ser teñidos con haematoxilina-eosina o paracarmin y posteriormente montados en bálsamo de Canadá para realizar preparaciones permanentes.

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie

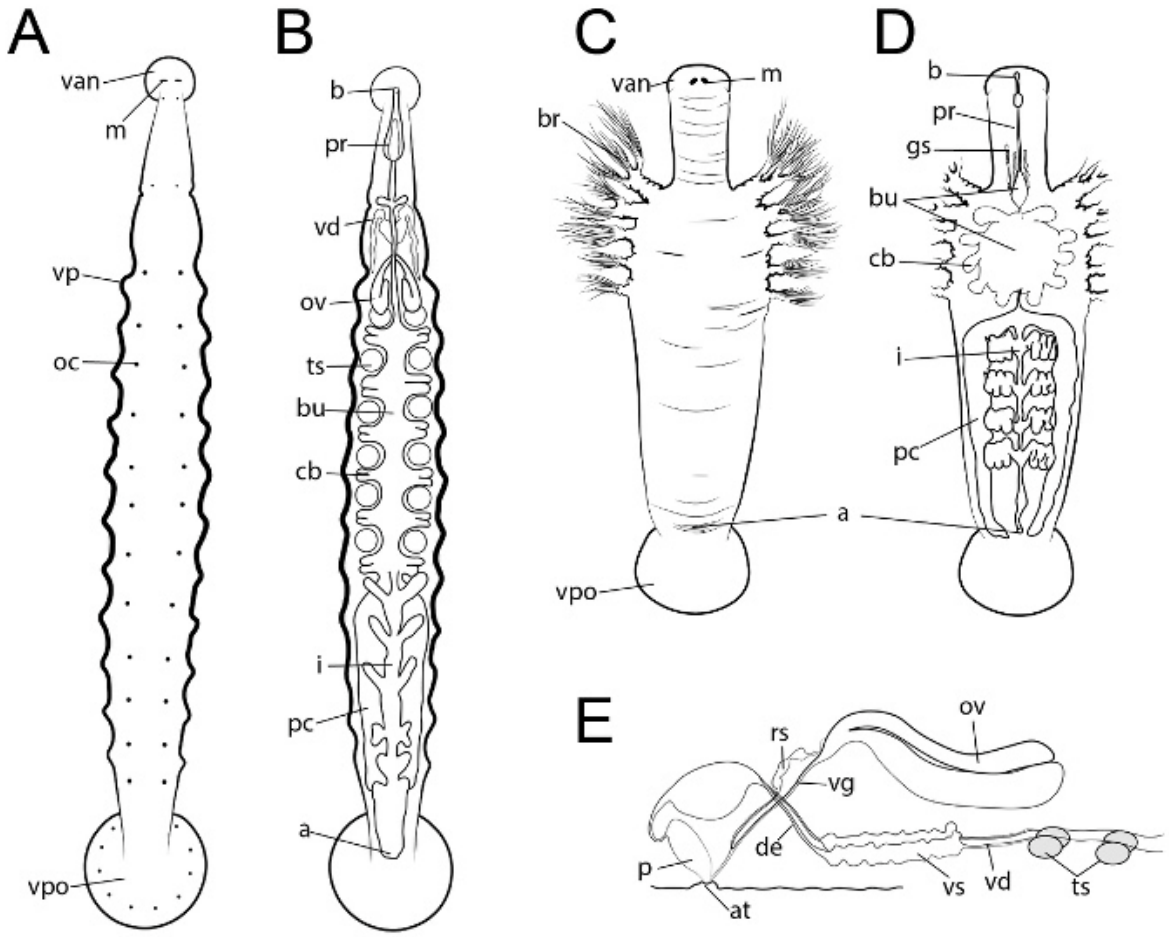


Figura 2. A, B) Piscicolidae, vista dorsal, morfología externa e interna; C, D) Ozobranchidae, vista dorsal, anatomía externa e interna; E) Ozobranchidae, vista lateral, anatomía interna. a= ano; at= atrio; b= boca; br= branquias; bu= buche; cb= ciegos del buche; de= ductos espermáticos; i= intestino; m= manchas oculares; oc= ocelos; ov= ovisacos; p= pene; pc= post ciegos; pr= proboscis; rs= receptáculo seminal; ts= testisacos; vd= vaso deferente; vg= vagina; van= ventosa anterior; vp= vesículas pulsátiles; vpo= ventosa posterior; vs= vesícula seminal.

Clave para especies de sanguijuelas marinas de América tropical

1 Urosoma con proyecciones laterales (branquias) conspicuas **2**
– Urosoma sin proyecciones laterales **7**

2(1) Branquias laterales digitiformes y ramificadas (Fig. 1C); parásitos de tortugas marinas .**3**
– Branquias laterales foliadas; parásitos de elasmobranquios **4**

3(2) Siete pares de branquias laterales ..... *Ozobranchus branchiatus* (P, G, C)
– Cinco pares de branquias laterales .....*Ozobranchus margoi* (P, G, C)

4(2) 30 pares de branquias laterales ..... *Branchellion spindolaorum* P
– 33 pares de branquias laterales ..... *Branchellion torpedinis* (G, C)
– 31 pares de branquias laterales **5**

5(4) 10 pares de vesículas pulsátiles .....*Branchellion* sp. ver Ruiz-Escobar, 2019 (P)
– 11 pares de vesículas pulsátiles **6**

6(5) Un par de manchas oculares irregulares .....*Branchellion ravenelii* (G, C)
– Un par de manchas oculares lineares .....*Branchellion lobata* (P)

7(1) Cuerpo liso, sin tubérculos.....**8**
– Cuerpo con tubérculos prominentes **10**

8(7) Somitos de la región media del cuerpo con tres anillos, en aguas profundas (hasta 2447m) ..... *Bathybdella sawyeri* (P)
-Somitos de la región media del cuerpo con seis anillos..... 9

9(8) Dos pares de manchas oculares ..... *Austrobdella cairae* (P)
– Sin manchas oculares ..... *Austrobdella rapax* (G, C)

10(7) Un par de manchas oculares lineares ..... *Pontobdella californiana* (P)
– Un par de manchas oculares con dos concavidades ..... *Pontobdella macrothela* (P, G, C)

Referencias

Bowen BW & Karl SA. 2007. Population genetics and phylogeography of sea turtles. Molecular Ecology 16(23): 4886—4907.

Burreson EM. 2007. Class Hirudinea. *In*: Carlton JT. (ed.) The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from central California to Oregon, 4a ed. University of California Press, Berkeley. 303—309 pp.

Caira JN, Healy CJ & Jensen K. 2012. An updated look at elasmobranchs as hosts of metazoan parasites. *In*: Carrier JC., JA Musick & MR. Heithaus (eds.) Biology of sharks and their relatives. 2ª Ed. CRC Press, Boca Ratón, Florida. pp: 547—578.

Curran SS., Phillips AJ, Overstreet RM., Benz GW & Henningsen AD. 2016. *Austrobdella cairae* n.sp. an oioxenous marine leech (Clitellata: Piscicolidae) from the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, in the Northeastern Pacific Ocean. Journal of Parasitology 102(2): 179—186.

Greenblatt RJ, Work TM., Balazs GH, Sutton CA., Casey RN, & Casey JW. 2004. The *Ozobranchus* leech is a candidate mechanical vector for the fibropapilloma-associated turtle herpesvirus found latently infecting skin tumors on Hawaiian green turtles (*Chelonia mydas*). Virology 321(1): 101—110.

Iannacone J, Avila-Peltroche J, Rojas-Perea S, Salas-Sierralta M, Neira-Cruzado K, Palomares-Torres R, Valdivia-Alarcón S., Pacheco-Silva A., Benvenutto-Vargas V. & Ferrario-Bazalar V. 2011. Dinámica poblacional de los parásitos metazoos del pez guitarra del Pacífico *Rhinobatos planiceps* (Batoidea: Rajiformes) de la zona costera marina de Lima, Perú. Neotropical Helminthology 5(2): 265-278.

López-Peraza DJ, Hernández-Rodríguez M, Barón-Sevilla B, Bückle-Ramírez LF & Grano-Maldonado

MI. 2017. First record of *Stibarobdella moorei* (Annelida, Hirudinea, Piscicolidae) a marine leech parasitizing *Octopus bimaculatus* (Mollusca: Octopodidae) from the Mexican Pacific coast. Helminthologia 54(4): 322—329.

Mann KH. 1962. Leeches (Hirudinea). Their structure, physiology, ecology and embryology. Oxford. 197 pp.

Moraga P & Muñoz G 2010 Prevalencia, abundancia y caracterización de morfoespecies de sanguijuelas (Annelida: Hirudinea) en peces intermareales de Chile central. Archivos de Medicina Veterinaria 42: 71—78.

Moser M & Anderson S 1977 An intrauterine leech infection: *Branchellion lobata* Moore, 1952 (Piscicolidae) in the Pacific angel shark (*Squatina californica*) from California. Canadian Journal of Zoology 55(4): 759—760.

Nagasawa K & Fujiwara K 2008 Two piscicolid leeces (Hirudinida) and their cocoons on snow crabs *Chionoecetes opilio* in Japan, with the first record of Johanssonia arctica from the Sea of Japan. Biogeography 10: 65—72.

Nagasawa K & Ueda Y 2013 Gastropod shell as a substrate for cocoon deposition by the deep-sea fish leech *Notostomum cyclostomum* (Hirudinida: Piscicolidae). Biogeography 15: 107—109.

Oceguera-Figueroa, A & León-Règagnon V 2014 Biodiversidad de sanguijuelas (Annelida: Euhirudinea) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85: 183—189.

Pinto C 1923 Ensaio monographico dos hirudíneos. Revista do Museu Paulista 13: 853—1118.

Polgar G Burreson EM Stefani F & Kamrani E 2009 Leeches on mudskippers: host-parasite interaction at the water's edge. Journal of Parasitology 95(4): 1021—1025.

Richardson LR 1948 *Piscicola punctata* (Verrill) feeding on the eggs of *Leucosomus corporalis* (Mitchill). The Canadian Field-Naturalist 62(4): 121—122.

Ruiz-Escobar F 2019 Taxonomía y filogenia molecular de sanguijuelas marinas (Annelida: Hirudinida: Piscicolidae) parásitas de elasmobranquios del sur de México. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar.

Ruiz-Escobar F & Oceguera-Figueroa A 2019 A new species of *Branchellion* (Hirudinida: Piscicolidae), a marine leech parasitic on the giant electric ray *Narcine entemedor* Jordan & Starks (Batoidea: Narcinidae) off Oaxaca, Mexico. Systematic Parasitology 96(7): 575—584.

Salas-Montiel R Phillips AJ Contreras-Mirón S & Oceguera-Figueroa A 2017 Prevalence, abundance and intensity of implanted spermatophores in the blood feeding leech *Haementeria officinalis* from a wild population in Guanajuato, Mexico. Journal of Parasitology 103(1): 47—51.

Sawyer RT 1986 Leech Biology and Behaviour. Vol. 2. Feeding, Biolgy, Ecology, and Systematics. Oxford University Pres. 1065.

Siddall ME Apakupakul K Burreson EM Coates KA Erséus C Gelder SR Källersjö M & Trapido-Rosenthal H 2001 Validating Livanow: molecular data agree that leeches, branchiobdellidans, and Acanthobdella peledina form a monophyletic group of oligochaetes. Molecular Phylogenetics and Evolution 21: 346—351.

Sket B & Trontelj P 2008 Global diversity of leeches (Hirudinea) in freshwater. Hydrobiologia 595: 129—137.

Tessler M de Carle D Voiklis ML Gresham OA Neumann JS Cios S & Siddall ME 2018 Worms that suck: Phylogenetic analysis of Hirudinea solidifies the position of Acanthobdellida and necessitates the dissolution of Rhynchobdellida. Molecular Phylogenetics and Evolution 127: 129—134.

Tseng C Leu J & Cheng I 2018 On the genetic diversity of two species of the genus *Ozobranchus* (Hirudinida; Ozobranchidae) from the Atlantic and Pacific oceans. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 98(4): 955—960.

Utevsky S Kovalchuk A Kovalchuk N Utevsky A Chernyshev AV 2019 A new species of the genus *Johanssonia* Selensky, 1914 (Hirudinea: Piscicolidae) collected in the Kuril-Kamchatka Trench at the greatest depth ever recorded for fish leeches. Progress in Oceanography 176:102133

Utevsky AY 2007 Antarctic piscicolid leeches. Bonner Zoologische Monographien 54, 80 pp.

Williams JI. & Burreson EM. 2006. Phylogeny of the fish leeches (Oligochaeta, Hirudinida, Piscicolidae) based on nuclear and mitochondrial genes and morphology. Zoologica Scripta 35(6): 627—639.

Zara FJ Reigada ALD Passero LFD & Toyama MH 2009. *Myzobdella platensis* (Hirundinida: Piscicolidae) is true parasite of blue crabs (Crustacea: Portunidae) Journal of Parasitology 95(1): 124—128.

Registros cuestionables

Taxón	Registros	Comentarios
Pontobdella moorei (Oka, 1910)	Pacífico oriental: Lima, Perú (Iannacone *et al*. 2011). Baja California, México (López-Peraza *et al*. 2017, como *Stibarobdella moorei*) Atlántico: Brasil (Wunderlich *et al*. (2016)	Localidad tipo: Japón (Pacífico occidental). Los registros de Lima, Perú provienen de un estudio ecológico. Los registros de Baja California fueron identificados erróneamente (ver Ruiz Escobar 2019).
Johanssonia arctica (Johansson, 1898)	Brasil (Pinto 1923)	Localidad tipo: océano Ártico.

25. Iospilidae Bergström, 1914

María Ana Fernández-Álamo

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias,
mafa@ciencias.unam.mx

Introducción

Los iospílidos son poliquetos holopelágicos pequeños que tienen una amplía distribución en todos los mares y los océanos del mundo; se distinguen por su cuerpo cilíndrico, delgado y alargado, que va de unos pocos milímetros hasta varios centímetros, y con más de 60 segmentos.

En general no se sabe casi nada sobre su biología. Orensanz & Ramírez (1973) mencionaron que las especies de *Iospilus* Viguier, 1886 se alimentan de diatomeas; Reibisch (1895) incluyó en los esquemas de *Phalacrophorus uniformis* Reibisch, 1895 la ilustración de dos estadios jóvenes, uno con tres segmentos y el esbozo del tubo digestivo, el otro con la cabeza completa y más o menos siete segmentos, los cuatro primeros con parápodos incluyendo setas, y la faringe con el primordio de las mandíbulas; mientras que para *Phalacrophorus pictus* Greff, 1879 esquematizó un macho completo, especificando la presencia de esperma. Jiménez-Cueto *et al*. (2006) describieron ejemplares de hembras y machos de P. uniformis recolectados en la costa mexicana del Caribe.

A pesar de que los iospílidos tienen una amplía distribución geográfica, sus registros son relativamente escasos y dispersos. Dales (1957), Tebble (1962) y Fernández-Álamo (1983) coincidieron que ello se debe a lo pequeño y frágil de su cuerpo, razón por la que repetidamente se encuentran fragmentados en las muestras de arrastres con red, pasando desapercibidos en los análisis de las colecciones de zooplancton.

En México las especies de la familia Iospilidae se han registrado en la costa occidental de Baja California, en el Golfo de California, en las costas de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, en las costas del Golfo de México, en las aguas del Canal de Yucatán y en las costas de Quintana Roo en el Caribe. También se han registrado en las regiones adyacentes al país que por la dinámica oceánica tienen influencia sobre las costas mexicanas, como son la Corriente de California, el Pacífico Tropical Oriental y en otras localidades del Mar Caribe. En los últimos años se han hecho varios registros de las especies de iospílidos en otros países tropicales de Centro y Sudamérica, que contribuyen al conocimiento de su distribución. La literatura consultada en donde aparecen estos registros es: Treadwell (1943), Rioja (1958), Fernández-Álamo (1983, 1987, 1989, 1991, 1992, 1996, 2006, 2008), Fernández-Álamo *et al*. (2003), Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005), Salazar-Vallejo & Londoño-Meza (2004), Jiménez-Cueto *et al*. (2006), Fernández-Álamo *et al*. (2008), Díaz-Díaz *et al*. (2009), Liñero-Arana & Díaz-Díaz (2010), Dean (2012), Márquez *et al*. (2013), Tovar-Faro (2012, 2013) y Aguirre & Canales (2017).

Sistemática

Este grupo de poliquetos fue considerado como la subfamilia Iospilinae, perteneciente a los filodócidos (Reibisch 1895, Fauvel 1923, Dales 1957, Tebble 1962, Ushakov 1972); sin embargo, fue elevada a la categoría de familia por Bergström (1914) quien los definió como poliquetos filodociformes aberrantes. Day (1967), Dales & Peter (1972), Orensanz & Ramírez (1973), Fauchald (1977) y Fernández-Álamo (1983), entre otros, han seguido este criterio, mientras que Pleijel & Dales (1991) erigen la superfamilia Iospiloidea. Rouse & Fauchald (1997) excluyen del análisis filogenético a los taxones con habitats simbiontes, intersticiales y pelágicos, en estos últimos y en particular de Iospilidae consideran que es un grupo poco conocido que requiere de un mayor estudio anatómico y que junto con Alciopidae, Lopadorhynchidae, Pontodoridae, Typhlos-colecidae y Tomopteridae forman parte del clado Phyllodocida. Rouse & Pleijel (2001) los

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

consideraron como filodócidos "menores" indicando que no existen análisis cladísticos sobre su filogenia, aunque claramente pertenecen a Phyllodocida. Read & Fauchald (2019) siguen ese criterio y los colocaron como Phyllodocida incertae sedis y familia Iospilidae aceptada.

Dales & Peter (1972) indicaron que sólo los géneros *Iospilus* Viguier, 1886 y *Phalacrophorus* Greeff, 1879 podrían ser válidos, aunque también incluyen a *Paraiospilus* Viguier, 1911 y comentaron que se requiere de la observación de nuevo material, ya que hasta esa fecha sólo existía la cita original de *P. affinis* Viguier, 1911 y que Fauvel (1923) no incorporó nuevos especimenes, sino que sólo hace referencia al mismo material. Read & Fauchald (2019) colocaron a *Paraiospilus* como un género aceptado. Day (1967) consideró que las diferencias de *P. affinis* con *Iospilus phalacroides* son mínimas y por lo tanto la define como sinónimo de ésta. Orensanz & Ramírez (1973) no siguen este criterio y registran ejemplares de *I. affinis* en el Atlántico Sudoccidental. En este trabajo se sigue la posición de Day (1967) quien definió a la familia Iospilidae con dos géneros, cada uno con dos especies; sin embargo, se requiere de una cuidadosa revisión que incluya el material tipo y de análisis moleculares, para definir con mayor certeza la validez taxonómica de sus taxones.

Morfología

El cuerpo es generalmente pequeño, cilíndrico, delgado y alargado, transparente, semitransparente o amarillento y con órganos o glándulas segmentales, con mayor o menor cantidad de un pigmento pardo, en la base de los parápodos (Fig. 1 AI, BI y BIII). De acuerdo a Orensanz & Ramírez (1973) estas estructuras son cromatóforos que probablemente sean fosforescentes.

La cabeza es prácticamente indistinguible del resto del cuerpo; tienen un prostomio redondeado, sin antenas, con un par de ojos y un par de palpos diminutos. La faringe es protráctil y puede ser inerme, o armada con un par de mandíbulas laterales que se observan claramente por la transparencia del cuerpo, cuando no está evertida. Además, se pueden observar dos segmentos tentaculares fusionados, con dos pares de cirros tentaculares, el segundo par con setas (Fig. 1 AI y BII).

En el tronco los segmentos llevan parápodos unirrámeos. Los setígeros 2–10 tienen parápodos reducidos, mientras que en los posteriores presentan un lóbulo setígero largo sostenido por una acícula saliente y las setas son espinígeras compuestas. Los cirros dorsales y ventrales son cortos (Fig. 1 AI, AII, BI y BIII). En la región basal de los parápodos se distinguen glándulas segmentales cuyo pigmento se puede extender hacia la región dorsal del segmento (Fig. 1 AI y BI).

Ushakov (1972) consideró que, en los filodócidos, la condición unirrámea de los parápodos representa un carácter primitivo, planteando que estas estructuras no se originaron por un proceso regresivo de estructuras birrámeas, en las que se reduce el notopodio, como sucede en otros grupos de poliquetos. Fauchald & Rouse (1997) revisaron las principales características de estas estructuras en la Clase Polychaeta, llegando a la conclusión de que hay numerosas variaciones ontogenéticas en la formación de los parápodos, además de la diversa apreciación que al respecto tienen los diferentes autores, por lo que deciden considerar sólo los términos de unirrámeo y birrámeo, a menos que la reminiscencia del notopodio sea de mayor utilidad informativa, por ejemplo en las familias Eunicidae, Hesionidae y Dorvilleidae, en donde los parápodos son considerados como sesquirrámeos.

El pigidio es pequeño y no tiene cirros anales.

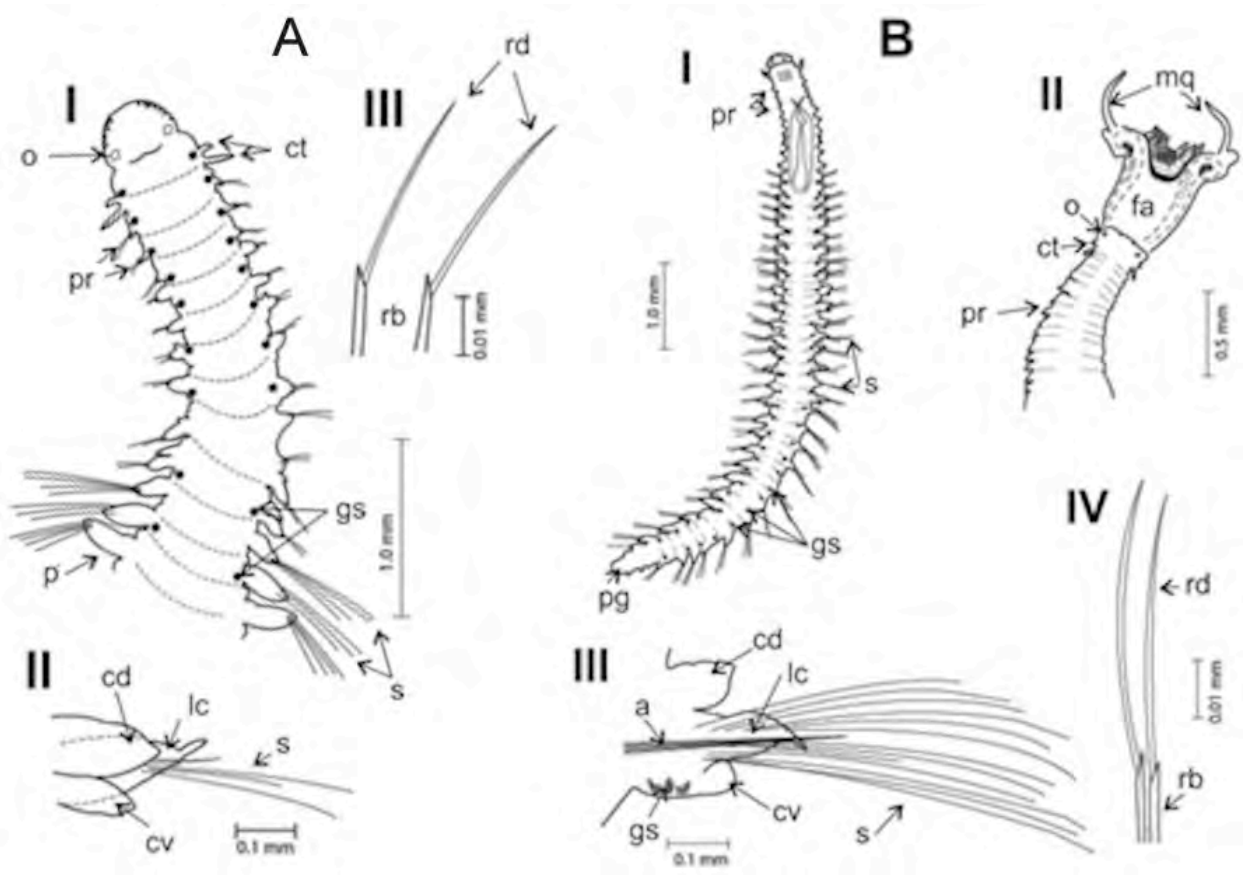


Figura 1. Iospílidos registrados en costas mexicanas. A. *Iospilus phalacroides*. I. Región anterior, vista dorsal: ct = cirros tentaculares, gs = glándulas segmentales, o = ojos, p = parápodos, pr = parápodos reducidos, s = setas. II. Parápodo, vista lateral: cv = cirro ventral, cd = cirro dorsal, ls = lóbulo setígero, s = setas. III. Setas espiníferas compuestas: rb = región basal, rd = región distal. B. *Phalacrophorus uniformis*. I. Organismo completo, vista dorsal: gs = glándulas segméntales, p = parápodo, pg = pigidio, pr = parápodos reducidos, s = setas. II. Región anterior con la faringe evertida: ct = cirros tentaculares, fa = faringe armada, mq = mandíbulas quitinosas, o = ojos, pr = parápodos reducidos. III. Parápodo, vista lateral: ac = acícula, cd = cirro dorsal, cv = cirro ventral, gs = glándulas segméntales, ls = lóbulo setígero, s = setas. IV. Setas espiníferas compuestas: rb = región basal, rd = región distal. Modificado de Fernández-Álamo (1983).

Clave para géneros y especies
(Modificada de Day 1967)

1 Faringe sin mandíbulas quitinosas ..... *Iospilus phalacroides* Viguier, 1886[1]
- Faringe con un par de mandíbulas quitinosas (Fig. 1 BII) .....
..... *Phalacrophorus* Greeff, 1879 2

2(1) Setígeros 2–3 con parápodos reducidos ..... *P. pictus* Greeff, 1879[2]
- Setígeros 8–10 con parápodos reducidos ..... *P. uniformis* Reibisch, 1895[3]

Comentarios

1) Registrada en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En las costas mexicanas hay registros escasos en el Golfo de California, frente a las costas de Colima, en el Golfo de Tehuantepec y en las costas de Quintana Roo en el Mar Caribe.
2) Considerada como cosmopolita; Treadwell (1943) describió *P. maculatus* con materiales recolectados en el Pacifico (frente a las costas de Colombia y Perú), el Atlántico y algunos ejemplares de la región central del Mar Caribe. Con base en la revisión del material tipo, Hartman (1956) y Tebble (1962)

consideraron que esta especie es sinónima menor de *P. pictus*. En las costas mexicanas se ha registrado en pocas localidades, en el Golfo de California, el Golfo de Tehuantepec, las costas de Campeche en el Golfo de México y las de Quintana Roo, en el Caribe. Tovar-Faro *et al*. (2013) registraron esta especie con pocos ejemplares en algunas localidades de la costa de Brasil.

3) Tiene la distribución más amplia de las especies de la familia y en las costas de México se ha observado en la costa occidental de Baja California Sur, en el Golfo de California, en las costas de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, en el Golfo de Tehuantepec, en las aguas del Canal de Yucatán y las costas de Quintana Roo en el Caribe. Díaz-Díaz *et al*. (2009) y Márquez-Rojas *et al*. (2013) la hallaron en las costas del Atlántico en Venezuela y Tovar-Faro *et al*. (2013) la registraron como una especie abundante y bien distribuida en la costa de Brasil.

Agradecimientos

Un reconocimiento a Adrián Fernández por su ayuda en la digitalización de los dibujos y las fotografías y a Magali Roa Venicio por la actualización de las citas bibliográficas, así como la edición del manuscrito y la organización de las referencias.

Referencias

Aguirre L. & Canales R. 2017. Poliquetos de Perú: estado actual y perspectivas para la investigación. In: Díaz-Díaz O, D Bone, CT Rodríguez & VH Delgado-Blas. Poliquetos de Sudamérica (eds). Vol. Esp. Bol. Inst. Ocean. Venezuela, Cumaná, Venezuela, pp 101-114.

Bergström E. 1914. Zur Systematik des Polychaeten Familie der Phyllodociden. Zool Bidrag Uppsala 3: 37-324.

Dales RP. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. Bull Scripps Inst Oceanogr 7: 95-167

Dales RP & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic Polychaeta. J Nat Hist 6: 55-92.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of southern Africa. 1 Errantia. Brit Mus (Nat Hist) Publ 656: 1-456.

Dean, H.K. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.

Díaz Díaz, OF, E Radha Henriquez, I. Liñero-Arana, & B Marín. 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. Ciencia y Mar 13(38): 15-26.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms. Definitions and Keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA Cont Sci Ser 28: 1-190.

Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. Zool Scripta 26: 71-138.

Fauvel P. 1923. Polychètes errantes. Faune France 5: 1-488.

Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacífico Tropical Oriental: Sistemática y Zoogeografía. Tes Doc, Univ Nal Autón México, 481 pp.

Fernández-Álamo MA. 1987. Distribución y abundancia de los poliquetos pelágicos (Annelida: Polychaeta) en el Golfo de Tehuantepec, México, In: Gómez Aguirre S & Arenas-Fuentes V (eds) Contrib Hidrobiol UNAM México DF, pp 267-278.

Fernández-Álamo MA. 1989. Una aportación al conocimiento del zooplancton del Golfo de California. Mem VII Simp Intern Biol Mar UABCS, pp 17-22.

Fernández-Álamo MA. 1991. The holoplanktonic polychaetes from the Gulf of California during August September, 1977. CalCOFI Rep 32: 97-104.

Fernández-Álamo MA. 1992. Distribución y abundancia de los poliquetos holoplanctónicos en el Golfo de California durante marzo y abril de 1984. Invest Mar CICIMAR 7(1): 75-89.

Fernández-Álamo MA. 1996. Holoplanktonic polychaetes from the southwestern region of Baja California, México, in March, 1977. An Inst Biol UNAM Ser Zool 67(1): 51-66.

Fernández-Álamo MA. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition "El Golfo 6311-12" of Scripps Institution of Oceanography. Sci Mar 70S3: 209-215.

Fernández-Álamo MA. 2008. Diversidad de los poliquetos del holoplancton en el Océano Atlántico. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 97-103.

Fernández-Álamo MA, L Sanvicente-Añorve & MA Alatorre-Mendieta. 2003. Changes in pelagic polychaete assemblages along the California Current System Hydr 496: 329-336.

Fernández-Álamo MA, I Ruiz-Boijseauneau, ME Vicencio-Aguilar, O Castillo-Sandoval, K Naranjo-Zavaleta, MV Piña-González, AN Aranda-Rodríguez, M Galván-Delgado y AF Solano-Vargas. 2008. Listados de los sifonóforos, poliquetos, decápodos y quetognatos en el Golfo de California, México. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 105-113.

Hartman O. 1956. Polychaetous annelids erected by Treadwell 1891-1948 together with a brief chronology. Bull Am Mus Nat Hist 109: 243-310.

Jiménez-Cueto S, E Suárez-Morales & SI Salazar-Vallejo. 2006. Iospilids (Polychaeta: Iospilidae) from the northwest Caribbean Sea, with observations on reproductive structures. Zootaxa 1211: 53-68.

Liñero-Arana, I. & Díaz-Díaz, O.F. 2010. Poliquetos de Venezuela. I. Aspectos biológicos y ecológicos.

Universidad de Oriente Instituto Oceanográfico de Venezuela. 147 pp.

Márquez-Rojas, B, O Díaz-Díaz y Balza MA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida-Polychaeta) from Venezuela. Pan-Amer J Aquat Sci 8 (3): 160-165.

Orensanz JM & Ramírez FC. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico Sudoccidental. Bol Inst Biol Mar Mar del Plata (Argentina) 21: 1-86.

Pleijel F & Dales RP. 1991. Polychaetes: British Phyllodocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans. Synopses Br Fauna N S 45: 1-206.

Read G & Fauchald K. (Ed). 2019. World Polychaeta database. Iospilidae Bergström, 1914. http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=933 on 2019-08-28

Reibisch JG. 1895. Die pelagischer Phyllodociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. Ergebn Plankton-Exped Humboltd-Stiftung 2: 1- 63.

Rioja E. 1958. Estudios Anelidológicos XXII. Datos para el conocimiento de la fauna de Anélidos Poliquetos de las costas orientales de México. An Inst Biol UNAM 29: 219-301.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scripta 26: 139-204.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press New York 1-354.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol UNAM Ser Zool 75(1): 9-97.

Tebble N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. Bull Br Mus nat Hist Zool 7(9): 371-492.

Treadwell AL. 1943. Biological results of last cruise of Carnegie. Polychaetous annelids. Biology 4. Carnegie Inst Wash, Dept Terrestrial Magnetism 555: 29-59.

Tovar-Faro. B, (2012). Taxonomia e padrões de distribuição dos poliquetas pelágicos (Annelida-Polychaeta) da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira, entre 13° e 25°S e 28° e 42°W. (Tesis doctoral). Rio Janeiro, Brazil: Biol Marinha, Univ Fed Fluminense.

Tovar-Faro. B. Locádio M & de Paiva PC. (2013). Distribution of Iospilidae (Annelida) along the eastern Brazilian coast (from Bahia to Rio de Janeiro). Lat Amer J Aquat Res 41: 323-334.

Ushakov, PV. 1972. Fauna of the U.S.S.R. Polychaetes. Vol. 1. Acad. Sc. U.S.S.R. Zool. Inst. New Series, 102, 1-86.

Vicencio-Aguilar ME & Fernández-Álamo MA. 2005. Radiolarios, Cnidarios, Anélidos, Crustáceos y Quetognatos del plancton en el Golfo de California. Rev Soc Mex Hist Nat 2(1): 91-106.

26. Longosomatidae Hartman, 1944

Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México
pabloh@cmarl.unam.mx

Introducción

Los miembros de la familia Longosomatidae (antes Heterospionidae Hartman, 1965) son anélidos largos y cilíndricos de un tamaño medio entre los poliquetos; es decir, alrededor de 1 mm de ancho y 50–70 mm de largo (Wilson 2000). El cuerpo se divide en una corta región anterior con 7–9 setígeros comprimidos antero-posteriormente y una región media con numerosos segmentos alargados (Fig. 1A, B); la parte posterior del cuerpo sólo ha sido observada en la especie *H. longissima* y *H. indica*, es ensanchada, con varios pares de espinas aciculares y un ano terminal (Fig. 1C) (Uebelacker 1984, Parapar *et al*. 2016). Estos poliquetos son poco conocidos debido a su habilidad para retraerse dentro de sus madrigueras profundas, fuera del alcance de los equipos usuales de recolección (Borowski 1994), y a que sus especímenes se fragmentan fácilmente. De hecho, la presencia de ejemplares de esta familia en las colecciones de invertebrados es rara, y la mayoría de los ejemplares son fragmentos de la parte anterior del cuerpo y los primeros segmentos medios (Fauchald & Rouse 1997). Se caracterizan por poseer los segmentos medios del cuerpo extraordinariamente alargados con círculos casi completos de setas capilares (Fig. 1F), que son las estructuras morfológicas que determinan su monofilia (Fauchald & Rouse 1997).

Los longosomátidos viven en sedimentos blandos y son probablemente tubícolas y consumidores de detritus (Pettibone 1982). Aunque su tipo de alimentación es desconocido, la presencia de palpos sugiere una movilidad moderada y una alimentación basada en depósitos de subsuperficie (Fauchald & Jumars 1979, Jumars *et al*. 2015). Se conoce poco sobre su reproducción, aunque se ha observado que los huevos tienen una envoltura compleja, similar a la de *Poecilochaetus*, *Trochochaeta* y muchos Spionidae (Blake & Arnofsky 1999).

A nivel mundial han sido registrados en regiones geográficas muy distantes entre sí, desde aguas someras hasta regiones abisales (Uebelacker 1984), y en localidades del Océano Pacifico y Atlántico, Mar Mediterráneo, Mar del Este de China y Mar Rojo (Wilson 2000, Parapar *et al*. 2014, 2016). A pesar de ser raros en los ambientes bénticos, en algunas regiones como Nueva Zelanda son relativamente comunes en sedimentos lodosos a menos de 65 m de profundidad, registrándose densidades de más de 16 orgs./0.25m² (Estcourt, 1967).

En la actualidad, la familia Longosomatidae está representada por un solo género, *Heterospio* Ehlers, 1874 y ocho especies (Parapar *et al*. 2014, 2016). En los mares de América tropical se ha registrado un taxón cercano a la especie *H. longissima* Ehlers, 1874 para el golfo de México, una forma de *H. longissima sensu* Hartman, 1965 para Bermudas y las costas tropicales de Brasil, *H. catalinensis* (Hartman, 1944), una forma no descrita formalmente para el golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2005), y *H. peruana* Borowski, 1994 de aguas profundas del Pacífico Este Tropical de Sudamérica.

Sistemática

La primera especie descrita, *Heterospio longissima*, fue recolectada durante la expedición del buque Porcupine en aguas profundas de Irlanda. Ehlers (1874), no la incluyó en familia alguna. Mucho tiempo después, Hartman (1944) propuso la familia Longosomidae, con un nuevo género, *Longosoma*, para la especie *L. catalinensis* de Isla Santa Catalina, al sur de California. Posteriormente, Hartman (1965) redescribió *H. longissima* y reconoció que su especie *L. catalinensis* debería ser transferida a *Heterospio* Ehlers, 1874, por lo que sinonimizó ambos géneros y propuso cambiar el nombre de la familia a Heterospionidae (Hartman 1965).

Borowski (1994) analizó las seis especies registradas en ese momento para esta familia en los

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

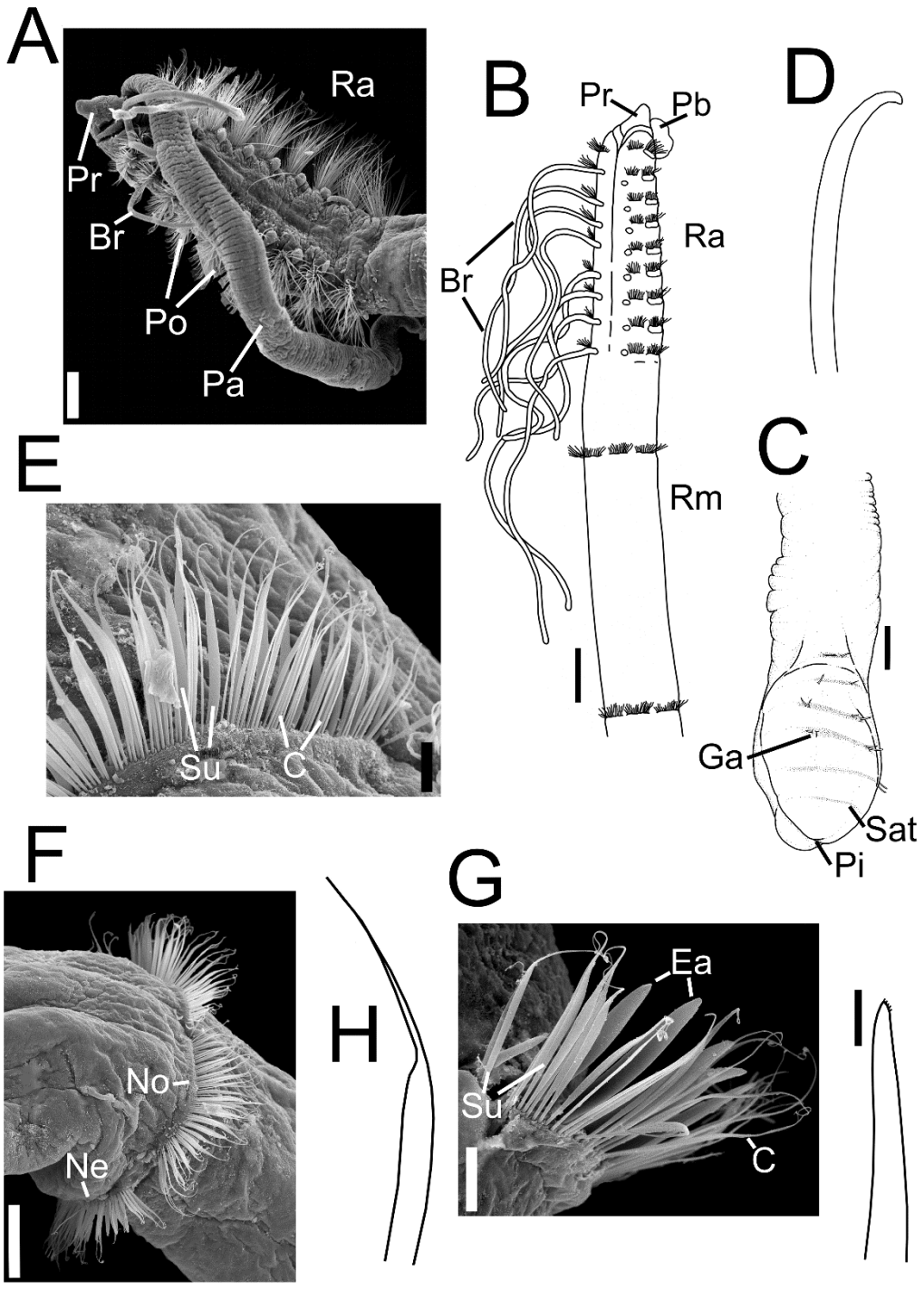


Figura 1. *Heterospio* sp., A) Región anterior, vista dorsal; *H. catalinensis*, B) Región anterior e inicio de la región media, vista dorsal; *H. indica*, C) Región posterior; *H. catalinensis*, D) Gancho neuropodial del setígero 1; *Heterospio* sp.: E) Notópodo abdominal anterior, F) Segmento abdominal; G) Neurópodo abdominal medio; H) Sub-uncino; I) Espina acicular. (Abreviaturas: Br= branquia; C= seta capilar; Ea= espina acicular; Ga= gancho acicular; No= notópodo; Ne= neurópodo; Pa= palpo; Pb= probóscide; Pi= pigidio; Po= parápodo; Pr= prostomio; Sat= segmento aqueto terminal; Su= sub-uncino; Ra= región anterior; Rm= región media). Escala: A, B= 0.2 mm; C, F= 0.1 mm; E= 0.02 mm; G= 0.02 mm; D, H, I sin escala. Modificados de B) *H. catalinensis*; Hartman (1944); C) *H. indica*: Parapar *et al*. (2016).

mares del mundo, junto con varias formas que no han sido descritas formalmente, y concluyó que todos los longosomátidos deberían ser incluidos dentro del género *Heterospio*. Además, corrigió el nombre de la familia a Longosomatidae (originalmente nombrada como Longosomidae), y estableció que éste tiene prioridad sobre Heterospionidae y debe ser el nombre válido de la familia.

Los Longosomatidae fueron ubicados dentro del clado Spionida por Rouse & Fauchald (1997) debido a que la presencia de palpos peristomiales acanalados y densos fascículos setales en segmentos anteriores (Fig. 1A) los hace similares a los miembros de la familia Spionidae. Sin embargo, los caracteres que soportan este clado en muchos de los análisis realizados por Rouse & Fauchald (1997) son aparentemente homoplásicos o reversiones. En este sentido, los longosomátidos también podrían ser cercanos a los Cirratulidae (en el clado Terebellida) debido a su distribución setal en forma de cinturones en segmentos medios y posteriores (Fig. 1F) similares a los observados en el género *Chaetozone* de esta familia Cirratulidae, a la presencia de filamentos branquiales y palpos peristomiales (Fig. 1A), a la morfología de la cabeza y los parápodos, a los tipos setales (Fauchald & Rouse 1997), y a la forma expandida de los segmentos medios (Fig. 1B) (Wilson 2000). Blake & Arnofsky (1999) realizaron un estudio sobre la reproducción, el desarrollo larval y la filogenia de los espionimorfos, mostrando que el género *Heterospio* puede ser incluido dentro de los Spionidae, originando que este taxón sea parafilético si la familia Longosomatidae es reconocida y, por tanto, el género *Heterospio* debería ser transferido a la familia Spionidae. Es evidente, entonces, que es necesario profundizar en el estudio de las relaciones filogenéticas de este grupo de poliquetos, incluyendo datos moleculares, para aclarar su posición taxonómica y su posible inclusión dentro de los Spionidae.

Morfología

Las especies de *Heterospio* se distinguen entre sí por la presencia de ganchos neuropodiales en el primer setígero (Fig. 1D), el número de setígeros en la parte anterior del cuerpo ("torax") (Figs. 1A, B, 2), el primer setígero alargado, la longitud relativa de los siguientes segmentos alargados (Fig. 2), el segmento abdominal donde inicia la "cintura" setal (Fig. 1F) y las distintas formas de las setas abdominales modificadas (Fig. 1G, H) (Uebelacker 1984).

Cuerpo. Externamente, el cuerpo tradicionalmente se ha dividido en una "región torácica" (7 a 9 setígeros) y una "región media" (Fig. 1A, B). Sin embargo, la estructura interna de los longosomátidos es desconocida (Fauchald & Rouse 1997) y los canales intersegmentales usualmente no son evidentes, por lo que la transición entre el "tórax" y la "región media" es difícil de distinguir. En este sentido, lo más adecuando es seguir la propuesta de Parapar *et al*. (2014, 2016) y no usar dichos términos para separar las secciones corporales; en su lugar, determinar la presencia del primer segmento alargado, que es un carácter diagnóstico (Parapar *et al*. 2041, 2016). Los límites entre los segmentos se determinan de acuerdo con la ubicación de las setas en el borde anterior del segmento y por tanto, la longitud de cada segmento es la distancia entre las ramas setales de segmentos sucesivos. A pesar de que la aparición del primer setígero alargado es muy variable entre las especies, los longosomátidos se distinguen por la presencia de 8 a 14 segmentos muy largos en la porción media del cuerpo, y por el incremento en la amplitud del fascículo setal (Fig. 1B). Aunque los organismos juveniles de *H. angolana* presentan segmentos cortos en la parte media del cuerpo, en comparación con los adultos, que podrían estar relacionados con la producción de gametos (Bochert & Zettler 2009).

Prostomio. El prostomio es pequeño, subcónico a subtriangular, ancho en su parte anterior; sin apéndices ni ojos. Con un par de órganos nucales eversibles en el margen posterior del prostomio. El peristomio porta un par de palpos largos y acanalados longitudinalmente, son extremadamente deciduos y rara vez han sido observados (Fig. 1A). El nivel de fusión del prostomio y del peristomio es incierto; según Fauchald & Rouse (1997) el peristomio se reduce a la región bucal y el primer segmento no posee setas, mientras que para Borowski (1994) el anillo aqueto atrás del prostomio corresponde al peristomio, ya que el par de palpos parece surgir de este segmento.

La probóscide es eversible, sin maxilas, blanda y en forma de saco.

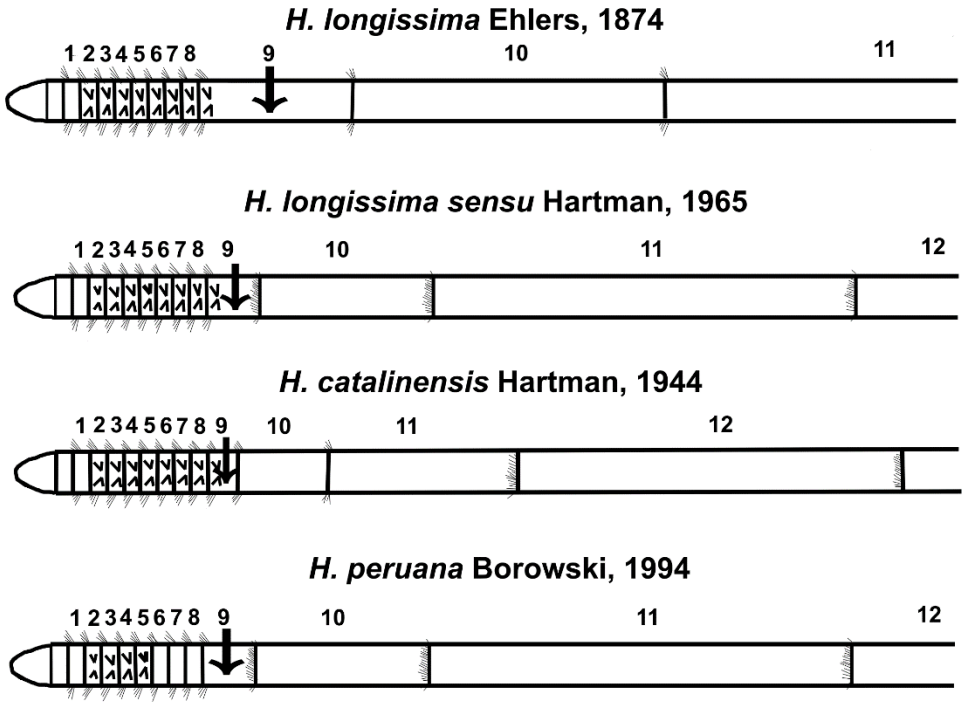


Figura 2. Diagrama (no a escala) de las especies de *Heterospio* registradas en los mares de América Tropical, los setígeros están numerados, vista dorsal. Las flechas indican la posición del primer setígero alargado según Parapar *et al*. (2014). Modificado de Laubier *et al*. (1972) y Parapar *et al*. (2014).

Parápodos. El primer segmento es similar en longitud a los siguientes setígeros pero sin parápodos. Los parápodos restantes son birrámeos con los rebordes post-setales bajos (Fig. 1A, B). Sin cirros dorsales ni ventrales. A partir del setígero 2 se presentan 3–8 pares de filamentos branquiales delgados, largos y cilíndricos, en posición dorsal (Fig. 1A, B). Sin acículas. Los parápodos de la región media del cuerpo se reducen en tamaño, de tal manera que las setas parecen emerger de la pared del cuerpo (Fig. 1E, F, G).

Setas. Los parápodos en la porción anterior del cuerpo portan numerosas setas capilares arregladas en forma de abanico en ambas ramas y pueden incluir setas capilares, subuncinos (Fig. 1H) y ganchos (Fig. 1D). En la mitad del cuerpo las setas capilares frecuentemente forman cinturas completas alrededor del cuerpo (Fig. 1F) y pueden estar acompañadas de setas modificadas en un número variable de segmentos (Fig. 1E, G). Sin embargo, las formas y la nomenclatura para designar estos tipos de setas modificadas son muy variables, e incluyen setas aristadas, capilares, capilares gruesos, subuncinos, subuncinos transicionales como capilares, espinas y ganchos aciculares (Parapar *et al*. 2016). Esstas variaciones setales necesitan ser revisadas con detalles, ya que podrían ser formas transicionales de un mismo tipo de seta (Borowski 1994).

La ocurrencia ocasional de los miembros de la familia Longosomatidae en los mares del mundo también se ve reflejada en los mares de América tropical, por lo que la clave taxonómica sólo incluye tres especies que se distribuyen preferentemente en aguas profundas: *Heterospio longissima* Ehlers, 1874, registrada en el norte y en la porción mexicana del golfo de México, y en aguas profundas de Bermudas (*sensu* Hartman 1965), *H. catalinensis* (Hartman, 1944) recolectada en aguas profundas del golfo de California (Méndez 2007) y *H. peruana* Borowski, 1994 descrita de la zona abisal al sur de las Islas Galápagos. Sin embargo, la especie *H. longissima* incluye dos formas: *sensu* Ehlers, 1874 y *sensu* Hartman, 1965, lo que ha provocado confusiones durante su proceso de identificación, por lo que en la clave taxonómica y en los diagramas de las

especies registradas en las costas de América tropical se incluyeron estas dos formas con el fin de ayudar en las futuras identificaciones de estos taxones. Las figuras de referencia se basaron en las ilustraciones del material tipo, mientras que las fotografías fueron tomadas con un Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de especímenes recolectados en aguas mexicanas.

Con el fin de orientar al usuario sobre la distribución geográfica de las especies de longosomátidos y facilitar su identificación en las diferentes regiones de la América tropical, se anexa la Tabla 1, que incluye información sobre la presencia de cada especie en cuatro de las cinco grandes áreas marinas de América tropical: Pacífico este tropical, golfo de California, golfo de México y el resto del Atlántico oeste tropical, ya que esta familia no ha sido registrada en el Oeste de Baja California.

Clave para especies[1]

1 Setígero 1 con ganchos neuropodiales (Fig. 1D); branquias en los setígeros 2–9 (Figs. 1B, 2) . ..... *Heterospio catalinensis* (Hartman, 1944)
– Setígero 1 sin ganchos neuropodiales **2**

2(1) Ocho pares de branquias en adultos (Figs. 1B, 2) **3**
- Cuatro pares de branquias en adultos (Fig. 2) .....*H. peruana* Borowski, 1994

3(2) Setígero 9 casi de la misma longitud que todos los setígeros anteriores juntos (Figs. 1A, 2) ..... *H. longissima* Ehlers, 1874
- Setígero 9 claramente más corto que todos los setígeros anteriores juntos (Fig. 2) .... *H. longissima sensu* Hartman, 1965

Comentario

1) En todas las especies registradas en los mares de América tropical el setígero 9 es el primer setígero alargado (Fig. 1B).

Agradecimientos

Las fotografías del Microscopio Electrónico de Barrido fueron realizadas por Yolanda Hornelas Orozco, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Agradecemos las revisiones y comentarios de Julio Parapar y Wagner Magalhães que contribuyeron a mejorar el escrito.

Referencias

Blake JA & Arnofsky PL 1999 Reproduction and larval development of the spioniform Polychaeta with application to systematics and phylogeny. Hydrobiologia 402: 57–106.

Borowski C 1994 New records of Longosomatidae (Heterospionidae) (Annelida, Polychaeta) from the abyssal southeast Pacific, with description of *Heterospio peruana* sp. n. and general remarks on the family. Mitt Hamb Zool Mus Inst 92: 129–144.

Bochert R & Zettler ML 2009 A new species of *Heterospio* (Polychaeta, Longosomatidae) from Offshore Angola, Zool Sci 26(10): 735 – 737.

Ehlers E 1874 Beiträge zur Kenntniss der Verticalverbreitung der Borstenwürmer im Meere. Zeits Wiss Zool Leipzig 25: 1–102.

Estcourt IN 1967 Distribution and associations of benthic invertebrates in a sheltered water soft bottom environment (Marlborough Sounds, New Zealand). New Zealand J Mar Freshw Res 1: 352–370.

Fauchald K & Rouse GW 1997 Polychaetes systematics: past and present. Zool Scr 26: 71–138.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Hartman O 1944 Polychaetous annelids, 6. Paraonidae, Magelonidae, Longosomidae, Ctenodrilidae and Sabellariidae. Allan Hancock Pac Exped 10: 311–389.

Hartman O 1965 Deep-water Polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Allan Hancock Found Publ, Occ Pap 28: 1–378.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2005 Seasonal variations of the Spionida (Palpata: Canalipalpata) in the sublittoral zone of the Gulf of California. Mar Ecol 26: 273–285.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497–520.

Méndez N 2007 Relationships between deep-water polychaete fauna and environmental factors in the southeastern Gulf of California, Mexico. Sci Mar 71: 605–622.

Parapar J, Aguirrezabalaga F & Moreira J 2014 First record of Longosomatidae (Annelida: Polychaeta) from Iceland with a worldwide review of diagnostic characters of the family. J Nat Hist 48(17–18): 983–998.

Parapar J, Vijapure T, Moreira J & Sukumaran S 2016 A new species of *Heterospio* (Annelida, Longosomatidae) from the Indian Ocean. Eur J Tax 220: 1–17.

Pettibone MH 1982 Annelida. *In*: Parker SP (ed) Synopsis and classification of living organisms. McGraw-Hill, New York, pp: 1–43.

Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Uebelacker JM 1984 Heterospionidae. *In*: Uebelacker JM & PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama, pp: 10.1–10.6.

Wilson RS 2000 Family Longosomatidae. *In*: PL Beesley, GJB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes & allies. The southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ, Melbourne, p: 193.

Tabla 1. Lista faunística y distribución de las especies de Longosomatidae en América tropical.

Especie	Pacífico Este Tropical	Golfo de California	Golfo de México	Atlántico Oeste Tropical
Heterospio Ehlers, 1874				
H. catalinensis (Hartman, 1944)	X	X		
H. longissima Ehlers, 1874			X	
H. longissima sensu Hartman, 1965				X
H. peruana Borowski, 1994	X			

27. Lopadorrhynchidae Claparède, 1870

María Ana Fernández-Álamo

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias,
mafa@ciencias.unam.mx

Introducción

Los lopadorrínquidos son poliquetos holopelágicos pequeños, de entre 5 y 50 mm de longitud. Su cuerpo es dorsoventralmente aplanado y generalmente se obtienen completos y en buenas condiciones de conservación en las muestras de zooplancton recolectadas mediante redes de arrastre (Fig. 1).



Figura 1. Ejemplar fijado de *Lopadorrhynchus brevis*.

Estos animales tienen una amplía distribución en todos los océanos y mares del planeta; sin embargo, se conoce poco sobre su biología y ecología. Tomando en consideración la morfología de los primeros pares de parápodos de las especies del género *Lopadorrhynchus*, Dales (1955) dedujo que son poliquetos depredadores; Fernández-Álamo (1983, 2002) y Fernández-Álamo & Farber (2006) hacen referencia a que *Pelagobia longicirrata* fue el lopadorrínquido más ampliamente distribuido en el Pacífico tropical oriental durante cinco periodos bimestrales, entre 1967 y 1968, con abundancias mayores en la Corriente de Perú y en o cerca de regiones con surgencias, como el Domo de Costa Rica y el Golfo de Tehuantepec, por lo que se podría asumir que su alimentación está relacionada con una importante productividad primaria.

Se desconocen los fenómenos involucrados en la reproducción de estos anélidos (Dales 1955), sólo en algunas especies de *Lopadorrhynchus* se han realizado estudios sobre su desarrollo embrionario; por ejemplo, Kleinenberg (1886) describió la anatomía de las larvas; Meyer (1901) observó que la mayor parte del tronco de los adultos deriva de las capas embrionarias externa y media (ectomesénquima) de la larva; Anderson (1966) hipotetizó que la musculatura de las vísceras (esplácnica) se forma de una región del mesodermo (capa embrionaria media) distinta al de los somitas larvarios y Åkesson (1967) realizó detallados estudios acerca de la ontogenia de la cabeza en *L. brevis* y *L. krohni*.

En México las especies de la familia Lopadorrhynchidae se han registrado en la costa occidental de Baja California, el Golfo de California, las costas de los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, las costas del golfo de México y las aguas del canal de Yucatán, así como en las costas del Caribe mexicano. También se han observado en aguas de

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

regiones adyacentes al país, y que por la dinámica oceánica tienen influencia sobre las costas mexicanas, como son la corriente de California, el Pacífico tropical oriental, considerado desde los 20º N hasta los 20º S y de las costas de América a los 120º longitud W y la región central del mar Caribe. En los últimos años se han hecho varios registros de las especies de lopadorrínquidos en otros países tropicales de centro y Sudamérica, que contribuyen a conocer mejor su distribución. La literatura consultada en donde aparecen estos registros es la siguiente: Granata (1911), Chamberlin (1919), Treadwell (1943), Dales (1957), Fernández-Álamo & Segura (1979), Fernández-Álamo (1983, 1987, 1989, 1991, 1992, 1996, 2002, 2006, 2008), Fernández-Álamo *et al*. (2003, 2008), Salazar-Vallejo & Londoño (2004), Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005), Díaz-Díaz *et al*. (2009), Cárdenas-Oliva *et al*. (2010), Dean (2012), Márquez-Rojas *et al*. (2013) y Aguirrre & Canales (2017).

Es importante resaltar el hecho de que dentro de esta familia existen especies de amplia distribución geográfica, incluyendo las verdaderamente cosmopolitas que se encuentran en todos los mares y océanos del mundo, como es el caso de *Pelagobia longicirrata* (Støp-Bowitz 1948, Dales 1957, Tebble 1960, 1962, Dales & Peter 1972, Ushakov 1972, Orensanz & Ramírez 1973).

Sistemática

Lopadorrhynchinae ha sido considerada como una subfamilia dentro de Phylodocidae por Reibisch (1895), Bergstöm (1914), Fauvel (1923), Benham (1929), Støp-Bowitz (1948), Dales (1957), Berkeley & Berkeley (1960), Tebble (1960, 1962), Berkeley (1967), Day (1967) y Ushakov (1972). Sin embargo, Hartman (1959) piensa que deben constituir una familia independiente, aunque deriven claramente del tronco de los filodócidos y esta posición es seguida por muchos autores. Pleijel & Dales (1991) consideran incierta su afinidad con otras familias, mientras que Rouse & Pleijel (2001) concuerdan con Ushakov (1972) en que este es un grupo polifilético con distintos orígenes dentro de los filodócidos, ya que *Lopadorrhynchus* se ha definido como taxón hermano de *Chaetoparia*, *Maupasia, Pelagobia Eteone* mientras que *Pedinosoma* tiene una posición incierta con Phyllodocidae (Rouse & Pleijel 2003). Eklöf *et al*. (2007) opinan que las relaciones filogéneticas de estos poliquetos, al igual que los de otras familias holopelágicas son aún inciertas. Ushakov (1972) y Rouse & Pleijel (2001, 2003) consideran que esta familia no es monofilética porque cada género puede representar clados separados.

Tebble (1960) y Dales & Peter (1972) reconocen cuatro géneros: *Lopadorrhynchus* Grube, 1855, *Maupasia* Viguier, 1886, *Pedinosoma* Reibisch, 1895 y *Pelagobia* Greef, 1879. Kim (1967) realiza una cuidadosa revisión de *Lopadorrhynchus* discutiendo la validez de las estructuras usadas en la separación de las especies y proporciona una clave para su determinación, la cual deja fuera una de las especies consideradas en este trabajo. Read & Fauchald (2019) dan el status de válido a la familia dentro del orden Phyllodocida y el suborden Phyllodociformia.

De la familia Lopadorrhynchidae se han descrito alrededor de 15 especies (Dales & Peter 1972), siendo bastante obvio que este grupo de poliquetos requiere un mayor estudio taxonómico a través de una cuidadosa revisión del material tipo.

Morfología

El cuerpo es corto, relativamente ancho, deprimido y musculoso, transparente o con coloraciones blanquecinas o amarillentas.

La cabeza está formada por un prostomio pequeño, dos pares de antenas y un par de ojos que pueden estar presentes o ausentes; Orrhage & Müller (2005) describieron para *Eulalia*, un filodócido, que el segundo par de antenas se derivan de los conectivos circunfaríngeos y por lo tanto se pueden considerar como palpos, lo cual también podría aplicar a la familia Lopadorrhynchidae. Dales (1955) menciona que los ojos se encuentran presentes en los estados jóvenes y tienden a reducirse en los adultos; algunas veces con un par de órganos nucales, difíciles de observar en los ejemplares fijados. La faringe es corta, inerme o con un par de pequeñas mandíbulas quitinosas, en *Pelagobia*, lisa o granulosa y rara vez se encuentra evertida en los organismos fijados, en *Lopadorrhynchus* tiene de tres a cuatro glándulas mucosas alargadas que se

abren en la región distal. Presentan dos o tres pares de cirros tentaculares, que se localizan en el primero y segundo segmento y que pueden o no llevar setas (Fig. 1 AI, BI, CI y DI).

El tronco comprende desde unos pocos segmentos hasta cerca de los 50. Los parápodos son unirrámeos, con lóbulos setígeros y cirros dorsales y ventrales de forma variable, cortos y cónicos, alargados o foliáceos. Las setas son de dos tipos, aciculares simples, algunas veces recurvadas en su porción distal y espiníferas compuestas, que son las predominantes (Fig. 1 AII, BII, CIII y DII). En algunas especies, los dos o tres primeros pares de parápodos se modifican siendo diferentes al resto, con setas aciculares en forma de ganchos que posiblemente ayuden a capturar y manipular las presas de las que se alimentan (Dales 1955). El pigidio es pequeño y en la mayoría de las descripciones no se mencionan los cirros pigidiales.

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México y **C** para el Caribe.

Clave para los géneros y especies
(Modificada de Fauchald 1977)

1 Base de los cirros tentaculares sin setas **2**
- Base de los cirros tentaculares con setas **3**

2(1) Primeros dos o tres pares de parápodos modificados, setas largas y simples ……..... ..... *Lopadorrhynchus* Grube, 1855 (Fig. 1AI)
- Todos los parápodos similares, setas de tipo espinífero y compuestas ....*Pedinosoma curtum* Reibisch, 1895 (Fig. 1BI)[1] (G, C)

3(1) Dos pares de cirros tentaculares en un segmento; cirros parapodiales largos y digitiformes ..... *Pelagobia longicirrata* Greeff, 1879 (Fig. 1CI)[2] (B, P, G, C)
- Tres pares de cirros tentaculares en dos segmentos; cirros parapodiales cortos .... *Maupasia* Viguier, 1886 (Fig. 1DI)

Comentarios

1) Se encuentra en las aguas subtropicales del Atlántico, Pacífico e Índico. En México sólo ha sido observada en el golfo de California.
2) Es una especie descrita como cosmopolita ya que se ha registrado en todos los océanos, incluyendo el Ártico y el Antártico. En las costas mexicanas, también se ha registrado ampliamente distribuida, en el Pacífico, en el golfo de California, las costas de Baja California Sur, las costas de Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca y en las aguas del canal de Yucatán, en el golfo de México. Treadwell (1943) la registró como *P. viguieri* para la región central del Mar Caribe, en las costas de Costa Rica, Ecuador y Perú en el Pacífico. Fernández-Álamo (1983) la registró con una amplía distribución frente a las costas del Pacífico de Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador y Perú.

Clave para las especies
Lopadorrhynchus **Grube, 1855**
(Modificada de Fernández-Álamo & Thuesen 1999)

1 Primeros dos segmentos del tronco con parápodos modificados **2**
- Primeros tres segmentos del tronco con parápodos modificados **3**

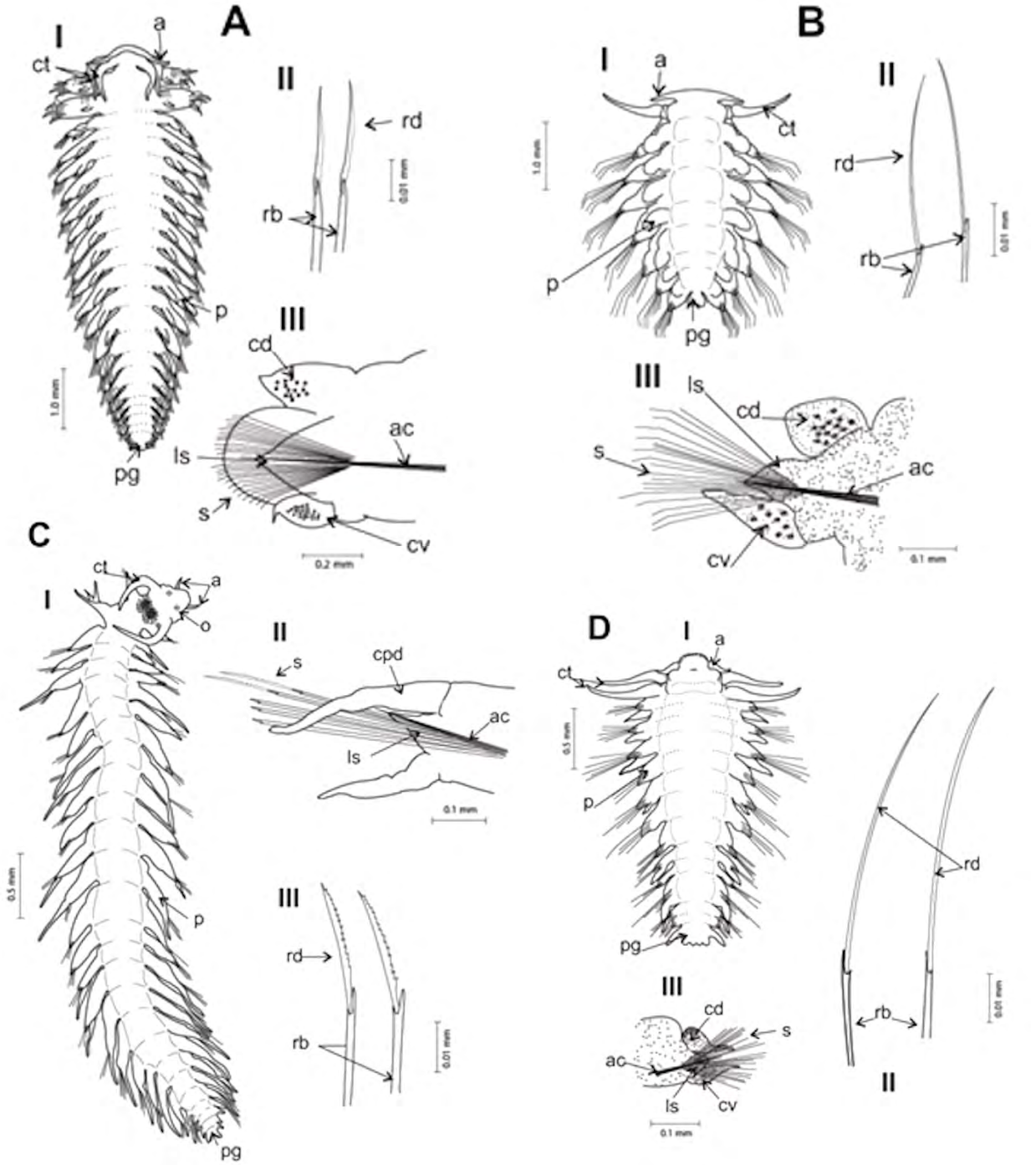


Figura 2. A. *Lopadorrhynchus uncinatus*. I. Organismo completo, vista dorsal. II. Setas espiníferas compuestas. III. Parápodo, vista lateral. B. *Pedinosoma curtum*. I. Organismo completo, vista dorsal. II. Setas espiníferas compuestas. III. Parápodo, vista lateral. C. *Pelagobia longicirrata*. I. Organismo completo, vista dorsal. II. Parápodo, vista lateral. III. Setas espiníferas compuestas D. *Maupasia coeca*. I. Organismo completo, vista dorsal. II. Setas espiníferas compuestas. III. Parápodo, vista lateral. Abreviaciones: ac = acícula, a = antena, cd = cirro dorsal cpd = cirro parapodial digitiforme, ct = cirros tentaculares, cv = cirro ventral, ls = lóbulo setígero, p = parápodo, pg = pigidio, rb = región basal, rd = región distal, s = setas, o = ojos (Modificado de Fernández-Álamo 1983).

2(1) Primeros dos pares de parápodos modificados más robustos y largos que los siguientes, con setas aciculares rodeadas en su base por una expansión del lóbulo setígero (collar); sin cirros ventrales ..... *L. uncinatus* Fauvel, 1916[1] (B, P, G, C)
- Primeros dos pares de parápodos modificados robustos, del mismo largo que los siguientes, con setas sin collar ni cirros ventrales ..... *L. krohni* Claparède, 1870[2] (B, P)
- Primeros dos pares de parápodos modificados robustos, más cortos que los siguientes con setas sin collar, con cirros ventrales parcialmente fusionados al margen inferior de los lóbulos setígeros ..... *L. henseni* Reibisch, 1893[3] (B, P, G, C)
- Primeros dos pares de parápodos modificados no robustos más cortos que los siguientes, con setas sin collar; los cirros ventrales del cuarto y subsecuentes parápodos con puntas alargadas como filamentos ..... *L. appendiculatus* Southern 1909[4] (P)

3(1) Sin cirros ventrales ..... *L. brevis* Grube, 1855[5] (B, P, G, C)
- Con cirros ventrales, parcialmente fusionados en la región inferior de los lóbulos setígeros . ..... *L. nationalis* Reibisch, 1895[6] (P, G,C)

Comentarios

1) Se considera con amplía distribución y se ha registrado en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En México se tienen registrados para la costa occidental de Baja California, en el golfo de California y en las costas de Guerrero y Oaxaca. Treadwell (1928) encontró a esta especie en las Islas Galápagos; Fernández-Álamo (1983) la registró frente a las costas de Perú y Márquez-Rojas *et al*. (2013) la observó en las costas de Venezuela.
2) Es una especie que se ha encontrado en las aguas cálidas y templadas de todos los mares y océanos. En México únicamente se tienen registros en las costas occidentales de Baja California y las costas de Guerrero
3) Esta especie se ha localizado en las regiones tropicales y subtropicales del Atlántico, Pacífico e Índico. En México se tienen registrados en la costa occidental de Baja California Sur, en el golfo de California, en las costas de Jalisco, Colima y Oaxaca, así como en las aguas del canal de Yucatán en el golfo de México. Fernández-Álamo (1983) la observó frente a las costas de Perú.
4) Es una especie que se ha observado en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, así como en el Mediterráneo. En México se ha registrado alejado de las costas de Colima, en el Pacífico Oriental.
5) Esta especie se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales del Atlántico, Pacífico y Mediterráneo. En México se ha registrado en las costas occidental de Baja California, en el Golfo de California, en las costas de Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca, así como en las aguas del canal de Yucatán en el Golfo de México.
6) Es una especie que se ha registrado en las aguas cálidas y templadas de los océanos Atlántico, Pacífico e Indico, así como en el mar Mediterráneo. En México se ha observado en el golfo de California y en las costas de Oaxaca. Chamberlin (1919) y Treadwell (1928) la registraron como *Lopadorhynchus nans* frente a Perú y en las Islas Galápagos, respectivamente. Fernández-Álamo (1983) la registró frente a las costas de Ecuador.

Maupasia **Viguier, 1886**
(Modificada de Day 1967)

1 Cirros dorsales en forma oval; cirros ventrales marcadamente adelgazados .... *M. coeca* Viguier, 1886[1] (B, P, G)
- Cirros dorsales digitiformes o subovalados; cirros ventrales romos .... *M. gracilis* Reibisch, 1893[2] (G)

Comentarios

1) Es una especie distribuida en el Atlántico, Mediterráneo, Pacífico e Índico. En México se ha registrado en las costas de Baja California Sur y Jalisco, así como en las aguas del canal de Yucatán en el golfo de México. Fernández-Álamo (1983) la registró frente a las costas de Panamá, Colombia y Ecuador.
2) Es una especie que se ha encontrado en las aguas cálidas y templadas del Atlántico, Pacífico e Índico. En las aguas mexicanas únicamente se ha registrado en el canal de Yucatán, en el golfo de México. Fernández-Álamo (1983) la registró frente a las costas del Pacífico de Colombia.

Agradecimientos

Un reconocimiento a Adrián Fernández por su ayuda en la digitalización de los dibujos y las fotografías y a Magali Roa Venicio por la actualización de las citas bibliográficas, así como la edición del manuscrito y la organización de las referencias.

Referencias

Åkesson B. 1967. On the nervous system of the *Lopadorrhynchus* larva (Polychaeta). Ark Zool Ser 2 (20):55-78.

Anderson DT. 1966. The comparative embryology of the Polychaeta. Acta Zool 47:1-42

Aguirre L y Canales R. 2017. Poliquetos de Perú: estado actual y perspectivas para la investigación. In: Díaz-Díaz, O., D. Bone, C.T. Rodríguez & V.H. Delgado-Blas (eds). Poliquetos de Sudamérica. Volumen Especial del Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela. Cumaná, Venezuela. pp. 101-114.

Cárdenas-Oliva, A. V., Díaz-Díaz, O. & Márquez- Rojas, B. 2010. Caracterización taxonómica de los poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma norte de la Península de Paria y Golfo de Paria, Venezuela. Bol Inst Oceanogr Venezuela, 49(1):53-63.

Benham, W. B. 1929. The pelagic Polychaeta. British Antarctic (Terra Nova) Expedition, 1910. Brit Mus Nat Hist Zool 7(3): 83-201.

Bergstöm E. 1914. Zur Systematik des Polichaeten Familie der Phyllodociden. Zool Bidrag Uppsala 3: 37-324.

Berkeley E. 1967. A checklist of Polychaeta recorded from British Columbia since 1923, with references to name changes, descriptions and synonymies. I Errantia. Can J Zool 45:1049-1059.

Berkeley E & Berkeley C. 1960. Some Further Records of Pelagic Polychaeta from the North-East Pacific North of latitude 40ºN and East of Longitude 175º W. Can J Zool 38:787-799.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool Harvard 48:1-514.

Dales RP. 1955. The evolution of the pelagic alciopid and phyllodocid polychaetes. Proc Zool Soc London 125:411-420.

Dales RP. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. Bull Scripps Inst Oceanogr 7:99-168.

Dales RP. & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic polychaeta. J Nat Hist 6:55-92.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of southern Africa. Part 1 Errantia. Brit Mus (nat Hist) Publ 656:1-458.

Díaz-Díaz OF, R. Enriquez, E. Liñero-Arana y B Marin. 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida-Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. Ciencia y Mar XIII (38):15-26.

Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596:1–86.

Eklöf J, F Pleijel & P Sundberg. 2007. Phylogeny of benthic Phyllodocidae (Polychaeta) based on morphological and molecular data. Mol Phyl Evol 45:261-271.

Fauchald K. 1977. The Polychaete Worms. Definitions and Keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA Cont Sci Ser 28:1-188.

Fauvel P. 1923. Polychétes errantes. Faune de France 5:183-230.

Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacífico Tropical Oriental: Sistemática y Zoogeografía. Tes Doc Univ Nal Autón México, 481 pp.

Fernández-Álamo MA. 1987. Distribución y abundancia de los poliquetos pelágicos (Annelida: Polychaeta) en el Golfo de Tehuantepec, México, In: S Gómez Aguirre & V Arenas Fuentes (eds) Contrib Hidrobiol UNAM México DF, pp 267-278.

Fernández-Álamo MA. 1989. Una aportación al conocimiento del zooplancton del Golfo de California. Mem VII Simp Intern Biol Mar. UABCS, pp 17-22.

Fernández-Álamo MA. 1991. The Holoplanktonic Polychaetes from the Gulf of California during August September, 1977. CalCOFI Rep 32:97-104.

Fernández-Álamo MA. 1992. Distribución y abundancia de los poliquetos holoplanctónicos en el Golfo de California durante marzo y abril de 1984. Invest Mar CICIMAR 7(1):75-89.

Fernández-Álamo MA. 1996. Holoplanktonic polychaetes from the southwestern region of Baja California, México, in March, 1977. An Inst Biol UNAM Ser Zool 67(1):51-66.

Fernández-Álamo MA. 2002. Composition and distribution of Lopadorhynchidae (Annelida-Polychaeta). In: J Faber (ed) Oceanography of the Eastern Pacific. Vol 2. CICESE, Ensenada BC, pp: 41-59.

Fernández-Álamo MA. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition "El Golfo 6311-12" of Scripps Institution of Oceanography. Sci Mar 70 S3:209-215.

Fernández-Álamo MA. 2008. Diversidad de los poliquetos del holoplancton en el Océano Atlántico. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 97-103.

Fernández-Álamo MA & Segura L. 1979. Nota faunística sobre los poliquetos pelágicos de la Bahía de Acapulco, Guerrero, México. VI Simp Lat Oceanog Biol San José de Costa Rica Costa Rica, pp 13.

Fernández Álamo MA & Thuesen E. 1999 Polychaeta. In: D Boltovskoy (ed) South Atlantic Zooplankton. Backhuys Leiden, pp 595-620.

Fernández-Álamo MA & Farber J. 2006. Zooplankton

and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. In: P Fiedler & M Lavin (eds). A Review of Easten Tropical Pacific Oceanography. ELSEVIER Progr Oceano 69: 318-359.

Fernández-Álamo MA, L Sanvicente-Añorve & MA Alatorre-Mendieta. 2003. Changes in pelagic Polychaete Assemblages along the California Current System. Hydrobiologia 496: 329-336.

Fernández-Álamo MA, I Ruiz-Boijseauneau, ME Vicencio-Aguilar, O Castillo-Sandoval, K Naranjo-Zavaleta, MV Piña-González, AN Aranda-Rodríguez, M Galván-Delgado y AF Solano-Vargas. 2008. Listados de los sifonóforos, poliquetos, decápodos y quetognatos en el Golfo de California, México. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 105-113.

Granata L. 1911. Annelidi Alciopidi e Fillodocidi raccolte planktoniche fatte dalla RS Liguria nel vaggio di circamnvigazione del 1903-1905 sotto il commando di SAR di Savoia Duca degli Abruzzi, Pubbl R Inst Firenze (2):49-69.

Hartman O. 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the Word. Allan Hancock Found Occas Pap 23:1-628.

Kim IB. 1967. A study of the genus Lopadorhynchus (Polychaeta-Lopadorhynchidae). Vidensk Meddr dansk naturh Foren 130:2117-232.

Kleinenberg N. 1886. Die Enstehung des Annelides aus der larvae vom Lopadorrhyncus. Z wiss Zool 44:1-227.

Márquez-Rojas B. Díaz-Díaz O & Balza MA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. Pam-American J Aquat. Sci 8 (3):160-165.

Meyer E. 1901. Studien uber den Körperbau der Anneliden. V Das Mesoderm der Ringelwürmer Mitt Zool Neapel 14:247-584.

Orensanz JM & Ramírez FC. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico Sudoccidental. Bol Inst Biol Mar Mar del Plata 21:1-86.

Orrhage L. & Müller MCM. 2005. Morphology of the nervous system of Polychaeta (Annelida). Hydrobiologia 535/536: 79-111.

Pleijel F & Dales RP. 1991. Polychaetes: British Phyllodocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans. Synop Brit Fauna N S 45:1-202.

Read G & Fauchald K. (Ed.). 2019. World Polychaeta database. Lopadorrhynchidae Claparède, 1870. Consultado 28 de agosto de 2019. http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=933

Reibisch JG. 1895. Die pelagischer Phyllodociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. Ergeb Plankton-Exp Humboltd-Stift 2:1-63.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press New York, pp 1-354.

Rouse GW & Pleijel F. 2003. Problems in polychaetes systematics. Hydrobiologia 496:175-189.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol UNAM Ser Zool 75(1):9-97.

Støp-Bowitz C. 1948. Polychaeta. Rep "Michael Sars" North Atlantic Deep-Sea Exp 1910 5(8):1-91.

Tebble N. 1960. Distribution of pelagic polychaetes in the South Atlantic Ocean. Discovery Rep 30:161-300.

Tebble N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. Bull Brit Mus (nat Hist) Zool 7:371-492.

Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic Expedition. Zoologica 8 (8):449-468.

Treadwell AL. 1943. Polychaetous annelids. Biology 4. Carnegie Inst Wash Dept Terrestrial Magnetism 555:31-59.

Ushakov, PV. 1972. Fauna of the U.S.S.R. Polychaetes. Vol. 1. Acad. Sc. U.S.S.R. Zool. Inst. New Series, 102, 1-86.

Vicencio-Aguilar ME & Fernández-Álamo MA. 2005. Radiolarios, Cnidarios, Anélidos, Crustáceos y Quetognatos del plancton en el Golfo de California. Rev Soc Mex Hist Nat 2 (1):91-106.

28. Lumbrineridae Schmarda, 1861

Luis F. Carrera-Parra

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
lcarrera@ecosur.mx, carrera_parra@yahoo.com.mx

Introducción

Los lumbrinéridos son poliquetos de talla mediana a pequeña; tienen una amplia distribución mundial, desde las zonas intermareales hasta zonas abisales, siendo más comunes en la regiones templadas y tropicales (Carrera-Parra 2006a). Usualmente, son gusanos de vida libre, aunque pueden formar tubos temporales muy frágiles de sedimento y moco. Viven como excavadores en fango y arena, aunque algunas especies prefieren los substratos duros como rocas coralinas o vivir asociados a otros invertebrados tales como esponjas, erizos, briozoos (Morgado & Amaral 1981, Carrera-Parra 2001a, 2006a, Ayyagari & Kondamudi 2014). Un caso particular de asociación se presenta en las especies del género *Helmutneris* Carrera-Parra, 2006, las cuales solo se encuentran asociadas a corales hermatípicos, donde construyen tubos transparentes (Zibrowius *et al.* 1975, Carrera-Parra 2006a). Existen corales fósiles con cicatrices formadas por los tubos construidos por los lumbrinéridos desde el Mioceno y Plioceno (Zibrowius *et al.* 1975).

Por sus hábitos alimenticios, los lumbrinéridos son considerados como carnívoros de varios invertebrados, cuestionablemente como herbívoros (Fauchald & Jumar 1979, Valderhaug 1985, Carrasco & Oyarzún 1988) y sedimentívoros (Petch 1986). Sin embargo, con base en análisis de isotopos estables ($\delta^{15}N$) en especies de los géneros *Hilbigneris* Carrera-Parra, 2006a, *Lumbrineris* de Blainville, 1828, *Lumbrinerides* Orensanz, 1973, y *Scoletoma* de Blainville, 1828, se ha desacreditado esta supuesta omnivoría, dando soporte a la actividad carnívora (Jumar *et al.* 2015).

Existe muy poca información sobre los aspectos reproductivos de este grupo. No obstante, se sabe que son gonocóricos sin dimorfismo sexual. Se ha reportado ejemplares maduros de *Lumbrineris latreilli* Audouin & Milne Edwards, 1834 nadando en la columna de agua (Gravier & Dantan 1928); y en los pocos estudios existentes (Rouse 1988, Messina *et al.* 2005, Conti *et al.* 2011), se ha descrito la morfología del espermatozoide del tipo "ect-aquasperm" (sensu Rouse & Jamieson 1987), el cual se caracteriza por un acrosoma en forma de capucha, un núcleo sub-esférico, un pequeño número de mitocondrias redondeadas, y un flagelo con un axonema con un arreglo de microtuberculos 9+2. El tamaño de los oocitos en los lumbrinéridos es relativamente grande, pueden variar entre 100 y 300 μm (Osman *et al.* 2010, Martins *et al.* 2012).

Por medio de fertilización *in vitro* de *Scoletoma impatiens* (Claparède, 1868), Messina y colaboradores (2005) estudiaron los primeros estadios del desarrollo de la especies. Ellos observaron que 24h después de la fertilización aparece la larva Prototrocófora, la cual, tres días después se transforma en metatrocófora con una duración de unos siete días, tiempo en que se forman los primeros dos segmentos setígeros; para el octavo día inicia la fase post-larva béntica. Algunas especies carecen de larva pelágica, sus huevos son depositados en masas gelatinosas sobre el substrato y los primeros estadios se desarrollan en ellas emergiendo a diferentes lapsos de tiempo como una larva béntica, lo que no les permite tener una gran capacidad de dispersión (Orensanz 1973, Nishihira *et al*. 1980, 1981, 1984).

Muy poco se conoce sobre la biología poblacional y ecología de los lumbrinéridos. Recientemente, se ha mostrado evidencia que algunas especies tienen preferencias por áreas enriquecidas con materia orgánica (Martins *et al.* 2012, García-Gómez *et al.* 2016, Katsiaras *et al.* 2018).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Algunas especies de lumbrinéridos son utilizadas como carnada en la pesca recreativa y de subsistencia, principalmente en la región del Mar Mediterráneo y norte de España, donde las especies *Scoletoma funchalensis* (Kinberg, 1865), *S. impatiens* (Claparède, 1868), *L. latreilli*, y *Kuwaita hannelorae* Arias & Carrera 2014 son intensamente recolectadas debido a su alto precio y demanda local (Osman *et al*. 2010, Arias & Carrera-Parra 2014, Font *et al*. 2018). En España, se a documentado problemas de dermatitis en pescadores cuando manipulan ejemplares de *L. latreilli* (Usamentiaga *et al*. 2005). En Japón, la especie *K. heteropoda* (Marenzeller, 1879) es también muy apreciada como carnada por los pescadores, quienes observaron que ciertos insectos morían al entrar en contacto con los gusanos. La muerte de estos insectos ocurre por contacto con una neurotoxina que se localiza en el integumento del lumbrinérido (Ruggeri 1976)

Sistemática

La primera especie de lumbrinérido fue descrita por Müller en 1976 como *Lumbricus fragilis* (actualmente *Scoletoma fragilis*). En el pasado, el grupo fue considerado por algunos autores como una subfamilia de Eunicida, pero actualmente se considera como una familia independiente (Carrera-Parra 2006a).

Tradicionalmente, se consideraba que los lumbrinéridos tenían una forma corporal muy simple, con una marcada reducción de caracteres morfológicos externos (Fig. 1A). Esta idea generó que muchas de las especies fueran agrupadas en unos cuantos géneros y que algunos géneros fueran considerados como sinónimos (Carrera-Parra 2001b). En los últimos años, la taxonomía de este grupo ha cambiado dándole un mayor enfoque al uso de los caracteres maxilares, propiciando la descripción de nuevos géneros, así como la enmendación de algunos otros (Orensanz 1990, Frame 1992, Carrera-Parra 2001a,b, Carrera-Parra & Orensanz 2002, Carrera-Parra 2006a).

Actualmente, la familia cuenta con 19 géneros y unas 280 especies. Tradicionalmente, se consideraba que los lumbrinéridos estaban estrechamente relacionados con Eunicidae y Onuphidae (Kielan-Jawaroska 1966, Hartman 1944). Posteriormente, Orensanz (1990) consideró que la familia está filogenéticamente más relacionada con Oenonidae y otros géneros fósiles que con los eunícidos y onúfidos. Actualmente, con base en datos moleculares se observó que en efecto, los lumbrinéridos no constituyen el grupo hermano de de eunícidos y onúfidos; al contrario, los lumbrinéridos comprenden el grupo más basal dentro de Eunicida, siendo el grupo hermano del clado constituido por Oenonidae, Dorvilleidae, Eunicidae, y Onuphidae (Struck *et al*. 2006), o el grupo hermano de Oenonidae (Struck *et al*. 2015).

Con respecto a las relaciones intragenéricas de la familia Lumbrineridae, hasta la fecha solo existe un estudio filogenético en el cual la familia se separa en cuatro clados principales, los cuales son soportados por caracteres del aparato maxilar (Carrera-Parra 2006a). Solamente existe un estudio filogenético sobre las relaciones interespecíficas en *Lumbricalus* Frame, 1992 (Carrera-Parra 2005). A la fecha, existen revisiones de los géneros *Kuwaita*, *Lumbricalus* y *Lumbrineris* (Carrera-Parra & Orensanz 2002; Carrera-Parra 2004, 2006b), pero aún hace falta la revisión de muchas de las especies de lumbrinéridos tomando en consideración la arquitectura del aparato maxilar para esclarecer su estatus genérico y generar la revisión completa de cada género.

Morfología

El estudio de este grupo de poliquetos requiere de una cuidadosa observación del aparato maxilar, debido a que su taxonomía está basada principalmente en las diferencias de esta estructura. Por lo cual es necesario realizar un corte anterodorsal para extraer el aparato maxilar, el cual deberá de ser estudiado bajo el microscopio para poder precisar el número de dientes por cada placa maxilar, considerando solo como un diente verdadero aquel que presente una cavidad pulpar.

Además del aparato maxilar, existen caracteres externos importantes en la taxonomía de este grupo, como la variación de la forma y desarrollo de los lóbulos setales de los parápodos a lo largo del cuerpo, ya que se ha observado que ocurren variaciones tanto en forma como en tamaño en los parápodos de las diferentes zonas corporales; además, se debe de examinar la distribución de los diferentes tipos de setas a lo largo del cuerpo con relación a la talla del ejemplar. Por lo que es

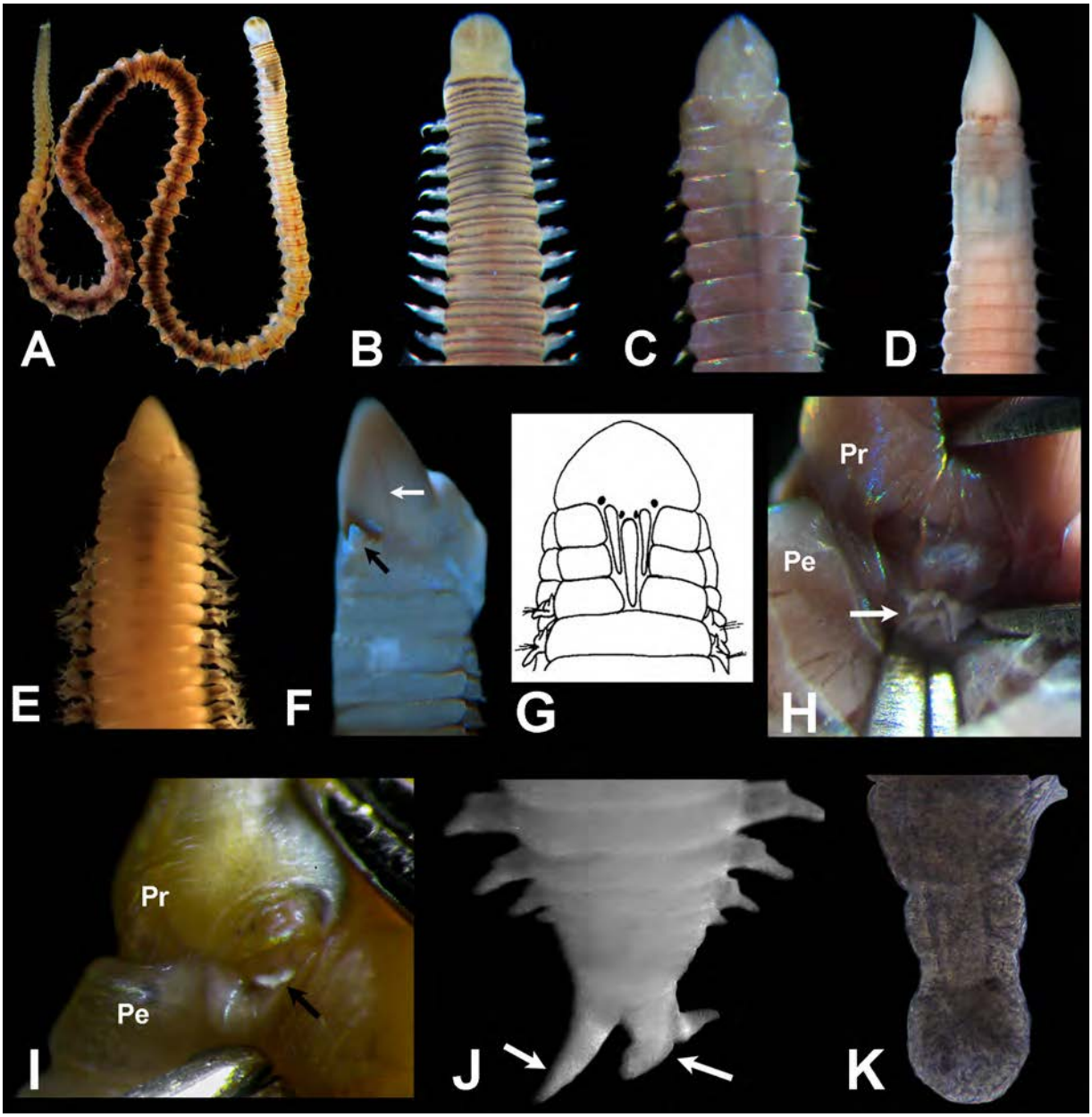


Figura 1. A) *Lumbrineris perkinsi*, ejemplar completo en vida VD; B) *Lumbrineris perkinsi*, extremo anterior en vida VD; C) *Scoletoma treadwelli*, extremo anterior en vida VD; D) Lumbrinerides, extremo anterior preservado VD; E) *Ninoe*, extremo anterior preservado VD; F) *Cenogenus*, extremo anterior preservado VD, flecha negra señala la antena, flecha blanca la línea laterodorsal obscura; G) *Lysarete raquelae*, extremo anterior VD; H) *Augeneria*, acercamiento al borde posterior del prostomio VD, flecha señala las antenas; I) *Kuwaita*, acercamiento al borde posterior del prostomio VD, flecha señala las antenas; J) *Lumbrineris*, pigidio VD, flechas señalan los cirros anales; K) *Lumbrinerides*, pigidio VD. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; Pr= prostomio; Pe= peristomio) (Fotos: A © L. Harris; B-C, H-I © H. Bahena; D-F, J-K © L.F. Carrera-Parra) (G modificado de Carrera-Parra 2001a).

recomendable, revisar el ejemplar completo bajo el microscopio, y por lo menos realizar cortes de tres parápodos en diferentes regiones corporales (anterior, media, y posterior).

Prostomio y peristomio. El prostomio de los lumbrinéridos puede variar de redondo a cónico (Fig. 1A-G). En la mayoría de los taxa carece de apéndices, con excepción de *Augeneria* Monro, 1930,

Lysarete Kinberg, 1865, y *Kuwaita* Mohammad, 1973 que tienen tres antenas, así como *Cenogenus* Chamberlin, 1919 y *Sergioneris* Carrera-Parra, 2006 que presentan una antena (Fig. 1F-I). Aunque normalmente *Augeneria* presenta 3 antenas, existen al menos dos especies — *A. polytentaculata* Imajima & Higuchi, 1975 (Japón) y *A. riojai* Aguirrezabalaga & Carrera-Parra 2007 (España)— que tienen múltiples pequeñas antenas (Fig. 1H). Las antenas están sitas en posición postero-dorsal y en la mayoría de los casos quedan ocultas por el pliegue del peristomio, por lo que es recomendable revisar desplazando hacia atrás el pliegue anterior del peristomio para buscar las antenas.

Lysarete es el único género en donde la presencia de dos pares de ojos ha sido bien documentada (Fig. 1G); típicamente, el resto de los géneros carecen de ojos (Fig. 1B-F).

En algunos géneros como en *Cenogenus*, *Ninoe* Kinberg, 1865 y *Sergioneris* se ha observado en la parte dorsal y ventral del prostomio, la presencia de un par de bandas longitudinales obscuras de naturaleza desconocida (Fig. 1F). Además, En posición ventral presentan un par de labios bucales que en algunos casos pueden ser muy desarrollados.

El peristomio está bien desarrollado y carece de apéndices; consta de dos anillos peristomiales; dorsalmente, el peristomio es entero, excepto en *Lysarete*, donde es incompleto dando origen a un canal que puede llegar hasta el primer setígero (Fig. 1G). Ventralmente, el primer anillo peristomial es incompleto, y el segundo anillo peristomial se proyecta hacia delante formando un labio muscular.

Aparato maxilar y mandíbulas. El aparato maxilar de los lumbrinéridos (Fig. 2A) ha sido considerado como del tipo labidognato simétrico (ver Orensanz 1990, Carrera-Parra 2006); pero, recientemente, Paxton (2009) propuso el tipo simetrognato par diferenciarlos de los labidognatos asimétricos (eunícidos y onúfidos). Este aparto maxilar varía en el número de placas maxilares de la siguiente forma: *Lysarete* con 6 pares (Fig. 2F); *Arabelloneris* Hartmann-Schröder, 1979, *Eranno* Kinberg, 1865, *Hilbigneris, Kuwaita, Ninoe, Lumbricalus, Lumbrineris,* y *Scoletoma* con 5 pares de maxilas (Fig. 2E, G-H); *Abyssoninoe* Orensanz, 1990, *Augeneria, Cenogenus, Gallardoneris* Carrera-Parra, 2006, *Gesaneris* Carrera-Parra, 2006, *Helmutneris, Loboneris* Carrera-Parra, 2006, *Lumbrinerides* Orensanz, 1973, *Lumbrineriopsis* Orensanz, 1973, y *Sergioneris* con 4 pares de maxilas (Fig. 2I-L).

Todas las placas maxilares pueden tener ya sea una lamela accesoria (Fig. 2A-B), una placa conectora (Fig. 2E, L) o en algunos casos ambas estructuras; esto hace que los aparatos maxilares de los lumbrinéridos tengan una gran variedad de formas específicas para cada género. La mayoría de los géneros tienen los portadores maxilares unidos a las maxilas I a lo largo de toda la base, con excepción de *Loboneris* y *Lumbrineriopsis* en los que los portadores maxilares solo están unidos a la mitad de la base de las maxilas I (Fig. 2I); además, estos dos géneros junto con *Lysarete* son los únicos en la familia cuyos portadores maxilares son más largos que el resto del aparato maxilar.

Todos los géneros tienen la maxila I en forma de fórceps, pero en el caso de *Lysarete* y *Lumbrinerides* la maxila I tiene dientes accesorios internos (Fig. 2F), y en *Gallardoneris, Gesaneris,* y *Loboneris* la maxila I carece de lamela accesoria (Fig. 2I-K). La longitud de la maxila II es variable, siendo mucho más corta que la maxila I como en *Eranno, Gesaneris, Hilbigneris, Kuwaita, Lumbricalus,* y *Sergioneris* (Fig. 2E, K, L), o tan larga o de similar longitud que la maxila I como en el resto de los géneros. La lamela accesoria de la maxila II está ausente en *Gallardoneris* y *Loboneris*; cuando la lamela está presente (Fig. 2B), esta puede variar desde ser más ancha que la maxila II como en *Abyssoninoe, Arabelloneris, Augeneria, Cenogenus, Eranno, Lumbrineriopsis, Lumbrineris, Lysarete, Ninoe, Sergioneris, Scoletoma,* y *Hilbigneris*, o ser estrecha como en *Gesaneris, Helmutneris, Kuwaita, Lumbricalus*, y *Lumbrinerides*. La longitud de la lamela accesoria de la maxila II puede variar de estar presente a lo largo de 2/3 del borde lateral de la maxila como en *Abyssoninoe, Arabelloneris, Augeneria, Eranno, Kuwaita, Lumbrinerides, Lumbrineriopsis, Lumbrineris, Lysarete, Ninoe, Sergioneris*, y *Scoletoma*; estar presente a lo largo de la mitad del borde lateral como en *Cenogenus* y *Hilbigneris*, o a lo largo de 1/3 del borde lateral como en *Gesaneris* y *Helmutneris*.

Las placas conectoras que unen a la maxila II con la Maxila I pueden ser de dos tipos, 1) anchas, conectando la maxila I con casi la totalidad del borde lateral de la maxila II como en *Kuwaita, Lumbricalus, Sergioneris* y *Hilbigneris*, en donde además está fuertemente esclerotizada (Fig. 2E, L), y en *Lumbrineris* y *Scoletoma* que la presentan poco

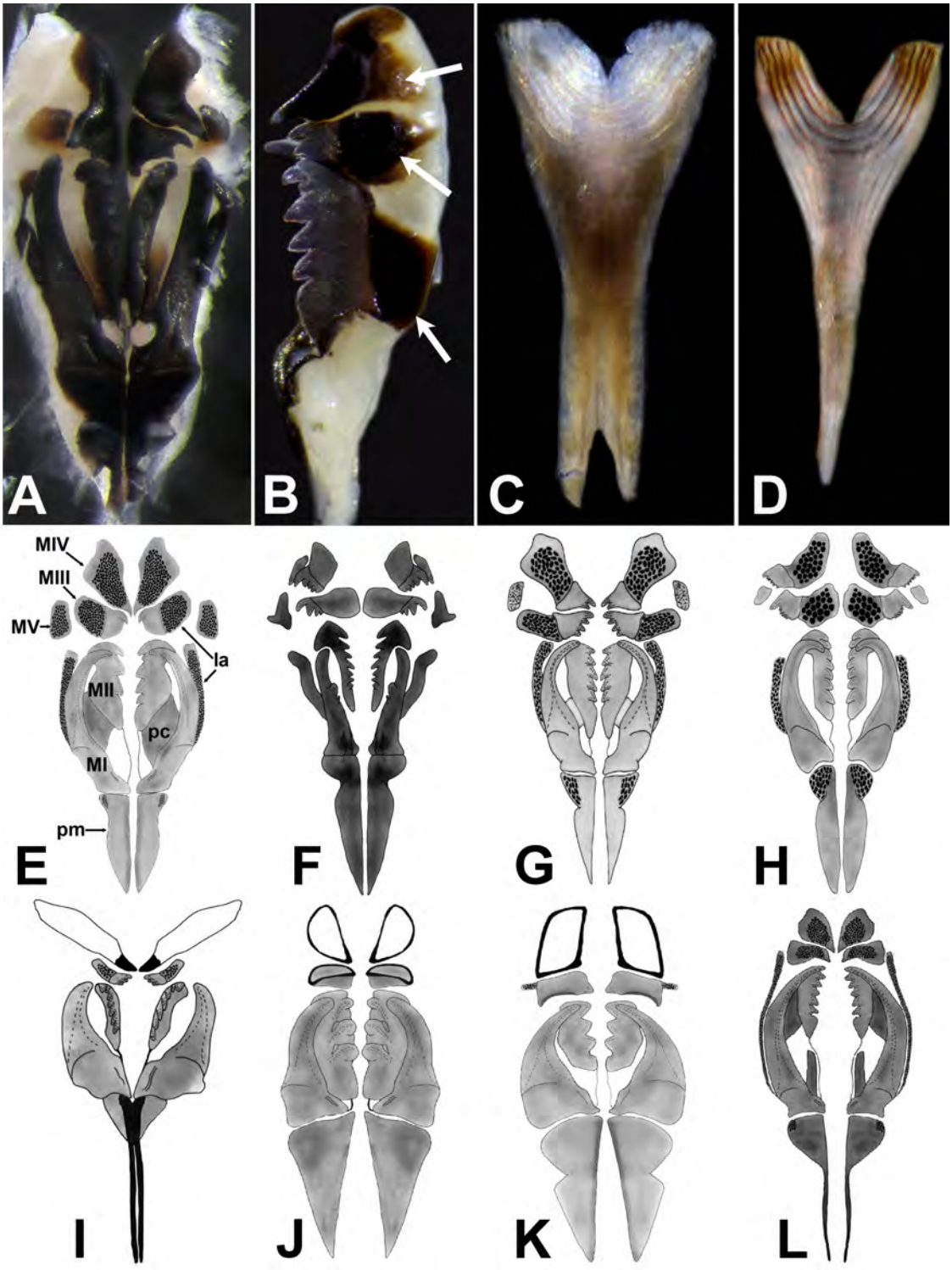


Figura 2. A) *Scoletoma treadwelli*, aparato maxilar VD; B) *S. treadwelli*, maxilas II-IV VV, flechas señalan las lamelas accesorias de cada maxila; C) *Lumbrineris*, mandíbula VV; D) *Lumbrinerides*, mandíbula VV; E) *Hilbigneris*, aparato maxilar VD; F) *Lysarete,* aparato maxilar VD; G) *Lumbrineris*, aparato maxilar VD; H) *Ninoe*, aparato maxilar VD; I) *Loboneris*, aparato maxilar VD; J) *Gallardoneris* aparato maxilar VD; K) *Gesaneris* aparato maxilar VD; L) *Sergioneris* aparato maxilar VD. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; VV= vista ventral; M= maxila, el número romano corresponde a la posición de la maxila desde una vista dorsal; pm= portador maxilar; pc=placa conectora; la= lamela accesoria). Figuras modificadas de: F y H Carrera-Parra (2001a); E, I-L Carrera-Parra (2006a); G Carrera-Parra (2006b) (Fotos: A-D © L.F. Carrera-Parra).

esclerotizada (Fig. 2A, G). 2) estrecha, con la placa conectando la base de la maxila II con la parte basal de la maxila I como en *Eranno* y *Sergioneris*, con la diferencia que la placa conectora en el último género no alcanza la base de la maxila II (Fig. 2L).

La maxila III está típicamente pigmentada en su totalidad, con excepción de *Helmutneris* donde la parte central es blanquecina. La lamela accesoria es ancha (Fig. 2B) en la mayoría de los géneros con excepción de *Augeneria, Cenogenus, Eranno, Gallardoneris, Gesaneris*, y *Lumbrinerides* (Fig. 2K). Puede estar a lo largo de todo el borde lateral como en la mayoría de los géneros (Fig. 2B, E, G-H), con excepción de *Cenogenus*, *Lumbrinerides* y *Lumbrineriopsis* donde solamente está presente en la mitad del borde lateral posterior, y *Gallardoneris, Gesaneris* y *Helmutneris* en donde únicamente abarca 1/4 del borde lateral posterior (Fig. 2J–K).

La maxila IV normalmente tiene un solo diente o máximo dos, con excepción de *Lumbrineriopsis* y *Ninoe* donde la maxila es multidentada (Fig. 2H); además, esta placa maxilar está totalmente pigmentada, con excepción de *Augeneria, Gallardoneris, Gesaneris, Helmutneris*, y *Loboneris* en donde la parte central es blanquecina (Fig. 2I- K). En la mayoría de los géneros esta placa maxilar tiene su lamela accesoria bien desarrollada, con excepción de *Augeneria, Gallardoneris, Gesaneris, Helmutneris*, y *Lumbrinerides* donde la lamela es estrecha. La maxila V puede estar ubicada ya sea anterior a la maxila IV como en *Lysarete* (Fig. 2F), o desplazada libremente, lateral a la maxila III y IV como en todos los géneros que tienes cinco pares de maxilas (Fig. 2A, E, G-H), con excepción de *Eranno* que la tiene parcialmente fusionada a la maxila IV.

Las mandíbulas pueden tener una parte distal ancha estrechándose hacia la parte posterior como en la mayoría de los géneros, con excepción de *Augeneria* que tiene las mandíbulas con los extremos anteriores y posteriores divergentes. Los únicos géneros que tienen la mandíbula totalmente fusionada son *Gallardoneris* y *Lumbrinerides* (Fig. 2D); en el resto de los géneros, la longitud en la cual están fusionadas las mandíbulas puede variar desde la mitad de su longitud hasta 3/4 de su longitud (Fig. 2C).

Parápodos y branquias. Todos los parápodos son similares en forma a lo largo del cuerpo, no existe un cambio radical en la forma de estos, aunque puede existir diferencias tanto en el tamaño como en la forma de los lóbulos parapodiales a lo largo del cuerpo. En algunas especies existe una reducción en el tamaño de los primeros 3–8 parápodos.

Los parápodos son subbirrameos (Fig. 3A-F), con el notópodo reducido a un cirro dorsal globular muy pequeño (Fig. 3A), con excepción de *Kuwaita* donde el cirro dorsal es fácilmente observable y *Lysarete*donde se aprecia el mayor desarrollo del cirro dorsal en el grupo (Fig. 3C). El neurópodo está constituido por los lóbulos presetal, setal y postsetal, los cuales pueden variar tanto en forma como en tamaño a lo largo del cuerpo; carece de cirro ventral. La mayoría de los lumbrinéridos carecen de branquias, pero cuando éstas ocurren pueden ser de dos tipos, branquias dorsales sitas dorsal al notópodo como en *Kuwaita* (Fig. 3F), y branquias parapodiales cuyo desarrollo ocurre ligado al parápodo como en *Cenogenus* y *Ninoe* (Fig. 3D-E, G).

Kuwaita es el único género que tiene papilas nefridiales que emergen ventralmente de la pared corporal en los segmentos medio-posteriores (Fig. 3F, H), las cuales podrían tener la función de liberar los gametos (Carrera-Parra & Orensanz 2002)

Setas. Las setas de los lumbrinéridos incluyen limbadas, las cuales están presentes en todos los géneros, siendo el único tipo de setas que se presentan en *Arabelloneris* y *Lysarete*. Un tipo característico de setas de este grupo de poliquetos son los ganchos encapuchados, los cuales pueden ser de cuatro tipos:

1) ganchos encapuchados simples multidentados, los cuales pueden tener el capuchón corto, cubriendo la parte distal hasta un poco por debajo del cuello del gancho (Fig. 4C), o con capuchón largo, el cual cubre hasta cerca de la mitad de la longitud del gancho (Fig. 4D). Estos ganchos están presentes en *Abyssoninoe, Augeneria, Cenogenus, Eranno, Gallardoneris, Gesaneris, Helmutneris, Hilbigneris, Kuwaita, Loboneris, Lumbricalus, Lumbrineris, Ninoe, Sergioneris,* y *Scoletoma*.
2) ganchos encapuchados simples bidentados (Fig. 4E) presentes exclusivamente en *Lumbrinerides* y *Lumbrineriopsis*.
3) ganchos limbados simples multidentados (Fig. 4G), los cuales solo están presentes en *Abyssoninoe* y se restringen a los setígeros anteriores.
4) ganchos encapuchados compuestos multidentados. Estos ganchos pueden tener hojas

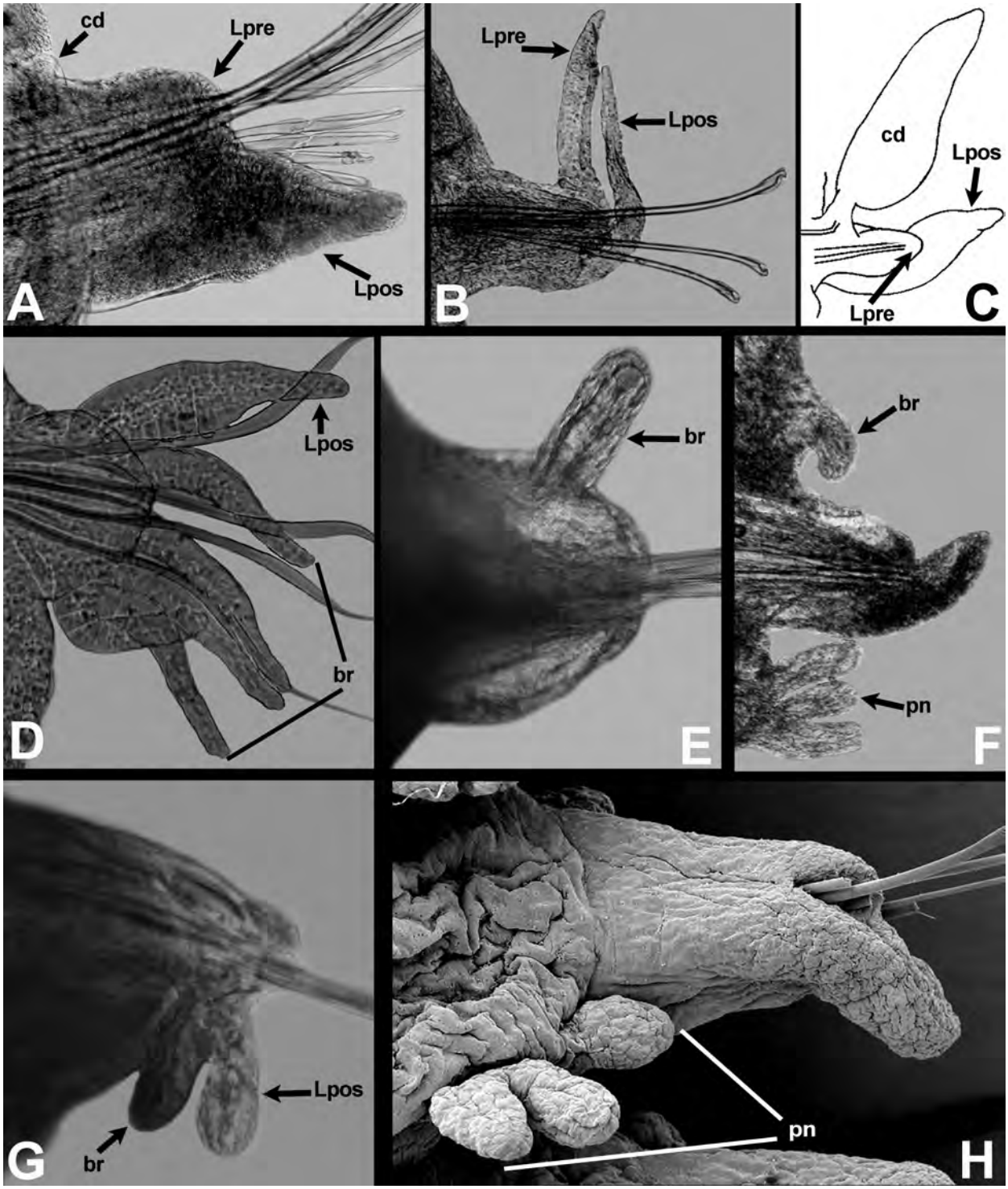


Figura 3. A) *Lumbrineris* parápodo anterior VF; B) *Eranno* parápodo posterior VF; C) *Lysarete* parápodo posterior VF; D) *Ninoe* parápodo anterior VF; E) *Cenogenus* parápodo anterior VF; F) *Kuwaita* parápodo posterior VF; G) *C. eliae* (paratipo LACM-AHF-poly2172) parápodo 57 VF; H) *Kuwaita* parápodo posterior VV. (Abreviaturas: VF= vista frontal, VV= vista ventral; cd= cirro dorsal; Lpre= lóbulo presetal; Lpos= lóbulo postsetal; br= branquias; pn= papila nefridial). Figura C modificada de Carrera-Parra (2001a) (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

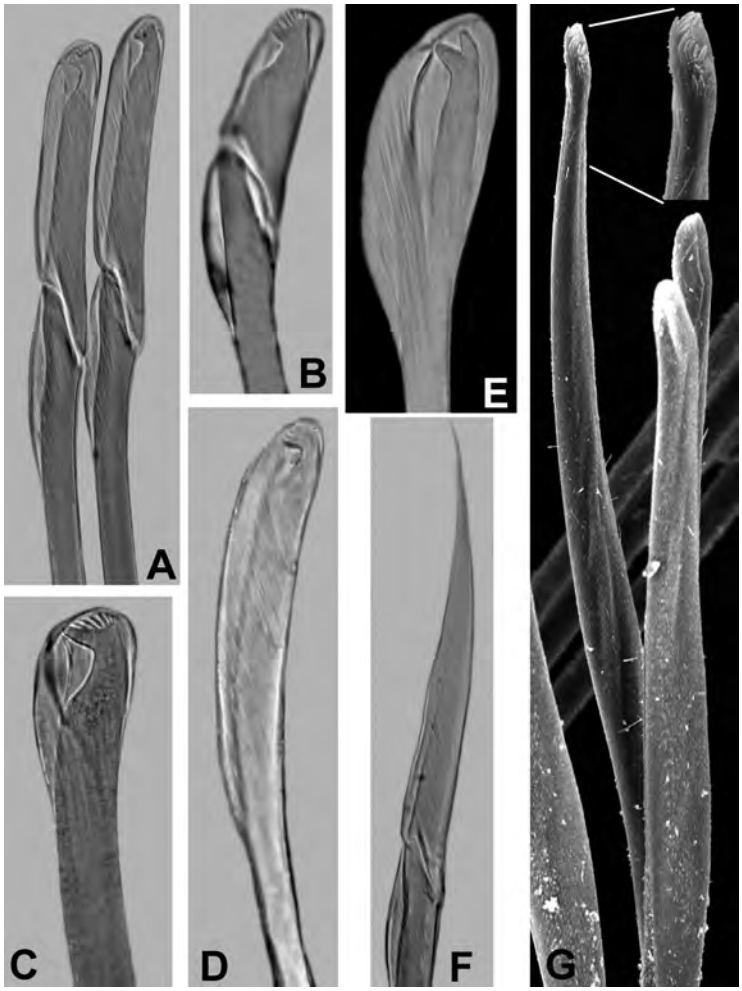


Figura 4. A) Gancho encapuchado compuesto multidentado con hoja larga; B) Gancho encapuchado compuesto multidentado con hoja corta; C) Gancho encapuchado simple multidentado con capuchón corto; D) Gancho encapuchado simple multidentado con capuchón largo; E) Gancho encapuchado simple bidentado; F) Espinígero compuesto; G) Gancho limbado simple multidentado. (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

largas (*ca*. 11 veces más largas que anchas) (Fig. 4A), o hojas cortas (*ca*. 5 veces más largas que anchas) (Fig. 4B). La presencia de estos ganchos está limitada a los setígeros anteriores y están presentes en *Augeneria, Gallardoneris, Hilbigneris, Loboneris, Lumbricalus, Lumbrineris,* y *Sergioneris*.

Otro tipo de seta presente en los lumbrinéridos son los espinígeros compuestos (Fig. 4F), los cuales solo se presentan en *Lumbricalus*.

Pigidio. El pigidio en los lumbrinéridos se caracteriza por tener dos pares de cirros anales (Fig. 1J), con excepción de *Gallardoneris*, *Lumbrinerides* y *Lumbrineriopsis* que carecen de cirros anales (Fig. 1K). Se desconoce la forma del pigidio en *Gesaneris,* ya que a la fecha no se ha reportado ningún ejemplar completo.

Claves

La clave a géneros incluye todos los géneros considerados como válidos para la familia a pesar de no haber sido registrados aún en la región de América tropical. Las claves a especies incluyen las especies registradas en América tropical y se basan en lo publicado previamente en la primera edición (Carrera-Parra 2009), así como en trabajos posteriores con registros de especies de lumbrinéridos.

La distribución de las especies se indica con una **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México, y **C** para la región del Caribe, incluyendo hasta el litoral central de Brasil. Una **Q** indica un registro cuestionable, dichos registros han sido considerados cuestionables principalmente por las diferencias geográficas y ecológicas existentes entre el área de estudio con la localidad tipo de la especie; en caso de existir otro dato adicional se señalará como una nota al final de la clave. El * señala los géneros no registrados en el área de estudio.

Se recomienda enfáticamente leer la sección de morfología antes de usar las claves. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

Clave para géneros

1 Peristomio incompleto dorsalmente (Fig. 1G) ……. *Lysarete* Kinberg, 1865 …….. Maxila I con dos dientes accesorios; maxila III con cinco dientes; maxila IV con cuatro dientes .... *L. raquelae* Carrera-Parra, 2001 (G, C)
– Peristomio dorsalmente entero (Fig. 1A-F) **2**

2(1) Aparato maxilar con cinco pares de maxilas (Fig. 2A,E, G-H) **3**
– Aparato maxilar con cuatro pares de maxilas (Fig. 2I-L) **10**

3(2) Sin ganchos encapuchados ..... *Arabelloneris* Hartmann-Schröder, 1979*
– Con ganchos encapuchados simples o compuestos, o ambos (Fig. 4A-E)..... **4**

4(3) Parápodos anteriores con branquias parapodiales (Fig. 3D); maxila IV con borde multidentado (Fig. 2H) ..... *Ninoe* Kinberg, 1865
– Parápodos anteriores sin branquias; maxila IV con hasta dos dientes **5**

5(4) Maxila II de similar tamaño a la maxila I (Fig. 2G) **6**
– Maxila II con la mitad de la longitud de maxila I (Fig. 2E, K-L)..... **7**

6(5) Con ganchos encapuchados simples y compuestos (Fig. 4A-D) .... *Lumbrineris* de Blainville, 1828
– Sólo con ganchos encapuchados simples (Fig. 4 C-D)..... *Scoletoma* de Blainville, 1828

7(5) Maxila II solo con placas conectoras amplias (Fig. 2E) **8**
– Maxila II solo con placas conectoras estrechas ..... *Eranno* Kinberg, 1865
– Maxila II con placas conectoras amplias y estrechas (Fig. 2L) .... *Sergioneris* Carrera-Parra, 2006*

8(7) Con ganchos encapuchados simples y compuestos; sin antenas; parápodos sin papilas nefridiales y branquias **9**
– Solo con ganchos encapuchados simples; con tres antenas (Fig. 1I); parápodos con papilas nefridiales y branquias (Fig. 3F, H) ……..... *Kuwaita* Mohammad, 1973[1] …… Ganchos simples encapuchados desde el primer setígero, todos con capuchón corto (Fig. 4C); maxila III bidentada; papilas nefridiales desde setígeros 45–55, con hasta 4 papilas .... *K. dolichognata* (Rioja, 1941) (P)

9(8) Con espinígeros compuestos (Fig. 4F)..... *Lumbricalus* Frame, 1992
– Sin espinígeros compuestos ……. *Hilbigneris* Carrera-Parra, 2006 …… Maxilas III y IV bidentadas; ganchos encapuchados compuestos multidentados con hojas cortas (Fig. 4B); acículas amarillas ..... *H. salazari* (Carrera-Parra, 2001) (G)

10(2) Con ganchos encapuchados simples limbados multidentados (Fig. 4G) en setígeros anteriores; maxila IV con forma peculiar, la lamela accesoria rectangular con una extensión lateral ..... *Abyssoninoe* Orensanz, 1990
– Sin ganchos encapuchados simples limbados multidentados; maxila IV de otra forma **11**

11(10) Con ganchos encapuchados simples bidentados (Fig. 4E); pigidio sin cirros anales (Fig. 1K) **12**
– Sin ganchos encapuchados simples bidentados; pigidio con cirros anales (Fig. 1 J) **13**

12(11) Maxila IV multidentada; portadores maxilares unidos a lo largo de la mitad de la base de la maxila I; maxila I como fórceps, sin dientes accesorios internos; mandíbulas fusionadas en hasta ¾ de su longitud total .... *Lumbrineriopsis* Orensanz, 1973 ..... Peristomio con un anillo; maxila III unidentada; ganchos encapuchados simples bidentados desde el setígero 1 ..... *L. paradoxa* (de Saint-Joseph, 1888) (G, Q)
– Maxila IV con hasta un diente; portadores maxilares unidos en su totalidad a la base de la maxila I; maxila I como fórceps, con dientes accesorios internos; mandíbulas totalmente fusionadas ..... *Lumbrinerides* Orensanz, 1973

13(11) Maxila IV con el área central blanquecina (Fig. 2I-K); sin branquias **14**
– Maxila IV totalmente pigmentada; parápodos anteriores con branquia parapodial (Fig. 3E, G)..... *Cenogenus* Chamberlin, 1919

14(13) Con ganchos encapuchados simples y compuestos (Fig. 4A-D) **15**
– Sólo con ganchos encapuchados simples (Fig. 4 C-D)..... **17**

15(14) Con tres o más antenas (Fig. 1H); maxilas I y II con lamela accesoria; mandíbulas con la porción anterior y posterior divergentes ..... *Augeneria* Monro, 1930
– Sin antenas; maxilas I y II sin lamela accesoria (Fig. 2I-J); mandíbulas con la porción distal amplia, estrechándose hacia la parte posterior **16**

16(15) Portadores maxilares unidos a lo largo de la mitad de la base de la maxila I, más largos que maxila I; maxila III con lamela accesoria bien desarrollada a lo largo de todo el borde posterior (Fig. 2I); mandíbulas fusionadas hasta en ¾ de su longitud total (Fig. 2C) .... *Loboneris* Carrera-Parra, 2006*
– Portadores maxilares unidos a lo largo de todo el borde posterior de la maxila I, más cortos que maxila I; maxila III con lamela accesoria poco desarrollada, situada sólo en ¼ del borde posterior (Fig. 2J); mandíbulas totalmente fusionadas (Fig. 2D)..... ..... *Gallardoneris* Carrera-Parra, 2006*

17(14) Maxila I con lamela accesoria; maxila II tan larga como maxila I; maxila III con área central blanquecina ..... *Helmutneris* Carrera-Parra, 2006*
– Maxila I sin lamela accesoria; maxila II mucho más corta que maxila I; maxila III totalmente pigmentada (Fig. 2K) ..... *Gesaneris* Carrera-Parra, 2006*

Comentario

1) Rioja (1941) describió dos especies (*Ninoe moorei* y *N. spinosa*) que podrían pertenecer a *Kuwaita*; desafortunadamente, los materiales tipos de estas especies están perdidos y no existe ningún otro material para definir el estatus de estas especies (Carrera-Parra & Orensanz 2002).

Claves para especies
Augeneria **Monro, 1930**

1 Parápodos con lóbulo presetal siempre más corto que el postsetal ..... *A. bidens* (Ehlers, 1887) (G)
– Parápodos posteriores con lóbulo presetal ligeramente más largo que el postsetal..... *A.? eugeniae* (Fauchald, 1970)[1] (B, P)

Comentario
1) Fauchald (1970) describió *Lumbrineris eugeniae,* la especie fue caracterizada con la presencia de una antena occipital. La presencia de la antena deja a la especie fuera del género *Lumbrineris*, ya que éste género carece de dicho apéndice (Carrera-Parra 2006a). Con base en la revisión del material tipo (LACM-AHF-Poly1486), el cual se encuentra en muy malas condiciones, es probable que esta especie forme parte de *Augeneria*, por el tipo de aparato maxilar. Hace falta la revisión de materiales adicionales para poder corroborar esta afirmación. La especie se incluye tentativamente en la clave de *Augeneria*.

Cenogenus **Chamberlin, 1919**

1 Branquias restringidas a parápodos anteriores **2**
– Branquias en parápodos medio-posteriores ..... *C. eliae* Hernández-Alcántara, Pérez-Mendoza & Solís-Weiss, 2006[1] (P)

2(1) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el primer setígero **3**
– Ganchos encapuchados simples multidentados en setígeros posteriores al 40 ..... **4**

3(2) Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón largo (Fig. 4D) en setígeros anteriores y corto (Fig. 4 C) en posteriores; maxila II con 3 dientes . ..... *C. brevipes* (McIntosh, 1903) (G, Q)
– Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón corto (Fig. 4 C); maxila II con 4 dientes ..... *C. fuscoides* (Fauchald, 1972) (P)

4(2) Parápodos 2 a 5 con acículas en posición dorsal, curvas ..... *C. fusca* (Moore, 1911) (B, P)
– Todos los parápodos con acículas en posición media, rectas ..... *C. descendens* Chamberlin, 1919 (P)

Comentario
1) *Cenogenus eliae* fue caracterizada con una antena y branquia en parápodos medio-posteriores, esta última característica la separa de todas las especies del género, las cuales tienen la branquia en parápodos anteriores. En los paratipos examinados (LACM-AHF-poly2172) no se observó la presencia de la antena típica de *Cenogenus*. Por otro lado, en *Cenogenus* el origen de la branquia es dorsal emergiendo desde el parápodo (Fig. 2E), mientras que en *C. eliae* el origen de la branquia está ligado directamente a la base del lóbulo postsetal (Fig. 2F). Además, la arquitectura del aparato maxilar de *C. eliae* difiere de la del género, principalmente en el desarrollo de las lamelas accesorias. La especie se incluye en la clave con la salvedad de que su estatus genérico tiene que ser reevaluado.

Eranno **Kinberg, 1865**

1 Acícula negra **2**
– Acícula amarilla ..... *E. lagunae* (Fauchald, 1970) (B, P)

2(1) Parápodos anteriores con lóbulo postsetal auricular .... *E. bicirrata* (Treadwell, 1929) (B, P)
– Parápodos anteriores con lóbulo postsetal digitiforme con la base inflada .... *E. bilabiata* (Treadwell, 1901) (C)

Lumbricalus **Frame, 1992**

1 Ganchos encapuchados simples multidentados de dos tamaños, preaciculares más grandes ..... *L. vivianneae* Carrera-Parra, 2004 (P)
– Ganchos encapuchados simples multidentados de similar tamaño .... *L. januarii* (Grube, 1878) (G, C)

Lumbrinerides **Orensanz, 1973**

1 Maxila I con dientes accesorios **2**
– Maxila I sin dientes accesorios **6**

2(1) Maxila I con un diente accesorio **3**
– Maxila I con dos dientes accesorios **4**

3(2) Diente accesorio ubicado en la parte distal, cerca del diente principal; ganchos encapuchados simples bidentados, ambos dientes dirigidos distalmente .... *L. acuta* (Verrill, 1875) (P, Q)
– Diente accesorio ubicado en la parte media, separado del diente principal; ganchos encapuchados simples bidentados con diente proximal dirigido lateralmente .... *L. cressicephala* (Hartman, 1965) (G, C)

4(2) Dientes accesorios muy cercanos entre si **5**
– Dientes accesorios separados ampliamente uno del otro .... *L. acutiformis* (Gallardo, 1968) (P, Q)

5(4) Dientes accesorios pequeños, ubicados cerca de la parte distal de la maxila I .... *L. platypygos* (Fauchald, 1970) (B, P)
– Dientes accesorios robustos, ubicados en la región media de la maxila I .... *L. dayi* Perkins, 1979 (G, C)

6(1) Maxila II con todos los dientes en el borde interno longitudinal; con ganchos encapuchados compuestos y simples ..... *L. uebelackerae* Carrera-Parra, 2001 (G)
– Maxila II con dos dientes posteriores en paralelo de modo transversal; con ganchos encapuchados simples ..... *L. jonesi* Perkins, 1979 (C)

Lumbrineris **de Blainville, 1828**[1]

1 Maxila III unidentada **2**
– Maxila III bidentada **7**
– Maxila III multidentada (con 3 o 4 dientes) **12**

2(1) Setas limbadas muy largas en setígeros medios ..... *L. cedroensis* Fauchald, 1970 (B)
– Setas limbadas de similar tamaño en todos los setígeros **3**

3(2) Acículas amarillas **4**
– Acículas negras ..... *L. pallida* Hartman, 1944 (B)

4(3) Lóbulo postsetal en parápodos anteriores auricular **5**
– Lóbulo postsetal en parápodos anteriores digitiforme **6**

5(4) Lóbulo presetal en parápodos anteriores inconspicuo, redondeado .....
..... *L. cruzensis* Hartman, 1944 (B, P)
– Lóbulo presetal en parápodos anteriores notorio, auricular .....
..... *L. californiensis* Hartman, 1944 (B, P)

6(4) Parápodos posteriores con lóbulo presetal más largo que el postsetal; ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja corta (*ca*. 5 veces más larga que ancha) (Fig. 4B) ..... *L. nonatoi* Ramos, 1976 (G, Q)
– Parápodos posteriores con lóbulo presetal más corto que el postsetal; ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja larga (*ca*. 11 veces más larga que ancha)(Fig. 4A) .....
..... *L. paucidentata* Treadwell, 1921 (C)

7(1) Acícula amarilla **8**
– Acícula negra **11**

8(7) Ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja larga (*ca*. 11 veces más larga que ancha) (Fig. 4A) **9**
– Ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja corta (*ca*. 5 veces más larga que ancha) (Fig. 4B) **10**

9(8) Parápodos posteriores con lóbulo postsetal digitiforme; parápodos más largos en segmentos anteriores ..... *L. nasuta* Verrill, 1900 (G, C)
– Parápodos posteriores con lóbulo postsetal digitiforme, basalmente ensanchados; parápodos más largos en segmentos posteriores ..... *L. limicola* Hartman, 1944 (B, P)

10(8) Ganchos simples multidentados de similar tamaño ..... *L. floridana* Ehlers, 1887 (G, C)
– Ganchos simples multidentados de dos tamaños, preaciculares más grandes .....
..... *L. annulata* Hartmann-Schröder, 1960[2] (P)

11(7) Ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja larga (*ca*. 11 veces más larga que ancha) (Fig. 4A) ..... *L. index* (Moore, 1911) (P)
– Ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja corta (*ca*. 5 veces más larga que ancha) (Fig. 4B) ..... *L. japonica* (von Marenzeller, 1879) (B, P, Q en ambas)

12(1) Maxila III tridentada; prostomio dorsalmente sin pigmentación aparente; segundo anillo peristomial ventralmente dividido transversalmente ..... *L. inflata* Moore, 1911 (B, P)
– Maxila III con cuatro dientes (Fig. 2G); prostomio dorsalmente con par de bandas obscuras longitudinales, cuerpo con líneas obscuras transversas (Fig. 1A-B); segundo anillo persitomial entero ..... *L. perkinsi* Carrera-Parra, 2001 (G, C)

Comentarios

1) *L. latreilli* ha sido una especie considerada como cosmopolita y ampliamente reportada tanto en el Pacífico como en el Gran Caribe. Bajo este nombre han quedado incluidas otras especies descritas de localidades muy distantes a la de *L. latreilli*. Carrera-Parra (2006b) demostró que *L. latreilli* no está presente en el Gran Caribe y que dichos registros correspondían a *L. nasuta*, especie que había sido sinonimizada con *L. latreilli*. Hace falta la revisión de los materiales del Pacífico, para esclarecer a que especie corresponden realmente. *L. latreilli* no ha sido incluida en la clave.

2) La distribución de *L. annulata* había sido reportada desde el norte de Chile hasta la parte central de Perú (Carrera-Parra 2006b). Posteriormente, Dean *et al.* (2012) reportó la especie para la Isla del Coco, ubicada a unos 500 km de la costa en el Pacífico oriental tropical.

Ninoe **Kinberg, 1865**[1]

1 Maxila III unidentada **2**
– Maxila III multidentada (Fig. 2H)..... **5**

2(1) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el setígero 1 ..... **3**
– Ganchos encapuchados simples multidentados desde setígeros postbranquíferos .....
..... *N. foliosa* Fauchald, 1972 (B, P)

3(2) Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón largo (Fig. 4D) en setígeros anteriores y corto (Fig. 4C) en posteriores **4**
– Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón de similar tamaño en todos los setígeros ..... *N. longibranchia* Fauchald, 1972 (P)

4(3) Acículas negras; con hasta 6 filamentos branquiales ..... *N. nigripes* Verrill, 1873 (G, C)
–Acículas café-amarillentas; con hasta 12 filamentos branquiales .....
..... *N. jessicae* Hernández-Alcántara, Pérez-Mendoza & Solís-Weiss, 2006[2] (P)

5(1) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el setígero 1-4 ..... **6**
– Ganchos encapuchados simples multidentados desde setígeros postbranquíferos .....
..... *N. vargasi* Carrera-Parra, 2001 (G)

6(5) Maxila III con tres dientes cónicos ..... *N. tridentata* Hilbig, 1995 (B)
– Maxila III con diente distal grande curvo, seguido por un borde dentado **7**

7(6) Maxila II con hasta 8 dientes; branquias con hasta 4 filamentos branquiales .....
..... *N. gemmea* Moore, 1911 (B, P)
– Maxila II con hasta 4 dientes; branquias con hasta 9 filamentos branquiales .....
..... *N. marthae* Hernández-Alcántara, Pérez-Mendoza & Solís-Weiss, 2006 (P)

Comentarios

1) Los registros de *N. chilensis* para el Pacífico Oriental Tropical no son considerados como válidos. Monro (1933) y Fauchald (1977) describieron sus ejemplares con ganchos simples multidentados desde los primeros setígeros, mientras que en *N. chilensis* el inicio de los ganchos es posterior a la región branquial, por lo cual dichos ejemplares no pueden pertenecer a *N. chilensis*.
2) *Ninoe jessicae* fue descrita con ganchos simples multidentados con capuchón largo desde el primer setígero. La revisión de parte del material tipo (paratipos LACM-AHF-POLY 2171) permitió esclarecer que la especie tiene dos tipos de ganchos simples multidentados, unos con capuchón largo presentes en la región branquífera y otros con capuchón corto presentes en la región postbranquífera. Además, la especie tiene la maxila IV multidentada y no unidentada como fue descrita.

Scoletoma **de Blainville, 1828**[1]

1 Maxila III edentada ..... *S. candida* (Treadwell, 1921) (C)
– Maxila III unidentada **2**
– Maxila III bidentada **10**

2(1) Acículas negras **3**
– Acículas amarillas **5**

3(2) Con setas limbadas muy largas en algunos setígeros **4**
– Todas las setas limbadas de similar tamaño ..... *S. biuncinata* (Hartmann-Schröder, 1960) (P)

4(3) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el primer setígero .....
..... *S. longensis* (Hartman, 1960) (B, P)
– Ganchos encapuchados simples multidentados desde el setígero 23 .....
..... *S. moorei* (Hartman, 1942) (B, P)

5(2) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el primer setígero **6**
– Ganchos encapuchados simples multidentados nunca antes del setígero 10 ..... **9**

6(5) Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón largo en setígeros anteriores (Fig. 4D), con capuchón corto en setígeros medio-posteriores (Fig. 4C) **7**
– Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón corto (Fig. 4C) en todos los setígeros **8**

7(6) Lóbulo postsetal más desarrollado en parápodos posteriores .....
..... *S. verrilli* (Perkins, 1979) (G, C)
– Lóbulo postsetal más corto en parápodos posteriores . *S. testudinum* (Augener, 1922) (G, C)

8(6) Lóbulo postsetal en parápodos anteriores redondeado, digitado en posteriores, mucho más largo en parápodos posteriores ..... *S. crassidentata* (Fauchald, 1970) (P)
– Lóbulo postsetal siempre digitiforme de similar longitud en todos los parápodos .....
..... *S. uncinigera* (Hartmann-Schröder, 1959) (P)

9(5) Parápodos posteriores con lóbulo presetal más largo que el postsetal .....
..... *S. minima* (Hartman, 1944) (B, P)
– Parápodos posteriores con lóbulo presetal igual o más corto que el postsetal .....
..... *S. tenuis* (Verrill, 1873) (G, C)

10(1) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el primer setígero **11**
– Ganchos encapuchados simples multidentados nunca antes del setígero 18 ..... **13**

11(10) Lóbulo postsetal mucho más largo que el presetal .....
..... *S. tetraura* (Schmarda, 1861) (B, P); *S. sarsi* (Kinberg, 1865)[2] (P)
– Lóbulo postsetal ligeramente más largo que el presetal **12**

12(11) Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón largo (Fig. 4D) en los setígeros anteriores, y con capuchón corto en posteriores (Fig. 4C).....
..... *S. treadwelli* (Hartman, 1956) (G, C)
– Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón corto en todos los setígeros (Fig. 4C) ..... *S. zonata* (Johnson, 1901) (B, P)

13(10) Lóbulos parapodiales de similar tamaño en todos los parápodos **14**
– Lóbulo postsetal más largo en parápodos posteriores **16**

14(13) Ganchos encapuchados simples multidentados desde setígeros 40–48 .....
..... *S. simplicis* (Hartman, 1959) (P)
– Ganchos encapuchados simples multidentados desde setígeros 18–26 ..... **15**

15(14) Lóbulo postsetal adelgazado ..... *S. penascensis* (Fauchald, 1970) (P)
– Lóbulo postsetal muy robusto ..... *S. monroi* (Fauchald, 1970) (P)

16(13) Lóbulo postsetal de parápodos posteriores dirigidos lateralmente .... *S. ernesti* (Perkins, 1979) (G, C)
– Lóbulo postsetal de parápodos posteriores erectos .... *S. erecta* (Moore, 1904) (B, P) (G, C, Q en ambas),

Comentarios

1) Hartmann-Schröder (1959) describió *S. magnanuchalata* para el estero Jaltepeque en El Salvador. La especie fue caracterizada con la presencia de una antena postero dorsal, por lo cual no podría asignarse a *Scoletoma*. Hace falta una redescripción detallada de la especie para corroborar la presencia de la antena, así como una detallada caracterización del aparato maxilar para poder establecer su identidad. Por el momento la especie no es incluida en la clave. Ferrando & Méndez (2010) reportaron la especie *Scoletoma luti* para el estero de Urías en Sinaloa (como *Lumbrineris luti* Berkely & Berkeley, 1945); sin embargo, esa especie fue descrita de la costa oeste de Canadá por lo cual no ha sido incluida en la clave.
2) Con la escasa información existente para ambas especie fue imposible poder encontrar algún carácter que las diferencie. Se requiere de la redescripción de ambas especies para esclarecer su estatus.

Agradecimientos

Los comentarios de Joana Zanol (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional) y Pablo Hernández Alcántara (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM) ayudaron a mejorar la claridad del texto. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Arias A & Carrera-Parra LF. 2014. First record of the genus *Kuwaita* (Annelida: Lumbrineridae) in Europe with the description of a new species and new ultramorphological data for the genus. Zootaxa 3887: 68–78.

Ayyagari A & Kondamudi RB. 2014. Ecological significance of the association between *Stomopneustes variolaris* (Echinoidea) and *Lumbrineris latreilli* (Polychaeta) from Visakhapatnam Coast, India. J Mar Biol 2014: 640784.

Carrasco FD & Oyarzún C. 1988. Diet of the polychaete *Lumbrineris tetraura* (Schmarda) (Lumbrineridae) in a polluted soft-bottom enviroment. Bull Mar Sci 42: 358–365.

Carrera-Parra LF. 2001a. Lumbrineridae (Annelida: Polychaeta) from the Grand Caribbean with description of six new species. J Mar Biol Assoc UK 81: 599–621.

Carrera-Parra LF. 2001b. Recognition of *Cenogenus* Chamberlin, 1919 (Polychaeta: Lumbrineridae) based on type material. Proc Biol Soc Wash 114: 720–724.

Carrera-Parra LF. 2004. Revision of *Lumbricalus* (Polychaeta: Lumbrineridae). J Mar Biol Assoc UK 84: 81–91.

Carrera-Parra LF. 2005. Phylogenetic relationship of *Lumbricalus* Frame, 1992 (Polychaeta: Lumbrineridae), with ecological and distribution data. Mar Ecol 26: 166–170.

Carrera-Parra LF. 2006a. Phylogenetic analysis of Lumbrineridae Schmarda, 1861 (Annelida: Polychaeta). Zootaxa 1332: 1–36.

Carrera-Parra LF. 2006b. Revision of *Lumbrineris* de Blainville, 1828 (Polychaeta: Lumbrineridae). Zootaxa 1336: 1–64.

Carrera-Parra LF. 2009. Lumbrineridae Schmarda, 1861. *In*: JA de León-González, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp. 263–275.

Carrera-Parra LF & Orensanz JM. 2002. Revision of *Kuwaita* Mohammad, 1973 (Annelida, Polychaeta, Lumbrineridae). Zoosystema 24: 273–281.

Conti G, Loy F, Diana M & Messina P. 2001. The spermatozoon of Lumbrineris (Scoletoma) impatiens (Claparède, 1868) (Polychaeta, Lumbrineridae). Ital J Zool 78: 215–218.

Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortés J. 2012. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific, Costa Rica. Pac Sci 66: 347–386.

Fauchald K. 1970. Polychaetous annelids of the families Eunicidae, Lumbrineridae, Iphitimidae, Arabellidae, Lysaretidae and Dorvilleidae from Western Mexico. Allan Hancock Monogr Mar Biol 5: 1–335.

Fauchald K. 1977. Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water

records. Smithson Contrib Zool 221: 1–81.
Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanog Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.
Ferrando A & Méndez N. 2010. Checklist of soft-bottom polychaetes (Annelida: Polychaeta) of the coastal lagoon Estero de Urı´as (Sinaloa, Mexico). Mar Biodivers Rec 3: e91.
Font T, Gil J & Lloret J. 2018. The commercialization and use of exotic baits in recreational fisheries in the north-western Mediterranean: Environmental and management implications. Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst 28: 651–661.
Frame AB. 1992. The lumbrinerids (Annelida: Polychaeta) collected in two northwestern Atlantic surveys with descriptions of a new genus and two new species. Proc Biol Soc Wash 105: 185–218.
García Gómez SC, Carrera-Parra LF, Mas FA, Freitas R & Martins R. 2016. Novel insights on the diversity and ecology of the Family Lumbrineridae (Polychaeta) along the Iberian Peninsula coasts. J Mar Biol Assoc UK 96: 1427–1435.
Gravier C & Dantan JL. 1928. Péchés nocturnes à la lumière dans la Baie d'Alger. Annélides polychètes. Ann Inst Ocean 5: 1–187.
Hartman O. 1944. Polychaetous Annelids. 4 Eunicea. Allan Hancock Pac Exped 10: 1–237.
Hartmann-Schröder G. 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitr Neotrop Fauna 1: 69–183.
Jumar PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended:an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.
Katsiaras N, Rousou M, Carrera-Parra LF, García-Gómez SC, Simboua N, Louizidou P, Chintiroglou CC & Martins R. 2018. Taxonomy, ecology and geographic distribution of *Gallardoneris iberica* (Polychaeta, Lumbrineridae) in southern Europe. J Mar Biol Assoc UK 98: 1609–1618.
Kielan-Jaworowska Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. Palaeont Pol 16: 1–152.
Martins R, Carrera-Parra LF, Quintino V & Rodrigues AM. 2012. Lumbrineridae (Polychaeta) from the Portuguese continental shelf (NE Atlantic) with the description of four new species. Zootaxa 3416: 1–21.
Messina P, Di Filippo M, Gambi MC & Zupo V. 2005. In vitro fertilization and larval development of a population of *Lumbrineris* (*Scoletoma*) *impatiens* (Claparède) (Polychaeta, Lumbrineridae) of the Gulf of Naples (Italy) in relation to aquaculture. Invertebr Reprod Dev 48: 31–40.
Monro CCA. 1933. The polychaeta errantia collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. St. George. Proc Zool Soc Lond 1933: 1–96.
Morgado, EH & Amaral ACZ. 1981. Anélidos poliquetos asociados a um briozoário 1. Eunicidae, Lumbrineridae, Lysaretidae e Dorvilleidae. Inheringia, Ser Zool 60: 33–54.
Nishihira M, Tsuchiya M & Sato M. 1980. Ecological aspect of the breeding of the polychaete, *Lumbrineris latreilli* (Audouin et Milne-Edwards) at Asamushi, Northern Japan. Bull Mar Biol Stn Asamushi 16: 201–212.
Nishihira M, Tsuchiya M & Sato M. 1981. Distribution and spawning site selection of the polychaete *Lumbrineris latreilli* (Audouin et Milne-Edwards) at Asamushi, Northern Japan. Bull Mar Biol Stn Asamushi 17: 17–28.
Nishihira M, Tsuchiya M & Sato M. 1984. Dispersal and recruitment of juveniles of the polychaete *Lumbrineris latreilli* (Audouin et Milne-Edwards). Bull mar biol Stn Asamushi 17: 191–203.
Orensanz JM. 1973. Los anélidos poliquetos de la provincia biogeográfica Argentina, 4 Lumbrineridae. Physis A 33: 325–342.
Orensanz JM. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With addenda to the Eunicemorpha of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. Antarctic Res Ser 52: 1–183.
Osman I, Gabr H, Saito H & El-Etreby S. 2010. Reproductive biology of the highly commercial polychaetes in the Suez Canal. J Mar Biol Assoc UK 90: 281–290.
Paxton, H. 2009. Phylogeny of Eunicida (Annelida) based on morphology of jaws. Zoosymposia 264: 241–264.
Petch DA. 1986. Selective deposit-feeding by *Lumbrineris* cf. *latreilli* (Polychaeta: Lumbrineridae), with a new method for assessing selectivity by deposit-feeding organisms. Mar Biol 93: 443–448.
Pleijel F. 2001. Lumbrineridae Schmarda, 1861. *In*: GW Rouse & F Pleijel (eds) Polychaetes Oxford University Press, Oxford, pp 164–168.
Rioja E. 1941. Estudios Anelidológicos. 3. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol México 1266: 9–746.
Rouse GW. 1988. An ultrastructural study of the spermatozoa of *Eulalia* sp. (Phyllodocidae), *Lepidonotus* sp. (Polynoidae), *Lumbrineris* sp. (Lumbrineridae) and *Owenia fusiformis* (Oweniidae). Helgol Meeres 42: 67–78.
Rouse GW & Jamieson BGM. 1987. An ultrastructural study of the spermatozoa of the polychaetes *Eurythoe complanata* (Amphinomidae), *Clymenella* sp., and *Micromaldane* sp. (Maldanidae), with definition of sperm types in relation to reproductive biology. J Submicros Cytol 19: 573–584.
Ruggeri GD. 1976. Drugs from the Sea. Marine organisms with novel chemical constituents are excellent sources of new drugs. Science 194: 491–497.

Struck T, Purschke G & Halanych K. 2006. Phylogeny of Eunicida (Annelida) and exploring data congruence using a Partition Addition Bootstrap Alteration (PABA) Approach. Syst Biol 55: 1–20.

Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke F.A, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM. 2015. The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. Curr Biol 25: 1993–1999.

Usamentiaga P, Rodríguez F, Martin-Gil D, Saiz N, Morchon E, Alonso S, Jerez J & Bartolomé B. 2005, Protein contact dermatitis by fishing bait (*Lumbrinereis latreilli*). Contact Dermatitis 53: 236–237.

Valderhaug VA. 1985. Population structure and reproduction of *Lumbrineris fragilis* (Polychaeta: Lumbrineriade) in the Oslofjord (Norway) with a note on metal content of jaws. Mar Biol 86: 203–211.

Zibrowius H, Southward EC & Day JH. 1975. New observations on the little-known species of *Lumbrineris* (Polychaeta) living on its recent and fossil scleractinian host. J Mar Biol Assoc UK 55: 83–108.

29. Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888

Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México
pabloh@cmarl.unam.mx

Introducción

Los Magelonidae son una familia de poliquetos bénticos largos, cilíndricos y delgados (Fig. 1A), que se reconocen fácilmente por la presencia de un prostomio comprimido dorso-ventralmente en forma de espátula (cabeza de pala) (Fig. 1A, B, D), y dos palpos largos con papilas digitiformes (Fig. 1C) insertados ventralmente, únicos en esta familia (Fig. 1B) (Mills & Mortimer 2018). Como grupo ha sido difícil relacionarlos con otros poliquetos, aunque son muy parecidos a las familias de los espionimorfos por la forma de sus parápodos y sus estructuras setales (Fauchald 1977), se diferencian de ellos, precisamente, por la presencia del par de palpos ventro-laterales papilosos (Wilson 2000). Los adultos miden menos de 1 mm de ancho pero pueden alcanzar los 150 mm de longitud y tener hasta 150 segmentos, aunque se fragmentan fácilmente durante la recolección y es usual la captura de especímenes incompletos (Rouse y Pleijel 2001).

Los miembros de esta familia son de vida libre y se distribuyen principalmente en las zonas litorales y en la plataforma continental (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2009), son menos comunes en ambientes de aguas profundas. Son excavadores activos y están bien adaptados a vivir en madrigueras de lodo y arena (Blake 1996); no forman propiamente tubos (Fauchald & Jumars 1979), aunque mantienen las madrigueras revestidas de mucus (Jones 1968). Se ha registrado que varias especies construyen tubos (Mortimer *et al*. 2012, Mortimer 2017), sin embargo, no hay registros de la permanencia de los tubos (Mills & Mortimer 2018). El prostomio característico de los magelónidos (cabeza de pala) presenta cuatro bandas musculares en forma de anillos longitudinales a partir del centro (Fig. 1B), que les permite moverse en todas direcciones. Este atributo permitiría que el prostomio fuera utilizado en la construcción de las madrigueras, sin embargo, las observaciones realizadas hasta el momento muestran que únicamente la probóscide participa en este proceso (Wilson 2000).

Los magelónidos son consumidores de depósito de superficie (Jones 1968, Fauchald & Jumars 1979), aunque *Magelona johnstoni* y otros magelónidos han sido consideradas especies filtradoras (Mortimer & Mackie 2014). Jumars *et al*. (2015) sugirieron que la alimentación subsuperficial y la carnivoría podrían ser comunes en esta familia. Aparentemente no consumen sedimento subsuperficial mientras construyen sus madrigueras (Jones 1968). Los palpos papilados intervienen directamente en las actividades alimenticias al ser arrastrados sobre la superficie del sedimento, y si bien no tienen un canal ciliado, sí presentan un margen interno cubierto con papilas adhesivas (Fig. 1C). Las partículas orgánicas se adhieren a las papilas distales, después son transferidas a las papilas proximales y finalmente a la boca. Los magelónidos aparentemente pueden seleccionar las partículas, aunque este proceso no está bien documentado, y prefieren los tamaños de grano mayores; en sedimentos bien clasificados dicha selección puede no ocurrir (Fauchald y Jumars 1979). Según Jones (1968), los palpos también tienen una función respiratoria, facilitada por los movimientos sinuosos del cuerpo dentro de la madriguera. Los magelónidos ingieren principalmente diatomeas, detritus y pequeños organismos de la meiofauna adheridos a las partículas sedimentarias (Fauchald & Jumars 1979).

Los sexos son separados. Aunque se conoce poco sobre sus hábitos reproductivos, la fertilización es aparentemente externa y liberan los gametos directamente en la columna de agua (Blake 1996). Wilson (1982) presenta información detallada sobre el tiempo de maduración sexual, el tamaño y forma de los huevos, el desarrollo

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

larval, y la presencia de larvas planctónicas de tres especies del género *Magelona* F. Müller, 1858 en aguas británicas. Uebelacker & Jones (1984) y Magalhaes *et al*. (2018) han observado especímenes ovígeros de *Magelona* con los huevos en las cavidades de los segmentos abdominales.

En la actualidad, la familia Magelonidae está integrada por dos géneros: *Magelona* F. Müller, 1858 con nueve setígeros torácicos, y *Octomagelona* Aguirrezabalaga, Ceberio & Fiege, 2001 con ocho setígeros torácicos. *Magelona* es el género más diverso con alrededor de 74 especies y una subespecie válidas (Mortimer & Mackie 2003, Read & Fauchald, 2019), y 12 especies identificadas y descritas, pero sin nombres formales, por Uebelacker & Jones (1984) para el norte del golfo de México. Sin embargo, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2000) y Aguado & San Martín (2003) describieron nuevas especies para las costas de América tropical, tres de las cuales poseen caracteres diagnósticos que corresponden con las características morfológicas presentadas por algunas de las especies registradas por Uebelacker & Jones (1984). Por su parte, *Octomagelona* es un género uniespecífico: *O. bizkaiensis* Aguirrezabalaga, Ceberio & Fiege, 2001 recolectada en la zona abisal (1000-1040 m) de la bahía de Biscaya. El género *Meredithia* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 fue descrito para ubicar a las especies con grandes espinas recurvadas o ganchos recurvados en algunos setígeros abdominales, sin embargo, la validez de este género fue cuestionada por Mortimer & Mackie (2003) y es considerada como un sinónimo de *Magelona*.

Sistemática

En 1858, Fritz Müller, después de analizar los ejemplares de poliquetos recolectados por él mismo en la isla Santa Catarina, sur de Brasil, describió a un nuevo género *Magelona*, aunque sin definir su posición a nivel de familia. A pesar de que las especificaciones sobre la morfología de este taxón fueron muy generales, y que las ilustraciones se limitaron a un cordón vascular en forma de rizo a lo largo de la lamela lateral y a un gancho cubierto sin detalles de su dentición, la descripción fue suficiente para definir al género (*fide* Jones 1977). A nivel de especie, sin embargo, la descripción fue insuficiente para diagnosticar adecuadamente a la especie *Magelona papillicornis* F. Müller, 1858, además de que este autor sólo mencionó "Insel Santa Catharina" como la localidad tipo y no hizo referencia al lugar donde fue depositado el material tipo.

Posteriormente, Claparède (1863) describió algunos estadios larvales planctónicos considerándolos como especies europeas del género *Magelona*, a pesar de que las formas adultas nunca fueron recolectadas. Un par de años después, se publicó un catálogo póstumo de Johnston (1865, diez años después de su muerte) sobre los gusanos del museo británico, en el cual se incluyó una descripción no ilustrada de un nuevo género, *Maea*, ubicado en una nueva familia: Maeadae (*sic*). Aparentemente, la especie de Johnston, *Maea mirabilis*, es una especie que pertenece al género *Magelona* de F. Müller (*fide* Jones 1977). Carrington (1865) describió la misma especie de Johnson para Southport, Reino Unido, aunque, al no tener a su disposición la descripción de Johnston (1865), describió a los ejemplares con el nombre provisional de *Rhynophylla bitentaculata*, sólo en caso de que fueran distintos de *Maea mirabilis*. Estas confusiones taxonómicas iniciales y la ausencia de ilustraciones de *Maea mirabilis* llevaron a Fiege *et al*. (2000) a realizar una revisión de los magelónidos de Europa, redescribiendo *Magelona mirabilis* y estableciendo su neotipo, y describiendo a la especie *Magelona johnstoni*, frecuentemente confundida con *M. mirabilis*.

McIntosh (1875) aceptó durante algún tiempo la propuesta de Johnston (1865) para catalogar a estos poliquetos como *Maea* (Familia Maeadae), sin embargo, en sus publicaciones de 1877a, b, y 1878, se refirió a estos organismos como *Magelona*, o en su caso, como *Magelona papillicornis*. Las exhaustivas observaciones anatómicas y las detalladas ilustraciones realizadas por McIntosh en los trabajos citados, junto con su monografía sobre los anélidos de las costas británicas (1915), sirvieron como base para que Cunningham & Ramage (1888) reconocieran a los Magelonidae como un grupo inusual entre los poliquetos y establecieran formalmente su presencia como una verdadera familia, distinta de los espionimorfos.

La familia Magelonidae fue considerada monotípica (*Magelona*) por más de 100 años. Desde luego, la homogeneidad morfológica de las

especies que integran este taxón ha contribuido a que un solo nombre genérico haya sido utilizado. Rouse & Pleijel (2001) tomaron en cuenta esta notable similitud morfológica y utilizaron la designación de *Magelona* como un grupo de especies, evitando adoptar el nombre de Magelonidae, ya que la condición monogenérica haría el epíteto familia redundante. Posteriormente, fueron descritos dos nuevos géneros *Meredithia* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 y *Octomagelona* Aguirrezabalaga, Ceberio & Fiege, 2001, aunque el primero fue posteriormente sinonimizado con el género *Magelona* (Mortimer & Mackie, 2003). A pesar de que la designación de nuevos géneros basados en características morfológicas sin información filogenética puede ser discutible, y que su inclusión podría sugerir que la familia no sea monofilética, es necesario realizar un análisis más detallado de las estructuras morfológicas diagnósticas y de la filogenia de la familia para verificar la asignación de estos géneros y si su sinonimización es correcta.

Los análisis filogenéticos realizados por Rouse & Fauchald (1997) ubicaron a esta familia dentro del clado Spionida, y las evidencias de su monofilia estuvieron relacionadas con los palpos redondeados en sección transversal que poseen un área expandida cubierta con papilas, el prostomio en forma de espátula, y el setígero 9 frecuentemente con lamelas modificadas o con setas modificadas distintas a las que portan los setígeros adyacentes. Sin embargo, algunos análisis filogenéticos y el registro fósil de los Annelida indican que ciertos grupos de anélidos considerados recientes evolutivamente, como los Magelonidae, podrían ser tan antiguos como los Sipuncula, por lo que estos linajes estarían separados desde el Cámbrico Temprano del resto de los Annelida (Wegert *et al*. 2014).

La diversidad de los magelónidos ha sido subestimada y la idea de que un elevado número de especies aún falta por ser descritas es compartido por varios autores (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2000, Wilson 2000, Rouse & Pleijel 2001). A partir de los estudios clásicos de Jones (1963, 1968, 1971, 1977, 1978), no es rara la descripción de nuevas especies en todos los mares del mundo: en la plataforma continental del norte del golfo de México (Uebelacker & Jones 1984); en la zona intermareal de Brasil (Bolivar & Lana 1986); en las islas Seychelles (Mortimer & Mackie 2003), océano Índico; en Tailandia (Nateewathana & Hyllberg 1991); en el Pacífico mexicano (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2000); en aguas europeas (Fiege *et al*. 2000); en el Parque Coiba, costa Atlántica de Panamá (Aguado & San Martín 2003); en la bahía de Biscaya (Atlántico noreste) (Aguirrezabalaga *et al*. 2001), entre otros.

Morfología

El cuerpo de los magelónidos es muy uniforme y a partir de los trabajos y revisiones de la familia Magelonidae realizados por Wilson (1958, 1959), Jones (1963, 1971, 1977, 1978), Uebelacker & Jones (1984), Bolivar & Lana (1986), Nateewathana & Hylleberg (1991), Fiege *et al*. (2000) y Mortimer & Mackie (2006), se han establecido las bases para definir los principales caracteres diagnósticos que determinan y separan a las especies de magelónidos: 1) presencia/ausencia de cuernos frontales en el prostomio; 2) relación longitud/ancho del prostomio; 3) morfología de las lamelas laterales torácicas; 4) presencia/ausencia de setas especializadas en el setígero 9; 5) estructura y morfología de los ganchos abdominales; 6) presencia/ausencia de lóbulos medios en los parápodos torácicos; 7) presencia/ausencia de bolsas laterales en segmentos abdominales anteriores. A pesar de que aún falta mucho por analizar, algunas especies muestras patrones de coloración característicos con verde de metilo y ha sido utilizado para separar especies relacionadas (Nateewathana & Hylleberg 1991; Mortimer & Mackie 2006, Mortimer *et al*. 2011, 2012, Magalhaes *et al*. 2018). Desafortunadamente, para las especies registradas en los mares de América tropical, hasta el momento solo se ha registrado el patrón de coloración para *Magelona pacifica*, realizado por Mortimer *et al*. (2012) durante la re-descripción de esta especie originalmente descrita para la isla Gorgona, Panamá.

Cuerpo. El cuerpo de los magelónidos se divide en una región anterior (tórax) y una posterior (abdomen) debido a una constricción en el setígero 9 (en el setígero 8 en *Octomagelona*) (Fig. 1A). El tórax está formado por el prostomio, un segmento sin setas referido como peristomio (restringido a la región bucal) y los primeros 9 setígeros (8 setígeros en *Octomagelona*), mientras que la región abdominal es larga con muchos setígeros. Sin branquias. El

estomodeo consiste de un órgano bucal eversible y el intestino en forma de un tubo recto. La probóscide es eversible, sin maxilas, en forma de saco (Fig. 1A), que es evertida por efecto de la presión hidrostática de la sangre y no por la acción muscular (Jones 1968). Portan un par de palpos largos insertados ventro-lateralmente en la base del prostomio (Fig. 1B), redondeados en sección transversal, con una región subdistal papilada y ligeramente expandida (Fig. 1C). Los palpos son evidentemente peristomiales, se desarrollan a partir de los tentáculos larvales, que en su momento son extensiones de la larva prototroca (Wilson 1982). Sin embargo, su posición única como estructuras ventro-laterales indica que no pueden ser fácilmente comparables con los palpos de otros poliquetos; su morfología también es única y a pesar de no presentar un canal ciliado, sí presentan un margen interno cubierto con papilas adhesivas (Fig. 1C). El pigidio es pequeño y usualmente posee un par de cirros (McIntosh 1915). El sistema circulatorio es cerrado (Jones 1968); una forma equivalente al corazón ha sido observada en las larvas (Buchanan 1895), que desaparece en los estadios larvarios posteriores (Rouse & Pleijel 2001). El pigmento sanguíneo en los magelónidos es haemeritrina (Wells & Dales 1974).

Prostomio. El prostomio espatulado puede tener el margen anterior liso (Figs. 1A, 4A) o crenulado (Fig. 1D), puede presentar extensiones laterales en forma de cuernos con varios niveles de desarrollo (Fig. 1B, D), por lo que es necesario examinar cuidadosamente la presencia de cuernos frontales rudimentarios. Los ojos y órganos nucales no han sido observados en adultos, aunque son visibles en los estadios larvarios (Rouse & Pleijel 2001). La forma del prostomio y sus dimensiones relativas son constantes dentro de cada especie. Regularmente se ha considerado que el prostomio está fusionado posteriormente con el peristomio, que porta la boca ventral. Jones (1968) se refiere a esta región entre el prostomio y el primer setígero de los adultos como el peristomio, sin embargo, este anillo presenta setas provisionales en larvas (Claparède 1863), por lo que debería ser considerado como el primer segmento. De hecho, Fauchald & Rouse (1997) mencionaron que el peristomio en los magelónidos se restringe a la región bucal.

Parápodos torácicos. Los parápodos de la región anterior son birrámeos (Fig. 2A), sin acículas, algunas veces cambian de tamaño y forma a lo largo del tórax; el setígero 9 (setígero 8 en *Octomagelona*) es usualmente más pequeño, constreñido lateralmente y a veces con una amplia separación entre las ramas de los parápodos (Fig. 1A). El primer segmento no presenta parápodos ni setas (en adultos); los segmentos restantes son birrámeos. Laterales a las hileras de setas, en la parte ventral de los notópodos, se presentan lóbulos foliosos llamados lamelas laterales notopodiales (Fig. 2A), que pueden ser lisas o tener crenulaciones; sobre cada uno de los notópodos puede presentarse también un pequeño lóbulo cirriforme llamado lóbulo medio dorsal (Fig. 2A). Los neurópodos presentan un lóbulo neuropodial en posición ventral y anterior a las setas; en las dos ramas de los parápodos se pueden observar lóbulos post-setales con diferente nivel de desarrollo. Algunas especies presentan prominentes hendiduras oblicuas en posición dorso-lateral de uno o más setígeros torácicos (*Magelona polydentata* Jones, 1963), su función se desconoce.

Parápodos abdominales. Los parápodos abdominales presentan las ramas bien separadas entre sí. El notópodo porta una lamela en su margen inferior, mientras que el neurópodo posee una lamela en su margen superior, por lo que parecen un par de lamelas entre las ramas setales, llamadas, precisamente, lamelas laterales (Fig. 2G, H). El nivel de desarrollo de estas lamelas es muy variable, en algunas especies pueden ser grandes y expandidas. Los lóbulos medios dorsales y ventrales tienen forma de papila y están presentes en el márgen superior e inferior de los noto- y neurópodos (Fig. 2G); debido a su pequeño tamaño, algunas veces son difíciles de observar, sin embargo, éste es un carácter constante en la familia. Algunas especies presentan interlamelas postsetales en los parápodos abdominales anteriores.

Es conveniente enfatizar que los parápodos de los magelónidos no presentan cirros dorsales ni ventrales, ya que los lóbulos situados en posición dorsal y ventral (lóbulos medios dorsales y lóbulos medios ventrales) (Fig. 2G) deben ser considerados como parte de los lóbulos post-

setales y por tanto, no son homólogos con los cirros dorsales y ventrales de otros poliquetos (Fauchald & Rouse 1997). Con órganos laterales entre las ramas de los parápodos. La presencia de bolsas laterales puede ser un carácter diagnóstico importante, sin embargo, en varias especies pueden ocurrir sólo en segmentos abdominales medios (alrededor del setígero 30) y por tanto, no pueden ser observadas en especímenes fragmentados (Uebelacker & Jones 1984).

Setas. Las notosetas torácicas son capilares simples uni- y bilimbadas (Fig. 4B, C) y no son consideradas como un carácter diagnóstico, con excepción de las setas del setígero 9, que pueden ser capilares modificados, con la parte distal bilimbada asimétrica y claramente expandida (Fig. 4F, H), ó con un mucrón (Fig. 4D). Las setas abdominales incluyen ganchos cubiertos dentados y en algunas especies también espinas curvadas unidentadas (Fig. 1F, G). Su morfología es muy importante a nivel de especie. Los ganchos se pueden clasificar de acuerdo con su dentición en bi- o tridentados (Fig. 2B, C), aunque formas multidentadas pueden estar presentes (Fig. 2D); las espinas unidentadas son adicionales a los ganchos bidentados. Los ganchos están arreglados en dos hileras y pueden presentar el *rostrum* en la misma dirección o en direcciones opuestas (Fig. 2G, H). Los ganchos cubiertos pueden tener diferente tamaño y forma en una misma especie (Fig. 2C) y es una característica importante para su identificación.

En términos generales, el cuerpo de los magelónidos es relativamente uniforme en apariencia, por lo que las fotografías y las ilustraciones de referencia utilizadas en la presente clave taxonómica respectiva, en muchas ocasiones no corresponden directamente a cada una de las especies identificadas, ya que la estructura de las figuras tiene el objetivo práctico de mostrar el detalle morfológico del carácter o la combinación de los caracteres diagnósticos que definen y separan a las especies, y no es un catálogo de ilustraciones de cada una de las especies. La terminología utilizada para describir los parápodos de los magelónidos es única en el grupo, sobre todo la referente a las lamelas y lóbulos, y ha cambiado a lo largo del tiempo dependiendo de los autores (Jones 1971, 1978, Uebelacker & Jones 1984, Nateewathana & Hylleberg 1991, Fiege *et al*. 2000). En este capítulo, tratando de incorporar los criterios proporcionados por dichos autores y con la idea de servir de guía, se presenta un parápodo tipo que incluye la terminología de referencia para las estructuras diagnósticas con las que se determinan a las especies (Fig. 2A). En este sentido, muchos de los detalles morfológicos que se describen en la clave están conectados con esta figura. Las fotografías de referencia fueron tomadas con un microscopio electrónico de barrido (SEM) de especímenes recolectados en aguas mexicanas.

En los mares de América tropical se han registrado 23 especies y una subespecie de magelónidos, 11 de las cuales se distribuyen en el océano Pacifico: ocho especies en el golfo de California, cuatro en la parte occidental de la península de Baja California y siete en el sur del Pacífico este tropical. En las costas orientales de América tropical se han registrado 14 especies y una subespecie de magelónido: diez especies en el golfo de México y ocho especies en el Caribe, cuatro de las cuales se distribuyen ampliamente en toda esta región marina (Tabla 1). *Magelona marianae*, *M. tehuanensis*, *M. spinifera*, las tres especies descritas por Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2000) para el golfo de California y sur del Pacífico mexicano, *M. magnahamata* Aguado y San Martín, 2003 descrita para el Parque Nacional Coiba, Panamá, *M. riojai* Jones, 1963 descrita para Veracruz, y *M. nonatoi* y *M. variolamellata* descritas por Bolivar & Lana (1986) para las costas tropicales de Brasil, son las seis especies de Magelonidae que tienen su *locus typicus* en aguas de América tropical (Hernández-Alcántara *et al*. 2008). Esto muestra que el 25% de las especies de magelónidos registradas en el presente capítulo fueron descritas originalmente de esta región geográfica.

Con el fin de orientar al usuario sobre la distribución geográfica de las especies de magelónidos y facilitar su identificación en las diferentes regiones de la América tropical, se anexa la tabla 1, que incluye información sobre la presencia de cada especie en las cuatro grandes áreas marinas de América tropical: Costa Occidental de Baja California (B), Pacífico Oriental Tropical (incluyendo el golfo de California) (P), Golfo de México (G) y Caribe (C). Esta referencia a la distribución geográfica también se incluye en la

clave taxonómica para cada una de las especies, y la abreviatura Q indica que la presencia de la especie es dudosa en la región.

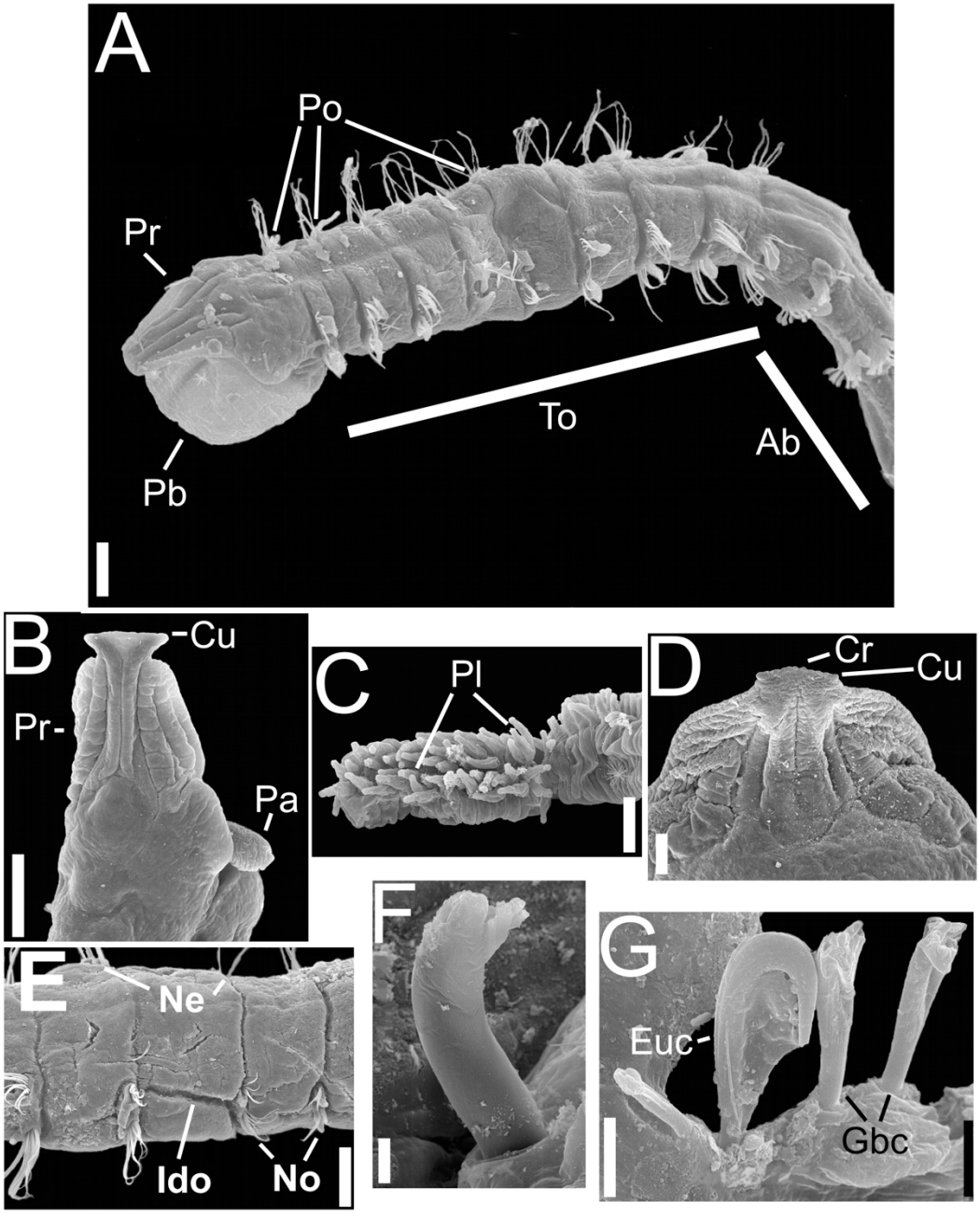


Figura 1. *Magelona pettiboneae*, A) Región anterior, VD; *Meredithia uebelackerae*, B) Prostomio, VD; C) Palpo; *Magelona polydentata*, D) Prostomio, VD, E) Setígeros 6-8, VD; *Meredithia spinifera*, F) Gancho abdominal; *M. uebelackerae*, G) Gancho abdominal. (Abreviaturas: Ab= abdomen; Cr= crenulación; Cu= cuerno; Ido= incisión dorsal obliqua; Ne= neurópodo; No= notópodo; Pa= palpo; Pb= probóscide; Pl= papila; Pr= prostomio; To= tórax; VD= vista dorsal). Escala: A, B, D= 0.1 mm; C, F, G= 0.01 mm; E= 0.02 mm.

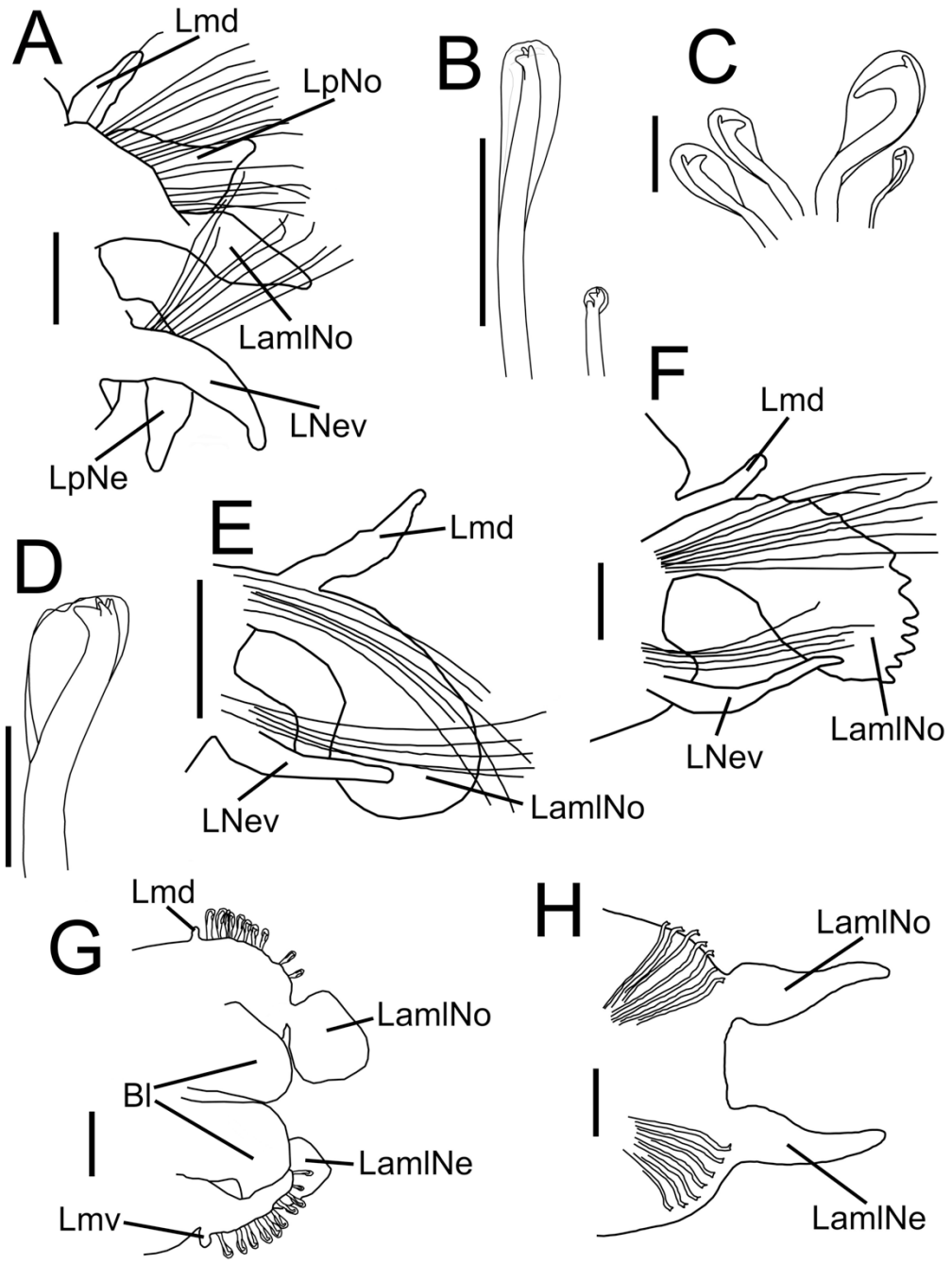


Figura 2. A) Parápodo torácico; *Magelona pitelkai*, B) Ganchos cubiertos tridentados; *Magelona magnahamata*, C) Ganchos cubiertos bidentados; *Magelona polydentata*, D) Gancho cubierto cuatridentado; *Magelona tehuanensis*, E) Setígero 4; *Magelona marianae*, F) Setígero 1; *Magelona* sp. G, G) Setígero 48; *Magelona cerae*, H) Setígero 15. (Abreviaturas: LamlNe= lamela lateral neuropodial; LamlNo= lamela lateral notopodial; Lmd= lóbulo medio dorsal; Lmv= lóbulo medio ventral; LNev= lóbulo neuropodial ventral; LpNe= lóbulo post-setal neuropodial; LpNo= lóbulo post-setal notopodial). Escala: A= 0.1 mm; B= 0.05 mm; C= 0.035 mm; D= 0.03 mm; E, F, G, H= 0.1 mm. Modificados de A) *Magelona* sp. B y G) *Magelona* sp. G: Uebelacker & Jones (1984); B) *M. pitelkai*: Hartman (1944); C) *M. magnahamata*: Aguado & San Martín (2003); D) *M. polydentata*: Jones (1963); E) *M. Tehuanensis* y F) *M. marianae*: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2000); H) *M. cerae*: Hartman & Reish (1950).

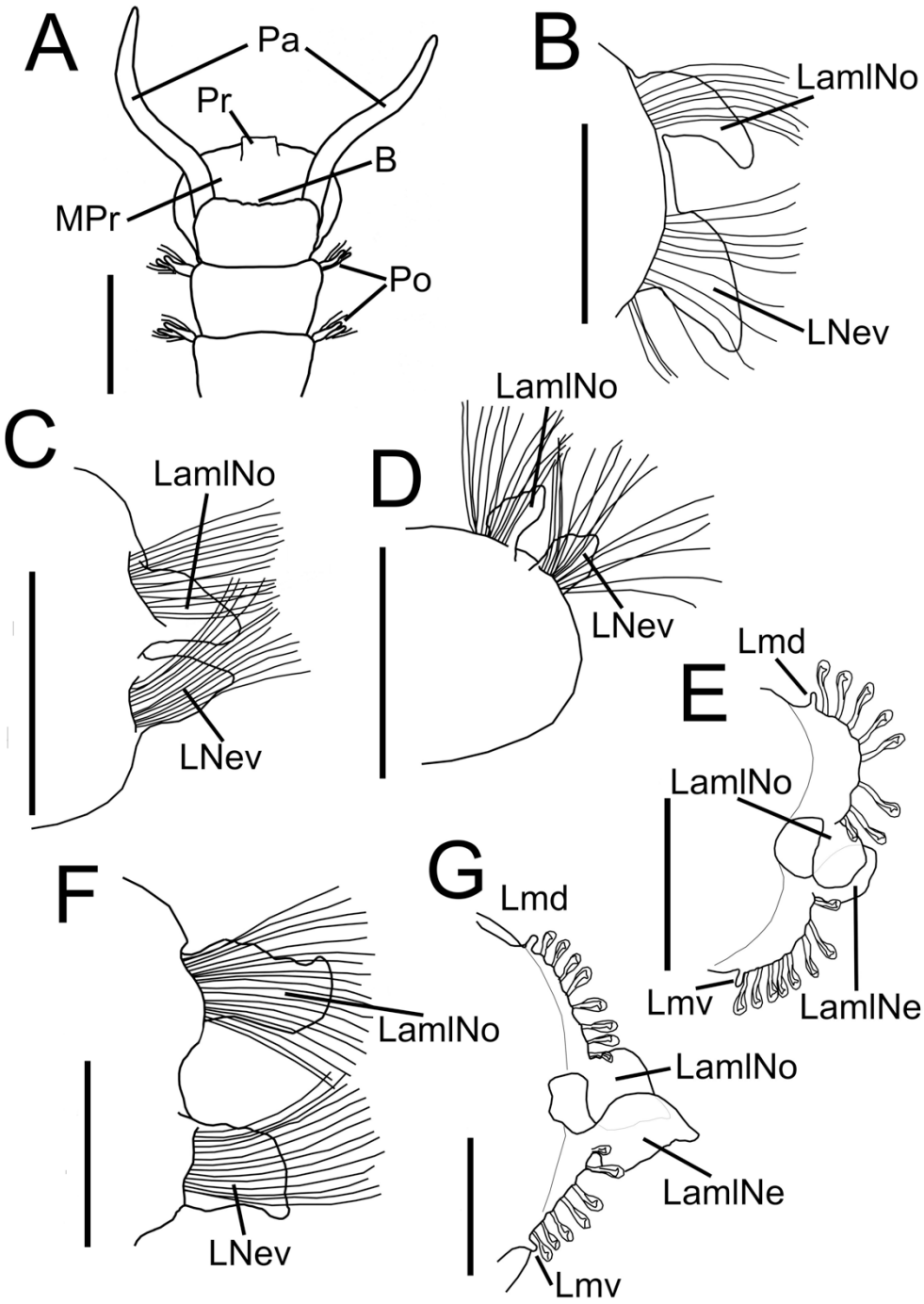


Figura 3. *Magelona capax*, A) Región anterior, VV; *Magelona californica*, B) Setígero 9; *Magelona papillicornis*, C) Setígero 9; *Magelona pettiboneae*, D) Setígero 15, E) Setígero 18; *Magelona pettiboneae lanceolata*, F) Setígero 5, G) Setígero 18. (Abreviaturas: LamlNe= lamela lateral neuropodial; LamlNo= lamela lateral notopodial; LNev= lóbulo neuropodial ventral; Lmd= lóbulo medio dorsal; Lmv= lóbulo medio ventral; MPr= membrana prostomial; Pa= palpo; Po= parápodo; Pr= prostomio; VV= vista ventral). Escala: A= 1 mm; B= 0.1 mm; C, D, E, F, G= 0.25 mm. Modificados de A) *M. capax*: Hartman (1965); B) *M. californica*: Hartman (1944); C) *M. papillicornis*: F. Müller (1858); D), E) *M. Pettiboneae* y F), G) *M. pettiboneae lanceolata*: Jones (1963).

Clave para géneros y especies

1 Con 8 setígeros torácicos ..... Género *Octomagelona*[1]
– Con 9 setígeros torácicos (Fig. 1A) ..... Género *Magelona*…..**2**

2(1) Setígeros abdominales con espinas curvadas cubiertas (Fig. 1F, G), además de los ganchos cubiertos bidentados (Fig. 2C) **3**
– Setígeros abdominales sin espinas curvadas cubiertas, sólo con ganchos cubiertos bi-, tri- o multidentados (Fig. 2B, C, D) **4**

3(2) Setígeros abdominales anteriores (10 al 17) con espinas cubiertas curvadas (Fig. 1F) .... *M. spinifera* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 **P**
– Setígeros abdominales medios y posteriores (a partir del 36) con espinas cubiertas extremadamente curvadas en forma de garfio (Fig. 1G)..*M. uebelackerae* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 **G**

4(2) Ganchos cubiertos de la región abdominal bidentados (Fig. 2C)..... **5**
– Ganchos cubiertos de la región abdominal tridentados o multidentados (Fig. 2B, D) **14**

5(4) Prostomio con cuernos frontales (Fig. 1B, D)..... **6**
– Prostomio redondeado anteriormente, sin cuernos frontales (Figs. 1A, 4A) **9**

6(5) Lamelas laterales notopodiales del tórax con el margen crenulado (Fig. 2F) .... *M. marianae* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 **P**
– Lamelas laterales notopodiales del tórax con el margen liso (Fig. 2A, E) **7**

7(6) Tórax con lamelas laterales notopodiales y los lóbulos neuropodiales ventrales de tamaño similar (Fig. 2A); lamelas laterales del abdomen lanceoladas (Fig. 2H) .... *M. cerae* Hartman & Reish, 1950[2] (Q)
– Tórax con lamelas laterales notopodiales más grandes que los lóbulos neuropodiales ventrales (Fig. 2E); lamelas laterales del abdomen ovales o subovales (Fig. 2G)..... **8**

8(7) Con un par de bolsas laterales a partir de los setígeros 27-28 (Fig. 2G)..... ..... *Magelona* sp. G Uebelacker & Jones, 1984 (G)
– Parápodos abdominales sin bolsas laterales (3E)..... *M. pacifica* Monro, 1933 (P)

9(5) Prostomio ligeramente ensanchado en la parte anterior; con una membrana prostomial voluminosa, en forma de capa, más ancha que el tórax (Fig. 3A); parápodos torácicos con lóbulos medios dorsales (Fig. 2A) ..... *M. capax* Hartman, 1965 (C)
– Prostomio redondeado en su parte anterior (Fig. 1A) sin membrana prostomial; parápodos torácicos sin lóbulos medios dorsales (Fig. 3B) **10**

10(9) Ganchos bidentados en los setígeros abdominales anteriores de tres tamaños claramente distintos entre sí (Fig. 2C)..... *M. magnahamata* Aguado & San Martín, 2003 (P, G)
– Ganchos bidentados en los setígeros abdominales anteriores similares en tamaño, o de dos tamaños distintos (los ubicados cerca de la base de la lamela son más pequeños) **11**

11(10) Tórax con lóbulos neuropodiales ventrales más grandes que las lamelas laterales notopodiales (Fig. 3B) ..... *M. californica* Hartman, 1944 (B, P)
- Tórax con lóbulos neuropodiales ventrales y lamelas laterales notopodiales de tamaño similar (Fig. 3C)..... **12**

12(11) Tórax con lamelas laterales notopodiales ovales, con la punta redondeada (Fig. 3C)..... ..... *M. papillicornis* F. Müller, 1858 (G)
– Tórax con lamelas laterales notopodiales erectas, sub-lanceoladas, con la punta truncada (Fig. 3D, F) **13**

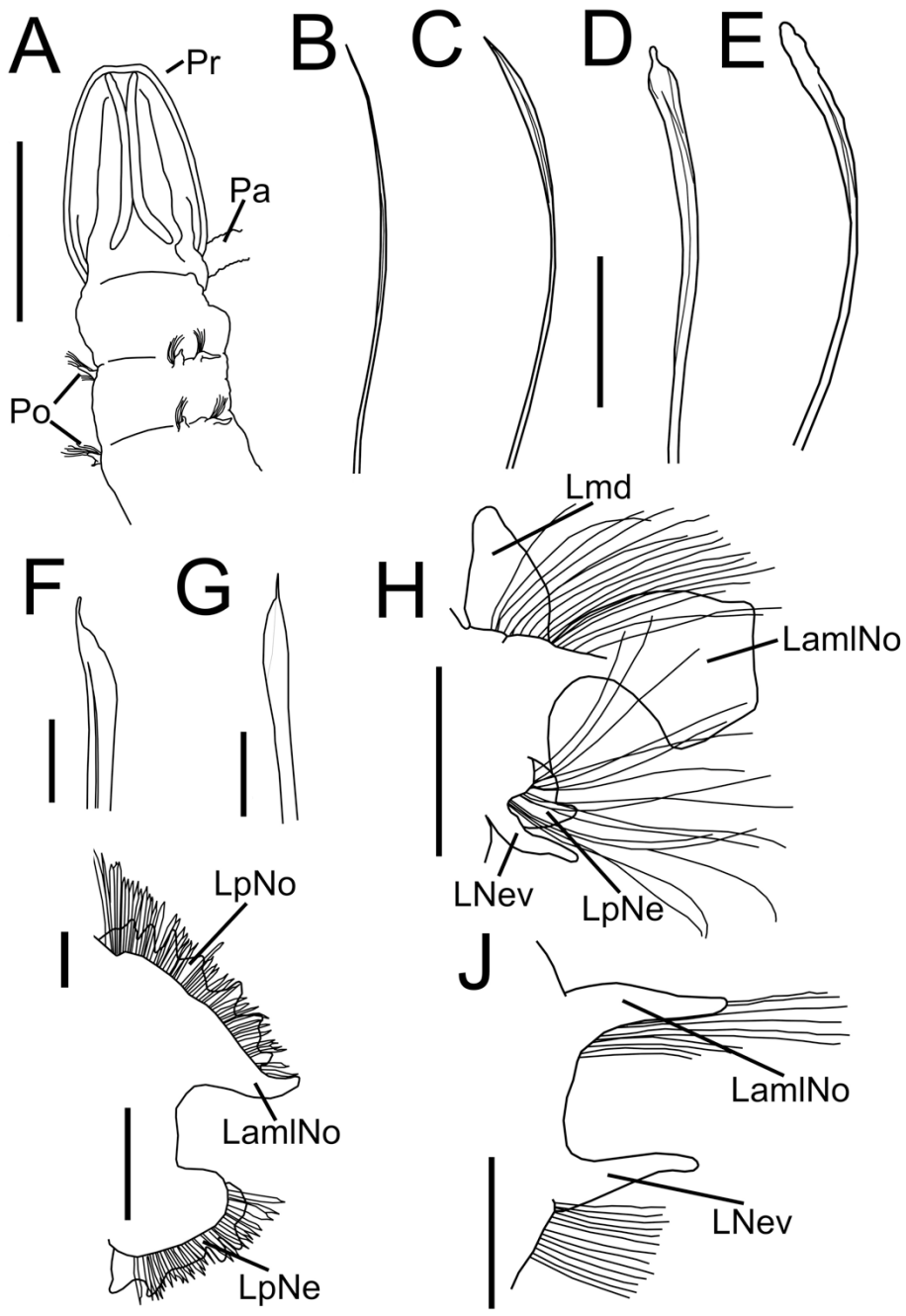


Figura 4. *Magelona riojai*: A) Extremo anterior, VD, B) Capilar limbado, setígero 5, C) Capilar bilimbado, setígero 9, D) Seta mucronada, setígero 9; E) Seta bilimbada modificada, setígero 9; F) *Magelona pitelkai*, seta bilimbada modificada, setígero 9; G) *Magelona* sp. L, setígero 7; H) *Magelona sacculata*, seta bilimbada modificada, setígero 9; I) *Magelona japonica*, setígero 5; J) *Magelona* sp. B, setígero 9. (Abreviaturas: LamlNo= lamela lateral notopodial; Lmd= lóbulo medio dorsal; LNev= lóbulo neuropodial ventral; LpNe= lóbulo post-setal neuropodial; LpNo= lóbulo post-setal notopodial; Pa= palpo; Po= parápodo; Pr= prostomio). Escala: A= 1 mm; B, C, D, E= 0.05 mm; F, H= 0.025 mm; G, I, J= 0.2 mm. Modificados de A–E) *M. riojai*: Jones (1963), F) *M. pitelkai*: Hartman (1944), G) *Magelona* sp. L: Uebelacker & Jones (1984), H) *M. sacculata*: Hartman (1961), I) *M. japonica*: Okuda (1937), J) *Magelona* sp. B: Uebelacker & Jones (1984).

13(12) Parápodos anteriores insertados dorso-lateralmente (Fig. 3D), alrededor del setígero 8 se ubican en posición lateral; lamelas laterales de los primeros parápodos abdominales constreñidas en su base, tendiendo a una forma oval (Fig. 3E) ..... *M. pettiboneae* Jones, 1963 (G, C)
– Todos los parápodos de la región torácica en posición lateral (Fig. 3F); lamelas laterales de los primeros parápodos abdominales lanceoladas, terminando en punta (Fig. 3G)..... ..... *M. pettiboneae lanceolata* Jones, 1963 (G, C)

14(4) Ganchos cubiertos de la región posterior con más de tres dientes accesorios (pueden tener hasta cinco) sobre el diente principal (Fig. 2D); con una incisión dorsal obliqua entre los notópodos 6 y 7 (Fig. 1E) ..... *M. polydentata* Jones, 1963 (G, C)
– Ganchos cubiertos de la región posterior con dos dientes accesorios sobre el diente principal (Fig. 2B); sin incisión dorsal obliqua en los notópodos torácicos **15**

15(14) Prostomio con cuernos frontales (Fig. 1B, D); sin setas especializadas en el setígero 9 (Fig. 4B) **16**
– Prostomio redondeado en la porción anterior, sin cuernos frontales (Fig. 4A); con setas simples especializadas en el setígero 9: bilimbadas (Fig. 4E, F) y/o mucronadas (Fig. 4D) . **22**

16(15) Parápodos torácicos con lóbulos medios dorsales y lóbulos neuropodiales ventrales (Fig. 2A); parápodos torácicos 1 a 8 con lamelas laterales notopodial anchas y lanceoladas, y lóbulos neuropodiales ventrales digitiformes (Fig. 4H) **18**
– Parápodos torácicos sin lóbulos medios dorsales ni lóbulos neuropodiales ventrales; setígeros 1 a 8 con lamelas laterales notopodiales y lóbulos neuropodiales ventrales digitiformes (Fig. 4J) **17**

17(16) Con cuernos frontales bien desarrollados (Fig. 1A); noveno setígero con lamelas laterales notopodiales y lóbulos neuropodiales ventrales de longitud similar (Fig. 2A); segmentos torácicos de tamaño similar (Fig. 4J) con una coloración púrpura del setígero 5 a la parte anterior del setígero 8… ..... *M. japonica* Okuda, 1937 (P)
– Con cuernos frontales poco desarrollados; noveno setígero con lamelas laterales notopodiales más largos que los lóbulos neuropodiales ventrales (Fig. 2A); cuerpo engrosado entre los setígeros 5 y 8 con una banda de color rojizo ..... *M. variolamellata* Bolivar & Lana, 1986 (C)

18(16) Noveno setígero con lóbulos medios dorsales papiliformes y con lóbulos neuropodiales ventrales (Figs. 2A, 4H) **19**
– Noveno setígero sin lóbulos medios dorsales ni lóbulos neuropodiales ventrales **20**

19(18) Lamelas laterales notopodiales foliáceas, gradualmente toman una forma auricular hacia la parte posterior; segmentos torácicos similares en forma y tamaño; margen anterior del prostomio liso o ligeramente crenulado ..... *Magelona* sp. J Uebelacker & Jones, 1984 (G)
– Lamelas laterales notopodiales foliáceas y de tamaño similar a lo largo del tórax; segmentos torácicos con surcos laterales y ventrales longitudinales, y líneas intersegmentales curvadas; margen anterior del prostomio liso ..... *M. nonatoi* Bolivar & Lana, 1986 (C)

20(18) Margen anterior del prostomio crenulado (Fig. 1D) **21**
– Margen anterior del prostomio liso (Fig. 1B) ..... *M.berkeleyi* Jones, 1971 (B, P)

21(20) Parápodos torácicos 1–8 con lóbulos medios dorsales digitiformes (Fig. 2E)..... ..... *M. tehuanensis* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 (P)
– Parápodos torácicos 1–8 con lóbulos medios dorsales cónicos o triangulares (Fig. 4H) .... *Magelona* sp. L Uebelacker & Jones, 1984 (G)

22(15) Lóbulos post-setales notopodiales del setígero 9 crenulados (Fig. 4I)..... ..... *Magelona* sp. B Uebelacker & Jones, 1984 (G)
– Lamelas post-setales notopodiales del setígero 9 lisas (Fig. 2A) **23**

23(22) Ganchos cubiertos tridentados de un solo tipo (similares en tamaño); setígero 9 con setas mucronadas (Fig. 4D) y capilares bilimbadas modificadas con la parte distal redondeada (Fig. 4E) **24**

– Ganchos cubiertos tridentados de dos tipos: la mayoría similares en tamaño y un gancho corto ubicado cerca de la base de la lamela lateral (Fig. 2B); setígero 9 sin setas mucronadas, capilares bilimbados modificados terminando en punta (Fig. 4F) ..... *M. pitelkai* Jones, 1978 (B, P)

24(23) Prostomio al menos tan largo como ancho (Fig. 1A); parte distal de las setas bilimbadas modificadas puntiaguda (Fig. 4G)..... *M. sacculata* Hartman, 1961 (B, P)

– Prostomio 1.5 ó 2 veces más largo que ancho (Fig. 4A); parte distal de las setas bilimbadas modificadas redondeada (Fig. 4E) ..... *M. riojai* Jones, 1963 (P, G, C)

Comentarios

1 El género *Octomagelona* se distribuye en profundidades abisales del Atlántico Noreste y no ha sido registrado en los mares de México.

2 *Magelona cerae* fue originalmente descrita para el Pacífico Noreste, frente a la Bahía Coos, Óregon (Hartman & Reish 1950), por lo que su distribución en el Mar Caribe es cuestionable.

Agradecimientos

Las fotografías del Microscopio Electrónico de Barrido fueron realizadas gracias al apoyo y las facilidades otorgadas por Yolanda Hornelas Orozco del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Agradecemos la valiosa revisión y acertados comentarios de María Emilia Diez de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Argentina, que contribuyeron en forma importante a mejorar el escrito.

Referencias

Aguado MT & San Martín G. 2003. A new species of *Magelona* Müller, 1858 (Polychaeta: Magelonidae). Proc Biol Soc Wash 116(3): 542–547.

Aguirrezabalaga FA, Ceberio A & Fiege D. 2001. *Octomagelona bizkaiensis* (Polychaeta: Magelonidae) a new genus and species from the Capbreton Canyon (Bay of Biscay, north-east Atlantic). J Mar Biol Ass UK 81: 221–224.

Blake JA. 1996. Family Magelonidae Cunningham and Ramage, 1888. *In*: Blake JA, B Hilbig & PH Scott (eds.) Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Vol 6. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 253–261.

Bolivar GA & Lana PC. 1986. Magelonidae (Annelida: Polychaeta) do litoral sudeste do Brasil. Neritica 1: 131–147.

Buchanan F. 1895. On a blood-forming organ in the larva of *Magelona*. Rep Br Ass Advmt Sci 1895: 469–470.

Carrington B. 1865. On the chaetopod annelides of the Southport sands. Proc lit Phil Soc Manchr 4: 176–188.

Claparède E. 1863. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungs-geschichte wirbelloser Thiere an der küste von Normandie angestellt. Leipzig. 120 pp.

Cunningham JT & Ramage GA. 1888. The Polychaeta sedentaria of the Firth of Forth. Trans r Soc Edinb 33: 635–684.

Fauchald K. 1977. The Polychaete Worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28: 1–190.

Fauchald K & Rouse GW. 1977. Polychaetes systematics: past and present. Zool Scr 26: 71–138.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Fiege D, Licher F & Mackie ASY. 2000. A partial review of the European Magelonidae (Annelida: Polychaeta): *Magelona mirabilis* redefined and *M. johnstoni* sp. nov. distinguished. J Mar Biol Ass UK 80: 215–234.

Hartman O. 1944. Polychaetous annelids from California, including the descriptions of two new genera and nine new species. Allan Hancock Pac Exped 10(2): 239–307.

Hartman O. 1961. Polychaetous annelids from California. Allan Hancock Pac. Exped 25: 1–226.

Hartman O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Allan Hancock Found Occas Pap 28: 1–384

Hartman O. & Reish DJ. 1950. The marine annelids of Oregon. Oregon State Monographs Studies in Zoology 6: 1–64.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2000. Magelonidae from the Mexican Pacific and northern Gulf of Mexico, with the description of a new genus (*Meredithia*) and four new species. Bull Mar Sci 67(1): 625–644.

Hernández-Alcántara P, Tovar-Hernández MA & Solís-Weiss V. 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described for the Mexican Pacific: an historical review and an updated checklist. Lat Am J Aquat Res 36(1): 37–61.

Johnston G. 1865. A catalogue of the British non-parasitical worms in the collection of the British Museum. Trustees British Mus. 365 pp.

Jones ML. 1963. Four new species of *Magelona* (Annelida, Polychaeta) and a redescription of *Magelona longicornis* Johnson. Amer Mus Novit (2164): 1–31.

Jones ML. 1968. On the morphology, feeding, and behaviour of *Magelona* sp. Biol Bull 134: 272–297.

Jones ML. 1971. *Magelona berkeleyi* n. sp. from Puget Sound (Annelida: Polychaeta), with a further description of *Magelona longicornis* Johnson and a consideration of recently described species of *Magelona*. J Fish Res Bd Canada 28: 1445–1454.

Jones ML. 1977. A redescription of *Magelona papillicornis* F. Müller. *In*: Reish DJ & K Fauchald (eds) Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. Olga Hartman. Allan Hancock Found, pp: 247–266.

Jones ML. 1978. Three new species of *Magelona* (Annelida, Polychaeta) and a redescription of *Magelona pitelkai* Hartman. Proc Biol Soc Wash 91: 336–263.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497–520.

Magalhaes WF, Bailey-Brock J & Watling L. 2018. Four new species of *Magelona* (Annelida: Magelonidae) from Eastern Island, Guam and Hawaii. Zootaxa 4457(3): 379–396.

McIntosh WC. 1875. The marine invertebrates and fishes of St. Andrews. A. and C. Black Edimburg. 186 pp.

McIntosh WC. 1877a. On the structure of *Magelona*. Proc Roy Soc London 25: 559–564.

McIntosh WC. 1877b. On the structure of *Magelona*. Ann Mag Nat Hist, Ser 4 20: 147–152.

McIntosh WC. 1878. Beiträge zur Anatomie von *Magelona*. Z Wiss Zool 31: 401–472.

McIntosh WC. 1915. A monograph of the British marine annelids. Vol. 3. Polychaeta Opheliidae to Ammocharidae. London Ray Society. 368 pp.

Mills K & Mortimer K. 2018. Observations on the tubicolous annelid *Magelona alleni* (Magelonidae), with discussions on the relationship between morphology and behaviour of European magelonids. J Mar Biol Assoc UK 1–13.

Mortimer K. 2017. Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888. *In*: Purschke G & W Westheide (eds) Handbook of Zoology (Online). Berlin: De Gruyter.

Mortimer K & Mackie ASY. 2003. The Magelonidae (Annelida: Polychaeta) from the Seychelles, with the description of three new species. Hydrobiologia 496: 163–173.

Mortimer K & Mackie ASY. 2006. The Magelonidae (Annelida: Polychaeta) from the Seychelles. 2. Description of four additional species, three new to science. Sci Mar 70(S3): 125–137.

Mortimer K & Mackie ASY. 2014. Morphology, feeding and behaviour of British *Magelona* (Annelida: Magelonidae), with discussions on the form and function of abdominal lateral pouches. Mem Mus Vic 71, 177–201.

Mortimer K, Gil J & Fiege D. 2011. Portuguese *Magelona* (Annelida: Magelonidae) with a description of a new species, a re-description of *Magelona wilsoni* Glémarec, 1966 and a key to adult Magelonidae from European waters. Ital J Zool 78 (S1): 124–139.

Mortimer K, Cassà S, Martin D & Gil J. 2012. New records and new species of Magelonidae (Polychaeta) from the Arabian Peninsula, with a re-description of *Magelona pacifica* and a discussion on the magelonid buccal region. Zootaxa 3331: 1-43.

Müller F. 1858. Einiges über die Anneliden Fauna der Insel St. Catharina an der Brazilianischen Küste. Arch Naturgesch Berlin 24: 211–220.

Nateewathana A & Hylleberg J. 1991. Magelonid polychaetes from Thailand, the Andaman Sea, with descriptions of eight new species. Ophelia Supp 5: 169–184.

Okuda S. 1937. Polychaetous annelids from the Palau Islands and adjacent waters, the South Sea Islands. Bull Biogeogr Soc Jpn 7(12): 257–315.

Read G & Fauchald K (eds). 2019. World Polychaeta database. *Magelona* F. Müller, 1858. Consultado el 22 de abril de 2019. Acceso: World Register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetailsyid=129341 on 2019-04-22

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press: USA. 354 pp.

Uebelacker JM & Jones ML. 1984. Chapter 7. Magelonidae. *In*: Uebelacker JM & PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama, pp: 7.1–7.29.

Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH. 2014. Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. Mol Biol Evol 31(6): 1391–1401.

Wells RMG & Dales RP. 1974. Oxygenational properties of haemerythrin in the blood of *Magelona papillicornis* Müller (Polychaeta: Magelonidae). Comp Biochem Physiol 49: 57–64.

Wilson DP. 1958. The polychaeta *Magelona alleni* n. sp. and a re-assessment of *Magelona cincta* Ehlers. J Mar Biol Assoc UK 37: 617–626.

Wilson DP. 1959. The polychaete *Magelona filiformis* sp. nov. and notes on other species of *Magelona*. J Mar Biol Assoc UK 38: 547–556.

Wilson DP. 1982. The larval development of three species of *Magelona* (Polychaeta) from localities near Plymouth. J Mar Biol Ass UK 62: 385–401.

Wilson RS. 2000. Family Magelonidae. *In*: Beesley PL, GJB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes & allies. The southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ, Melbourne, pp: 194–195.

Tabla 1. Lista faunística y distribución de las especies de Magelonidae en América Tropical. (Q: Distribución cuestionable).

Especie	Costa Occidental de Baja California	Pacífico Oriental Tropical	Golfo de México	Caribe
Magelona F. Müller, 1858 *M. berkeleyi* Jones, 1971	X	X		
M. californica Hartman, 1944	X	X		
M. capax Hartman, 1965				X
M. cerae Hartman & Reish, 1950				Q
M. japonica Okuda, 1937		X		
M. magnahamata Aguado & San Martín, 2003		X	X	
M. marianae Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000		X		
M. nonatoi Bolivar & Lana, 1986				X
M. pacifica Monro, 1933		X		
M. papillicornis F. Müller, 1858				X
M. pettiboneae Jones, 1963			X	X
M. pettibonae lanceolata Jones, 1963			X	X
M. pitelkai Hartman, 1944	X	X		
M. polydentata Jones, 1963			X	X
M. riojai Jones, 1963		X	X	X
M. sacculata Hartman, 1961	X	X		
M. tehuanensis Hernández-Alántara & Solís-Weiss 2000		X		
Magelona spinifera (Hernández-Alántara & Solís-Weiss 2000)		X		
M. uebelackerae (Hernández-Alántara & Solís-Weiss 2000)			X	
M. variolamellata Bolivar & Lana, 1986				X
M*agelona* sp. B Uebelacker & Jones, 1984			X	
M*agelona* sp. G Uebelacker & Jones, 1984			X	
M*agelona* sp. J Uebelacker & Jones, 1984			X	
M*agelona* sp. L Uebelacker & Jones, 1984			X	

30. Maldanidae Malmgren, 1867

Sergio I. Salazar-Vallejo[1] & Oscar Díaz-Díaz[2,3]

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com
2) FAUNAMAR Ltda. Consultorías Medio Ambientales e Investigación Marina, Chile
3) Postgrado en Ciencias Marinas, Instituto Oceanográfico de Venezuela

Introducción

El nombre de la familia aparentemente se deriva de *Maldane* Grube, 1860, pero el significado del nombre genérico es elusivo. En efecto, el término puede ser utilizado como nombre o como apellido, como lo revela una búsqueda en Internet. Una explicación podría basarse en la impresión que tuvo Grube al estudiar el material de *M. glebifex* Grube, 1860. Como tenía el recto expuesto y fue confundido con la faringe, el patrón de setación parecía invertido (p. 93: *Ordo setarum et uncinorum inversus*). Por ello, el nombre podría haberse originado al combinar la palabra *Mal* (latín para malo o feo) y *dan* (griego para regalo o antorcha), y esto último por la forma del extremo anterior en vista ventral, ya que semeja una antorcha (Grube 1860, Lám. 4, Fig. 4a). No obstante, Savigny (1822:70, 92) ya había utilizado Maldanies y Maldaniae sin definir la etimología. También es posible que Grube haya sólo seguido la denominación original de Savigny, sin mayor consideración sobre el significado original y en cuanto a su confusión sobre los extremos del cuerpo, reconoció que Malmgren la había detectado y modificado tácitamente (Grube 1867:56, Trad. 1868:398), lo que se confirmó algunos años después (Arwidsson 1922:42).

Es posible que cuando Savigny introdujo el término Maldaniens estuviera aludiendo a Danaus, personaje de la mitología griega. Se dice que tenía 50 hijas y que su hermano gemelo Aegyptus, rey de Arabia que luego puso su nombre a un gran territorio, lo acosaba para que se casasen con sus 50 hijos. Para tratar de escapar al asedio, Danaus construyó lo que según la mitología sería el primer barco y llegó a Argos después de pasar por Rodas. No consiguió librarse y tuvo que acceder a que se hicieran los matrimonios, pero, en venganza, hizo que sus hijas asesinaran a los maridos en la noche de bodas. Así, el prefijo negativo indicaría el sedentarismo, una cualidad contraria a la movilidad inherente a la construcción del barco y el viaje subsecuente, ya que los maldánidos viven en tubos. Al margen de la corrupción del nombre del personaje mitológico, la explicación parece razonable, especialmente si se considera que al dominio de las lenguas clásicas, griego y latín, iban aparejados los conocimientos de la historia, literatura y mitología de dichas culturas.

Por otra parte, la vida de los animales tubícolas implica una serie de presiones selectivas más o menos generales. Por ejemplo, algunas actividades tienden a limitarse a una región del cuerpo y quizá el aspecto más notorio sea la presencia de los órganos respiratorios o branquias. En estos casos, las branquias se presentan en las regiones del cuerpo mejor ventiladas, por lo común en las inmediaciones de la abertura del tubo. Por otro lado, deshacerse de sus propios desechos implica ciertas modificaciones corporales, como la presencia de un pedúnculo anal, como entre los sabeláridos, mismo que se proyecta fuera del tubo para defecar.

Los maldánidos muestran pocas modificaciones corporales, a pesar de que son residentes permanentes de tubos. De hecho, el que su cuerpo sea cilíndrico y que los segmentos parezcan muy regulares, explica el nombre común de gusanos bambú. En realidad, los parápodos están reducidos, pero llevan un notópodo cónico, muscular proyectado de donde surgen las notosetas, mientras que los neurópodos son cojinetes musculares que alojan setas de anclaje o uncinos (Tilic *et al*. 2015).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Como se mostrará más adelante, el cuerpo de los maldánidos exhibe modificaciones importantes de utilidad en la taxonomía, aunque son menos marcadas que las visibles en otros grupos.

La familia incluye más de 40 géneros y unas 250 especies a nivel mundial y en la región de México y América tropical se han documentado unas 70 especies. Los maldánidos son especialmente abundantes en aguas quietas; en latitudes templadas o frías y pueden alcanzar unos 20 cm de longitud; sin embargo, el gigante es *Sabaco elongatus* (Verrill, 1873), que habita en Massachusetts y puede alcanzar 45 cm de largo (Light 1974:180).

Los maldánidos construyen tubos usando partículas del sedimento y una matriz proteínica de rigidez variable (Dufour *et al*. 2008, Shcherbakova *et al*. 2017). Así, en aguas quietas pueden ser muy delicados mientras que algunos que viven en fondos mixtos o a gran profundidad, pueden tener tubos más rígidos. Además, aunque buen número de especies construye tubos aislados, pueden ser gregarios y las masas de tubos representan un refugio importante para otros invertebrados (Wilson 1979). Los tubos son verticales en fondos blandos, raramente en forma de U, pero en fondos mixtos se ajustan a los intersticios de las rocas o se acomodan a lo largo de sus márgenes. Un caso particular al respecto corresponde a *Nicomache* (*Loxochona*) *lokii* Kongsrud y Rapp, 2012, que habita a 2350 m de profundidad, asociado a la fuente hidrotermal Loki's Castle en la cadena montañosa submarina del Ártico (Kongsrud & Rapp, 2012); los tubos de esta especie presentan una delgada capa interior orgánica, transparente, con fibras dispuestas de manera regular y formando un tejido con incrustaciones de pequeñas partículas. Los tubos, en algunos casos, están fuertemente adheridos a las paredes externas de las chimeneas.

La alimentación de los maldánidos es considerada como sedimentivoría subsuperficial (Fauchald & Jumars 1979, Dufour *et al.* 2008). Esto es, los animales viven con la cabeza en la parte basal del tubo, se alimentan directamente del sedimento y defecan al exterior por la abertura del tubo. Así, y dependiendo de su abundancia, son parte fundamental en la mineralización de la materia orgánica. Sin embargo, se ha documentado que por lo menos una especie (*Praxillura maculata* Moore, 1923), es un suspensívoro especializado que utiliza unas proyecciones radiales de la boca del tubo sobre la que hace una red mucosa, para luego consumirla (McDaniel & Banse 1979). Otra modificación del mecanismo de alimentación fue documentada por Dobbs & Whitlatch (1982); encontraron que los miembros de *Clymenella torquata* (Leidy, 1855) utilizan la parte posterior del cuerpo (segmentos y placa anal) para rastrillar el sedimento hacia la abertura del tubo. Luego, el sedimento es consumido o utilizado para reparar el tubo. Con este comportamiento, la especie sería un sedimentívoro superficial o un sedimentívoro que combina la ingestión de partículas del interior del sedimento (subsuperficial) con la de la superficie del sedimento. Por las variaciones en los extremos del cuerpo, estas tres variantes podrían estar más generalizadas; en particular, el hecho de que sea frecuente hallar maldánidos regenerando el extremo anterior, implica que se exponen fuera del tubo, probablemente para alimentarse. Excepcionalmente, *N*. (*L*.) *lokii* posee una faringe ventral bien desarrollada que puede ser usada para raspar la superficie del substrato y alimentarse de las bacterias que cubren las paredes de las chimeneas, y atrapar las partículas en suspensión en la columna de agua. Sin embargo, los valores del isótopo sulfuroso encontrado por Kongsrud & Rapp (2012) indicaron una relación trófica con la comunidad microbiana.

Sistemática

Por la riqueza de la argumentación y por la consideración de varias cuestiones esenciales para su estudio taxonómico, la autoría de la familia fue erróneamente atribuida a Grube, 1867 (Salazar-Vallejo 1991, Jiménez-Cueto & Salazar-Vallejo 1998), cuando correspondería a Malmgren, 1867 como se indica en WoRMS. No obstante, Grube (1850:324) atribuyó la familia a Savigny (1822), pero dicha autoría no satisface los requisitos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999, Art. 11.7).

Hay siete subfamilias reconocidas: Bogueinae Hartman & Fauchald, 1971, Euclymeninae Arwidsson, 1907, Lumbriclymeninae Arwidsson, 1907, Maldaninae

Malmgren, 1867, Nicomachinae Arwidsson, 1907, Notoproctinae Detinova, 1985 y Rhodininae Arwidsson, 1907.

Se han propuesto otras tres subfamilias que no han sido aceptadas o evaluadas. Chamberlin (1919:408–409) propuso un nuevo género, *Sonatsa,* y usó otro ya conocido, *Heteromaldane* Ehlers, 1887, para proponer las subfamilias Sonatsinae y Heteromaldaninae. *Sonatsa* fue reestablecido por Green (1987) y es muy próximo a *Maldane,* por lo que lo considera parte de la misma subfamilia (cf. Fauchald 1977:41). Por otro lado, *Heteromaldane* fue considerado como una especie de *Maldane* sin el extremo anterior y un sinónimo menor por Arwidsson (1922:42). La tercera subfamilia, Clymenurinae, fue propuesta por Imajima y Shiraki (1982:11) para incluir a *Clymenura* Verrill, 1900, e incluiría al nuevo subgénero *Cephalata* Imajima & Shiraki, 1982. En algunas publicaciones se ha enlistado, y aunque no se ha evaluado su contenido, no puede reconocerse como un grupo independiente. En efecto, la definición de la subfamilia indicaba que las placas cefálica y anal eran muy variables en la subfamilia, especialmente entre los dos taxones incluidos, aunque sus especies presentaban un escudo glandular en el setígero 8. Dos razones explican el rechazo: Una, que las subfamilias se han definido por el desarrollo relativo de las placas cefálica y anal y por tanto, no podría definirse una subfamilia cualquiera si sus miembros varían tanto en esos atributos. La segunda razón, es que el único atributo invariable sería el cinturón glandular ventral en el setígero 8; sin embargo, dicho cinturón se ha reconocido en especies descritas en *Praxillella* Verrill, 1881 o *Leiochone* Grube, 1868 (asignable a *Asychis* o *Maldane*), por lo que es un atributo compartido y sin relevancia para definir subfamilias en el esquema tradicional. Garwood (2007:9–10) presentó otros argumentos para rechazar esta subfamilia, centrados en el desarrollo de la placa cefálica.

Desde la revisión de Arwidsson (1907), la familia no se ha estudiado de manera comprensiva, aunque de Assis y Christoffersen (2011) analizaron las afinidades filogéneticas con atributos morfológicos y sus agrupaciones mayores no fueron respaldados con un análisis molecular, pero se reconocieron como monofiléticas Lumbriclymeninae, Maldaninae, Nicomachinae, Notoproctinae y Rhodininae (Kobayashi *et al*. 2018). Algunas contribuciones merecen mencionarse. Mesnil estudió los materiales de la Expedición de la *Siboga,* pero la muerte le sorprendió y Fauvel terminó la parte que le habían pedido revisar (Mesnil & Fauvel 1939), en la que puso especial énfasis en los maldánidos. El documento presenta 12 géneros y 17 especies incluyendo un género (*Clymaldane* Mesnil *in* Mesnil & Fauvel, 1939) y dos especies nuevos (*C. sibogae* Mesnil *in* Mesnil & Fauvel, 1939, y *Leiochone tropica* Mesnil & Fauvel, 1939). En el continente americano y en el terreno de la faunística, deben mencionarse el Atlas de los poliquetos de California realizado por Hartman (1969), que incluyó 17 géneros y 31 especies, de las que 7 resultaron ser nuevas, y las contribuciones de Wolf (1984a, 1984b), que incluyeron 8 géneros con 11 especies, de las cuales 8 no fueron identificadas a especie y casi todas siguen sin ser descritas, lo que realza la necesidad de mayores esfuerzos en la taxonomía del grupo.

Algunas evaluaciones particulares y específicas fueron realizadas por de Assis & Christoffersen (2010); elaboraron una clave y un catálogo para todas las especies de *Lumbriclymene* y describieron una nueva especie. Read (2011) re-evaluó a los géneros *Leiochone* Grube, 1868 y *Clymenura* Verrill, 1900, aclarando algunos problemas taxonómicos y agregó una lista de *nomina dubia* o *incertae sedis*, así como la necesidad de redescribir *Clymenura gracilis* Hartman, 1969. Por otro lado, de Assis *et al*. (2010) realizaron un análisis filogénetico sobre *Petaloproctus* de Quatrefages, 1865 y describieron una nueva especie. Hubo otras contribuciones relevantes, como tesis de grado que no se publicaron y, porque no son fáciles de conseguir, no se citan.

Light (1974; 1991) estudió los maldáninos y revisó al género *Asychis* Kinberg, 1867 y Green (1994) estudió la misma subfamilia y revisó las especies asignables a *Maldane*. En consecuencia, hacen falta más estudios para establecer mejor los límites de los géneros y para clarificar un buen número de especies poco conocidas.

Por otro lado, Imajima & Shiraki (1982) realizaron el mejor estudio en el grupo después de las publicaciones de Arwidsson (1907, 1922). En efecto, en dos notas seguidas sobre la fauna de Japón, presentaron descripciones e ilustraciones para 37 especies de 17 géneros y 11 de ellas eran

nuevas. El esfuerzo merece reconocerse no sólo por su extensión sino también por la calidad de las ilustraciones y modificaciones que hicieron de la ubicación de varias especies del grupo. En la región de América tropical, se realizó una caracterización de varios géneros de Euclymeninae (Salazar-Vallejo 1991) y luego un estudio faunístico en el Gran Caribe (Jiménez-Cueto & Salazar-Vallejo 1998) que incluyó una clave para las especies registradas. Una compilación reciente sobre la subfamilia Nicomachinae fue realizada por de Assis *et al*. (2007); además de catalogar las especies conocidas, brindó una clave para identificar todas las especies.

Morfología

Las publicaciones de Newell (1951) sobre la ontogenia y de Pilgrim (1966, 1977) y Green (1994) sobre la morfología de los maldánidos, son indispensables para mejorar nuestros estudios en taxonomía; muchas de sus observaciones o sugerencias se han incorporado en esta sección.

Cuerpo. En general, el cuerpo de los maldánidos es cilíndrico (Figs. 2A, 6F) y sus setígeros son largos y bien definidos (Figs. 2Y, Z_2, 3U, 4D, 5R, 6R), por lo que se les ha llamado gusanos bambú. Además de las modificaciones en los extremos del cuerpo, que resultan en la formación de las placas cefálica y anal, los segmentos corporales muestran cierta especialización y, a menudo, dichas modificaciones tienen relevancia taxonómica.

Hay muy poca variación en el número de setígeros o de aquetos en el cuerpo de los maldánidos. Este atributo es útil pero los organismos deben estar completos. Por lo contrario, cuando se trata de una región con pocas especies o cuando dichas especies están bien conocidas, se puede preparar una clave para identificar las especies utilizando los extremos anterior o posterior y algunos atributos complementarios (Garwood 2007). En otras condiciones, debemos contar con organismos completos.

El estudio de Newell (1951) sobre la ontogenia de *Clymenella torquata* (Leidy, 1855) debe tenerse en cuenta. Los adultos tienen 18 setígeros, placas cefálica y anal bien desarrolladas y en los setígeros 1–3 tienen 6–7 neurosetas. Las placas de los extremos del cuerpo surgen a partir de lóbulos redondeados, cuando la larva alcanza unos 10 setígeros o alrededor de 30 días después de la fertilización. Aún así, las crestas laterales o posteriores de la placa cefálica apenas se perciben y los cirros anales son apenas unos rebordes redondeados. Ambos atributos están mejor definidos en la etapa de 15 setígeros, cuando el juvenil mide unos 2 mm de largo. En cuanto al número de neurosetas, surgen una a la vez y aunque el cuerpo alcance 22 setígeros, a los 45 días, mantienen sólo 1–2 neurosetas por haz y, en general, las setas juveniles son reemplazadas después.

En este marco de referencia, los géneros con poco desarrollo de las placas cefálica y anal como los Bogueinae (Fig. 1V), los Lumbriclymeninae, o los Rhodininae (Fig. 7H, K) son considerados como más primitivas y podrían ser difíciles de distinguir de los juveniles de los géneros de otras subfamilias.

Según Pilgrim (1966, 1977), el cuerpo tiene cuatro regiones: cabeza, tórax, tronco (anterior, posterior, cauda) y extremo posterior que incluye al pigidio. En *C. torquata*, la cabeza incluye prostomio y peristomio y un segmento. El tórax es la región nefridial y comprende los setígeros 1–4, a veces crecientes posteriormente. El tronco puede dividirse en una porción anterior con setígeros glandulares (setígeros 5–8), una porción posterior con setígeros más o menos rectangulares (setígeros 9–14), y la cauda que comprende los setígeros más largos y a veces más delgados del cuerpo (setígeros 15–19 más dos aquetos).

El extremo posterior comprende al pigidio, a veces modificado como una placa anal, más un segmento muscular más o menos proyectado (anillo calloso).

Cabeza. El prostomio y el peristomio están fusionados y a menudo se transforman en una placa cefálica. El prostomio puede proyectarse hacia delante como un pálpodo (Figs. 3C, D, O, R, 4A, 7A, D); puede ser redondeado, afilado o abultado o fungiforme y su espesor puede variar por lo que la forma y su espesor deben tenerse en cuenta (Fig. 7A, D). A veces se presentan ocelos laterales al prostomio y su número o el patrón de agrupación puede ser diagnóstico. La superficie

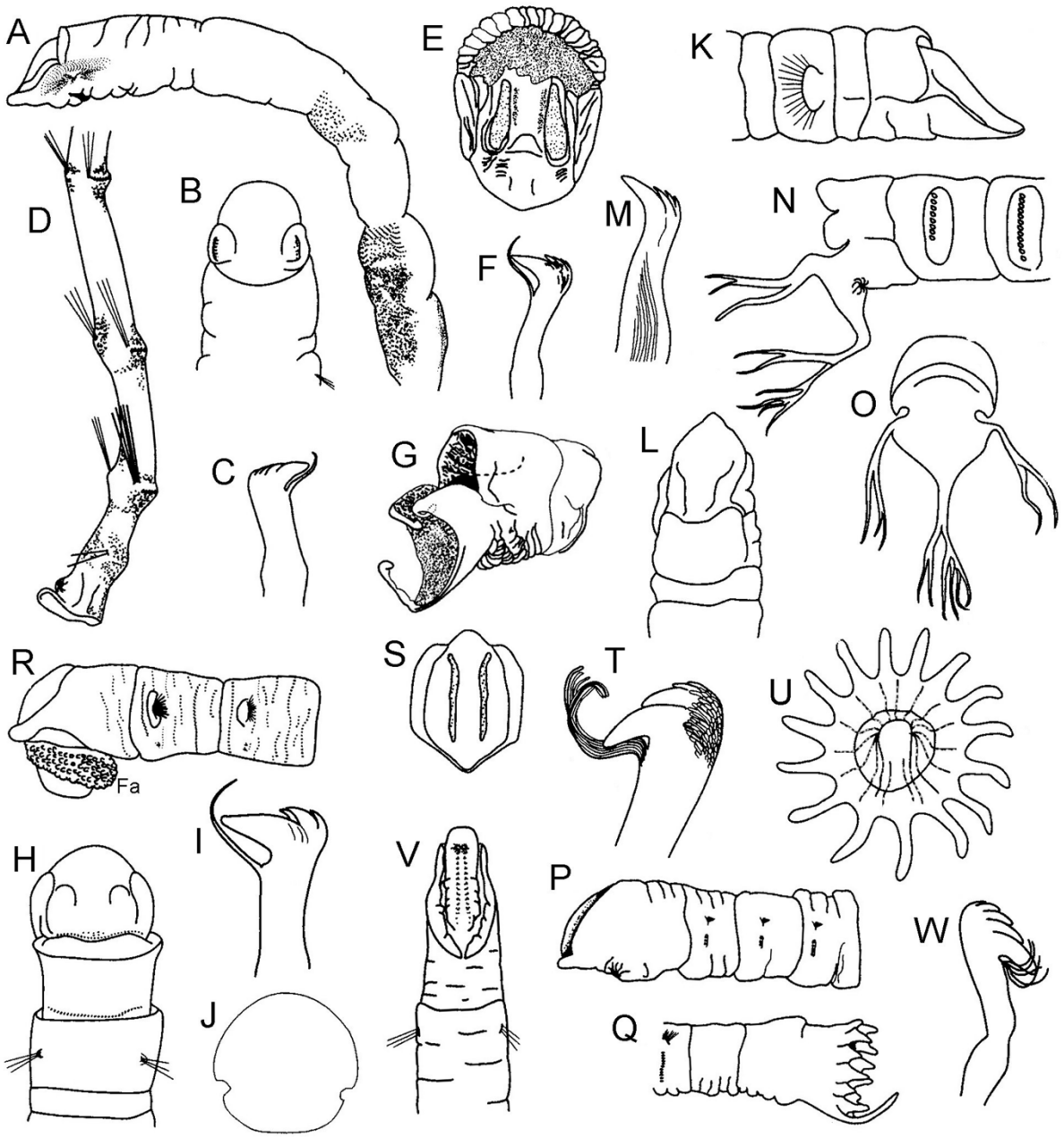


Figura 1. *Asychis abyssicolus*: A) Extremo anterior, VL; B) Mismo, VD; C) Gancho; D) Extremo posterior, VL; *A. atlanticus*: E) Extremo anterior, VF; F) Gancho acicular del setígero 2, VL; G) Extremo posterior, VL; *A. brasiliensis*: H) Extremo anterior, VD; I) Gancho; J) Extremo posterior, VF; *A. ramosus*: K) Extremo anterior, VL; L) Mismo, VD; M) Gancho acicular; N) Extremo posterior, VL; O) Mismo VF; *Axiothella brasiliensis*: P) Extremo anterior, VL; Q) extremo posterior, VL; *A. isocirra*: R) Extremo anterior, VL; S) Mismo, VF; T) Gancho; U) Extremo posterior, VF; *A. somersi*: V) Extremo anterior, VD; W) Gancho (Abreviaturas.- Fa = Faringe).

dorsal del prostomio puede ser plana o elevarse como una quilla cefálica y en sus márgenes se presentan los órganos nucales como una ranura ciliada (Figs. 2O, 3D, H, T, 5A, E, U, Z1). Estos pueden ser cortos, semilunares, o ser más largos y cada uno tomar forma de C o de J, dependiendo de cómo se proyecten hacia la parte posterior, o tener incluso extremos divergentes. En cualquier

caso, debe prestarse atención a su relativa extensión a lo largo de la cabeza, así como a la orientación de sus extremos. Los márgenes de la placa cefálica pueden ser continuos, aunque más frecuentemente pueden distinguirse escotaduras laterales que permiten distinguir las porciones laterales y posteriores de la placa cefálica. En los márgenes de estas proyecciones puede haber crenulaciones, proyecciones o cirros (Figs. 3A, O, 5H, M, O).

Tórax. Los segmentos torácicos tienen septos internos para potenciar la eversión de la faringe. Los haces setales se ubican hacia la parte anterior del segmento, aunque las notosetas pueden cambiar en orientación y a veces también en su ornamentación. Debe prestarse atención a la presencia, número y tipo de neurosetas; pueden ser espinas o ganchos enteros (Figs. 2C, 3I, U, 4B, G, 5B, V, 7B), ganchos denticulados no barbulados (Figs. 1M, 2T, 6B), o barbulados (Figs. 1C, F, I, T, W, 2G, Q, Z_1, 3F, J, P, V, 4H, R, X, Z2, 5F, J, K, N, W, Z4, 6C, J, 7V) , uncinos aviculares (Figs. 2D, E, 4K, 6K, 7J, L–N), o incluso llegar a faltar por completo como en los Rhodininae.

Tronco anterior. Estos setígeros llevan los nefridios (setígeros 6–9, 7–10) y tienen porciones glandulares muy desarrolladas con las que el animal construye el tubo. Las notosetas son ligeramente mayores, aunque los haces setales tienden a desplazarse dorsalmente. En las neurosetas puede haber cambios poco marcados en cuanto al número y tipo de las mismas. Los poros nefridiales se abren ventralmente, al final del neurópodo.

Tronco posterior. Los setígeros del tronco posterior realizan la ventilación por movimientos peristálticos hacia atrás o hacia delante. En algunos géneros, las notosetas del setígero 5(6)–9 son muy largas y a veces están dirigidas hacia atrás (Fig. 6L, O) y quizá funcionen como una malla para desviar las partículas que ingresen al tubo. Algunas son helicoidales por lo que quizá cumplan otra función.

Cauda. Comprende los últimos setígeros y 1–3 segmentos aquetos con un desarrollo muscular similar, pero sin setas. La cauda podría considerarse como una mera extensión corporal para facilitar la defecación, pero en *C. torquata,* se usa para rastrillar el sedimento e introducirlo en el tubo, como ya se mencionó. Por otro lado, la cauda es la única región que presenta branquias; cada una es una proyección de la pared corporal, digitada y vascularizada en las especies de *Johnstonia* de Quatrefages, 1866 (Fig. 4I) y los filamentos digitiformes presentes en algunas especies de *Sabaco* Kinberg, 1867. No han sido confirmadas como branquias por carecer de vasos sanguíneos (Light 1991).

Extremo posterior. Limitado al pigidio y a un anillo muscular más o menos sobresaliente que se ha denominado anillo calloso. El pigidio puede ser simple (Figs. 1V, 2F, R) o transformarse en una placa anal; en esta son relevantes la posición del ano, así como el desarrollo relativo de los márgenes.

El ano puede ser terminal y presentarse ya sea en el centro deprimido de la placa anal (Fig. 1P, 3G, H, M, W, 4C, 5Z3, 6Q), en la punta de un embudo proyectado (Fig. 7C, F, G), o dorsal y claramente separado de la placa anal (Figs. 4O, Z3, 5L). El margen de la placa anal puede ser liso y simétrico (Figs. 1S, 2C, 4L, O, P, S, Y, Z3) o puede tener un desarrollo oblicuo con una mayor proyección ventral. Frecuentemente, el margen de la placa anal tiene cirros cuyo tamaño relativo puede usarse para separar géneros o especies en el mismo género. Así, puede haber un cirro o unos pocos cirros medioventrales mayores (Figs. 1U, 3G) ser todos del mismo tamaño (Figs. 1P, 3M, 4C, 5W) o alternar en tamaño a lo largo del perímetro de la placa (Fig. 3B, G, H, 4I). Otras especializaciones de la placa anal involucran una proyección laminar o petaloide, con cirros laterales o terminales (Figs. 1G, K, 2H, I, 5G, L, O, Q, 6N, P, Q).

Setas. Las setas se organizan en series transversas en la mayoría de los géneros, pero entre algunos eucliméninos las notosetas anteriores están en una serie transversa en los setígeros anteriores, pero se torna longitudinal en setígeros posteriores (Hausen & Bleidorn 2007). Hay tres tipos de notosetas: 1) limbadas o encapuchadas, 2) espinulosas, y 3) acompañantes. Las limbadas o encapuchadas pueden tener un limbo lateral (Figs. 2K, 3E), dos limbos (Figs. 4V, 5D, 6I, H), o dar esa impresión ya que también podría ser el efecto de la capucha que cubre la seta por completo, o que se deba a una o dos series de espínulas dispuestas a lo largo del eje de la seta.

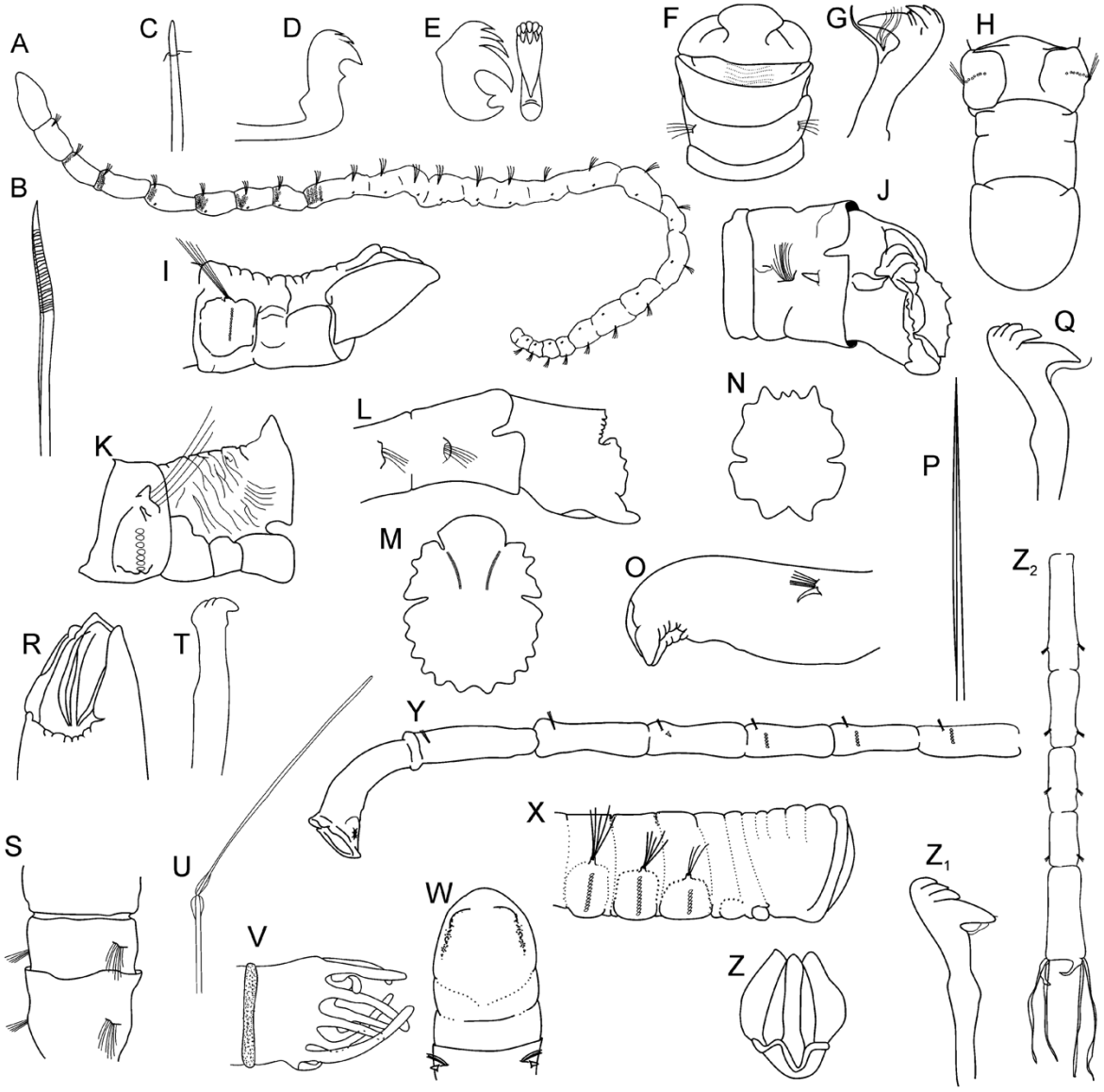


Figura 2. *Boguea enigmatica*: A) Ejemplar completo, VL; B) Notoseta del setígero 16; C) Espina acicular del setígero 27; D) Uncino del setígero 2 (juveniles); E) Uncinos setígero 7, VL y VF; *Chirimia amoena*: F) Extremo anterior, VD; G) Gancho; H) Extremo posterior, VV; I) Extremo poserior, VL; *C. fauchaldi*: J) Extremo anterior, VL; K) Extremo posterior, VL; *C. lacera*: L) Extremo anterior, VL; M) Placa cefálica, VF; N) Placa anal, VF; *Clymenopsis cingulata*: O) Placa cefálica, VL; P) Seta limbada; *Clymenella torquata*: Q) gancho rostrado; R) Extremo anterior, VD; S) Setígeros 3-4, VL; T) Neuroseta del setígero 1; U) Notoseta especializada del setígero 9; V) Extremo posterior, VL; *Clymaldane laevis*: W) Extremo anterior, VD; X)) Extremo anterior, VL; *Clymenura cirrata*: Y) Extremo anterior, VL; Z) Placa cefálica, VF; Z_1) Gancho; Z_2) Extremo posterior, VD.

Las espinulosas tienen una serie espiral de espínulas y pueden ser curvas o rectas y las acompañantes semejan las de los sabélidos y tienen el hombro modificado (Fig. 7R, S). Las espinulosas son las más abundantes por lo que Light (1991) distinguió tres tipos dependiendo de la cobertura relativa del eje setal por la espinulación. Así, las del tipo **A** son aquellas en las que las espínulas son tan largas que cubren completamente el eje de la seta (Fig. 4W). Las del

tipo **B** cubren menos del eje de la seta y están expandidas lateralmente (Fig. 7Q) y las correspondientes al tipo **C** tienen las espínulas tan cortas que no cubren casi nada del eje de la seta (Fig. 5I). Aunque no se les ha dado mucha importancia, deben tenerse en cuenta para trabajos futuros.

Las neurosetas de los maldánidos son distintivas, más o menos curvas. Algunos géneros tienen en los primeros setígeros espinas aciculares distalmente curvas (Figs. 1M, 2R, 3I, W, 4B, G, 5B, V, 6B, 7B), pero en la mayor parte de la familia, la porción expuesta de las neurosetas semeja el pico de un ave y a menudo lleva filamentos; así, se pueden distinguir tres porciones principales que siguiendo a Holthe (1986) son: a) el pico o rostro, que incluye al diente principal solamente; b) la porción elevada, cresta o capitium, que incluye un número variable de dentículos; y c) la porción gular o subrostro que puede llevar una serie de fibrillas laterales, cuya presencia explica que las neurosetas de los maldánidos se denominen barbuladas. Este tipo de desarrollo lateral también se presenta en arenicólidos y en samodrílidos, por lo que se consideran estrechamente relacionados (Bartolomeus & Meyer 1997).

Aunque se ha estudiado menos entre los maldánidos, en los arenicólidos la relativa dentición y curvatura de las neurosetas cambian a lo largo del cuerpo y con la ontogenia (Bartolomeus & Meyer 1997). Así, en los setígeros anteriores las neurosetas son menos curvas, por lo que se denominan aciculares, y frecuentemente carecen de dentículos en la cresta y de dentículos gulares o bárbulas. Del mismo modo, las neurosetas de los setígeros anteriores son más curvas en las poslarvas o juveniles tempranos. Esto implica que además del requisito de contar con ejemplares completos para su identificación (ver arriba), también debe tenerse en cuenta el desarrollo de los organismos para evitar confundir los atributos de los juveniles con los de los adultos. La tendencia en el número de uncinos por setígero es útil para distinguir especies afines. Se deben contar los uncinos expuestos del mismo lado del cuerpo y en los primeros 5–6 haces setales completos o por lo menos en los primeros 6 uncinígeros.

La cobertura geográfica para la clave comprende las áreas biogeográficas del Gran Caribe y del Pacífico Oriental Tropical según las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004).

Luego de la clave para géneros, se presentan las claves para especies ordenadas alfabéticamente; si un género contiene una única especie, aparecerá en la sección de los géneros. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Al pie de cada clave se insertan comentarios en letras más chicas. Las ilustraciones fueron redibujadas a partir de las descripciones originales o de redescripciones más recientes. En los pies de figura, las vistas se abrevian como sigue: **VD** para la vista dorsal, **VL** para la lateral, **VDL** para dorso-lateral, **VVL** para la vista ventro-lateral y **VV** denota una vista ventral.

Clave para géneros
(Modificada de Jiménez-Cueto y Salazar-Vallejo 1998)

1 Sin placa cefálica ni placa anal **2**
– Con placa anal; la cefálica puede faltar **5**

2(1) Con uncinos aviculares (Fig. 2D, 6K) . . . **Bogueinae** . . . Uncinos desde el setígero 5; con espinas aciculares (Fig. 2C); notosetas como raspador (Fig. 2B), plumosas .....
..... *Boguea enigmatica* Hartman, 1945 (G, C)
– Sin uncinos aviculares, sólo ganchos rostrados **3**

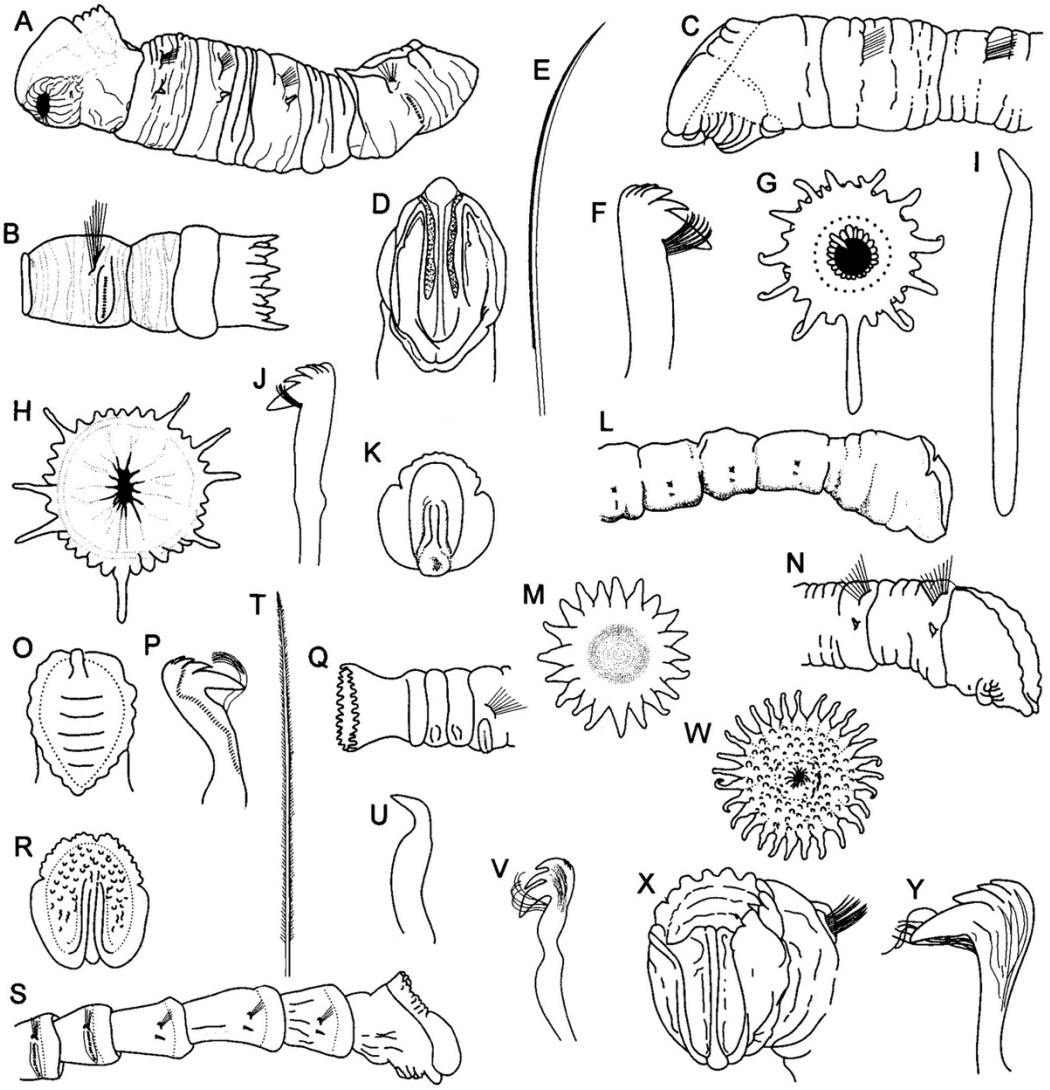


Figura 3. *Euclymene coronata*: A) Extremo anterior, VL; B) Extremo posterior, VL; *E. rubrocincta*: C) Extremo anterior, VL; D) Placa cefálica, VF; E) Notoseta capilar; F) Gancho; G) Placa anal, VF; *Heteroclymene glabra*: H) Placa anal, VF; I) Espina del setígero 1; J) Gancho; *Isocirrus corallicolus*: K) Placa cefálica, VF; L) Extremo anterior, VL; M) Placa Anal, VF; *I. longiceps*: N) Extremo anterior, VL; O) Placa cefálica, VF; P) Gancho; Q) Extremo posterior, VL; *I. papillatus*: R) Placa cefálica, VF; S) Extremo anterior, VL; T) Notoseta plumosa; U) Espina setígero 1; V) Gancho; W) Placa anal, VF; *I. tropicus*: X) Placa cefálica, VF; Y) Gancho.

3(2) Ganchos en hileras dobles desde el setígero 5 (Fig. 7N), diente principal separado de los accesorios; segmentos posteriores con collares . . . **Rhodininae** . . . setígeros 1–2 con collares bien desarrollados, dirigidos hacia delante (Fig. 7H) ..... *Rhodine* Malmgren, 1865

– Ganchos en hileras sencillas; segmentos posteriores sin collares …. **Lumbriclymeninae** ... 4

4(3) Setígero 4 sin collar; pigidio cónico ..... *Lumbriclymene* Sars, 1872[1]

– Setígero 4 con un collar conspicuo; neurópodos 1–3 con espinas (Fig. 2O); ganchos con dentículos accesorios separados del principal; pigidio desconocido .... *Clymenopsis cingulata* (Ehlers, 1887) (G, C)

5(1) Sin placa cefálica **6**
– Con placa cefálica **9**

6(5) Placa anal truncada, sin cirros anales; ano dorsal ….. **Notoproctinae** ….. espinas aciculares aguzadas con dentículo diminuto (Fig. 6B); setígeros 5–8 con 6–10 uncinos, cada uno con hasta 6 bárbulas; dos aquetos (Fig. 6D) .... *Notoproctus oculatus* Arwidsson, 1907[2] (G, C, Q)
– Placa anal con cirros anales o como proyección foliosa, lisa o crenulada; ano terminal o subdorsal …….. **Nicomachinae** **7**

7(6) Con ganchos rostrados en todos los setígeros (Fig. 6J, K); notosetas lanceoladas, espatuladas; con hasta 17 setígeros (Fig. 6F) ....*Micromaldane ornithochaeta* Mesnil, 1879[3] (G, C, Q)
– Con espinas aciculares en los primeros tres setígeros **8**

8(7) Setígeros 1–3 con 4 (3–5) espinas en los neurópodos; embudo anal simétrico, con cirros anales ..... *Nicomache* Malmgren, 1865
– Setígeros 1–3 con una espina en los neurópodos; embudo anal asimétrico, sin cirros anales, lado dorsal reducido ..... *Petaloproctus* de Quatrefages, 1865

9(5) Ano dorsal ……. **Maldaninae**[4] …….. ganchos en series sencillas **10**
– Ano terminal …….. **Euclymeninae** **16**

10(9) Organos nucales pequeños, aislados del margen cefálico (Figs. 2O, 7O) **11**
– Organos nucales mayores, en forma de J o de U **12**

11(10) Sin aquetos (Fig. 7T); setígero 1 con collar (Fig. 7P); neurópodos 1–3 con uncinos barbulados . . . *Sabaco* Kinberg, 1867 . . . setígeros 6–10(11) con filamentos branquiales (raramente faltan) en las superficies dorsal y lateral .... *S. elongatus* (Verrill, 1873)[5] (G, C; P Q)
– Con dos aquetos (Fig. 2X); setígero 1 sin collar; neurópodos 1–4 con espinas aciculares . . . *Clymaldane* Mesnil *in* Mesnil & Fauvel, 1939 . . . placa cefálica sin muesca lateral, margen posterior poco desarrollado (Fig. 2W, X) ..... *C. laevis* Fauchald, 1972 (P)

12(10) Setígero 1 sin collar (raramente presente); notosetas tipo A o C **13**
– Setígero 1 con collar, a veces notorio ventralmente **15**

13(12) Pigidio bien desarrollado, con una proyección foliosa (Fig. 1D, J) o con cirros (Fig. 1G, O), sin válvula anal; un aqueto preanal ..... *Asychis* Kinberg, 1867
– Pigidio reducido o vestigial, con válvula anal; dos aquetos **14**

14(13) Setígero 5 con 50 o más uncinos por lado; órganos nucales divergentes posteriormente (Fig. 7Y) ..... *Sonatsa* Chamberlin, 1919
– Setígero 5 con 40 o menos uncinos por lado; órganos nucales divergentes anteriormente (Fig. 4U, Z1) ..... *Maldane* Grube, 1860

15(12) Pigidio vestigial o moderado, con válvula anal (Fig. 2K); notosetas tipo A .... *Chrimia* Light, 1991
– Pigidio bien desarrollado, petaloide, con lóbulo dorsal notorio, a veces con cirros (Fig. 5G, L, Q), sin válvula anal; notosetas tipo B (Fig. 5E, I) ..... *Metasychis* Light, 1991

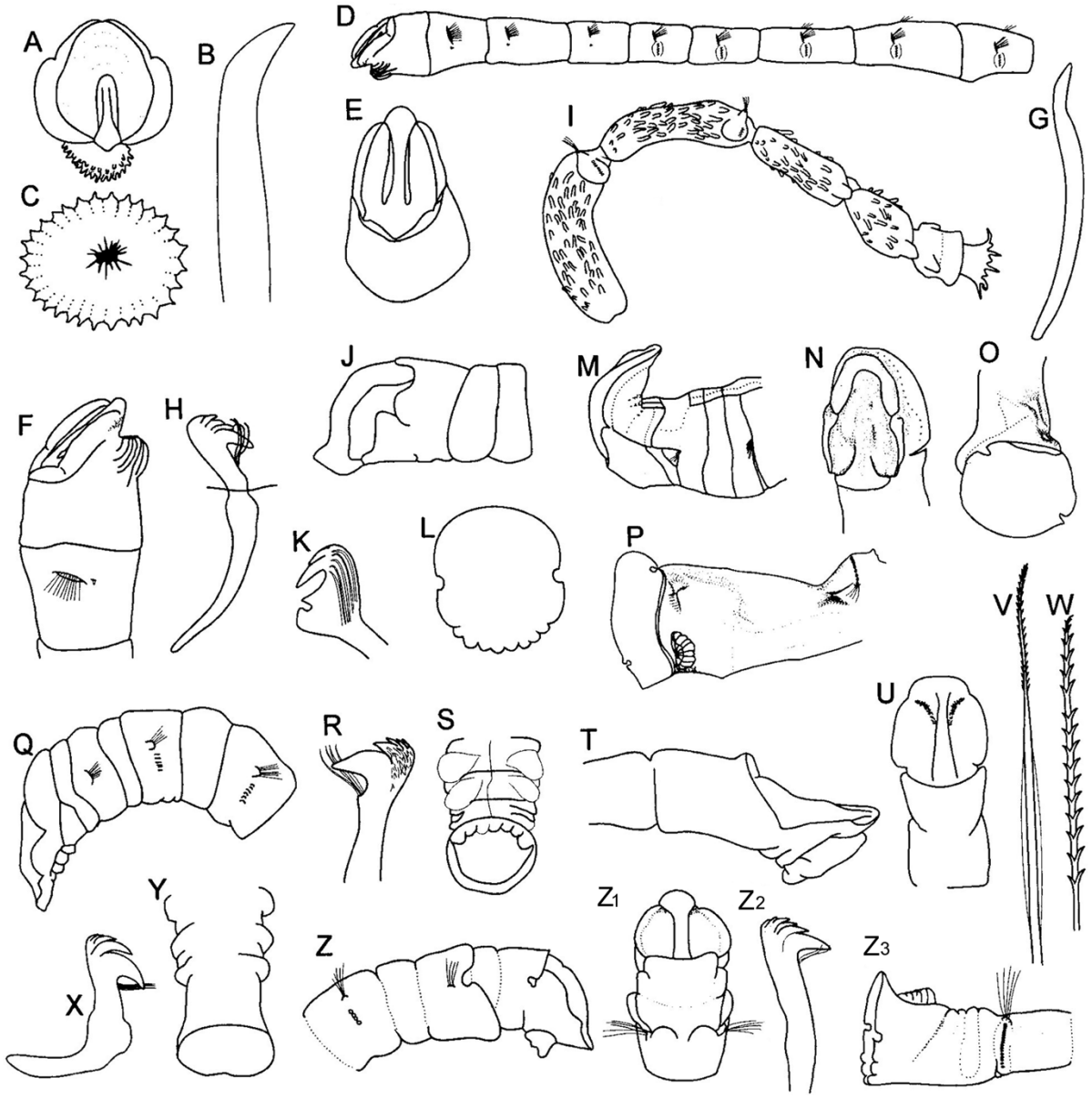


Figura 4. *Isocirrus reticulatus*: A) Placa cefálica, VF; B) Espina acicular; C) Placa anal, VF; *Johnstonia duplicata*: D) Extremo anterior, VL; E) Placa cefálica, VF; F) Extremo anterior, VL; G) Espina acicular; H) Gancho; I) Extremo posterior, VL; *Maldane cristata*: J) Extremo anterior, VL; K) Gancho; L) Placa anal, VF; *M. cuculligera*: M) Extremo anterior, VL; N) Placa cefálica, VD; O) Placa anal, VF; P) Extremo posterior, VL; *M. glebifex*: Q) Extremo anterior, VL; R) Gancho; S) Extremo posterior, VV; *M. gorgonensis*: T) Extremo anterior, VL; U) Extremo anterior, VD; V) Notoseta limbada con punta espinulosa; W) Notoseta espinulosa; X) Uncino avicular; Y) Extremo posterior, VV; *M. monilata*: Z) Extremo anterior, VL; Z_1) Mismo, VD; Z_2) Gancho; Z_3) Extremo posterior, VL.

16(9) Con filamentos branquiales en los últimos dos setígeros (Fig. 4I); placa anal con un cirro medioventral mayor …… *Johnstonia* de Quatrefages, 1850 ….. con 19 setígeros y 3 segmentos aquetos; filamentos branquiales dispersos; 19–22 cirros anales desiguales (Fig. 4I) ..... *J. duplicata* Mackie y Gobin, 1993 (C)

– Sin filamentos branquiales; placa anal con cirros variados **17**

17(16) Pigidio con cirros anales similares **18**
– Pigidio con cuatro cirros mayores (Fig. $2Z_2$); setígeros 1–3 con neuroganchos rostrados; setígeros 2–4 alargados, cada uno con un collar anterior delgado .... *Clymenura cirrata* (Ehlers, 1887) (G, C)
– Pigidio con un cirro anal medioventral mayor (raramente 2) o cirros alternantes cortos y largos **21**

18(17) Cuerpo con 18–20 setígeros **19**
– Cuerpo con unos 30 setígeros o más; cono anal proyectado más allá del reborde de la placa anal (Fig. 7C, F, G); setígeros 1–3(4) con espinas aciculares denticuladas; pigidio con unos 24 cirros anales pequeños ..... *Praxillella* Verrill, 1881

19(18) Setígeros 1–3 con neuroespinas aciculares **20**
– Setígero 1 sin neurosetas, resto con 20–30 neuroespinas denticuladas barbuladas; placa cefálica con margen posterior entero; placa anal con 20–40 cirros .... *Maldanella fibrillata* Chamberlin, 1919[6] (P)

20(19) Setígero 4 con un collar prominente (Fig. 2S); setígero 9 con notosetas especializadas, basalmente bilimbadas y constreñidas a la mitad del limbo (Fig. 2S); placa anal cirros del mismo tamaño o alternantes . . . *Clymenella* Verrill, 1873 . . . placa anal con unos 20 cirros subiguales (Fig. 2V) ..... *C. torquata* (Leidy, 1855)[7] (G, C)
– Setígero 4 sin collar; setígero 9 sin notosetas especializadas; placa anal con cirros del mismo tamaño (Figs. 3M, W, 4C) ..... *Isocirrus* Arwidsson, 1907

21(17) Con ganchos rostrados en los primeros neurópodos (Fig. 1T, W); placa cefálica con pálpodo lobulado; ocelos abundantes; placa anal con 20–30 cirros, uno medioventral mayor o alternantes; 18 setígeros y dos aquetos preanales ..... *Axiothella* Verrill, 1900
– Con espinas aciculares en los primeros neurópodos (Fig. 3K); cono anal no proyectado más allá del borde de la placa anal **22**

22(21) Placa anal con un cirro anal mayor, resto de tamaño similar, o con cirros alternantes en tamaño (Fig. 3B, G) ..... *Euclymene* Verrill, 1900
– Placa anal con 6–8 cirros mayores, alternando con varios diminutos (Fig. 3H) .... *Heteroclymene glabra* Moore, 1923 (P)

Comentarios

1) No registrado para América tropical. Ver de Assis *et al*. (2010).
2 La localidad tipo es el Estuario del río San Lorenzo, Canadá.
3) Ver Darbyshire (2013) para una tabla con atributos de todas las especies. Distribución restringida a aguas europeas (Mar Mediterráneo, Cantábrico y Mar del Norte)
4) Ver Wang & Li (2016) para una clave de todos los géneros.
5) *Branchioasychis americana* Hartman, 1945 de North Carolina y *B. colmani* Monro, 1939, descrita de Belice, han sido consideradas como sinónimos menores por Light (1974:176). Podría haber diferencias en la pigmentación, en la presencia de surcos longitudinales en la forma beliceña, y quizá en el patrón neurosetal, por lo que vale la pena revisar las especies.
6) *Maldanella* McIntosh, 1885 no fue definido y la ubicación de la especie sigue la descripción original. Salazar-Vallejo (1991:272) hizo una enmienda basada en una especie, pero el género debe revisarse para ser redefinido.
7) Puede contener más de una especie porque tiene limitada capacidad de dispersión (Jennings *et al*. 2009).



Figura 5. *Metasychis collariceps*: A) Extremo anterior, VL; B) Gancho acicular del setígero 1; C) Notoseta limbada de margen finamente serrado; D) Notoseta bilimbada; E) Notoseta espiralada; F) Gancho del setígero 4; G) Extremo posterior, VL; *M. disparidentatus*: H) Extremo anterior, VL; I) Porción de notoseta espiralada del setígero 14; J) Gancho del setígero 2, VL; K) Gancho rostrado del setígero 14, VL; L) Extremo posterior, VL; *M. fimbriatus*: M) Extremo anterior, VD; N) Gancho acicular; O) Extremo posterior, VD; *M. gotoi*: P) Extremo anterior, VL; Q) Extremo posterior, VL; *Nicomache arwidssoni*: R) Extremo anterior, VL; S) Mismo, VD; T) Setígeros 7-9, VD; U) Seta capilar; V) Gancho acicular del setígero 1; W) Gancho rostrado del setígero 4; X) Extremo posterior, VL; *N. antillensis*: Y) Extremo anterior, VL; Z) Extremo anterior, VD; Z_1) Extremo posterior, VD; *N. carinata*: Z_2), Extremo anterior, VL; Z_3) Extremo posterior, VV; Z_4) Gancho.

Claves para especies
Asychis **Kinberg, 1867**

1 Placa anal con muesca lateral ligera, sin cirros anales (Fig. 1D); órganos nucales se extienden un tercio de la superficie cefálica (Fig. 1B) ..... *A. abyssicolus* Eliason, 1951[8] (G, C)
– Placa anal con muesca lateral marcada, con tres cirros anales **2**

2(1) Órganos nucales divergentes anteriormente e incurvados (J invertida), cubren la mitad de la superficie cefálica (Fig. 1E); cirros anales largos, el medioventral bífido (Fig. 1G) ..... *A. atlanticus* Kinberg, 1867 (G, C)
– Órganos nucales alargados, ligeramente divergentes anteriormente, cubren dos tercios de la superficie cefálica (Fig. 1L); cirros anales largos, ramificados, el medioventral con hasta 6 filamentos (Fig. 1N, O) ..... *A. ramosus* Levenstein, 1961 (P)

8) Eliason (1951) la describió como variedad y Light (1991:140) la consideró como subespecie de *A. amphiglypta* (Ehlers, 1897).

Axiothella **Verrill, 1900**
(ver comentarios en Jiménez-Cueto & Salazar-Vallejo 1998:1471)

1 Placa anal con cirros similares (Fig. 1U); placa cefálica con márgenes enteros (Fig. 1S); neurópodo 3 con 4 ganchos rostrados ..... *A. isocirra* Bleidorn & Hausen, 2007[9] (C)
– Placa anal con cirros de distinto tamaño **2**

2(1) Margen cefálico con muescas laterales (Fig. 1H); setígero 3 con 3–6 uncinos ..... *A. brasiliensis* Mangum, 1966 (C)
– Margen cefálico sin muescas laterales (Fig. 1V) **3**

3(2) Neurópodo 3 con 3–15 ganchos rostrados ..... *A. mucosa* (Andrews, 1891) Gran Caribe, Pacífico Oriental Tropical (Cuestionable)
– Neurópodo 3 con sólo 3–5 ganchos rostrados (en ejemplares de hasta 50 mm de largo) ..... *A. somersi* (Verrill, 1900) (G, C)

9) La especie no cabe en el género por tener todos los cirros anales del mismo tamaño; tampoco cabe en *Isocirrus* porque los setígeros 1–3 tienen setas barbuladas en lugar de espinas aciculares. Es posible que se trate de un subadulto de *Axiothella* y quizá cercano a *A. somersi*.

Chirimia **Light, 1991**

1 Placa cefálica con margen entero, separado medialmente (Fig. 2F); placa anal con margen entero (Fig. 2H) ..... *C. amoena* (Kinberg, 1867)[10] (G, C)
– Placa cefálica con margen crenulado o denticulado, separado medialmente **2**

2(1) Placa anal con muesca lateral marcada, margen entero (Fig. 2K); placa cefálica con margen posterior crenulado (Fig. 2J) ..... *C. fauchaldi* Light, 1991 (B, P)
– Placa anal lateralmente hendida, lóbulo dorsal con dos proyecciones dorsales mayores y dos intermedias menores, lóbulo ventral con sólo dos proyecciones mayores (Fig. 2N); placa cefálica con margen posterior denticulado (Fig. 2M) . *C. lacera* (Moore, 1923)[11] (B, P)

10) Light (1991:139) incluyó a *Maldane brasiliensis* Kinberg, 1867, como sinónimo menor. Según las ilustraciones de Hartman (1948), difieren en la placa anal; *C. amoena* tiene el margen entero, sin muescas, mientras que en *M. brasiliensis* hay una muesca lateral.

11) Light (1991:139) la consideró subespecie de *C. biceps* (Sars, 1861), como sinónimo menor a *Asychis lobata* Fauchald, 1972 y que el registro de Treadwell (1923) como *M. similis* corresponde con esta especie.

Euclymene **Verrill, 1900**[12]

1 Placa anal con un cirro medioventral mayor (Fig. 3G); placa cefálica con muescas laterales someras, margen posterior con 4 lóbulos (Fig. 3C, D); 18–30 cirros anales .... *E. rubrocincta* (Johnson, 1901) (P, Q)

– Placa anal con unos 30 cirros alternantes en tamaño, el medioventral ligeramente más largo (Fig. 3B); placa cefálica con muesca lateral marcada, margen posterior con 8 lóbulos (Fig. 3A); sin quilla medioventral ..... *E. coronata* Verrill, 1900 (G, C)

12) Los registros de *E. annadalei* Southern, 1921 P y de *E. luderitziana* Augener, 1918 P son cuestionables y no se incluyen en la clave.

Isocirrus **Arwidsson, 1907**

1 Cirros anales diminutos, unos 25–35 (Fig. 4C) **2**

– Cirros anales mayores; placa cefálica con muesca lateral **3**

2(1) Placa cefálica sin muesca lateral, margen crenulado (Fig. 3N, O) .... *I. longiceps* (Moore, 1923) (B, P)

– Placa cefálica con muesca lateral, márgenes lateral y posterior lisos (Fig. 4A) .... *I. reticulatus* (Moore, 1923) (B, P)

3(1) Margen posterior de la placa cefálica finamente crenulado (Fig. 3K); 20 cirros anales (Fig. 3M); relación setígero: uncinos 4:18, 5:20–35, 6:24–39 .... *I. corallicolus* (Treadwell, 1929) (G, C; P Q)

– Margen posterior de la placa cefálica crenulado (Fig. 3R); 21–40 cirros anales (Fig. 3W); relación setígero:uncinos 4:23, 5:27, 6:28 .....*I. papillatus* (Berkeley & Berkeley, 1939) (P)

– Margen posterior de la placa cefálica con unos 8 rebordes redondeados (Fig. 3X); 30 cirros anales subiguales ..... *I. tropicus* (Monro, 1928) (P)

Maldane **Grube, 1860**[13]

1 Placa anal con margen continuo (Fig. 4Y); placa cefálica con muesca lateral ligera, lóbulo posterior bien desarrollado (Fig. 4T, U) .....*M. gorgonensis* Monro, 1933 (P)

– Placa anal con muesca lateral **2**

2(1) Placa anal con lóbulo dorsal con margen entero, liso **3**

– Placa anal con lóbulo dorsal variado, no liso **4**

3(2) Placa anal con lóbulo ventral crenulado (Fig. 4L); placa cefálica con muesca lateral, lóbulo posterior folioso, elevado (Fig. 4J) .....*M. cristata* (Treadwell, 1923)[14] (P)

– Placa anal con lóbulo ventral con 5–6 lóbulos redondeados (Fig. $4Z_3$); placa cefálica con muesca lateral marcada, lóbulo posterior bien desarrollado (Fig. 4Z) .... *M. monilata* Fauchald, 1972 (P)

4(2) Placa anal con lóbulo ventral liso (Fig. 4O); placa cefálica con muesca lateral, lóbulo posterior reducido (Fig. 4M, N) ..... *M. cuculligera* Ehlers, 1887 (G, C)

– Placa anal con lóbulo ventral dentado (Fig. 4S); placa cefálica con muesca lateral, lóbulo posterior reducido (Fig. 4Q) .....*M. glebifex* Grube, 1860 (G, C; P Q en todas)

13) ver Wang y Li (2016) para una tabla con atributos de todas las especies.

14) Según Light (1991:136), *M. carinata* Moore, 1923 es sinónimo menor. Los registros para el Pacífico mexicano de *M. sarsi* Malmgren, 1865 podrían asignarse a esta o a *M. monilata* Fauchald, 1972; empero, los correspondientes al Gran Caribe son cuestionables.

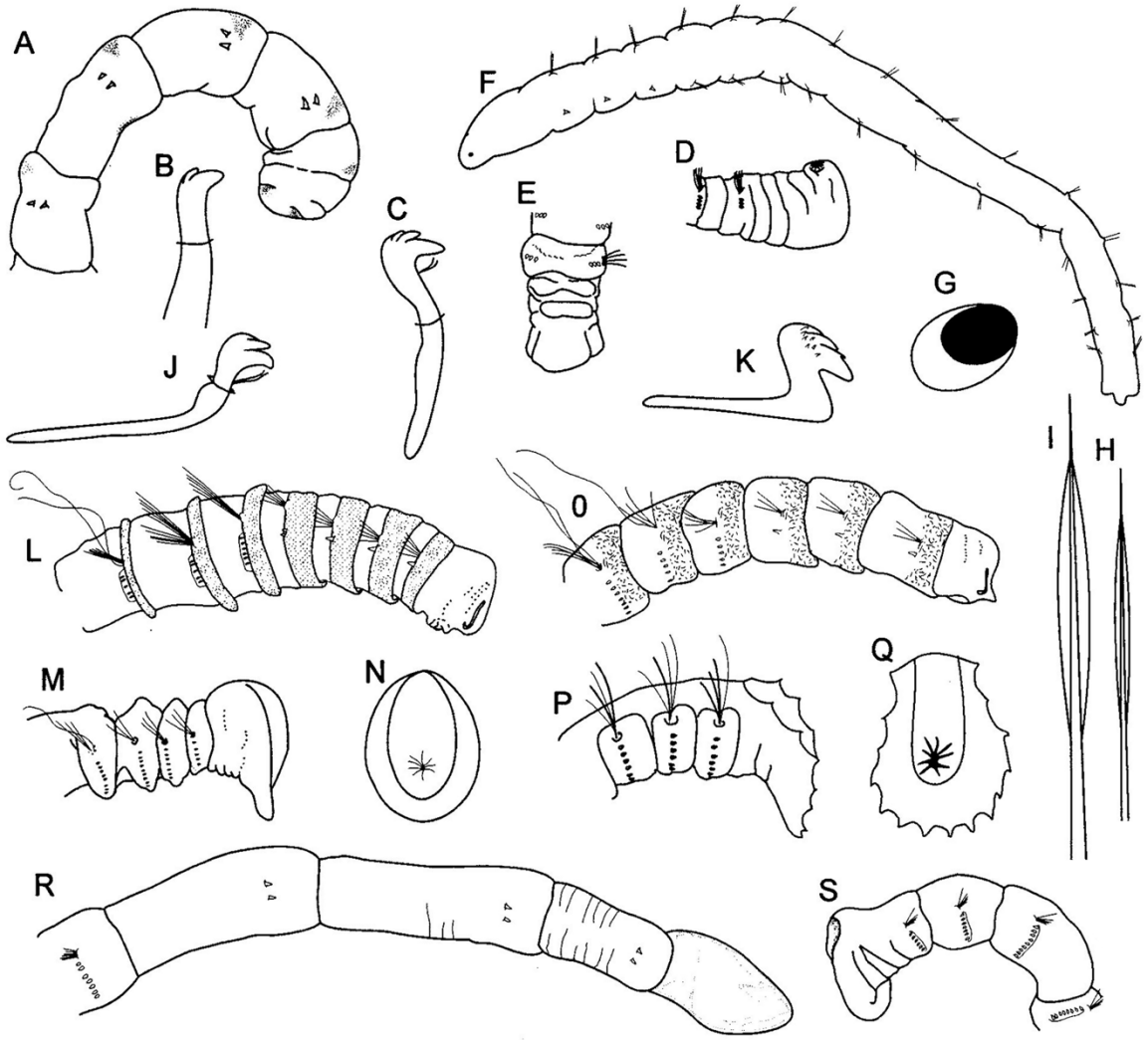


Figura 6. *Notoproctus oculatus*: A) Extremo anterior, VL; B) Gancho el setígero 5; C) Gancho del setígero 9; D) Extremo posterior, VL; E) Mismo, VV; *Micromaldane ornithochaeta*: F) Organismo completo, VDL; G) Ocelo lenticulado; H-I) Notosetas; J) Uncino acicular; K) Uncino avicular; *Petaloproctus neoborealis*: L) Extremo anterior, VL; M) Extremo posterior, VL; N) Placa anal, VF; *P. ornatus*: O) Extremo anterior, VL; P) Extremo posterior, VL; Q) Placa anal, VF; *P. socialis*: R) Extremo anterior, VL; S) Extremo posterior, VL.

Metasychis **Light, 1991**

1 Placa cefálica con margen posterior entero **2**
– Placa cefálica con margen posterior denticulado (Fig. 5A, H) **3**

2(1) Placa cefálica con 3–4 cirros laterales (Fig. 5M); placa anal con 1–2 cirros laterales, margen dorsal liso (Fig. 5O) ..... *M. fimbriatus* (Treadwell, 1934) (G, C)
– Placa cefálica con 4–5 cirros laterales (Fig. 5P); placa anal con lóbulo dorsal irregular, lóbulo ventral con 6 cirros marginales (Fig. 5Q) ..... *M. gotoi* (Izuka, 1902) (P, Q)

3(1) Placa anal foliosa, lóbulo dorsal denticulado, lóbulo ventral con 7–8 cirros marginales (Fig. 5G) ..... *M. collariceps* (Augener, 1906) (G, C)
– Placa anal foliosa, lóbulos dorsal y ventral lisos (Fig. 5L) ..... *M. disparidentatus* (Moore, 1904) (B, P)

Nicomache **Malmgren, 1865**
(Modificada de de Assis *et al*. 2007)

1 Margen distal de la placa anal recto, no oblicuo en vista lateral . . . (*Nicomache*) **2**
– Margen distal de la placa anal truncado u oblicuo en vista lateral. . . (*Loxochona*) . . placa anal con 18–22 papilas irregulares (Fig. 5X); 19–22 setígeros; setígeros 1–3 con 1–2 espinas (Fig. 5V) ..... *N. (L.) arwidssoni* Blake, 1985 (P)

2(1) Setígeros anteriores con una espina acicular; 22 setígeros; placa anal con 17–31 cirros asimétricos (Fig. $5Z_3$) ..... *N. (N.) carinata* Moore, 1906 (B, P Q)
– Setígeros anteriores con 3–5 espinas aciculares; 22 setígeros; placa anal con 22 cirros (Fig. $5Z_1$) .....*N. (N.) antillensis* Augener, 1922 (G, C; P Q)

Petaloproctus **de Quatrefages, 1865**
(Modificada de de Assis et al. 2007)

1 Placa anal con margen liso (Fig. 6M, S) **2**
– Placa anal con margen serrado, con 14–22 proyecciones diminutas (Fig. 6P); prostomio aguzado (Fig. 6O); un aqueto ..... *P. ornatus* Hartman, 1969 (B, P)

2(1) Prostomio alargado (Fig. 6R); setígero 4 con 5 uncinos barbulados ..... *P. socialis* Andrews, 1891 (G, C; P Q)
– Prostomio truncado (Fig. 6L); setígero 4 con 1–2 espinas aciculares ..... *P. neoborealis* Hartman, 1969[15] (B, P Q)

15) Podría incluir registros de *P. borealis* Arwidsson, 1907.

Praxillella **Verrill, 1881**
(modificada de Hartman 1969)

1 Cuerpo con 36 setígeros; placa cefálica con muescas lateral y posterior someras; 20–24 cirros anales medianos ..... *P. elongata* (Webster, 1879) (G, C)
– Cuerpo con 18 setígeros **2**

2(1) Placa anal con muchos cirros **3**
– Placa anal con tres cirros largos (Fig. 7G); unos 18 setígeros .... *P. trifila* Hartman, 1960 (B, P)

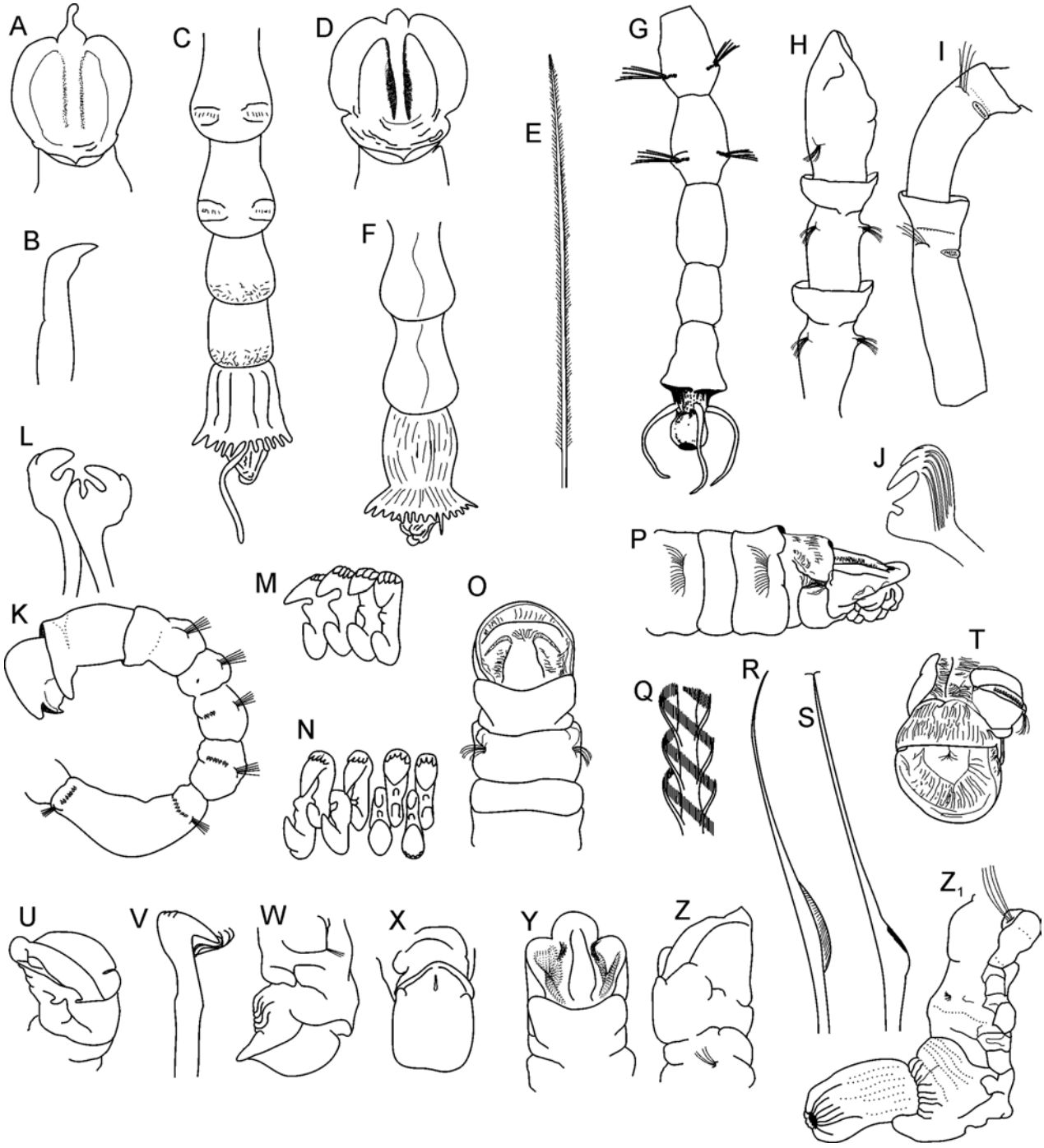


Figura 7. *Praxillella gracilis*: A) Placa cefálica, VF; B) Espina acicular; C) Extremo posterior, VV; *P. pacifica*: D) Placa cefálica, VF; E) Notoseta plumosa; F) Extremo posterior, VV; *P. trifila*: G) Extremo posterior, VV; *Rhodine bitorquata*: H) Extremo anterior, VD: I) Segmentos 4-5, VL; J) Uncino; *R. sima*: K) Extremo anterior, VL; L) Uncinos anteriores; M) Uncinos posteriores; N) Uncinos en doble hilera; *Sabaco elongatus*: O) Extremo anterior, VD; P) Mismo, VL; Q) Detalle de notoseta espiralada; R) Notoseta basalmente limbada; S) Notoseta con estolón basal; T) Placa anal, VVF; *Sonatsa carinata*: U) Extremo anterior, VL; V) Gancho; W) Extremo posterior, VL; X) Placa cefálica, VF; *S. meridionalis*: Y) Extremo anterior, VD; Z) Extremo anterior, VL; Z_1) Extremo posterior, VL, con recto prolapsado.

3(2) Prostomio redondeado, no proyectado (Fig. 7D); cirro anal medioventral 3 veces más largo que el resto (Fig. 7F) .... *P. pacifica* Berkeley, 1929[16] (P; G, C Q)
– Prostomio proyectado, pálpodo cirriforme (Fig. 7A); cirro anal medioventral 5–6 veces más largo que el resto (Fig. 7C) ..... *P. gracilis* (Sars, 1862) (P Q)

16) Los registros de *P. affinis* (Sars, 1872) para el Pacífico son cuestionables y quizá sean asignables a esta especie. Berkeley (1929:9–10) la describió con materiales de Nanaimo, British Columbia, Canadá, y que difería por tener 4 aquetos en lugar de 3. Es cuestionable que la misma especie llegue al litoral mexicano, con la excepción de la costa Pacífica de Baja California.

Rhodine **Malmgren, 1865**

1 Uncinos presentes desde el setígero 4; prostomio truncado (Fig. 7K) ....*R. sima* Ehlers, 1887 (G, C)
– Uncinos presentes desde el setígero 5; prostomio proyectado anteriormente (Fig. 7H) .... *R. bitorquata* Moore, 1923 (B, P)

Sonatsa **Chamberlin, 1919**
(Modificada de Green 1987)

1 Órganos nucales cortos (¼ superficie cefálica), semilunares; placa anal con escotaduras someras, poco definidas (Fig. 7Z$_1$) ..... *S. meridionalis* Chamberlin, 1919 (P)
– Órganos nucales largos (½ superficie cefálica), constreñidos hacia el margen anterior; placa anal con escotaduras profundas, bien definidas (Fig. 7W) .....*S. carinata* (Moore, 1923) (P)

Estudios Futuros

No ha habido estudios faunísticos ni revisiones que incluyan las especies de América tropical, por lo que faltan especialistas interesados en los maldánidos. Consideramos que podrían estudiarse de la mano de la remineralización de la materia orgánica en fondos arenosos o mixtos, o en análisis de la estructura y función de las comunidades en dichos ambientes. Las especies gregarias o que viven en fondos rocosos o mixtos, podrían ser estudiadas en su ecología, así como en los patrones de alimentación o reproducción. Así, los interesados podrían tener una combinación de experiencias en taxonomía y en ecología, que fortalecería las investigaciones por venir.

Agradecimientos

La primera edición de este capítulo se hizo con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La lectura cuidadosa por Carlos Rivera y un revisor anónimo en aquella ocasión mejoró mucho la calidad final de esa contribución. Para la nueva edición, la cuidadosa lectura por los Drs. Nuri Méndez y José Manuel Viéitez-Martín nos ayudó a mejorar la claridad y contenido de esta contribución. La nueva edición de este capítulo se impulsó por el proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Arwidsson I. 1907. Studien Uber die Skandinavischen und Arktischen Maldaniden nebst zusammenstellung der Ubrigen bissher bekannten arten dieser familie. Zool Jahrb, 25 Suppl 9(1):1-308.

Arwidsson I. 1922. Systematic notes on some maldanids. Svenska Vetensk Akad Stockholm Handl 63(7):1–46.

Bartolomeus T & Meyer K. 1997. Development and phylogenetic significance of hooked setae in Arenicolidae (Polycheta, Annelida). Invert Biol 116:227–242.

Berkeley E. 1929. Polychaetous annelids from the Nanaimo District, 4. Chaetopteridae to Maldanidae. Contr Can Biol Fish, Stud Biol Stat Can, new series 4(22):307–316.

Bleidorn C & Hausen H. 2007. *Axiothella isocirra,* a new species of Maldanidae (Annelida: Polychaeta) from Belize. Proc Biol Soc Wash 120:49–55.

Chamberlin RV. 1919. The annelida polychaeta of the *Albatross* tropical Pacific Expedition, 1891–1905. Mem Mus Comp Zool, Harv Univ 48:1–514.

Darbyshire T. 2013. A new species of *Micromaldane* (Polychaeta: Maldanidae) from the Falkland Islands, southwestern Atlantic, with notes on reproduction. Zootaxa 3683:439–446.

de Assis JE, Alonso C & Christoffersen ML. 2007. A catalogue and taxonomic keys of the subfamily Nicomachinae (Polychaeta: Maldanidae) of the world. Zootaxa 1657:41–55.

de Assis JE & Christoffersen ML. 2010. *Lumbriclymene interstricta* comb. nov. with a taxonomic key and a catalogue for all species of *Lumbriclymene* (Maldanidae, Polychaeta) Zoologia 27(6):1008–1013,

de Assis JE & Christoffersen ML. 2011. Phylogenetic relationships within Maldanidae (Capitellida, Annelida), based on morphological characters. Syst Biodiv 9:233–245.

de Assis JE, Christoffersen ML & Lana PC. 2010. Phylogenetic analysis of *Petaloproctus* (Maldanidae: Polychaeta), with description of a new species from southeastern Brazil. Sci Mar 74(1):111–120.

Dobbs FC & Whitlatch RB. 1982. Aspects of deposit-feeding by the polychaete *Clymenella torquata*. Ophelia 21:159–166.

Dufour SC, White C, Desroisiers G & Juniper SK. 2008. Structure and composition of the consolidated tube of *Maldane sarsi* (Polychaeta: Maldanidae). Est Coast Shelf Sci 78:360–368.

Eliason A. 1951. Polychaeta. Rep Swed Deep Sea Exped 1947-48, 2. Zool. 1:130-148

Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA Cty, Sci Ser 28:1–190.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol, Ann Rev 17:193–284.

Garwood PR. 2007. Family Maldanidae: A guide to species in Waters around the British Isles. 32 pp

Green KD. 1987. Revision of the genus *Sonatsa* (Polychaeta: Maldanidae). Bull Biol Soc Wash 7:89–96.

Green KD. 1994. The head of the Maldanidae polychaetes of the subfamily Maldaninae. Mem Mus Natl Hist Nat, Paris 162:101–109.

Grube AE. 1850. Die Familien der Anneliden. Archiv für Naturgeschichte, Berlin. 16(1): 249-364

Grube AE. 1860. Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden, Fünfter Beitrag (*Polynoe – Saenuris*). Arch Naturg Berlin 26:71–118.

Grube AE. 1867. Vortrag über die Familie der Maldanien. Jahr-Bericht Schl Gesellsch Vaterl Cultur, Breslau 45:52–58 (Transl. as 1868. On the Annelid Family of the Maldaniea. Ann Mag Nat Hist, 4th Ser 2:393–399).

Hartman O. 1948. The polychaetous annelids of Alaska. Pac Sci 2(1):1–58.

Hartman O. 1969. Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, Los Angeles, 812 pp.

Hausen H & Bleidorn C. 2007(2006). Significance of chaetal arrangement for maldanid systematics (Annelida: Maldanidae). Sci Mar 70(S3):75–79.

Holthe T. 1986. Evolution, systematics, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. Gunneria 55:1–236.

Imajima M & Shiraki Y. 1982. Maldanidae (Annelida: Polychaeta) from Japan. Bull Natl Sci Mus Tokyo, Ser A (Zool) 8:7–88.

International Commission of Zoological Nomenclature. 1999. Chapter 4: Criteria of availability: Art. 11.7. Family-group names. Pub. The International Trust for Zoological Nomenclature 1999:

Jennings RM, Shank TM, Mullineaux LS y Halanych KM. 2009. Assessment of the Cape Cod phylogeograhic break using bamboo worm *Clymenella torquata* reveals the role of regional water masses in dispersal. J Hered 100:86–96.

Jiménez-Cueto MS & Salazar-Vallejo SI. 1998 (1997). Maldánidos (Polychaeta) del Caribe Mexicano con una clave para las especies del Gran Caribe. Rev Biol Trop 45:1459–1480.

Kobayashi G, Goto R, Takano T y Kojima S. 2018. Molecular phylogeny of Maldanidae (Annelida): Multiple losses of tube-capping plates and evolutionary shifts in habitat depth. Mol Phylogen Evol 127:332–344.

Kongsrud JA & Rapp HT. 2012. *Nicomache* (*Loxochona*) *lokii* sp. nov. (Annelida: Polychaeta: Maldanidae) from the Loki's Castle vent field: an important structure builder in an Arctic vent system. Polar Biol 35:161–170

Light WJ. 1974. Occurrence of the Atlantic maldanid *Asychis elongata* (Annelida, Polychaeta) in San Francisco Bay, with comments on its synonymy. Proc Biol Soc Wash 87:175–184.

Light WJH. 1991. Systematic revision of the genera of the polychaete subfamily Maldaninae Arwidsson (sic). Ophelia Suppl 5:133–146.

Malmgren A. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiæ, Grœnlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslæ. 127 pp

McDaniel JK & Banse K. 1979. A novel method of suspension feeding by the maldanid polychaete *Praxillura maculata*. Mar Biol 55:129–132.

Mesnil F & Fauvel P. 1939. Polychetes sedentaires de l'Expédition des Siboga: Maldanidae, Cirratullidae, Capitellidae, Sabellidae et Serpulidae. Siboga-Exped 24.2:1–42.

Newell GE. 1951. The life-history of *Clymenella torquata* (Leidy) (Polychaeta). Proc Zool Soc Lond 121:561–586.

Pilgrim M. 1966. The morphology of the head, thorax, proboscis apparatus and pygidium of the maldanid

polychaetes *Clymenella torquata* and *Euclymene oerstedi*. J Zool 148:453–475.

Pilgrim M. 1977. The functional morphology and possible taxonomic significance of the parapodia of the maldanid polychaetes *Clymenella torquata* and *Euclymene oerstedi*. J Morph 152:281–302.

Read G. 2011. A new *Clymenura* (Polychaeta: Maldanidae) from the intertidal of Banks Peninsula, New Zealand, with a reassessment of *Leiochone* Grube, 1868 and *Clymenura* Verrill, 1900. Zootaxa 2934:39–52

Salazar-Vallejo SI. 1991. Revisión de algunos Eucliméninos (Polychaeta: Maldanidae) del Golfo de California, Panamá, Florida y el Estrecho de Magallanes. Rev Biol Trop 39:269–278.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67:11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75:9–97.

Savigny J-C. 1822. Système des Annélides, principalement de celles des côtes de L'Egypte et de la Syrie, offrant les caracteres tant distinctifs que naturelles des ordres, familles et genres, avec la description des especes. Descript Egypte Hist Nat Paris 21:325–472.

Shcherbakova TD, Tzetlin AB, Mardashova MV & Sokolova OS. 2017. Fine structure of the tubes of Maldanidae (Annelida). J Mar Biol Ass UK 97:1177–1187.

Tilic E, von Döhren J, Quast B, Beckers P & Bartolomaeus T. 2015. Phylogenetic significance of chaetal arrangement and chaetogenesis in Maldanidae (Annelida). Zoomorphology 134:383–401.

Treadwell AL. 1923. Polychaetous annel ids from Lower California with descriptions of new species. Am Mus Novit 74: 1-11.

Wang Y & Li X. 2016. A new *Maldane* species and a new Maldaninae genus and species (Maldanidae, Annelida) from coastal waters of China. ZooKeys 603:1–16.

Wilson WH. 1979. Community structure and species diversity of the sedimentary reefs constructed by *Petaloproctus socialis* (Polychaeta: Maldanidae). J Mar Res 37:623–641.

Wolf PS. 1984a. Family Maldanidae Malmgren, 1867; pp 15.1–15.21 *In:* Uebelacker JM y Johnson PG (eds), Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor, Mobile, 7 vols.

Wolf PS. 1984b. Family Bogueidae Hartman and Fauchald, 1971; pp 16.1–16.9 *In* Uebelacker JM y Johnson PG (eds), Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor, Mobile, 7 vols.

31. Microphthalmidae Hartmann-Schröder, 1971

Sergio I. Salazar-Vallejo,[1] Alexandra E. Rizzo,[2]
Jesús Angel de León-González[3] & Luis F. Carrera-Parra[1]

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com
2) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brazil
3) Facultad de Ciencias Biológicas, U.A.N.L., San Nicolás de los Garza, NL, México

Introducción

La familia Microphthalmidae fue propuesta como subfamilia en la familia Hesionidae Grube, 1850 por Hartmann-Schröder (1971) en la primera edición de la fauna alemana (Hartmann-Schröder, 1971). Recientemente, y luego de un análisis filogenético y reconsideración de algunos géneros afines, ésta fue elevada en rango a familia por Salazar-Vallejo *et al*. (2019).

El nombre deriva de *Microphthalmus* Mecznikow, 1865, que fue el primer género propuesto en el grupo por Mecznikow (1865), y alude a la presencia de ojos diminutos en el prostomio. Desde su propuesta, tradicionalmente se consideró cercano a los hesiónidos por tener tres pares de cirros tentaculares, pero distinto por la presencia de papilas faríngeas, la setación y la placa anal. Un estudio posterior sobre la meiofauna resultó en el hallazgo de otro género similar, *Hesionides* Friedrich, 1937, y aunque la proximidad con los hesiónidos se revela en el nombre, en la propuesta inicial se consideró más próximo a *Microphthalmus* (Friedrich 1937:345).

En su monografía sobre estos géneros, Westheide (1967) consideró que eran muy afines entre sí. Por ello, y porque pudo estudiar especies de ambos géneros, la propuesta de la subfamilia se limitó sólo a ellos (Hartmann-Schröder 1971).

Los miembros de esta familia son anélidos de tamaño reducido; y se caracterizan por una importante cefalización por la incorporación al prostomio y peristomio de varios segmentos anteriores, los cuales aportan varios pares de cirros tentaculares a la cabeza, así como por la carencia de cirróforos tanto en los cirros dorsales parapodiales como en los tentaculares. Sus miembros muestran dos patrones de vida, si bien la mayoría de las especies pertenecen a la meiofauna, unas pocas son simbiontes de otros invertebrados, tales como equinodermos, sipúnculos así como otros poliquetos (Salazar-Vallejo *et al*. 2019). La mayoría de las especies se han hallado en aguas someras, y gracias al interés por la fauna intersticial, se conocen muchos aspectos de su alimentación y reproducción.

El cuerpo de los microftálmidos tiene un número reducido de segmentos, si bien esto es un atributo generalizado para la fauna intersticial, lo mismo que algunas adaptaciones para fijarse a los granos de sedimento, o mecanismos especializados para la reproducción (Laubier 1967, Fenchel 1978, Rundell & Leander 2010).

Los microftálmidos tienen una faringe muscular y sin mandíbulas, que raramente evaginan. Las especies de vida libre parecen ser micrófagos microherbívoros o sedimentívoros (Fauchald & Jumars 1979), que digieren los detritos adheridos a los sedimentos, mientras que se ignora la alimentación de las especies simbiontes, y lo mismo puede decirse del tipo de interacción con dichas especies.

Sistemática

La familia contiene 7 géneros y unas 50 especies; no ha habido revisión de todo la familia y algunos géneros con pocas especies se han documentado en otra parte (Salazar-Vallejo *et al*. 2019). A continuación, se presenta una lista cronológica que nos permitirá reconocer el desarrollo del estudio en el grupo. Se pueden separar con la clave anexa.

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Microphthalmus Mecznikow, 1865. Es el género tipo de la familia y contiene el mayor número de especies (unas 40), que por mostrar varios patrones corporales se podría dividir a su vez en distintos géneros. Sus especies, de vida libre, tienen 6 pares de cirros tentaculares, prostomio con antena media y palpos grandes, parápodos todos laterales y los medianos provistos de notosetas.

Hesionides Friedrich, 1937. Contiene una decena de especies y forma un grupo más homogéneo que el anterior. Sus especies son también de vida libre, poseen 3 pares de cirros tentaculares y sus parápodos medianos no tienen notosetas.

Hesionella Hartman, 1939. Monotípico. Su única especie se asocia con el lumbrinérido *Lumbrineris zonata* Johnson, 1901. Tiene 6 pares de cirros tentaculares, su prostomio carece de antena media y los palpos son diminutos; el pigidio carece de cirros anales y la membrana anal está hendida medialmente.

Fridericiella Hartmann-Schröder, 1959 (nombre nuevo para *Hesionella* Friedrich, 1956, por ser sinónimo menor). Monotípico. Semejante a *Microphthalmus* por tener 6 pares de cirros tentaculares, prostomio con antena media y palpos grandes, y parápodos todos laterales, pero difiere porque sus parápodos medianos no tienen notosetas.

Struwela Hartmann-Schröder, 1959. Tiene dos especies, ambas simbiontes de galletas de mar (equinodermos) en el Pacífico oriental tropical. Sus especies se distinguen por presentar 4 pares de cirros tentaculares, carecer de palpos, y llevar grandes falcígeros compuestos en el primer setígero.

Uncopodarke Uchida *in* Uchida, López & Sato, 2019. Monotípico. El nombre se actualizó de la propuesta por Uchida (2004) dado que éste no realizó el necesario deposito del material tipo, lo cual invalida al género. Se asemeja a *Hesionella* por tener 6 pares de cirros tentaculares, prostomio con antena media y palpos diminutos, pero difiere por poseer cirros anales y la membrana anal es continua. La única especie también podría ser simbionte, pero no se documentó como tal.

Westheideius Salazar-Vallejo, de León-González & Carrera-Parra, 2019. Monotípico. La única especie fue descrita como *Microphthalmus* asociada a un sipúnculo del Atlántico noroccidental. Sin embargo, difiere de este género porque sus setígeros anteriores están dirigidos dorsalmente, los neurofalcígeros de esos setígeros tienen láminas masivas, y la membrana anal es convoluta.

Como se anotó arriba, las afinidades entre *Microphthalmus* y *Hesionides* fueron destacadas por Westheide (1965:13-14) e incluían tener un cuerpo delgado, marcada reducción de los elementos sensoriales cefálicos (ojos, órganos nucales), y la presencia de una placa anal. Este autor presentó una clave para separar estos géneros (Westheide 1965:126) y las principales diferencias eran la presencia de ojos en *Microphthalmus*, y su ausencia en *Hesionides*, así como la placa anal entera en el primero, y dividida en el segundo.

Las afinidades entre los Hesionidae y los Microphthalmidae fueron abordadas por distintos autores. Así, Pleijel (1998) y Pleijel & Dahlgren (1998) concluyeron que, aunque *Hesionides* y *Microphthalmus* formaban un grupo monifilético, no pertenecían a los Hesionidae, especialmente porque no tenían una marcada fusión de los segmentos anteriores con el peristomio. Es decir, se distinguen con facilidad dichos segmentos en contraposición a lo que ocurre en los Hesionidae.

Más tarde, Dahlgren *et al.* (2000), combinaron atributos morfológicos y genéticos y reiteraron la conclusión de que estos dos géneros no pertenecían a los Hesionidae, aunque ya no parecían tan afines entre sí ya que *Micropththalmus* surgía como hermano de la familia Pilargidae Saint-Joseph, 1899 y *Hesionides* era basal en los Nereidiformia (Parapar et al. 2004).

Finalmente, Pleijel & Gustavsson (2010) estudiaron la estructura fina de los manubrios setales y hallaron que en crisopetálidos, neréididos y hesiónidos, éstos son compartimentalizados, con diafragmas transversos y por las cámaras longitudinales, mientras que en *Hesionides* y *Microphthalmus,* lo mismo que en sílidos y filodócidos, no hay diafragmas y lucen sólidos. Esto implica que la divergencia entre estos grupos

es antigua y que, en consecuencia, deben considerarse como linajes independientes.

Con las evidencias anteriores, y luego de un análisis cladístico para evaluar las afinidades con otros géneros, se propuso la elevación en rango para la otrora subfamilia siendo ahora reconocida como familia. Por el principio de coordinación del grupo familia del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Art. 36), cuando se hacen cambios de este tipo, el nombre nuevo, o la nueva categoría, debe modificarse el sufijo, pero mantiene el apellido y año de la autora original.

Morfología

Cuerpo. El cuerpo de los microftálmidos es delgado, truncado anteriormente, a veces afilado, acintado, con modificaciones variables del pigidio, por la presencia de una placa anal. Hasta donde se ha estudiado, el número de setígeros es independiente del tamaño corporal y puede usarse, bajo ciertos límites, para separar especies afines.

Cabeza. La cefalización en los microftálmidos es menos marcada que entre los hesiónidos, porque los segmentos se distinguen dorsalmente. El prostomio es angular (Figs 1C, 2A), ovoide (Figs. 1A, I, 2K, P), frecuentemente más ancho que largo (Fig. 2I). El margen anterior lleva generalmente un par de palpos y un par de antenas. Una antena media puede presentarse en la porción centro-posterior del prostomio (Fig. 2P), pero es más frecuente que se inserte hacia el margen posterior (Figs 1G, I, 2A, I).

En la mayoría de los géneros, los palpos son muy similares a las antenas, y sólo en *Hesionella* y en *Uncopodarke* están limitados a unos rebordes diminutos, visibles ventralmente. En *Microphthalmus* (Fig. 2A, I, K, P), en Westheidius (Fig. 2E), y en *Struwela* (Fig 3A), se han documentado un par de ojos en el prostomio. No se han detectado órganos nucales tan complejos como los presentes en los Hesionidae, ya que son hendiduras cortas ciliadas entre el prostomio y el segmento tentacular. En la superficie dorsal del prostomio de *Hesionides gohari,* por ejemplo, puede haber un par de penes; cada uno es una proyección carnosa (Fig. 1G).

Cirros tentaculares. Como ya se mencionó, el número de pares de cirros tentaculares ayuda a separar los géneros de Micropththalmidae. Cinco géneros tienen 6 pares, pero sólo en *Friedericiella, Micropththalmus* y *Westheideius* son de tamaño similar, pero en *Hesionella* y *Uncopodarke* los dorsales son mucho mayores que los ventrales. Los restantes tienen 4 pares como *Struwela*, o 3 como *Hesionides*.

Parápodos y setas. Los parápodos son sesquirrámeos o birrámeos. El notópodo está reducido al cirro dorsal, que es frecuentemente alargado; mientras que el neurópodo está mejor desarrollado. Las setas son similares a lo largo del cuerpo, mientras que en *Hesionella*, *Struwela*, *Uncopodarke* y *Westheideius* las más anteriores, especialmente las neurosetas, se modifican como órganos de anclaje sobre el cuerpo del simbionte (Fig. 3C, E). Las setas pueden ser simples o compuestas; las simples pueden ser capilares lisas, o denticuladas, y a veces hay setas furcadas (Fig. 2O) o con dientes grandes (Fig. 1K).

Las neurosetas compuestas son generalmente falcígeros delicados, uni- o bidentados (Fig. 1E, derecha). No se han documentado branquias en los miembros de la familia. En algunas especies de *Microphthalmus,* algunos setígeros anteriores tienen lóbulos carnosos pareados que son considerados penes. En una especie de *Hesionides,* en setígeros medianos o posteriores puede haber filamentos más o menos rectos que fueron denominados espermatodesmas por Westheide (1970) y quizá sean frecuentes en otras especies, pero no se han documentado todavía.

Pigidio. Está modificado en una placa anal. El ano es frecuentemente terminal, a menudo flanqueado por dos pares de cirros del último segmento aqueto y con dos cirros anales ventrales, habitualmente dehiscentes. Hay variaciones en el desarrollo de la placa anal, si bien a menudo es una proyección entera con margen liso (Figs 1J, 2B, L), éste puede estar crenulado (Fig. 2C, J). Esta placa puede mostrar dos lóbulos laterales separados, foliosos (Fig. 1D, F, H), o girada sobre sí misma, convoluta (Fig. 2F). Estructuras parecidas de fijación también se encuentra en otros grupos intersticiales y se consideran como una convergencia adaptativa.

Claves

La cobertura de las claves es para las especies registradas en el Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996), el Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), incluyendo la costa occidental de Baja California (Hartman 1968). Otros trabajos utilizados van referidos en las claves para las especies. Las claves para las especies en los géneros con más de una especie están en orden alfabético; si el género tiene una única especie, aparecerá en la sección de los géneros. Los taxa marcados con asterisco no se han registrado para las regiones consideradas. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Las ilustraciones presentadas son redibujadas de las usadas en las descripciones originales o en alguna redescripción reciente. En los pies de figura, las vistas se abrevian así: **VD** para vista dorsal, **VL** vista lateral y **VV** vista ventral.

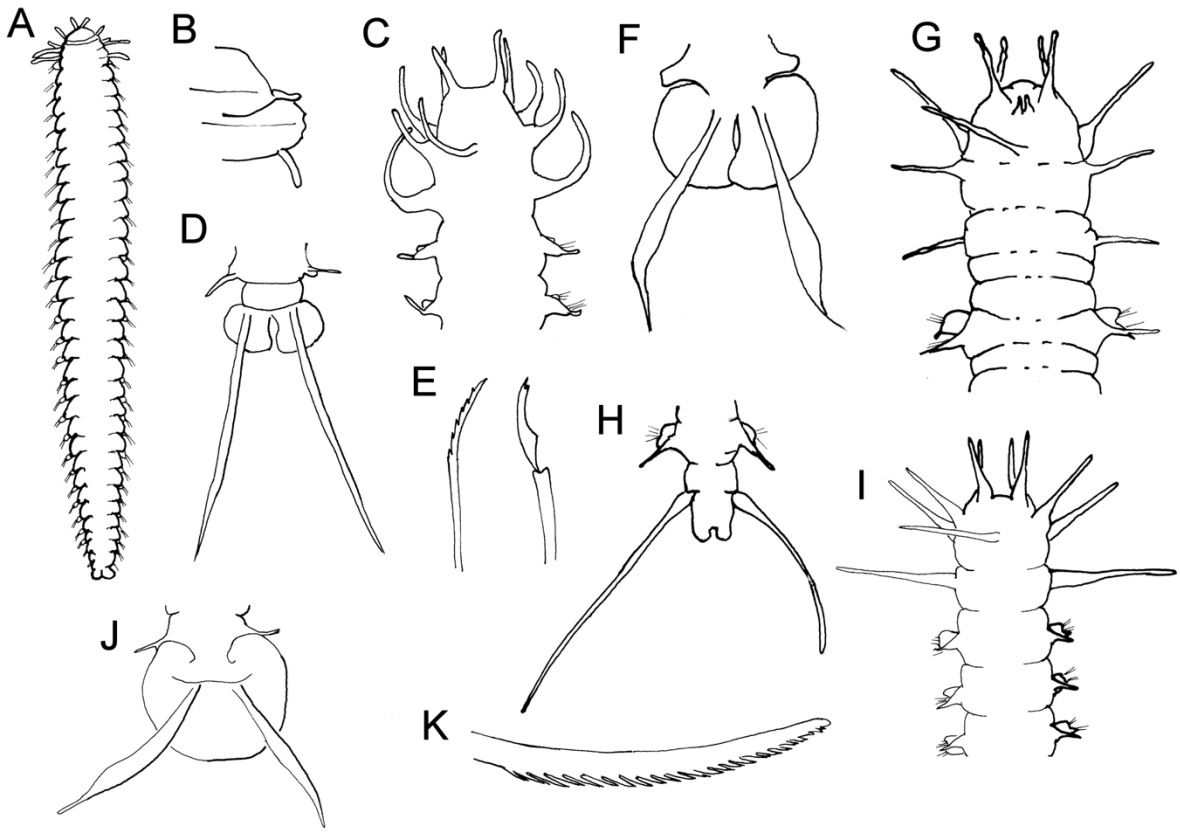


Figura 1. *Hesionella macculochae*: A) Ejemplar completo, VD; B) Parápodo; *Hesionides arenaria*: C) Extremo anterior, VD; D) Extremo posterior, VV; E) Noto- y neuroseta; *H. a. pacifica*: F) Extremo posterior, VV; *H. gohari*: G) Extremo anterior, VD; H) Extremo posterior, VD; *H. unilamellata*: I) Extremo anterior, VD; J) Extremo posterior, VV; K) Notoseta.

Clave para géneros
(modificado de Salazar-Vallejo *et al*. 2019; * no registrados en la región)

1 Con palpos; con 3 o 6 pares de cirros tentaculares **2**
– Sin palpos; con 4 pares de cirros tentaculares; setígero 1 con grandes falcígeros compuestos (Fig. 3A)..... *Struwela* Hartmann-Schröder, 1959

2(1) Con 3 pares de cirros tentaculares (Fig. 1C, G, I); parápodos medianos con notosetas denticuladas ..... *Hesionides* Friedrich, 1937
– Con 6 pares de cirros tentaculares (Fig. 2A, E, P); parápodos medianos sin notosetas denticuladas **3**

3(2) Prostomio con antena media (Fig. 2A, P); palpos grandes **4**
– Prostomio sin antena media (Fig. 1A); palpos diminutos **6**

4(3) Parápodos todos laterales; neurosetas compuestas, si presentes, falcígeros con láminas más largas que anchas; membrana anal foliosa, nunca convoluta **5**
– Parápodos anteriores (setígeros 1–5) dorsolaterales, subsecuentes laterales; neurostas compuestas anteriores con láminas masivas, tan largas como anchas o ligeramente afiladas; membrana anal convoluta (Fig. 2E, F) ..... *Westheideius* Salazar-Vallejo, de León-González & Carrera-Parra, 2019 …… simbionte de sipuncúlidos ..... *W. hamosus* (Westheide, 1982) (G, C)

5(4) Parápodos medianos con notosetas ..... *Microphthalmus* Mecznikow, 1865
– Parápodos medianos sin notosetas …… *Friedericiella* Hartmann-Schröder, 1959 …. Membrana anal entera; cirros anales ensanchados medialmente .... *F. pacifica* (Friedrich, 1956) (P)

6(3) Pigidio con cirros anales; membrana anal con margen continuo .... *Uncopodarke* Uchida *in* Uchida *et al*. 2019*
– Pigidio sin cirros anales; membrana anal con margen hendido medialmente (Fig. 1A)..... *Hesionella* Hartman, 1939 …….. Falcígeros neuropodiales con lámina unidentada y margen serrado (comensal con lumbrinéridos) ..... *H. maccullochae* Hartman, 1939 (B, P)

Claves para especies

Hesionides Friedrich, 1937

1 Pigidio con dos lóbulos reniformes independientes (Fig. 1D, F); notosetas largas con 6 dientes, cortas con 5 dientes **2**
– Pigidio con lamela anal fusionada medialmente, termina en dos proyecciones redondeadas lisas (Fig. 1H); cirros anales basalmente hinchados; notosetas largas con 10 dientes, cortas con 4 dientes ..... *H. gohari* Hartmann-Schröder, 1960 (G, C Q)
– Pigidio con lamela anal totalmente fusionada, margen entero (Fig. 1J); notosetas largas con unos 20 dientes, cortas con 6 dientes ..... *H. unilamellata* Westheide, 1974 (P)

2(1) Cirros anales aguzados homogéneamente, unas 5 veces más largos que los lóbulos anales (Fig. 1D) ..... *H. arenaria* Friedrich, 1937 (G, C; P Q)
– Cirros anales ensanchados medialmente, unas 3 veces más largos que los lóbulos anales (Fig. 1F) ..... *H. a. pacifica* Westheide, 1974 (P)

Microphthalmus Mecznikow, 1865
(Modificada de Uebelacker 1984)

1 Neurosetas simples y compuestas; notosetas aciculares y pectinas **2**
– Neurosetas todas compuestas; membrana anal con margen liso **6**

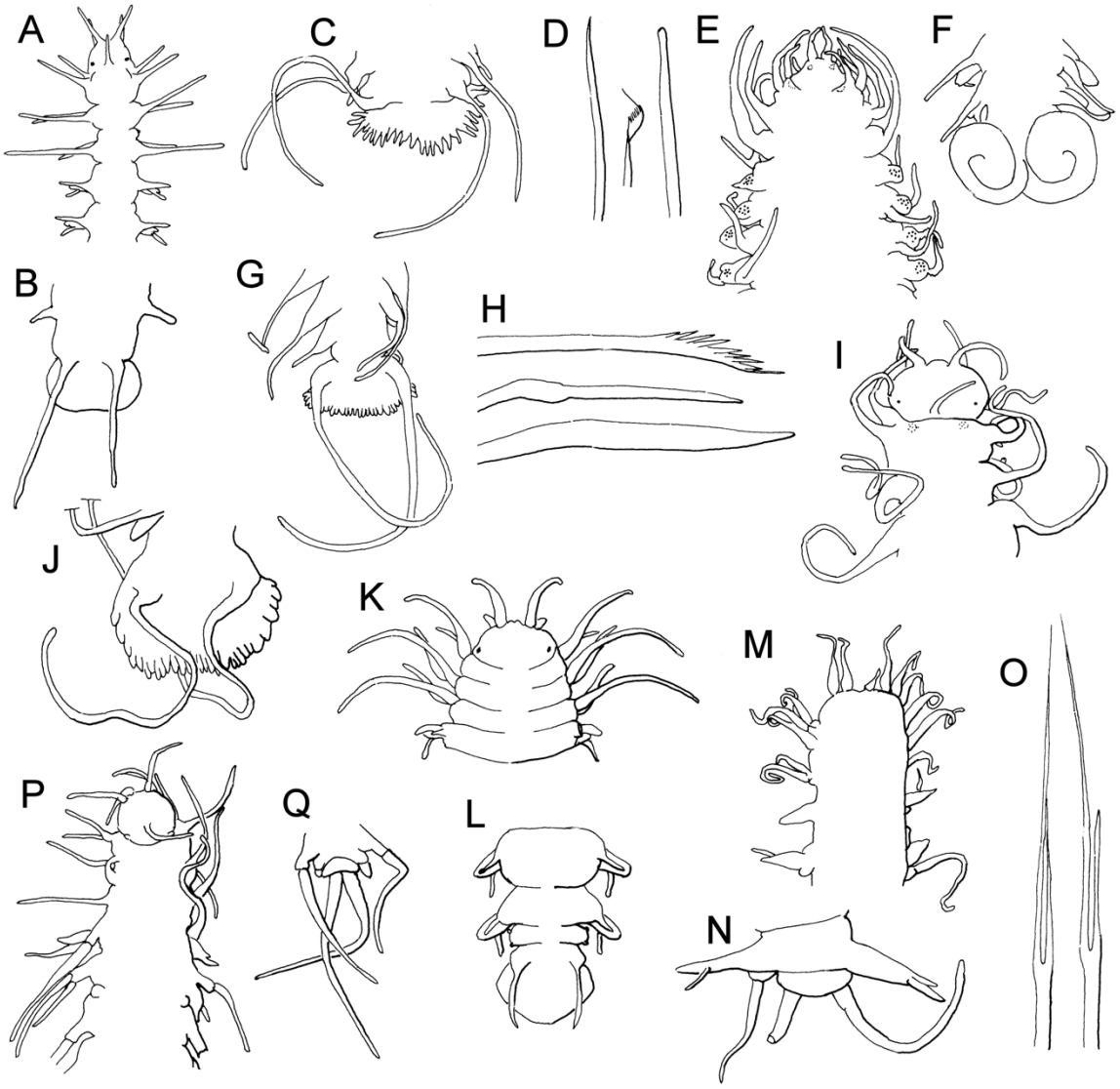


Figura 2. *Microphthalmus arenarius*: A) Extremo anterior, VD; B) Extremo posterior, VV; *M. bermudensis*: C) Extremo posterior, VV; D) Notosetas y notacícula (a la derecha); *Westheideius hamosus*: E) Extremo anterior, VD; F) Extremo posterior, VD; *M. hartmanae*: G) Extremo posterior, VV; H) Notosetas y notacícula (inferior); *Microphthalmus indefatigatus*: I) Extremo anterior, VD; J) Extremo posterior, VV; *M. riojai*: K) Extremo anterior, VD; L) Extremo posterior, VV; *M. stocki*: M) Extremo anterior, VD; N) Extremo posterior, VD; O) Notosetas furcadas; *M.* sp. A: P) Extremo anterior, VD; Q) Extremo posterior, VD.

2(1) Notosetas sólo pectinas **3**
– Notosetas pectinas y aciculares o falcadas **4**
– Notosetas sólo setas furcadas (Fig. 2O); neurosetas todas compuestas; pigidio sin membrana anal (Fig. 2N) ..... *M. stocki* Hartmann-Schröder, 1980 (G, C)

3(2) Dorso con bandas de pigmento; cirros dorsales no rebasan las neurosetas .... *M. sczelkowii* Mecznikow, 1865*
– Dorso con pigmento difuso; cirro dorsal rebasa fácilmente las neurosetas .... *M.* sp C Uebelacker, 1984 (G, C)

4(2) Falcígeros compuestos bidentados; membrana anal con margen truncado, fimbriado ... **5**
– Falcígeros compuestos uni- o bidentados; membrana anal con margen redondeado, fimbriado (Fig. 2J); antena media posterior, sita por detrás de los ojos (Fig. 2I) .... *M. indefatigatus* Westheide, 1974 (P)

5(4) Notosetas aciculares ensanchadas basalmente; notacículas ensanchadas subdistalmente, aguzadas (Fig. 2H)..... *M. hartmanae* Westheide, 1977 (G, C)
– Notosetas aciculares afiladas homogéneamente (Fig. 2D); notacículas aguzadas, romas (Fig. 2D)..... *M. bermudensis* Westheide, 1973 (G, C)

6(1) Sin ocelos (Fig. 2P); membrana anal angosta, menos ancha que el último setígero (Fig. 2Q) ..... *M.* sp A Uebelacker, 1984 (G, C)
– Con ocelos; membrana anal ancha, por lo menos tan ancha como el último setígero **7**

7(6) Membrana anal con margen truncado (Fig. 2B); cirros anales largos, por lo menos dos veces más largos que la membrana anal; con antena media (Fig. 2A) .... *M. arenarius* Westheide, 1973 (G, C)
– Membrana anal con margen proyectado (Fig. 2L); cirros anales cortos, tan largos como la membrana anal; sin antena media (Fig. 2K) ..... *M. riojai* Reish, 1968 (P)

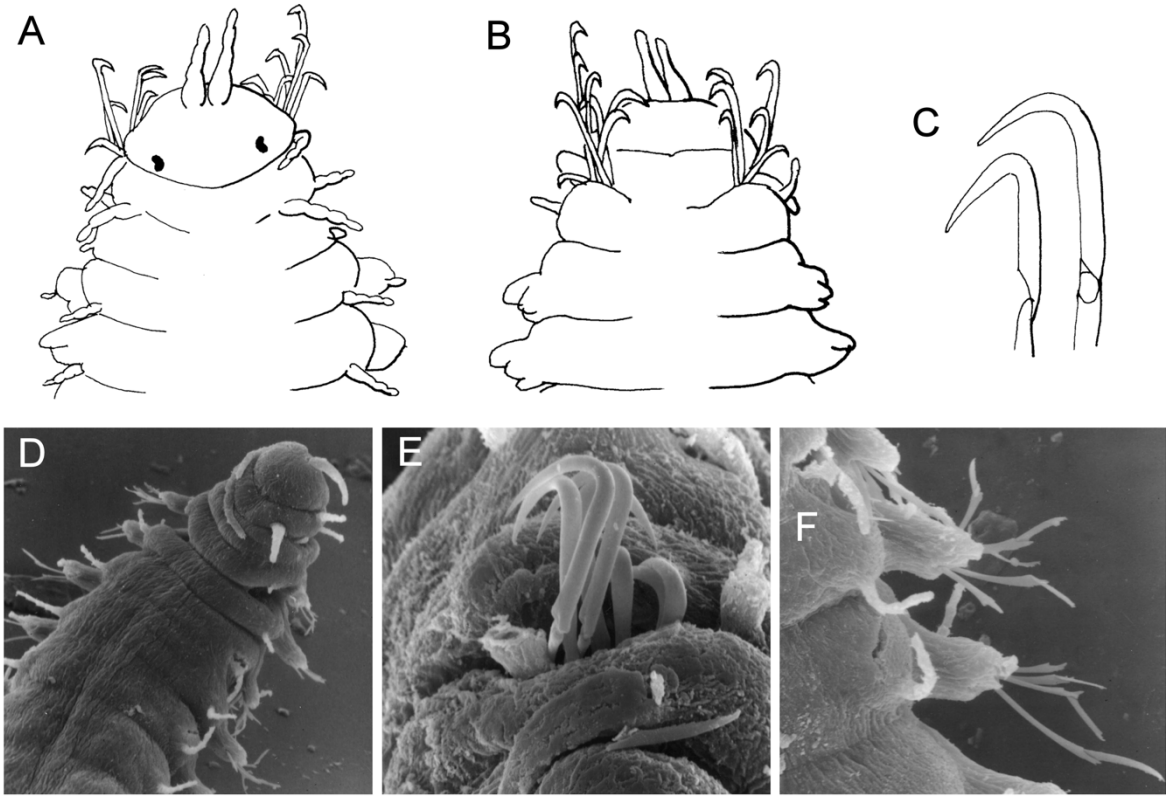


Figura 3. *Struwela nodti:* A) Extremo anterior, VD; B) Mismo, VV; C) Neurofalcígeros del setígero 1); *S. camposi*: D) Extremo anterior, VD; E) Neurofalcígeros del setígero 1; F) Parápodos derechos de los setígeros 4 y 5, VD.

Struwela **Hartmann-Schröder, 1959**
(Modificada de Salazar-Vallejo *et al*. 2019; ambas especies del Pacífico Oriental Tropical)

1 Neurosetas del mismo setígero con láminas notoriamente decrecientes en tamaño ventralmente (Fig. 3F); segmentos medianos sin papilas (simbiontes en *Lanthonia grantii* y *Encope grandis*) .... *S. camposi* Salazar-Vallejo, de León-González & Carrera-Parra, 2019[1] (P)
– Neurosetas con láminas de tamaño similar en el mismo setígero; segmentos medianos con papilas (simbiontes en *Lanthonia longifissa*) **.....** *S. noodti* Hartmann-Schröder, 1959 (P)

1) Análisis ecológico en Campos *et al*. 2009.

Estudios futuros

Esperamos que habrá mayor interés sobre las especies con organismos de menor tamaño, muchos de la meiofauna y otros tantos asociados a otros invertebrados, conforme se incremente el estudio de ese tipo de ambientes o relaciones. Estamos seguros que aumentará el número de especies conocidas. En particular, es recomendable que los estudios sean integrales e incorporen métodos moleculares para la caracterización de las especies conocidas, así como las indescritas, de modo que siga mejorándose el conocimiento del grupo.

Agradecimientos

La primera edición de esta contribución estuvo en el capítulo de los Hesionidae. Para llegar a buen término, la colaboración desinteresada de colegas de varias instituciones o museos fueron fundamentales. Del mismo modo, nuestros colegas de ECOSUR hicieron todo lo que pudieron para facilitar la conclusión de este trabajo. La cuidadosa lectura por María Ana Tovar Hernández, Harlan K. Dean y Tulio Fabio Villalobos mejoró la calidad del texto y de las ilustraciones. Esa contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). Esta contribución fue mejorada por la lectura crítica de los Drs. Juan Moreira y Julio Parapar. La nueva edición de este capítulo se impulsó por el proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Campos E, de Campos AR & de León-González JA. 2009. Diversity and ecological remarks of ectocommensals and ectoparasites (Annelida, Crustacea, Molllusca) of echinoids (Echinoidea: Mellitidae) in the Sea of Cortez, Mexico. Parasitol Res 105:479–487.

Dahlgren TG, Lundberg J, Pleijel F & Sundberg P. 2000. Morphological and molecular evidence of the phylogeny of nereidiform polychaetes (Annelida). J Zool Syst Evol Res 38:249-253.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Ann Rev Oceanogr Mar Biol 17:193–284.

Fenchel TM. 1978. The Ecology of micro- and meiobenthos. Ann Rev Ecol Syst 9:99-121.

Friedrich H. 1937. Polychaetenstudien, I-III. Kiel Meeresf 1:343–351.

Friedrich H. 1956. Mitteilungen über neue und wenig bekannte Polychaeten aus Mittel-und Südamerika. Senckenberg Biol 37:57–68.

Hartman O. 1939. New species of polychaetous annelids from Southern California. Allan Hancock Pac Exped 7:159–171.

Hartman O. 1968. Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, 828 pp.

Hartmann-Schröder G. 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gabietes von El Salvador. Beitr neotrop Fauna 1:69–183.

Hartmann-Schröder G. 1960. Polychaeten aus dem Roten Meer. Kiel Meeresf 16:69–125.

Hartmann-Schröder G. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Tierw Deutschl 58:1–594.

Hartmann-Schröder G. 1980. Amsterdam Expeditions to the West Indian Islands, Report 9. Die Polychaeten der Amsterdam-Expeditionen nach Westindien. Bijdr Dierk 50:387–401.

Laubier L. 1967. Adaptations chez les annelides polychetes interstitielles. Ann. Biol. 6:1-16.

Mecznikow E. 1865. Beiträge zur Kenntniss der Chaetopoden. Z wiss Zool 15:328–341, Pls 24, 25.

Parapar J, Besteiro C & Moreira J. 2004. Familia Hesionidae. Fauna Ibérica 25:210–267.

Pleijel F. 1998. Phylogeny and classification of Hesionidae (Polychaeta). Zool Scripta 27:89–163.

Pleijel F & Dahlgren T. 1998. Position and delineation of Chrysopetalidae and Hesionidae (Annelida, Polychaeta, Phyllodocida). Cladistics 14:129–150.

Pleijel F & Gustavsson L. 2010. Chambered chaetae in nereidiform polychaetes (Annelida). Zoomorphology 129:93–98.

Reish DJ. 1968. A biological survey of Bahía de los Angeles, Gulf of California, Mexico, 2. Benthic polychaetous annelids. Trans San Diego Soc Nat Hist 15(7):67-106.

Rundell RJ & Leander BS. 2010. Masters of miniaturization: Convergent evolution among interstitial eukaryotes. BioEssays 32:430-437.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, serie Zool, UNAM 67:11-50.

Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Carrera-Parra LF. 2019. Phylogeny of Microphthalminae Hartmann-Schröder, 1971, and revision of *Hesionella* Hartman, 1939, and *Struwela* Hartmann-Schröder, 1959 (Annelida, Errantia). PeerJ 7:e7723, 35 pp.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, serie Zool, UNAM 75:9-97.

Salazar-Vallejo SI & Rizzo AE. 2009. Hesionidae Grube, 1850 y hesionoideos; pp 227-243 *In:* de León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo y V Solís-Weiss (Eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 737 pp

Uchida H. 2004. Hesionidae (Annelida, Polichaeta (sic)) from Japan, 1. Kuroshio Biosphere 1:27–92.

Uchida H, López E & Sato M. 2019.. New Hesionidae (Annelida) from Japan: Unavailable names introduced by Uchida (2004) revisited, with reestablishment of their availability. Species Div 24:69–95.

Uebelacker JM. 1984. Family Hesionidae Sars, 1862. *In*: Uebelacker JM & PG Johnson (eds), Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor, Mobile, 7 vols, pp 28.1–28.39.

Westheide W. 1967. Monographie der Gattungen *Hesionides* Friedrich und *Microphthalmus* Mecznikow (Polychaeta, Hesionidae): Ein Beitrag zur Organisation und Biologie psammobionter Polychaeten. Z Morphol Tiere 61:1–159.

Westheide W. 1970. Zur Organisation, Biologie und Ökologie des interstitiellen Polychaeten *Hesionides gohari* Hartmann-Schröder (Hesionidae). Mikrofauna Meeresb 3:1–37.

Westheide W. 1973. Zwei neue Interstielle Microphthalmus Arten (Polychaeta) von der Bermudas. Milkr Meeresb 14:241–252.

Westheide W. 1974. Interstitielle fauna von Galapagos, 11. Pisionidae, Hesionidae, Pilargidae, Syllidae (Polychaeta). Mikr Meeresb 44:193–338.

Westheide W. 1977. Phylogenetic systematics of the genus *Microphthalmus* (Hesionidae) together with a description of *M. hartmanae* n. sp. *In* Reish DJ, Fauchald K (Eds), Essays on the Polychaetous Annelids in Memory of Dr Olga Hartman, Allan Hancock Found, Los Angeles, pp 103–114.

Westheide W. 1982. *Microphthalmus hamosus* sp. n. (Polychaeta, Hesionidae), an example of evolution leading from the interstitial fauna to a macrofaunal interspecific relationship. Zool Scripta 11:189–193.

32. Nephtyidae Grube, 1850

Pablo Hernández-Alcántara, Vivianne Solís-Weiss
& Juan Pérez Torrijos

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
(pabloh@cmarl.unam.mx; solisw@cmarl.unam.mx)

Introducción

Los néftidos se encuentran entre los poliquetos marinos más comunes y conspicuos en fondos blandos. Son gusanos largos, con la región anterior del cuerpo cilíndrica, y la región medio-posterior aplanada y delgada, rectangular en corte transversal. Las especies más pequeñas miden menos de 10 mm en estado adulto; mientras que las más grandes llegan a alcanzar tallas de 20 cm de largo y 1 cm de ancho (Hilbig 1994). El cuerpo de estos poliquetos usualmente no registra patrones de coloración, aunque algunas pigmentaciones café obscuro o verde pueden presentarse sobre el prostomio y algunos segmentos anteriores (Fig. 3A–D). La característica más importante de esta familia es la presencia de branquias interramales a lo largo del cuerpo, aunque pueden estar reducidas o incluso ausentes como en algunos *Micronephtys* (Fig. 1D). Este carácter morfológico junto con la presencia de un solo cirro pigidial mediano son las únicas evidencias de la monofilia de la familia (Fauchald & Rouse 1997, Ravara *et al*. 2019).

Los néftidos están ampliamente distribuidos en los mares del mundo, siendo típicos habitantes de sedimentos arenosos a areno-lodosos (Pettibone 1982). Su distribución batimétrica también es amplia, son frecuentes en profundidades menores a 100 m, pero existen algunas especies abisales. Son nadadores y excavadores, ayudados por su fuerte probóscide eversible, pero no viven permanentemente en las galerías que construyen. Son considerados carnívoros activos de sub-superficie, aunque algunas especies, como *Nephtys incisa* Malmgren, 1865 y *N. cornuta* Berkeley & Berkeley, 1945, son consumidoras de depósito de superficie no selectivas (Jumars *et al*. 2015).

Los sexos se encuentran separados, los gametos son liberados en la columna de agua y después de la fertilización se desarrolla una larva planctónica. La metamorfosis se lleva a cabo en el sedimento (Noyes 1980). No hay datos precisos sobre su desarrollo larval hacia una metatrocófora, debido a la dificultad de mantener las larvas en el laboratorio, aunque se han encontrado frecuentemente larvas en muestras de plancton (Garwood & Olive 1981).

Sistemática

A nivel mundial se han registrado alrededor de 140 especies de néftidos incluidas en cuatro géneros (Franco & Rizzo 2016), la mayoría de ellas pertenecientes a *Nephtys* Cuvier, 1817 (68 especies) (Fig. 1C) y *Aglaophamus* Kinberg, 1865 (53 especies) (Fig. 1F), ya que *Inermonephtys* Fauchald, 1968 (8 especies) (Fig. 1A) y *Micronephthys* Friedrich, 1939 (8 especies) (Fig. 1B) son claramente menos diversos (Read & Fauchald 2019). La mayoría de las especies actualmente válidas fueron descritas en el siglo XIX y principios del XX, principalmente por Oersted (1842, 1843), Malmgren (1865), Ehlers (1868), Malm (1874), Théel (1879), Michaelsen (1896) y McIntosh (1900, 1908).

El nombre de la familia Nephtyidae fue introducido inicialmente por Grube (1850) como Nephthydea, a pesar de que el registro más antiguo de una especie de néftido fue realizado por Linnaeus (1758) en su "Systema Naturae", sin embargo, ésta fue incluida dentro del género *Nereis* siendo posteriormente transferida por Cuvier (1817) al nuevo género *Nephtys*. Las primeras dos especies asignadas directamente a esta familia fueron descritas en el Atlántico norte, *Nephtys ciliata* (O. F. Müller, 1789) y *N. caeca* (Fabricius, 1780). Muchos años después, Kinberg (1865) estableció el género *Aglaophamus* para incluir a los néftidos con setas liradas, y el género *Aglaopheme* que se caracterizaba por los detalles morfológicos de las mandíbulas, sin embargo, éste último género

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

fue posteriormente sinonimizado con *Aglaophamus*. Friedrich (1939) estableció el género *Micronephthys* que se caracteriza por presentar la branquia interramal muy reducida e incluso estar ausente, y lóbulos parapodiales reducidos. Fauchald (1968) identificó dos especies de néftidos de Vietnam, que se caracterizaban por presentar un solo par de antenas y la ausencia de papilas en la faringe, por lo que decidió erigir un nuevo género, *Inermonephtys*.

Posteriormente, Imajima & Takeda (1987) erigieron un nuevo género a partir de una de las especies descritas por Hartman en 1950, *Dentinephtys glabra* (la única especie descrita para este género), que se caracteriza por poseer un trépano con dientes quitinosos largos situados en la parte interna de la probóscide. Sin embargo, Ravara *et al*. (2010b), a pesar de no contar con especímenes para análisis moleculares, sinonimizaron *Dentinephtys* con *Nephtys* al considerar que las características morfológicas de este género están anidadas en el grupo *Nephtys*, ya que la única distinción es la presencia del trépano con dientes en la probóscide. Estos autores a su vez, describieron otro nuevo género *Bipalponephtys* Ravara *et al*., 2010b e incluyeron a tres especies, que se diferencian de los otros néftidos por tener un par de palpos ventrales bífidos. Sin embargo, Dnestrovskaya & Jirkov (2010) lo consideraron un sinónimo junior de *Micronephtys* al estimar que todos los caracteres que se proponen como diagnósticos de *Bipalponephtys* son los mismos que caracterizan a la especie tipo de *Micronephtys*, *M. minuta* (Théel, 1879). Es evidente que la validez de los géneros *Dentinephtys* y *Bipalponephtys* ha estado sujeto a discusión (Ravara 2011; Jirkov & Dnestrovskaya 2012), por lo que, hasta ahora, se mantiene la propuesta de ser sinónimos de *Nephtys* y *Micronephtys*, respectivamente (Read & Fauchald 2019), hasta que estudios más detallados aclaren plenamente su *status* taxonómico.

Morfología

Prostomio y Peristomio. El prostomio es de forma cuadrangular a pentagonal, aunque en algunas especies puede ser circular y con el margen anterior espatulado como en *Nephtys eugeniae* Fauchald, 1972. Con excepción de las especies del género *Inermonephtys* (Fig. 1A), que no presentan antenas, los néftidos poseen un par de antenas cortas, cónicas o cirriformes, insertadas en las esquinas anteriores del prostomio, y un par de palpos en posición ventrolateral, cerca o posterior a las antenas (Fig. 1B, H). Un par de órganos nucales ciliados se presentan en la esquina posterior del prostomio, cuando se encuentran evertidos parecen un par de papilas redondeadas (Fig. 1H), pero cuando están retraídos parecen surcos o ranuras; en *Inermonephtys inermis* son largos y cirriformes (Fig. 1A). Algunas especies, en etapas juveniles, pueden tener un par de ojos subdermales (Fig. 3F), pero en muy pocas especies se presentan en etapas adultas; otras especies pueden presentar uno o más pares de ojos sobre la superficie del prostomio (Fig. 3E).

El peristomio es indistinguible, la boca se encuentra rodeada por los primeros segmentos. La probóscide es eversible, larga y cilíndrica. El margen anterior está rodeado por un anillo con hasta 22 papilas bífidas largas, basalmente fusionadas; la región subterminal está cubierta por varias hileras cada una portando un número variable de pequeñas papilas cónicas a cirriformes; algunas especies tienen una o dos papilas mediodorsales largas y una papila medioventral, ubicadas entre la hilera de papilas subterminales y el anillo de papilas terminales (Fig. 1C, F). La disposición de las papilas y la presencia o ausencia de una papila mediodorsal única tienen importancia taxonómica. La región proximal es generalmente lisa, aunque puede estar cubierta por estructuras muy pequeñas en forma de verrugas. En *Inermonephtys,* la probóscide no porta papilas. Internamente, la probóscide porta un par de maxilas laterales, que pueden ser cónicas (*Aglaophamus*, *Bipalponephtys*, *Micronephthys* y *Nephtys*) o fusiformes (*Inermonephtys*) sin embargo, estas estructuras solo se pueden ver a través de disección; un par de placas denticuladas también puede estar presente (*Nephtys glabra* (Imajima & Takeda, 1987)). La especie *Nephtys glabra* Hartman, 1950 porta un trépano de dientes quitinosos largos en la parte interna de la probóscide.

Parápodos. Los parápodos del primer segmento generalmente están orientados hacia el frente y son ligeramente reducidos, sobre todo el notópodo (Fig. 2A, B), que puede presentar un cirro tentacular alargado. Los siguientes segmentos son similares en forma, excepto por los cambios en sus proporciones. El notópodo y neurópodo son delgados, alargados y considerablemente

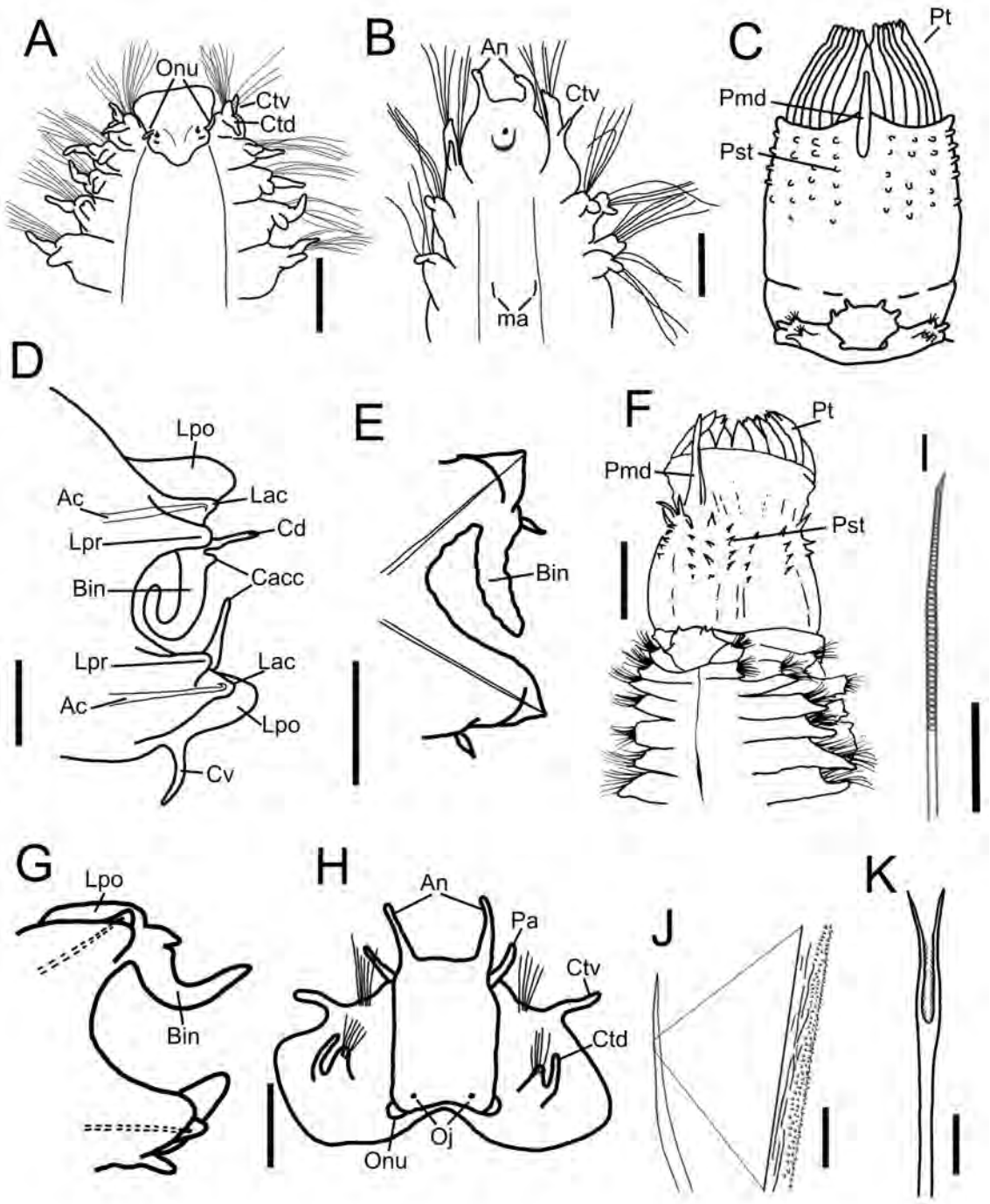


Figura 1. A) *Inermonephtys inermis*, región anterior, VD; B) *Micronephthys minuta*, región anterior, VD; C) *Nephtys incisa*, probóscide y prostomio, VD; D) *Aglaophamus verrilli*, setígero medio; E) *Micronephthys cornuta*, setígero medio; F) *Aglaophamus longicirrata*, región anterior, probóscide evertida, VD; G) *Nephtys incisa*, setígero 20; H) *Aglaophamus verrilli*, prostomio, VD; I) *A. foliosa*, seta tabicada, J) seta aserrada y detalles del margen; K) *I. inermis*, seta lirada. (Abreviaturas: Ac= acícula; An= antena; Bin= branquia interramal; Cacc= cirro accesorio; Cd= cirro dorsal; Ctd= cirro tentacular dorsal; Ctv= cirro tentacular ventral; Cv= cirroventral; Lac= lóbulo acicular; Lpo= lóbulo postsetal; Lpr= lóbulo presetal; ma= maxila lateral; Oj= ojo; Onu= órgano nucal; Pa= palpo; Pmd= papila mediodorsal; Pst= papila subterminal; Pt= papila terminal; VD= vista dorsal). Escala: A= 0.25 mm; B= 0.2 mm; C, G= sin escala; D= 0.25 mm; E= 0.4 mm; F= 1 mm; H= 0.05 mm; I= 10 µm; J= 2 µm; K= 0.025 mm. Modificados de: A, B, C, D, G, H y K de Taylor (1984); E de Berkeley & Berkeley, 1945; F de Pérez-Torrijos *et al*. (2009); I y J de Pérez-Torrijos *et al*. (2009).

separados entre sí, ambas ramas presentan una acícula que se proyecta sobre el lóbulo acicular (Fig. 1D, E) que puede ser cónico, redondeado, bilobulado o con una pequeña incisión (especies del género *Inermonephtys* pueden tener más de una acícula por rama en los parápodos anteriores y medios).

Una serie de cilios está presente en parches o en forma continua a lo largo del espacio interramal. La forma de los lóbulos acicular, pre- y postsetales son de gran importancia taxonómica para la determinación de las especies, para ello, es preferible examinar los parápodos de la región media del cuerpo ya que se encuentran mejor desarrollados; los de la región posterior tienden a volverse cónicos.

En posición anterior y posterior al lóbulo acicular, se encuentran los lóbulos pre- y postsetales; el presetal generalmente es más corto que el lóbulo acicular, con el margen redondeado, mientras que el postsetal es usualmente mucho más largo que el lóbulo acicular, al menos en la región media del cuerpo (Fig. 1D).

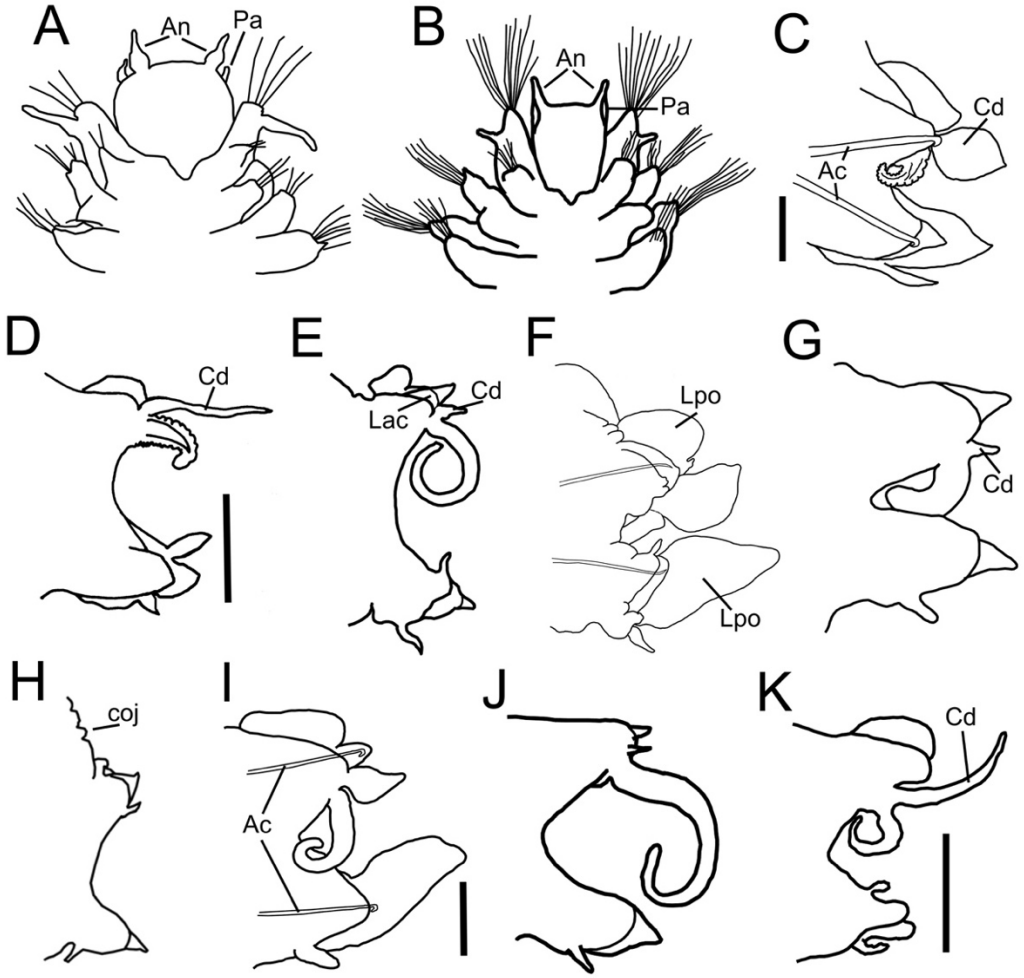


Figura 2. A) *Aglaophamus eugeniae*, región anterior, VD; B) *A. paucilamellata*, región anterior, VD; C) *A. foliosa*, setígero 30; D) *A. longicirrata*, setígero 23; E) *A. erectans*, setígero medio; F) *A. dibranchis*, setígero 24; G) *A. paucilamellata*, setígero 30; H) *A. surrufa*, setígero 11; I) *A. circinata*, setígero medio; J) *A. eugeniae*, setígero 18; K) *A. tabogensis*, setígero 25. (Abreviaturas: Ac= acícula; An= antena; Cd= cirro dorsal; coj= cojinetes; Lac= lóbulo acicular; Lpo= lóbulo postsetal; Pa= palpo; VD= vista dorsal). Escala: A, B= 50X; C= 20 µm; D= 0.5 mm; E= 86X; F= 21X; G= 50X; H, J= 25X; I= 0.4 mm; K= 1 mm. Modificados de: A, B, G, H y J de Fauchald (1972); C y D de Pérez-Torrijos *et al*. (2009); E de Hartman (1950); F de Hartman (1953); I de Pettibone (1963); K de Monro (1933).

En *Micronephthys* los lóbulos son rudimentarios (Fig. 1E). En el margen inferior del lóbulo postsetal notopodial se encuentra el cirro dorsal, el cual puede variar en forma (cirriforme, digitiforme, o folioso) y tamaño, dependiendo de la especie (Fig. 2D, E, I, K). El cirro ventral generalmente es más largo que el cirro dorsal. En algunas especies pueden presentarse uno o dos pequeños cirros accesorios digitiformes en el margen superior del neurópodo (Fig. 3K).

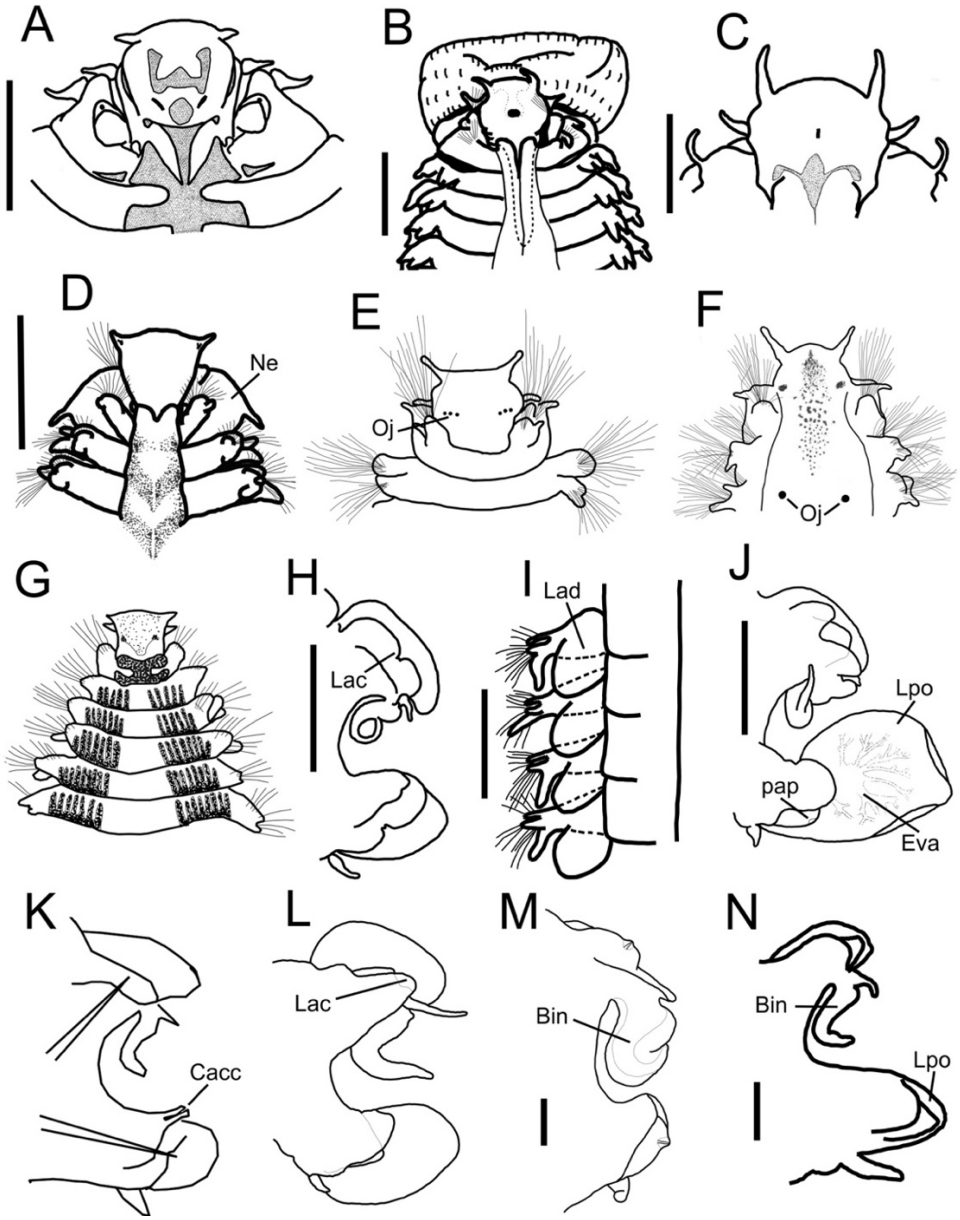


Figura 3. A) *Nephtys caecoides*, región anterior, VD; B) *N. simoni*, región anterior, VD; C) *N. californiensis*, región anterior, VD; D) *N. bucera*, región anterior, VD; E) *N. brevibranchis*, región anterior, VD; F) *N. oculata*, región anterior, VD; G) *N. ferruginea*, región anterior, VD; H) *N. caecoides*, setígero 25;I) *N. squamosa*, setígeros medios; J) *N. assimilis*, setígero 40; K) *N. bilobatus*, setígero 20; L) *N. panamensis*, setígero 25; M) *N. paradoxa*, setígero 29; N) *N. simoni*, setígero medio. (Abreviaturas: Bin= branquia interramal; Cacc= cirro accesorio; Eva= estructura vascular; Lac= lóbulo acicular; Lad= lamela dorsal; Lpo= lóbulo postsetal; Ne= neurópodo; Oj= ojo; Pap= papila; VD= vista dorsal). Escala: A, B, C, I, J= 1mm; D, H= 0.5 mm; E, F= sin escala; G, L= 31X; K= 44X; M, N= 0.2 mm. Modificados de: A, H y C de Hartman (1938); B, D I y N de Taylor (1984); E y F de Hartmann-Scröder (1959); G y L de Hartman (1940); J y M de Ravara *et al*. (2010a); K de Kudenov (1975).

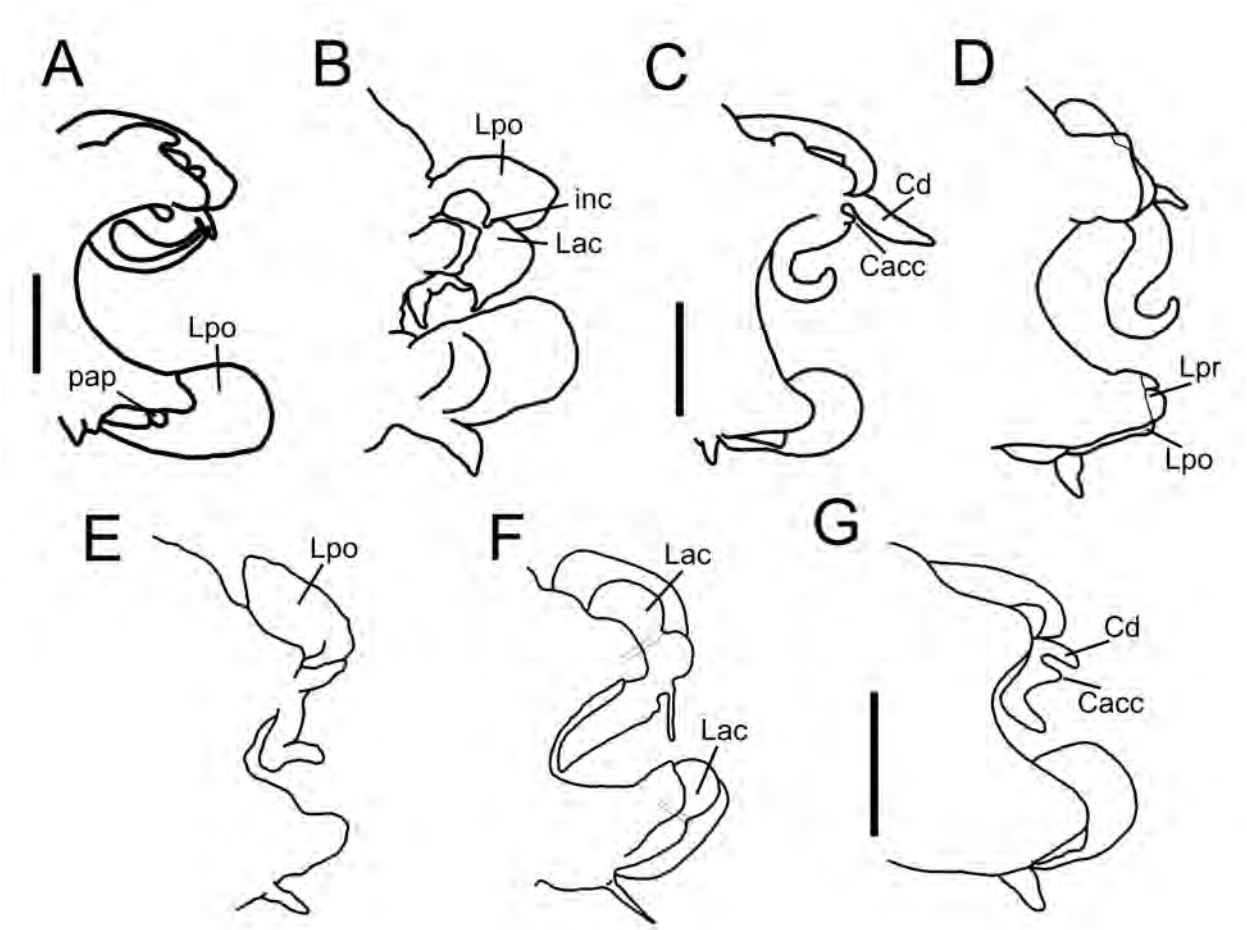


Figura 4. A) *Nephtys hombergii*, setígero 40; B) *N. assignis*, setígero 48; C) *N. cryptomma*, setígero 70; D) *N. furcifera*, setígero 10; E) *N. phyllocirra*, setígero medio; F) *N. ferruginea*, setígero 20; G) *N. picta*, setígero medio. (Abreviaturas: Cacc= cirro accesorio; Cd= cirro dorsal; inc= incisión; Lac= lóbulo acicular; Lpo= lóbulo postsetal; Lpr= lóbulo presetal; pap= papila). Escala: A= 1mm; B= 30X; C= 0.5 mm; D, E= sin escala; F= 31X; G= 0.4 mm. Modificados de: A de Ravara *et al*. (2010a); B de Hartman (1950); C de Harper (1986); D de Hartmann-Schröder (1959); E de Ehlers (1887); F de Hartman (1940); G de Taylor (1984).

Excepto por algunas especies de *Micronephthys*, donde están ausentes, la característica más importante que distingue a la familia es la presencia de branquias interramales ubicadas por debajo de los cirros dorsales (Fig. 1D); se presentan en casi la totalidad del cuerpo, a partir de los setígeros 2 al 12 hasta alrededor de 10–20 segmentos antes del pigidio. Su forma generalmente es curvada: involuta si se curva hacia dentro (Fig. 1D, 2D, E, G, I–K), o recurvada si se curva hacia fuera (Fig. 3H, K–N); en algunas especies puede ser foliosa o casi recta, muy gruesa o cirriforme y delgada; un pequeño cirro accesorio puede estar presente dorsalmente a la base de la branquia, bajo el cirro notopodial (Fig. 1D).

Setas. Las setas son simples y forman densos fascículos en posición pre- y postacicular. Las preaciculares son cortas, rígidas, usualmente con barras transversales internas (setas tabicadas) (Fig. 1I), que son reemplazadas por capilares lisas en los parápodos posteriores, como en algunas especies de *Nephtys*. Las setas postaciculares son generalmente más largas e incluyen capilares lisas, espinulosas (finas aserraciones en vista lateral) (Fig. 1J) o espinosas (aserraciones gruesas). Los géneros *Aglaophamus*, *Inermonephtys* y *Micronephthys* generalmente presentan, además, setas liradas (Fig. 1K). En términos generales, la acícula es de color ámbar claro, rectas y con una punta fina, aunque en ocasiones tienen la punta en

forma de gancho (Fig. 1D). En algunas especies la punta distal de la acícula emerge del lóbulo acicular.

Pigidio. El pigidio es pequeño, delgado, con un anillo que rodea al ano terminal. El ano está ligeramente dirigido hacia la parte dorsal por la presencia de un solo cirro anal filiforme, localizado en posición ventral.

Particularmente, en las costas de América tropical se han registrado 39 especies pertenecientes a cuatro géneros: *Nephtys* (23 especies), *Aglaophamus* (13 especies), *Micronephthys* (2 especies) e *Inermonephtys* (1 especie). El golfo de California es la región marina donde se han registrado más especies de néftidos con 18, seguida del Pacífico este tropical (10 especies) y la costa occidental de Baja California (8 especies). Por su parte, en el golfo de México se han registrado 8 especies, mientras que 10 especies se han recolectado en el resto del Atlántico oeste tropical (Tabla 1). Una característica importante de la distribución de esta familia en las costas de América tropical es que casi la mitad de las especies (19 especies; 48.7%) fueron originalmente descritas en esta región marina, es decir, tienen su localidad tipo en estos mares americanos (Hernández-Alcántara *et al*. 2008; Read & Fauchald 2019).

Los principales caracteres morfológicos distintivos de las especies de néftidos, que fueron utilizados en la elaboración de la clave taxonómica presentada en este capítulo, son: el setígero donde aparece la primera branquia, la forma de las branquias interramales, las características de los parápodos (forma y tamaño de los lóbulos aciculares y los lóbulos pre- y postsetales) (Fig. 1D), características de las setas (Fig. 1I, J) y la estructura de la probóscide (Fig. 1C, F), cuya disección no siempre es necesaria, a menos que se requiera corroborar la identificación (Ravara *et al*. 2010a). En general, las características parapodiales presentadas en la descripción de las especies están basadas en los parápodos de los segmentos medios y la nomenclatura de sus estructuras se presenta en la figura 1D, por lo que fue utilizada como referencia constante en la clave taxonómica al definir las estructuras parapodiales. Las pequeñas mandíbulas subterminales y los dientes regularmente no son utilizados como característica taxonómica para distinguir las especies ya que existen suficientes estructuras morfológicas que permiten su discriminación, como es el caso de las papilas terminales y subterminales presentes en la probóscide (Lovell 1997, Pérez-Torrijos *et al*. 2009) (Fig. 1C, F), por el contrario, las pequeñas mandíbulas y dientes sólo se pueden observar al hacer la disección de la probóscide.

Con el fin de orientar al usuario sobre la distribución geográfica de las especies de néftidos y facilitar su identificación en las diferentes regiones de América tropical, se anexó la información sobre la presencia de cada especie en las cuatro grandes áreas marinas consideradas en este estudio: Costa occidental de Baja California (B), Pacífico oriental tropical, incluyendo el golfo de California (P), golfo de México (G) y el Caribe (C). Los registros considerados con una distribución cuestionable son indicados con una Q.

Clave a géneros

1 Prostomio sin antenas, sólo palpos; faringe lisa (sin papilas); órganos nucales digitiformes (Fig. 1A) …… *Inermonephtys* Fauchald, 1968 …….. Prostomio con dos pares de ojos ..... *I. inermis* (Ehlers, 1887) (P, G, C)

– Prostomio con antenas y palpos; probóscide con papilas (Fig. 1C, F); órganos nucales redondeados **2**

2(1) Branquias interramales bien desarrolladas, recurvadas (curvadas hacia fuera) o involutas (curvadas hacia adentro); al menos lamelas postsetales bien desarrolladas **3**

– Branquias interramales presentes en pocos setígeros o ausentes, casi rectas; lamelas pre- y postsetales rudimentarias (Fig. 1E) ..... *Micronephthys* Friedrich, 1939[1]

3(2) Branquias interramales involutas (Fig. 1D) ..... *Aglaophamus* Kinberg, 1865
– Branquias interramales recurvadas (Fig. 1G) ..... *Nephtys* Cuvier, 1817

Comentarios

1) El género *Micronephthys* puedes ser considerado intermedio entre *Aglaophamus* y *Nephtys*, pero es necesaria una revisión detallada para separar este complejo genérico (Dnestrovskaya & Jirkov 2010). Sin embargo, *Micronephthys* no solo se caracteriza por la reducción en el tamaño de sus branquias, también por su reducido número de segmentos, ya que según las observaciones de Dnestrovskaya & Jirkov (2010), los juveniles de *Aglaophamus* y *Nephtys* tienen mucho más segmentos (el doble o más) que ejemplares de *Micronephthys* del mismo tamaño.

Clave a especies
Aglaophamus **Kinberg, 1865**

1 Con un cirro accesorio en el margen superior del neurópodo (Fig. 1D) **2**
– Sin cirro neuropodial accesorio (Fig. 2I–K) **9**

2(1) Branquia interramal a partir del setígero 4 ..... **3**
– Branquia interramal a partir del setígero 5 o posterior **6**

3(2) Cirro dorsal dos veces más largo que la branquia interramal (Fig. 2D); probóscide con dos papilas medio-dorsales, con 16 hileras, cada una con 3–7 de papilas subterminales (Fig. 1F) ..... *Aglaophamus longicirrata* Pérez-Torrijos, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2009 (P)
– Cirro dorsal más corto que la longitud de la branquia interramal (Fig. 2 G) **4**

4(3) Lóbulos postsetales notopodiales y neuropodiales bien desarrollados (Fig. 2F); lóbulo postsetal notopodial bífido; 14 hileras de papilas subterminales .... *A. virginis* (Kinberg, 1865)[1] (C, Q)
– Lamelas postsetales notopodiales y neuropodiales poco desarrolladas; lóbulo postsetal notopodial entero (Fig. 1D) **5**

5(4) Probóscide con 14 hileras, cada una con 7–8 papilas subterminales .... *A. dibranchis* (Grube, 1878) (P, C)
– Probóscide con 16 hileras, cada una con 4–6 papilas subterminales .... *A juvenalis* (Kinberg, 1865)[2] (C)

6(2) Prostomio con un par de ojos pequeños en la región posterior (Fig. 1H); branquias interramales a partir del setígero 5–8 (Fig. 1D); probóscide con 22 hileras, cada una con 3–9 papilas subterminales ..... *A. verrilli* (McIntosh, 1885)[3] (B, P, G, C)
– Prostomio sin ojos; branquias interramales a partir del setígero 8 o posterior **7**

7(6) Branquias interramales a partir del setígero 8–9 ..... **8**
– Branquias interramales a partir del setígero 11–13; probóscide con 14 hileras, cada una con 16–19 papilas subterminales ..... *A. fossae* Fauchald, 1972 (P)

8(7) Cirros dorsales cortos en todos los setígeros; lóbulos aciculares postsetales visibles en todos los setígeros (Fig. 2E); probóscide con 14 hileras, cada una con 10–13 papilas subterminales ..... *A. erectans* Hartman, 1950 (P)
– Cirros dorsales más largos que las branquias interramales en setígeros posteriores (Fig. 2K); probóscide con papilas subterminales en 2 o 3 hileras ..... *A. tabogensis* (Monro, 1933) (P)

9(1) Cirro dorsal folioso (Fig. 2C); acícula curvada en forma de gancho (Fig. 2C, I) **10**
– Cirro dorsal cirriforme (Fig. 2E, G, H); acícula recta **11**

10(9) Cirro dorsal folioso similar en longitud a las branquias interramales (Fig. 2C); branquias interramales a partir del segmento 4; probóscide con 16 hileras, cada una con numerosas papilas subterminales .... *A. foliosa* Pérez-Torrijos, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2009 (P)

– Cirro dorsal folioso más corto que la longitud de las branquias interramales (Fig. 2I); branquias interramales a partir del segmento 2; probóscide con 14 hileras, cada una con 8 papilas subterminales grandes y 2–4 pequeñas .... *A. circinata* (Verrill *in* Smith & Harger, 1874) (G)

11(9) Branquias interramales a partir del segmento 12; segmentos anteriores con cojinetes en forma de anillos en el margen superior del notópodo (Fig. 2H); probóscide con 14 hileras cada una con 14–16 papilas subterminales ..... *A. surrufa* Fauchald, 1972 (P)

– Branquias interramales a partir de segmentos 8–9; sin cojinetes en el margen superior del notópodo **12**

12(11) Prostomio rectangular (Fig. 2B); primer segmento con cirros tentaculares; probóscide con 14 hileras, cada una con 8–10 papilas subterminales. (Fig. 2G) .... *A. paucilamellata* Fauchald, 1972 (B)

– Prostomio circular (Fig. 2A); primer segmento sin cirros tentaculares; probóscide con 14 hileras, cada una con 10–12 papilas subterminales. (Fig. 2J) .... *A. eugeniae* Fauchald, 1972 (B)

Comentarios

1) *Aglaophamus virginis* es una especie que se distribuye en la región antártica (Hartman, 1953), por lo que su registro en las costas de Cuba es cuestionable.

2) De acuerdo con Ravara *et al*. (2010a), el género *Aglaophamus* no posee una papila medio-dorsal larga en la probóscide, sin embargo, los especímenes de *A. juvenalis* (Kinberg, 1865), cuya localidad tipo es Río de Janeiro, Brasil, y los examinados por Franco & Rizzo (2016) de esa región marina sí presentan esta papila medio-dorsal, pero también las otras características de este género. Previamente, Rizzo & Amaral (2007) también registraron la presencia de esta larga papilla medio-dorsal en especímenes de las costas brasileñas.

3) *Aglaophamus dicirris* Hartman, 1945 ha sido ampliamente registrada en ambas costas de América tropical y subtropical, incluyendo el golfo de California, sin embargo, esta especie fue sinonimizada con *Aglaophamus verrilli* (McIntosh, 1885) por Knox (1960).

Micronephthys **Friedrich, 1939**

1 Branquias de los setígeros 6–9 al 10–14, ligeramente involutas (Fig. 1B); probóscide con 18–20 hileras, cada una con 4–6 papilas subterminales, y 18 papilas terminales bífidas .... *M. minuta* (Théel, 1879)[1] (G, Q)

– Branquias a partir de segmentos 5–6, rectas y cortas en los primeros 10 setígeros, ligeramente recurvadas en los siguientes setígeros (Fig. 1E); probóscide con 16 hileras, cada una con alrededor de 5 papilas subterminales, y 14 papilas terminales bífidas .... *M. cornuta* (Berkeley & Berkeley, 1945) (B, P)

Comentario

1) A pesar de Taylor (1984) registró a *Micronephthys minuta* para el golfo de México, señaló que los especímenes recolectados en esta región fueron pequeños. Esta es una especie que se distribuye básicamente en Canadá y en el Océano Ártico (Dnestrovskaya & Jirkov 2010) por lo que su presencia en las costas de América tropical es cuestionable.

Nephtys **Cuvier, 1817**[1]

1 Notópodos con lamelas dorsales imbricadas, anchas, foliosas, cubren parcialmente el dorso semejando proyecciones escamosas del margen dorsal del notópodo (Fig. 3I) .... *N. squamosa* Ehlers, 1887 (B, P, G, C)
– Notópodos sin lamelas dorsales que cubran el dorso 2

2(1) Branquias interramales foliosas en segmentos medio-posteriores (Fig. 3M) .... *N. paradoxa* Malm, 1874[2] (P, C, Q en ambas)
– Branquias interramales cirriformes (Fig. 3K, L, N) **3**

3(2) Lóbulos aciculares neuropodiales con un bulbo o papila media (Fig. 4A); lóbulos postsetales neuropodiales muy grandes y anchos (Figs. 3J, 4A) **4**
– Lóbulos aciculares neuropodiales sin bulbo o papila media; lóbulos postsetales neuropodiales bien o ligeramente desarrollados (Fig. 3N) **5**

4(3) Lóbulos aciculares neuropodiales con un bulbo o papila media pequeña (Fig. 3J); branquias interramales a partir del setígero 4; lóbulos postsetales neuropodiales ampliamente redondeados y vascularizados (Fig. 3J) ..... *N. assimilis* Oersted, 1843[3] (G, Q)
– Lóbulos aciculares neuropodiales con un bulbo o papila media prominente (Fig. 4A); branquias interramales a partir del setígero 4 o 5; lóbulos postsetales neuropodiales sin estructura interna vascular ..... *N. hombergii* Savigni *in* Lamarck, 1818[4] (C, Q)

5(3) Branquias interramales cortas, anchas, de rectas a ligeramente curvadas (Fig. 3N); prostomio con una mancha roja en la región media (Fig. 3B) .... *N. simoni* Perkins, 1980 (P, Q) (G, C)
– Branquias interramales largas claramente curvadas; sin mancha roja en el prostomio **6**

6(5) Neurópodos de segmentos anteriores con uno o dos cirros accesorios en el margen superior (Fig. 3K) **7**
– Neurópodos sin cirros accesorios en el margen superior (Fig. 4C) **9**

7(6) Neurópodos con un cirro accesorio en el margen superior (Fig. 1D) **8**
– Neurópodos con dos cirros accesorios en el margen superior, bien desarrollados en el segmento 20, como proyecciones cónicas (Fig. 3K) ..... *N. bilobatus* Kudenov, 1975 (P)

8(7) Branquias interramales a partir del setígero 4; cirro neuropodial accesorio conspicuo en los primeros 12 segmentos (Fig. 1D); probóscide sin papila media, con 22 hileras cada una con 7–8 papilas subterminales cada una ..... *N. singularis* Hartman, 1950 (B, P)
– Branquias interramales a partir del setígero 8; cirro neuropodial accesorio a partir del setígero 18; probóscide desconocida ..... *N. monroi* Hartman, 1950 (P)

9(6) Notópodos con un cirro accesorio justo bajo la inserción del cirro dorsal (Fig. 4C); branquias interramales a partir del setígero 3; manchas oculares negras evidentes en juveniles, no visibles en adultos ..... *N. cryptomma* Harper, 1986 (G)
– Notópodos sin cirro accesorio bajo la inserción del cirro dorsal **10**

10(9) Branquias interramales a partir del setígero 1 o 2 ..... **11**
– Branquias interramales a partir del setígero 3 o posterior **12**

11(10) Branquias interramales a partir del primer setígero; con 3 ojos pequeños en fila a cada lado del prostomio (Fig. 3E); probóscide con 11 hileras cada una con alrededor de 6–8 papilas subterminales, 10–14 papilas terminales ..... *N. brevibranchis* Hartmann-Schröder, 1959 (P)

– Branquias interramales a partir del setígero 2; con 2 ojos grandes en el setígero 3; prostomio pigmentado en su parte central y en la mitad-dorsal de los 2 primeros segmentos (Fig. 3F); probóscide con 22 hileras cada una con alrededor de 4–6 papilas subterminales, 18 papilas terminales ..... *N. oculata* Hartmann-Schröder, 1959 (P)

12(10) Branquias interramales a partir del setígero 6–7 ..... **13**

– Branquias interramales a partir del setígero 3–5 ..... **16**

13(12) Lóbulo acicular (Lac) notopodial con una incisión (Fig. 4B); probóscide con solo 4–5 hileras de papilas terminales ..... *N. assignis* Hartman, 1950 (P)

– Lóbulo acicular notopodial entero **14**

14(13) Neurópodos con el lóbulo presetal más corto que el lóbulo postsetal (Fig. 1D) **15**

– Neurópodos con los lóbulos presetal y postsetal cortos, similares en tamaño (Fig. 4D) ..... *N. furcifera* Hartmann-Schröder, 1959 (P)

15(14) Lóbulo postsetal notopodial folioso (Fig. 4E); las setas con barras transversales internas (Fig. 1I) son inconspícuas y poco numerosas en setígeros medios y posteriores ..... *N. phyllocirra* Ehlers, 1887 (C)

– Lóbulo postsetal notopodial poco desarrollado (Fig. 1G); con algunas setas con barras transversales internas (Fig. 1I) en los fascículos pre-aciculares. (Fig. 1C) ..... *N. incisa* Malmgren, 1865 (G, C, Q en ambas)

16(12) Neurópodo del segmento tentacular ampliamente expandido (Fig. 3D); setas medias de los fascículos postaciculares con aserraciones gruesas; con 22 hileras cada una con 6–8 papilas subterminales ..... *N. bucera* Ehlers, 1868 (G, C)

– Neurópodo del segmento tentacular moderadamente expandido; setas postaciculares sin dientes gruesos (Fig. 1J) **17**

17(16) Lóbulos aciculares cónicos; la acícula se proyecta desde la parte más distal del lóbulo (Fig. 3L) ..... *N. panamensis* Monro, 1928 (P) (C, Q)

– Lóbulos aciculares, al menos los notopodiales y usualmente también los neuropodiales, bilobulados; la punta de la acícula so proyecta desde la parte más profunda del lóbulo (Fig. 4F) **18**

18(17) Con un par de manchas oculares negras profundamente embebidas en la mitad posterior del prostomio; probóscide con 22 papilas terminales cónicas y una papila medio-dorsal larga ..... *N. magellanica* Augener, 1912 (B, P, G, C, Q en todas)

– Prostomio sin manchas oculares **19**

19(18) Región anterior con un patrón de pigmentación en forma de barras transversales (Fig. 3G) **20**

– Región anterior con pigmentación variable, nunca en forma de barras transversales (Fig. 3A, C) **21**

20(19) Branquias interramales a partir del setígero 3; lóbulos aciculares de la región anterior bilobulados (Fig. 4F), en la región posterior cónicos. (Fig. 3G) .... *N. ferruginea* Hartman, 1940 (B, P)

– Branquias interramales a partir del setígero 4; lóbulos aciculares redondeados, cortos, con una ligera incisión donde emerge la acícula; branquias interramales con un pequeño cirro accesorio que la separa del cirro dorsal (Fig. 4G) ..... *N. picta* Ehlers, 1868 (P, G, C)

21(19) Branquias interramales a partir del setígero 4 (Fig. 3H); probóscide con una papilla medio-dorsal; prostomio con una pigmentación marrón obscuro (Fig. 3A) .... *N. caecoides* Hartman, 1938 (B, P)

– Branquias interramales a partir del setígero 3; probóscide usualmente sin papila medio-dorsal;prostomio con un patrón de coloración en forma de águila con alas desplegadas (Fig. 3C) ..... *N. californiensis* Hartman, 1938 (P)

Comentarios

1) *Nephtys quatrefagesi* fue registrada originalmente por Kinberg (1865) para Saint Thomas en el Mar Caribe, sin embargo, no fue incluida en la clave taxonómica para América Tropical debido a que su descripción es muy reducida y no contiene ilustraciones, por lo que no es posible diferenciarla de las otras especies del género. Es necesaria una redescripción del holotipo de esta especie.
2) *Nephtys paradoxa* fue descrita originalmente para las costas de Noruega. Franco y Rizzo (2016) la registran con dudas para las costas de Brasil, y Fauchald (1972) reporta un ejemplar en la región de las Islas Marías y hace la aclaración de que aunque no presenta diferencias con la descripción original el registro es dudoso.
3) *Nephtys assimilis* ha sido ampliamente registrada en el Mar Mediterráneo y en el Atlántico Este (Europa y África), y a pesar de que Ravara *et al*. (2010a) indican que también se distribuye en el México (Atlántico), su presencia en esta última región debe ser tomada con precaución.
4) *Nephtys hombergii* se distribuye ampliamente en el Atlántico Este, pero según Ravara *et al*. (2010a), su presencia fuera de esta región marina debe ser tomada con precaución.

Agradecimientos

Agradecemos la valiosa revisión y acertados comentarios de Alexandra Elaine Rizzo que contribuyeron significativamente a mejorar el escrito.

Referencias

Augener H. 1912. Beitrag zur Kenntnis verschiedener Anneliden un Bemerkungen über die nordischen Nephthys-Arten und deren epitoken Formen. Archiv für Naturgeschichte Berlin 78A(10): 162–212.

Berkeley E & Berkeley C. 1945. Notes on Polychaeta from the coast of western Canada. III. Further notes on Syllidae and some observations on other Polychaeta errantia. Ann Mag Nat Hist 12 (Series 11): 316–335.

Cuvier G. 1817. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'historie naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie compareé. Paris, Deterville. 2: XVIII and 1–532.

Dnestrovskaja NY & Jirkov IA. 2010. *Micronephthys* (Polychaeta: Nephtyidae) of northern Europe and Arctic. Invertebr Zool 7(2): 107–121.

Ehlers E. 1868. Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda) nach systematischen und anatomischen Untersuchungen dargestellt. Leipzig, Wilhelm Engelmann.

Ehlers E. 1887. Reports on the results of dredging, under the direction of L. F. Pourtalès, during the years 1868-1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), and in the Caribbean Sea (1878-79), in the U.S. Coast Survey steamer "Blake", Lieut-Com. C. D. Sigsbee, U.S.N. and Commander J. R. Bartlett, U.S.N., commanding. XXXI. Report on the Annelids. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College 15: 1–335.

Fabricius O. 1780. Fauna Groenlandica : systematice sistens animalia Groenlandiae occidentalis hactenus indagata, quoad nomen specificum, triviale, vernaculumque : synonyma auctorum plurium, descriptionem, locum, victum, generationem, mores Othonis Fabricii. 450pp.

Fauchald K. 1968. Nephtyidae (Polychaeta) from the Bay of Nha Trang, South Viet Nam. Naga Report 4(3): 7–33.

Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off western Mexico and adjacent waters in the eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Found Monogr Mar Biol 7: 1–575.

Fauchald K. & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: past and present. Zool Scr 26: 71–138.

Franco NB & Rizzo AE. 2016. Nephtyidae (Annelida: Polychaeta) from the Campos Basin, including two new species and a new record. Zootaxa 4114(3): 291–308.

Friedrich H. 1939. Polychaeten-Studien IV. Zur Polychaetofauna der Barents-See. Kieler Meeres-forschungen 3: 122–132.

Garwood PR & Olive PJW. 1981. The significance of the long chaetal form of *Nephtys caeca* (Polychaeta: Nephtyidae) and its relationship to *N. longosetosa*. Sarsia 66: 195–202.

Grube AE. 1850. Die Familien der Anneliden. Arch Naturgesch 16(1): 1–175.

Grube AE. 1878 (1877). Anneliden - Ausbeute S.M.S. Gazelle. Monatsbericht der Koniglich Preussischer Akademie der Wissenschaften zu Berlin, pp. 509–554.

Harper DE Jr. 1986. *Nephtys cryptomma*, new species (Polychaeta: Nephtyidae) from the northern Gulf of Mexico. Proc Biol Soc Wash 99(1): 1–7.

Hartman O. 1938. Review of the annelid worms of the family Nephtyidae from the northeast Pacific, with descriptions of five new species. Proc U S Natl Mus 85(3034): 143–158.

Hartman O. 1940. Polychaetous annelids. Part II. Chrysopetalidae to Goniadidae. Allan Hancock Pac Exped 7(3): 173–287.

Hartman O. 1950. Goniadidae, Glyceridae and Nephtyidae. Allan Hancock Pac Exped 15: 1–181.

Hartman O. 1953. Non-pelagic Polychaeta of the Swedish Antarctic expedition 1901–1903. Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903 4(11): 1–83.

Hartman O. 1950. Polychaetous annelids. Goniadidae, Glyceridae and Nephtyidae. Allan Hancock Pac Exped 15(1): 1–181.

Hartmann-Schröder G 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitrage zur Neotropischen Fauna 1(2): 69–183.

Hernández-Alcántara P, Tovar-Hernández MA & Solís-Weiss V. 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described for the Mexican Pacific: an historical review and an updated checklist. Lat Am J Aquat Res 36: 37–61.

Hilbig B. 1994. Family Nephtyidae Grube, 1850. *In*: Blake JA & B Hilbig (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel, Volume 4. Santa Barbara, California: Santa Barbara Museum of Natural History, pp: 329–362.

Imajima M & Takeda Y. 1987. Nephtyidae (Polychaeta) from Japan. II. The Genera *Dentinephtys* and *Nephtys*. Bull Natn Sci Mus, Tokyo Ser A 13(2): 41–77.

Jirkov IA & Dnestrovskaya NY. 2012. The answer to Ascensao Ravara (2011) about taxonomic status of Bipalponephtys (Polychaeta: Nephtyidae). Invertebr Zool 9: 53–54.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497–520.

Kinberg JGH. 1865. Annulata nova. (Continuatio). Öfversigt af Königlich Vetenskapsakademiens förhandlingar, Stockholm 23(4): 239–258.

Knox GA. 1960. Biological results of the Chatham Islands 1954 Expedition. Part 3. Polychaeta errantia. New Zealand DSIR Bull 139(3): 77–143.

Kudenov, J.D. (1975). Errant polychaetes from the Gulf of California, Mexico. J Nat Hist 9(1): 65–91.

Lamarck JB. 1818. Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; precedes d'une Introduction offrant la determination des caracteres essentiels de l'Animal, sa distinction du vegetal et desautres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie. Paris, Deterville 5: 1–612 pp.

Linnaeus C. 1758. Systema naturæ: per regna tria naturaæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. (en latín). Tomo 1. Editio Decima Reformata. Holmiæ (Estocolmo): Impensis Direct Laurentii Salvii. 824 pp.

Lovell LL. 1997. A review of six species of *Nephtys* (Cuvier, 1817) (Nephtyidae: Polychaeta) described from the Eastern Pacific. Bull Mar Sci 60(2): 350–363.

Malm AW. 1874. Annulater i hafvet utmed Sveriges vestkust och omkring Göteborg. Göteborgs Kungl. Vetenskaps och Vitterhets Samhälles Handlingar 14: 67–105.

Malmgren AJ. 1865. Nordiska hafs-annulater. Öfversigt af K. Vetenskapsakademiens förhandlingar 21: 51–110.

MacIntosh WC. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76, Zoology 12: 1–554.

McIntosh WC. 1900. Notes from the Gatty Marine Laboratory, St. Andrews. Ann Mag Nat Hist (Ser 7) 5: 254–268.

McIntosh WC. 1908. Polychaeta. Nephthydidae to Syllidae. A Monograph of the British Annelids, Ray Society, London 2: 1–232.

Michaelsen W. 1896. Die Polychaetenfauna der deutschen Meere, einschliesslich der benachbarten und verbindenden Gebiete. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 2: 1–216.

Monro CCA. 1928. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. XLV. On the polychaeta collected by Dr. Th. Mortensen off the coast of Panama. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Köbenhavn 85: 75–103.

Monro CCA. 1933. The Polychaeta Errantia collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and

the Galapagos Islands during the Expedition of the S.Y. "St. George". Proc Zool Soc Lond 103(1): 1–96.

Müller OF. 1789. Zoologia Danica seu animalium Daniae et Norvegiae rariorum ac minus notorum. Descriptiones et historia. Havniae et Lipsiae 3: 1–71.

Noyes GS. 1980. The biology of *Aglaophamus neotenus* (Polychaeta: Nephtyidae), a new species of Maine and Canada. Biol Bull 158: 103–117.

Oersted AS. 1842. Udtag af en beskrivelse af Grønlands annulata dorsibranchiata. Naturhistorisk Tidsskrift 4: 109–127.

Oersted AS. 1843. Annulatorum Danicorum Conspectus. Fasc. 1. Maricolæ, Hafniæ (Copenhagen): Sumtibus Librariæ Wahlianæ.

Pérez-Torrijos J, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2009. Nephtyidae (Polychaeta) from the Gulf of California (Mexican Pacific) with the description of two new species of *Aglaophamus*. J Mar Biol Assoc UK 89(4): 697–710.

Perkins TH 1980. Review of the species previously referred to *Ceratonereis mirabilis*, and descriptions of new species of *Ceratonereis*, *Nephtys*, and *Goniada* (Polychaeta. *Proc Biol Soc Wash* 93(1): 1–49.

Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England region. I. Aphroditidae through Trochochaetidae. *Bull U S Natl Mus* 227(1): 1–356.

Pettibone MH. 1982. Annelida. *In*: Parker SP (ed) Synopsis and classification of living organisms, 2 volumes. New York: McGraw-Hill, pp: 1–43.

Ravara A. 2011. Comment on the paper by Dnestrovskaya & Jirkov relating to the genus *Micronephthys* (Polychaeta: Nephtyidae). Invertebr Zool 8(2): 137.

Ravara A, Cunha MR & Pleijel F. 2010a. Nephtyidae (Annelida, Polychaeta) from southern Europe. Zootaxa 2682: 1–68.

Ravara A, Wiklund H, Cunha MR & Pleijel F. 2010b. Phylogenetic relationships within Nephtyidae (Polychaeta, Annelida). Zool Scrip 39: 394–405.

Ravara A, Rizzo AE & Lana P. 2019. Nephtyidae Grube, 1850. In: Schmidt-Rhaesa A, RG Hrsg. V. Beutel, NP Kristensen, R Leschen, G Purschke, W Westheide y F Zachos (eds) Handbook of Zoology Online. A natural history of the Phyla of the Animal Kingdom. De Gruyter.

Read G & Fauchald K (eds). 2019. World Polychaeta database. Nephtyidae Grube, 1850. Accessed through: World Register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=956 on 2019-05-04

Rizzo AE & Amaral ACZ. 2007. Nephtyidae (Annelida: Polychaeta) from São Paulo State, Brazil, including a new record for the Brazilian coast. Biota Neotropica 7(3): 253–263.

Smith SI & Harger O. 1874. Report on the dredgings in the region of Georges Banks, in 1872. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences 3: 1–57.

Taylor JL. 1984. Chapter 35. Family Nephtyidae Grube, 1850. *In*: Uebelacker JM & PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama, pp: 35.1–35.20.

Théel H. 1879. Les annélides polychètes des mers de la Nouvelle-Zemble. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 16: 1–75.

33. Nereididae de Blainville, 1818

Jesús Angel de León-González[1], Tulio F. Villalobos-Guerrero[2,3] & Víctor M. Conde-Vela[2]

1) Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas, México
jesus.deleongn@uanl.edu.mx
2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
3) Universidad de Kagoshima, Japón

Introducción

Nereididae de Blainville, 1818 es una de las familias de poliquetos más reconocidas en general, tanto por los textos de zoología y biología marina, como por su importancia ecológica y socioeconómica en los litorales de muchas regiones del mundo. No sorprende entonces que los miembros de la familia reciban una extensa atención en términos científicos —incluso antes de la época linneana— y sociales por la relevancia de muchas especies en la industria acuícola, pesquera, e incluso culinaria.

Los neréididos son una de las familias más ampliamente distribuidas en todo el mundo, desde los trópicos hasta los océanos Ártico y Antártico. Habitan prácticamente en todos los sustratos marinos, siendo comunes desde la zona supralitoral —que comprende la región bañada por la llovizna marina— hasta la zona abisal en donde se han encontrado a más de 5000 m de profundidad. Asimismo, pueden encontrarse en cavernas, cenotes, arroyos de agua dulce, e incluso en hábitats casi terrestres viviendo en selvas tropicales entre la hojarasca a una distancia considerable del mar. México posee el record de altitud para una especie de neréidido, *Lycastoides alticola* Johnson, 1903 (ahora en *Namanereis* Chamberlin, 1919 *sensu* Alves *et al.* 2018), la cual fue descrita para las subcuencas de sierra de la Laguna en Baja California Sur a 2000 m sobre el nivel del mar; lamentablemente, la pérdida de manantiales en esta zona ha impedido registrar a la especie desde entonces.

El tamaño de los neréididos es muy variable, aunque la mayoría presentan tallas medianas y largas. Los adultos de *Micronereis* Claparède, 1863 miden de 2 a 10 milímetros y presentan un número reducido de segmentos; mientras que especies de otros géneros, tales como *Alitta plenidentata* (Moore, 1909) o *Paraleonnates uschakovi* Khlebovich & Wu, 1962, alcanzan un par de metros de longitud y más de 700 segmentos. Por otra parte, Nereididae contiene a las especies de poliquetos más longevas, como *A. virens* (Sars, 1837) que puede vivir 8 años o más (Olive *et al.* 1997).

Los hábitos y estrategias de alimentación de los neréididos son muy diversos, y no pueden ser definidos por el tipo de estructuras faríngeas o alguna otra característica del cuerpo. Algunos consumen el alimento directamente del sedimento, otros raptan microinvertebrados, carroña, macroalgas, pastos marinos o fibras de madera (triturándolos o no en fragmentos pequeños), e incluso unas pocas consumen materia en suspensión; sin embargo, también es común que una misma especie presente dos o más estrategias de alimentación. Existen, además, especies simbiontes de cangrejos ermitaños que consumen la hueva del hospedero, o es frecuente que algunas especies sean muy agresivas, territoriales e incluso caníbales con individuos de su misma especie. Los neréididos, por lo tanto, son funcionalmente omnívoros al mostrar plasticidad dietética y conductual (Jumars *et al.* 2015).

Casi todas las especies de Nereididae poseen sexos separados. El hermafroditismo sólo se conoce para un reducido número de especies estuarinas o dulceacuícolas, las cuales no cambian al estado típico de reproducción llamado *epitoquia*. La epitoquia consiste en cambios morfológicos y

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

estructurales de casi todo el cuerpo asociados a la reproducción sexual (Clark 1961). Esta incluye generalmente la hipertrofia de los ojos, la expansión y aplanamiento de las estructuras parapodiales, la transformación de las setas en estructuras con forma de remo para facilitar la movilidad, la aparición de papilas especializadas, así como cambios internos como la deformación del tubo digestivo y músculos.

En el mundo se conocen 47 géneros y aproximadamente 690 especies válidas; no obstante, estos números podrían cambiar considerablemente puesto que los géneros con más especies, tales como *Nereis* Linnaeus, 1758, *Perinereis* Kinberg, 1865 y *Neanthes* Kinberg, 1865, carecen de revisiones, han sido considerados como no monofiléticos (Bakken & Wilson 2005), y además presentan una lista extensa de sinónimos. En las costas de América tropical, de León-González (2009) citó 25 géneros y 104 especies; sin embargo, después de realizar una actualización de la lista, así como la evaluación del estatus taxonómico y registros de las especies en dicha región, 24 géneros y 103 especies son aquí reconocidas. Otras 40 especies son consideradas con registros cuestionables en América tropical; muchas de ellas fueron descritas originalmente para las costas templadas de EUA y Europa.

Sistemática

Hasta hace algunos años, el nombre Nereididae era atribuido a tres autores: 1) Lamarck, 1818 (Khlebovich 1996, Bakken & Wilson 2005), 2) Savigny, 1822 (Núñez 2004), y 3) Johnston, 1865 (Hartman 1959a, Wu *et al.* 1985); sin embargo, todos son incorrectos. Aunque Savigny *in* Lamarck (1818) utilizó por primera ocasión el nombre "Nereides" (sin latinizar) a nivel familia (ICZN 1999, art. 11.7.2), el nombre genérico *Nereis* que dio la raíz del nombre no fue usado como válido (ICZN 1999, art. 11.7.1.1). de Blainville (1818), por el contrario, usó el nombre de familia "Nereidae", y consideró válido a *Nereis* en su trabajo. Pettibone (1971) fue la primera en enmendar el sufijo del nombre original para derivar Nereididae. Por tal motivo, Nereididae de Blainville, 1818 es la cita nomenclatural correcta de la familia.

Nereis pelagica Linnaeus, 1758 y *Nereis caerulea* Linnaeus, 1758 fueron las primeras especies atribuibles a la familia Nereididae. *Nereis pelagica* fue designada como especie tipo de *Nereis* (Hartman 1948), género tipo de la familia (Hartman 1959a). Durante la segunda mitad del siglo XVIII y casi todo el siglo XIX, se incluyó en *Nereis* a una gran variedad de formas de poliquetos que incluyen néftidos, sílidos, filodócidos y eunícidos descritos por autores tales como Otto F. Müller, Otto Fabricius, Peter S. Pallas y Stefano delle Chiaje. Actualmente, el género es el más rico en especies (~220 válidas), pero sin duda, el más problemático en términos taxonómicos por su amplia heterogeneidad morfológica y por carecer de una revisión.

Con respecto a las subfamilias, Corrêa (1948) estableció a Lycastinae para incluir a *Lycastis* Savigny, 1822 y tres géneros adicionales; el resto de los géneros serían miembros de Nereidinae de Blainville, 1818. Hartman (1959b) establece la subfamilia Namanereidinae, sinonimizando a Lycastinae. Posteriormente, Banse (1977a, b) establece dos familias más: Notophycinae y Gymnonereidinae. Una década después, Fitzhugh (1987) analiza filogenéticamente las cuatro subfamilias y las reduce sólo a tres, Gymnonereidinae, Namanereidinae y Nereidinae, incluyendo Notophycinae en Nereidinae. Glasby (1991) confirma la monofilia de Namanereidinae y Nereidinae, pero menciona que Gymnonereidinae podría ser parafilético. Glasby (1999) volvió a demostrar que Namanereidinae es monofilético con *Namalycastis* Hartman, 1959b y *Namanereis*. Bakken & Wilson (2005) realizan un análisis filogenético de los neréididos con paragnatos (Nereidinae *sensu* Fitzhugh 1987), cuestionando su monofilia por el bajo soporte de los clados debido a la alta cantidad de homoplasias encontradas. Santos *et al.* (2005) reevaluaron las relaciones evolutivas dentro de Nereididae, corroborando la monofilia de Namanereidinae y re-estableciéndola para Gymnonereidinae *sensu* Banse, 1977 al excluir varios géneros propuestos ahí anteriormente; sin embargo, quedaron muchos grupos sin nombrar o aún sin resolver. Alves & Santos (2016) sugirieron que las relaciones dentro Namanereidinae aún no están resueltas; sin embargo, Alves *et al.* (2018) re-confirmaron la monofilia de *Namalycastis* y *Namanereis*. Se ha demostrado que Nereididae es un grupo natural dentro de los filodocemorfos (Dahlgren *et al.* 2000). En cuanto a estudios moleculares, Liu *et al.* (2012) realizaron un análisis filogenético de 18 especies de neréididos de

diferentes géneros utilizando el gen mitocondrial COI, y recientemente Alves *et al*. (2020) realizaron un trabajo similar pero con genomas mitocondriales y transcriptomas, concluyendo que se requiere una reevaluación de los caracteres morfológicos debido a los altos niveles de homoplasia.

Entre las subfamilias, sólo Namanereidinae presenta una revisión morfológica (Glasby 1999), mientras que Gymnonereidinae fue parcialmente abordada (Banse 1977b). Únicamente algunos géneros pequeños o grupos de especies de neréididos han sido revisados. Pettibone (1971) revisó *Stenoninereis* Wesenberg-Lund, 1958, algunas especies de *Leptonereis* Kinberg, 1865, *Nicon* Kinberg, 1865, *Laeonereis* Hartman, 1945 y *Tylorrhynchus* Grube, 1866, y propuso a *Rullierinereis*, *Kinberginereis* y *Websterinereis* como géneros nuevos. Hartmann-Schröder (1977) realizó la revisión de *Ceratocephale* Malmgren, 1867 y propuso dos géneros nuevos: *Olganereis* y *Profundilycastis*. Perkins (1980) revisó las especies similares a *Ceratonereis mirabilis*. Hartmann-Schröder (1985) re-evaluó el estatus taxonómico de *Ceratonereis*, dividiendo el género en tres subgéneros: *Ceratonereis* (*Ceratonereis*), *C.* (*Composetia*) y *C.* (*Simplisetia*); los cuales, fueron elevados más tarde a nivel de género (Khlebovich 1996, Bakken y Wilson 2005). Paxton (1983) estudió la taxonomía de *Micronereis*, y Wilson & Glasby (1993) aquella sobre el complejo '*Perinereis nuntia*'. Sato & Nakashima (2003) estudiaron con detalle el complejo '*Hediste japonica*'. Bakken (2006) realizó la revisión de *Pseudonereis* Kinberg, 1865. Sato (2013) revisó las especies de *Nectoneanthes* Imajima, 1972. Villalobos-Guerrero *et al* (2015, 2018) estudiaron a *Alitta* Kinberg, 1865. Conde-Vela *et al.* (2018) restablecieron a *Kainonereis* Chamberlin, 1919. Recientemente, Conde-Vela & Wu (2019) revisaron a *Sinonereis* Wu & Sun, 1979; mientras que Conde-Vela (2019a, b) revisó a *Stenoninereis*, y redefinió a *Lycastonereis* Rao, 1981 sinonimizando a *Ganganereis* Misra, 1999 con *Paraleonnates* Khlebovich & Wu, 1962.

Por otra parte, muchos estudios regionales de Nereididae se han llevado a cabo en todo el mundo, ya sean delimitados a la familia o incluyendo a otras. A continuación, son mencionados algunos de los principales en orden cronológico. Fauvel (1923, 1953) estudió a los neréididos de las costas de Francia, Atlántico y Mediterráneo (25 especies), así como aquellos de la India (55 especies). Horst (1924) registró 44 especies de neréididos (20 de ellas nuevas) recolectados en la expedición *Siboga* en la península de Malasia e Indonesia. Hartman (1954) registró 47 especies (4 nuevas) para Australia incluyendo un nuevo género; mientras que cinco años más tarde publica un estudio sobre capitélidos y neréididos de Florida, haciendo un análisis de los neréididos dulceacuícolas del mundo (Hartman 1959b). Day (1967) menciona una gran cantidad de especies para Sudáfrica, incluyendo un género nuevo (*Unanereis*) y cuatro especies nuevas. Imajima (1972) registró 41 especies para las costas de Japón, entre ellas, cinco especies y una subespecie fueron nuevas. Rozbaczylo & Castilla (1973) efectuaron un estudio de los *Perinereis* Kinberg, 1865 de las costas chilenas describiendo una nueva especie; posteriormente, Rozbaczylo & Bolados (1980) realizaron una sinopsis taxonómica de los neréididos de Iquique, Chile. Wu *et al*. (1985) realizaron una obra monográfica sobre los neréididos de China en donde encontraron 81 especies, 11 de ellas nuevas. Hylleberg *et al*. (1986) estudiaron las especies de *Perinereis* y *Pseudonereis* de aguas tailandesas. Hylleberg & Nateewathana (1988) estudiaron a *Ceratocephale* y *Gymnonereis* Horst, 1919 de Tailandia. Hutchings & Reid (1990) realizaron un estudio de los Gymnonereidinae de Australia. Hutchings *et al*. (1991) revisaron las especies de *Perinereis* para Australia. Chambers & Garwood (1992) estudiaron a los neréididos de los mares escoceses. Khlebovich (1996) realizó una monografía de estos gusanos para los mares rusos y aguas adyacentes, ahí registró 24 géneros (uno nuevo) y 62 especies (6 nuevas, incluyendo dos subespecies).

En México, el estudio de los neréididos ha sido disperso pero notable, varios autores clásicos trabajaron materiales de las costas mexicanas. Gravier (1901) registró y describió por primera ocasión un neréidido en México: *Heteronereis* sp. (= *Platynereis polyscalma*, *sensu* Chamberlin 1919) en la bahía de Loreto, Baja California Sur. Otros estudios incluyen a Johnson (1903), Treadwell (1914, 1923, 1929, 1937, 1942) con 5 especies, Hartman (1939, 1940, 1952, 1963) con 13 especies. Por otro lado, Enrique Rioja describe 29 especies de neréididos en sus trabajos para ambos litorales mexicanos (1941, 1946a, 1946b, 1947a, 1947b, 1958, 1960, 1963). Berkeley & Berkeley (1958, 1960) mencionan 8 especies para el Pacífico mexicano. Fauchald (1972)

registró 9 especies para aguas profundas del Pacífico mexicano, 5 de ellas nuevas. Posteriormente, Kudenov (1973, 1975, 1979, 1980) citó 12 especies para el Golfo de California.

A finales de los ochentas surgió una generación de poliquetólogos mexicanos. Varios de ellos se enfocaron en el estudio de los neréididos en el país; como consecuencia, un sinnúmero de especies nuevas e incluso géneros empezaron a ser descritos, o también estudios regionales fueron llevados a cabo (e. g., Solís-Weiss & Espinasa 1991, Bastida-Zavala 1991, de León González & Góngora-Garza 1992, Salazar-Vallejo & Jiménez-Cueto 1996). Sin embargo, de León-González (1997) realizó el primer esfuerzo que sintetizó el conocimiento de la familia en las costas mexicanas; 20 géneros y 84 especies fueron encontrados, varios de estos resultaron nuevos para la ciencia, por lo menos un género (*Imajimainereis* de León-González & Solís-Weiss, 2000) y 13 especies han sido ya formalmente descritos (*e. g.*, de León-González & Solís-Weiss 1997, 1998, 2000, 2001, de León-González & Díaz-Castañeda 1998, de León-González *et al*. 1999, 2001).

Los esfuerzos en el estudio de los neréididos han continuado desde entonces, con un repunte vigoroso en la segunda década del siglo XXI. González-Escalante & Salazar-Vallejo (2003) describieron una especie de *Nereis* del Caribe mexicano. Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández (2013, 2014) estudiaron a los neréididos esclerobiontes y describieron una nueva especie de *Pseudonereis* del golfo de California. Conde-Vela (2013) describió una nueva especie de *Namalycastis* para Quintana Roo. Conde-Vela & Salazar-Vallejo (2015) y Ramírez-Hernández *et al.* (2015) describieron una nueva especie de *Nereis* para los golfos de California y de México, respectivamente. Villalobos-Guerrero & Carrera-Parra (2015) y Villalobos-Guerrero & Bakken (2018) restablecieron dos especies de *Alitta* distribuidas en el Pacífico mexicano al delimitar la morfología de *A. succinea* (Leuckart, 1847) y *A. brandti* Malmgren, 1865, respectivamente. de Jesús-Flores *et al.* (2016) estudiaron la morfología de dos especies de *Laeonereis*. de León-González *et al* (2016, 2018) describieron una nueva especie de *Websterinereis* y *Laeonereis* para el golfo de California. Recientemente, Conde-Vela (2018) describió dos especies nuevas de *Pseudonereis* para el Atlántico mexicano y delimitó la morfología de *P. gallapagensis* Kinberg, 1865 y *P. variegata* Grube & Kröyer *in* Grube, 1858. Asimismo, Conde-Vela *et al.* (2018) describieron una especie de *Kainonereis* para el golfo de California.

Morfología

El cuerpo de los neréididos presenta tres grandes regiones: 1) una región cefálica, 2) un metastomio constituido por muchos segmentos similares, y 3) una región caudal provista del pigidio, portador del ano terminal o terminal-dorsal.

1) *Región cefálica*. Localizada en la parte anterior del cuerpo. Es portadora de tres estructuras importantes: el prostomio, inmediatamente detrás se encuentra el peristomio o anillo aqueto, y la faringe.

Prostomio: Puede tener forma ovalada, trapezoidal o poligonal, y usualmente sostiene un par de antenas, de palpos y de órganos nucales, así como dos pares de ojos. Las antenas están ubicadas en el margen anterior del prostomio; generalmente son dos, aunque *Unanereis* presenta una sola antena (característica que sugiere ser una anomalía), *Micronereis* y *Namanereis malaitae* (Gibbs, 1971) no las presentan, y están fusionadas en un pedúnculo distalmente bifurcado en *Kainonereis alata* Chamberlin, 1919. La sección del prostomio entre las antenas puede ser entera, o presentar una hendidura somera o pronunciada que en ocasiones da una apariencia bifurcada. Los palpos tienen una función táctil sensorial y son biarticulados, con palpóforos globosos o cilíndricos, y palpostilos redondos o cónicos. Los ojos normalmente son cuatro, mientras que algunas especies que viven en ambientes con poca o nula luminosidad (mar profundo o ambientes cavernícolas) tienen, dos como en *Neanthes bioculata* Hartmann-Schröder, 1975, o carecen de ojos como *Typhlonereis gracilis* Hansen, 1879; pueden ser redondos, ovales o reniformes, en ocasiones poseen lentes; los ojos pueden ser negros, aunque algunas veces son rojos tanto en vida como en especímenes preservados.

Peristomio o anillo aqueto: Está ubicado inmediatamente detrás del prostomio; a este segmento también se le llama collar o anillo aqueto, y puede estar ventralmente expandido como en *Cheilonereis* Benham, 1916. Es portador de los cirros tentaculares o cirros anteriores, los cuales están

ubicados lateralmente. Anteriormente se sabía que el peristomio tenía un origen presegmental, es decir, que dichos segmentos no provenían del metastomio sino de una zona entre éste y el prostomio; no obstante, diversos estudios realizados con técnicas de inmunofluorescencia han demostrado que esta zona deriva de los primeros dos segmentos del metastomio (*e. g.,* Ackermann *et al*. 2005, Fischer *et al.* 2010). Generalmente presenta cuatro pares de cirros tentaculares: dos pares dorsales (uno anterior, otro posterior) y dos ventrales (uno anterior, otro posterior); aunque algunos géneros como *Lycastonereis* y algunas especies de *Namanereis* poseen sólo tres pares, perdiendo el par posteroventral (Glasby 1999, Conde-Vela 2017). Los cirros tentaculares pueden ser lisos como en la mayoría de las especies, o bien, son articulados como en *Kainonereis*. Asimismo, los cirros tentaculares dorsales siempre son de mayor tamaño y su extensión, medida en número de setígeros alcanzados cuando son abatidos hacia atrás, es utilizada como una característica diagnóstica.

Faringe: La abertura oral está situada ventralmente al prostomio. La faringe está formada por musculatura de la cavidad bucal, y su arquitectura externa y regionalización han sido de gran utilidad para diferenciar géneros y especies. Una faringe evertida normalmente presenta dos anillos bien formados: uno oral que está próximo a la boca, y otro maxilar que posee un par de mandíbulas distales. Estas últimas pueden ser negras, pardas o ámbar, tener un margen interno liso o dentado (Figs. 1G–H), y curvo, aplanado o helicoidal; internamente presentan una cavidad pulpar de la que emergen dos o más canales. Las superficies dorsales y ventrales de los anillos faríngeos pueden ser lisas como en *Kainonereis*, *Leptonereis*, *Namalycastis*, *Namanereis* y *Nicon*, aunque la mayoría presentan proyecciones suaves denominadas *papilas*, o duras denominadas *paragnatos*. La distribución, número y forma de estas estructuras son características diagnósticas a nivel específico y genérico. Los paragnatos pueden ser cónicos y barras transversas rectangulares, ya sea en forma de escudo o de media luna (Bakken *et al*. 2009; Conde-Vela 2018); mientras que las papilas pueden ser redondas o filiformes. En caso de que la faringe no esté expuesta, es necesario realizar un corte anteroventral del espécimen para exponer la parte interna de la faringe y apreciar su morfología.

Para describir la distribución de estos elementos en la faringe, cada anillo está subdividido por áreas pares o impares (Figs. 1G–H). Estas se nombran de la siguiente forma utilizando la numeración romana:

Anillo maxilar:
- Área I, ubicada en la parte medio dorsal.
- Área II, en par, ubicada latero dorsal.
- Área III, ubicada en la parte medio ventral.
- Área IV, en par, ubicada latero ventral.

Anillo oral:
- Área V, ubicada en la parte medio dorsal.
- Área VI, en par, ubicada latero dorsal.
- Área VII, ubicada en la parte medio ventral.
- Área VIII, en par, ubicada latero ventral.

Tanto las papilas como los paragnatos pueden estar distribuidos en grupos o ser solitarios. Esto ocurre normalmente en las áreas I–VI, aunque en las áreas VII y VIII (Figs. 1H–I) se disponen en hileras transversales que abarcan las dos áreas. Tradicionalmente, la distribución de las estructuras de las áreas VII y VIII eran descritas considerando el número de hileras y el tipo de elementos presentes en ellas; sin embargo, esta forma de describirlas era imprecisa. Una misma agrupación podía ser interpretada de varias maneras (*e. g.*, una o dos hileras) y la distribución de los elementos no era descrita de manera apropiada. Recientemente, las áreas VII–VIII fueron subdivididas en secciones para resolver la problemática; aquellas denominadas *crestas* corresponden a las secciones abultadas de los cojinetes, mientras que los *valles* son las secciones hendidas lineales entre cada cojinete (Fig. 1I) (Conde-Vela 2018). Las crestas son referenciadas con letras mayúsculas (A, B, C, ...) y los valles con minúsculas (a, b, c, ...); si se ubican del lado izquierdo se indican con el subíndice l (por ejemplo, B_l o b_l) y si están en el derecho se coloca el subíndice r (por ejemplo, C_r o c_r). Como las hileras tienden a fusionarse cuando alcanzan regiones laterales de la faringe, sólo se considera el arreglo de las regiones comprendidas entre los valles tipo c (o región medioventral) para determinar el número de hileras. Por otra parte, las crestas de las áreas dorsales del anillo oral también forman patrones morfológicos al fusionarse o separarse, llamados patrón de cresta de las áreas VI–V–VI y designados con letras griegas; cuando ambas crestas del área VI se fusionan medio-distalmente

moldean un surco con aspecto de Y invertida en el área V denominado lambda (λ) (Fig. 1G, 2C), mientras que al estar ambas crestas del área VI bien separadas una con respecto a la otra forman un cojinete medio en el área V con forma rectangular o de reloj de arena denominado pi (π) (Fig. 2J, 8D) (Villalobos-Guerrero 2019).

2) *Metastomio*. Consiste en un número variable de segmentos casi idénticos. Se sitúa detrás de la región cefálica y delante del pigidio. Cada segmento posee un par de parapodios que portan proyecciones carnosas denominadas *cirros*, *lígulas* y *lóbulos*, además que las setas están organizadas en fascículos notopodiales y neuropodiales.

Parapodios: Son proyecciones laterales de la pared del cuerpo, aplanadas y carnosas, que poseen una función principalmente locomotora. Típicamente, los parapodios cuentan con un notopodio y neuropodio bien delimitado, cada uno soportado por una seta interna, o *acícula*; esta configuración se denomina *birrámea* (Figs. 1B, D). Cuando hay elementos notopodiales pero no notoacículas, como ocurre en los primeros dos setígeros de muchos géneros (Figs. 1A, C), o que no hay lígulas pero la notoacícula está embebida en la rama neuropodial, como ocurre en *Namanereis* y *Namalycastis* (Fig. 1E), a estos se les denomina *subbirrámeos*. Si la rama notopodial está completamente ausente, como en los primeros dos setígeros de las especies de *Micronereis*, se les denomina *unirrámeos* (Fig. 1F). Debido a que describir con precisión la morfología de los parapodios es importante al estudiar los neréididos, se han propuesto varias terminologías. Entre las más usadas se encuentran las de Hylleberg & Nateewhatana (1988) y Bakken y Wilson (2005), aunque aquí se sigue la propuesta de Villalobos-Guerrero & Bakken (2018) que es una modificación de ambas. Estas propuestas, además, resaltan la importancia de la posición de estos elementos en el parapodio, la cual puede notarse cuando éste es visto desde enfrente.

Un notopodio típico de un parapodio birrámeo (Fig. 1B) está formado por una estructura generalmente prolongada y delgada denominada *cirro dorsal*, el cual se encuentra inserto basal, medial o distalmente sobre una estructura de tamaño y forma variable denominada *lígula dorsal*; asimismo, presenta una *lígula media* donde se encuentra embebida la notoacícula. Algunas veces, la lígula dorsal puede presentar un lóbulo superior muy proyectado, resultando en una estructura cordiforme, como en *Cheilonereis* y *Nectoneanthes*; mientras que un elemento intermedio entre las lígulas dorsal y media también puede aparecer enfrente de los fascículos setales, denominado *lóbulo presetal*. El neuropodio posee una *lígula neuroacicular* que porta la neuroacícula; además puede tener una o dos proyecciones distales presetales denominadas *lóbulos superior* e *inferior*, una proyección posterior a los fascículos setales o *lóbulo postsetal*, una *lígula ventral* y un *cirro ventral*.

Algunas variantes de este arreglo general se dan cuando el notopodio sólo cuenta con el cirro dorsal y hay dos cirros ventrales como en *Ceratocephale* y *Gymnonereis* (Fig. 1B), o si las lígulas dorsales y ventrales están ausentes, como en *Tylorrhynchus*. Algunos géneros presentan características únicas, como *Australonereis* Hartman, 1954, que presenta una hilera de papilas en la región ventral de los setígeros anteriores, *Dendronereis* Peters, 1854, que presenta cirros dorsales con numerosas proyecciones altamente vascularizadas y lóbulos noto- y neuropodiales adicionales, *Gymnonereis* que tiene unas proyecciones dorsales vascularizadas y presenta un cirro dorsal accesorio en los setígeros anteriores (Figs. 1B, O), o *Dendronereides* Southern, 1921, que tiene lígulas dorsales divididas en varios filamentos simples.

Setas: Son estructuras delgadas y quitinosas. Dependiendo del número de elementos que las conforman, se clasifican en simples y compuestas. Las setas simples (Fig. 1L) son raras en neréididos y pueden aparecer en *Neanthes uncinula* o en epítocos de *Namanereis malaitae*, o surgir por la fusión de dos artejos como ocurre en *Hediste* Malmgren, 1867 y *Simplisetia* Hartmann-Schröder, 1985 y algunos *Platynereis* y *Neanthes* (Figs. 1K–L). Las setas compuestas (Fig. J, K, M, N) tienen dos artejos, uno proximal o *manubrio* y el distal o *lámina* (Figs. 1J, M–N). La parte distal del manubrio, llamada *articulación*, parece un cono hueco en donde se inserta la lámina, y dependiendo del largo relativo de sus lados, pueden diferenciarse tres tipos: 1) *homogonfos* cuando los lados tienen el mismo largo (Fig. 1A), 2) *sesquigonfos* cuando un lado apenas sobresale más que el otro, y 3) *heterogonfos* (Figs. 1M, N) cuando un lado es varias veces más largo que el otro. Las láminas pueden ser *espinígeras* cuando son largas y terminan

puntiagudas, y *falcígeras* cuando la lámina es falciforme y termina en una punta incurvada y generalmente roma. Las láminas pueden estar o no denticuladas, y pueden presentar diversos tipos al variar su tamaño y forma a lo largo de la lámina, situación más común en los falcígeros.

3) *Pigidio*. El pigidio es el anillo final del cuerpo, donde se encuentra el ano y porta un par de cirros anales. Tradicionalmente se considera que esta estructura es posmetamérica, separada del metastomio por la región de crecimiento de nuevos segmentos (*segment additional zone* o SAZ), pero estudios recientes sobre su morfología y ontogenia en *Platynereis dumerilii* muestran similitud con segmentos metaméricos, sugiriendo que el pigidio pudo derivarse del metastomio (Starunov *et al*. 2015). Su uso como característica diagnóstica es limitado, especialmente porque en muchas ocasiones los especímenes recolectados han autotomizado ya la región posterior. Cuando está presente, puede ser un anillo ancho, estriado o crenulado, o estar formado por dos o tres lóbulos. El largo de los cirros anales es diagnóstico y es descrito como el número de segmentos finales alcanzados al ser abatidos hacia adelante. La pigmentación del pigidio, cuando está presente, también resulta de utilidad en la identificación.

Epitoquia: En su fase reproductiva, los neréididos modifican su cuerpo en diversos grados, que van desde ligeramente modificados, hasta altamente modificados, estos últimos típicamente referidos como *heteronereis* (Fig. 2E). En algunas especies, particularmente aquellas de hábitos estuarinos o dulceacuícolas (*e. g*., algunos *Alitta*, *Hediste*, *Laeonereis*, *Namanereis*, *Neanthes*), las modificaciones son ligeras: los ojos se deforman y agrandan como manchas amorfas de pigmento rojizo a violeta, y el cuerpo pierde musculatura y otros tejidos internos. Por otra parte, muchas especies marinas forman individuos epítocos muy modificados con cambios particulares en las regiones del cuerpo. Estos cambios consisten en, además de aquellos mencionados para las especies estuarinas, un incremento de tamaño y cambio de forma en algunas lígulas, lóbulos y cirros, y aparición de setas con láminas aplanadas y ovales que ayudan a la natación de los organismos durante los eventos de enjambre (nadan hacia la columna del agua, liberan gametos, y ocurre fertilización). La distintas transformaciones a lo largo del cuerpo dan lugar al reconocimiento de hasta tres regiones: 1) la región anterior, cuyos cambios se concentran en los primeros cirros parapodiales, y no presentan lígulas ni setas modificadas; 2) la región natatoria, donde los cambios ocurren fuertemente en los cirros, lígulas, lóbulos neuropodiales postsetales, y aparecen setas modificadas; y 3) la región caudal, no siempre presente, donde generalmente los parapodios se asemejan a las formas átocas, aunque el pigidio puede tornarse papilado. Las diferencias entre géneros pueden determinarse incluso utilizando individuos epítocos, pero éstos sólo se conocen para un reducido número de especies.

Características utilizadas para la determinación de géneros o especies:

-Formas y tamaño del prostomio y peristomio y sus estructuras asociadas (antenas, ojos, palpos, cirros tentaculares).

-Presencia, forma, número y disposición de paragnatos y papilas en las diferentes áreas de la faringe. Cuando ésta no está evertida es necesario realizar una disección ventral o, preferentemente, una disección ventrolateral para preservar el área medioventral.

-Formas, tamaño y distribución de las estructuras parapodiales (lóbulos, lígulas, cirros dorsal y ventral, setas) en parapodios anteriores (setígero 10), medios y posteriores.

Claves

En esta clave se incluyen los géneros y especies válidos registrados en América tropical. Los registros de las especies se basan principalmente en los trabajos disponibles para el Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996, Dean 2012) y el Pacífico Oriental Tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), así como entre otros trabajos. La distribución de las especies en la costa occidental de Baja California (México) se indica con "**B**", las del Pacífico Oriental Tropical (desde el Golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular) con "**P**", las del Golfo de México se indican con "**G**", y las del Gran Caribe (desde el mar Caribe hasta el norte de Brasil) con "**C**". Los registros cuestionables se indican con la inicial de la región más "**Q**", y los argumentos pueden verse en la tabla

al final. En algunos casos se incluyen notas al pie de la clave que explican alguna perspectiva taxonómica particular. Las claves de identificación aquí elaboradas están basadas en individuos átocos, a menos que se indique lo contrario "E", ya que en ocasiones sólo se conoce la etapa epítoca de una especie o género, como en *Kainonereis peltifera* Conde-Vela, Wu & Salazar-Vallejo, 2017.

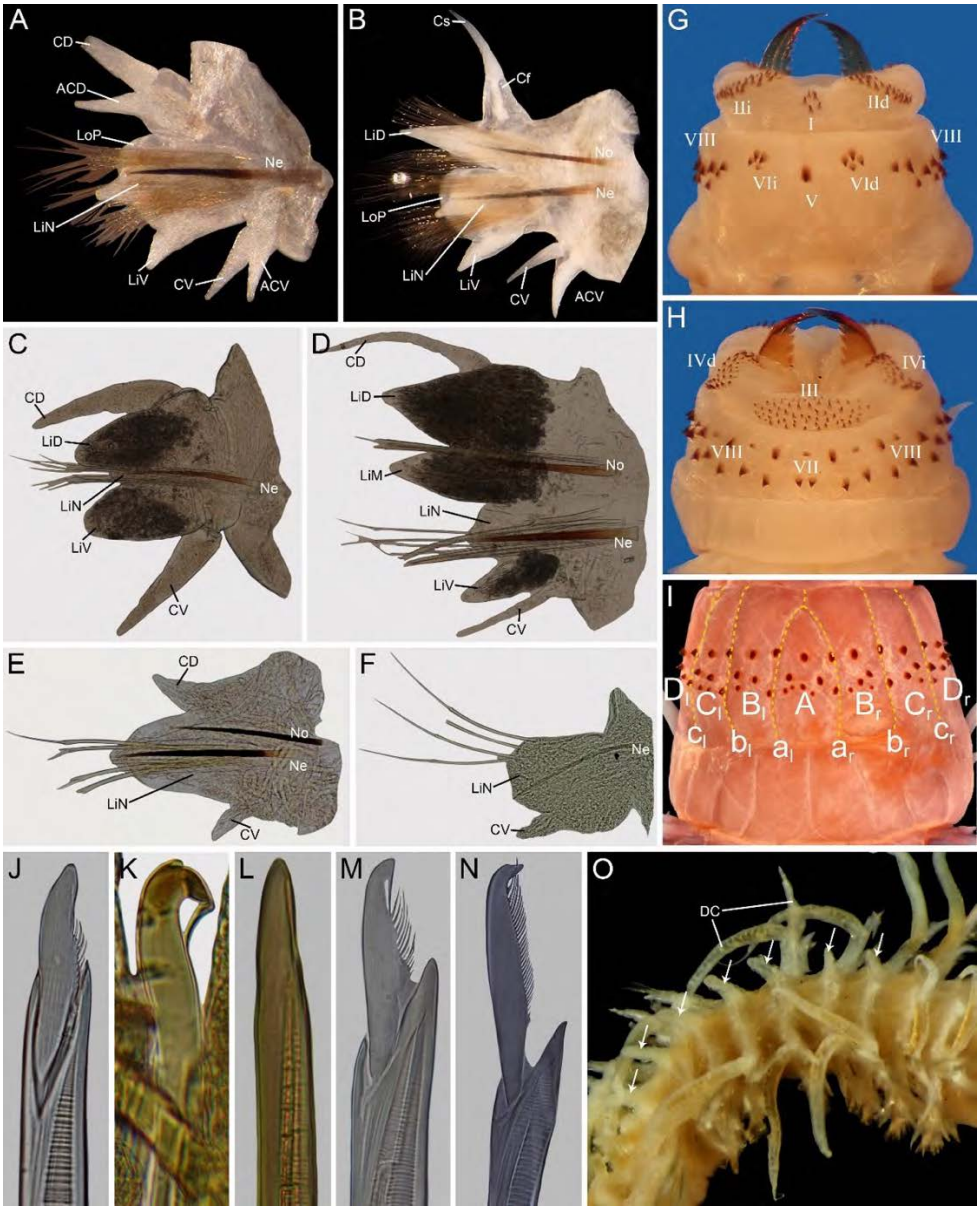


Figura 1. A) Parapodio 1 de gimnoneréidino; B) parapodio anterior de gimnoneréidino; C) parapodio 1 de neréidino; D) parapodio posterior de neréidino; E) parapodio anterior de namaneréidino; F) parapodio medio de notofícino; G) faringe de neréidino, vista dorsal (números romanos indican áreas faríngeas); H) misma, vista ventral (números romanos indican áreas faríngeas); I) áreas VII–VIII de neréidino (letras indican regiones: crestas en mayúsculas, valles en minúsculas); J) falcígero notopodial; K) seta simple notopodial; L) seta simple neuropodial; M) y N) falcígeros neuropodiales; O) setígeros medios de gimnoneréidino, vista dorsal (flechas señalan papilas dorsales). Abreviaturas: ACD= Cirro dorsal accesorio; ACV= Cirro ventral accesorio; CD= Cirro dorsal; Cf= Cirróforo; Cs= Cirrostilo; CV= Cirro ventral; LiD= Lígula dorsal; LiM= Lígula media; LiN= Lígula neuroacicular; LiV= Lígula ventral; LoP= Lígula neuropodial postsetal; Ne= Neuroacícula; No= Notoacícula.

Claves para la identificación de géneros y especies de América tropical

1 Antenas ausentes ..... *Micronereis* Claparède, 1863. *M. piccola* Paxton, 1983 C
– Antenas presentes **2**

2(1) Parapodios del setígero 10 con un único lóbulo, porta las dos acículas **3**
– Parapodios del setígero 10 con dos o más lígulas, acículas insertas en lígulas independientes. **4**

3(2) Cirros dorsales incrementan de tamaño hacia la parte posterior del cuerpo, usualmente folioso ..... *Namalycastis* Hartman, 1959b
– Cirros dorsales de tamaño similar, cirriforme a lo largo del cuerpo ..... *Namanereis* Chamberlin, 1919

4(2) Parapodios del setígero 10 con cirros dorsales divididos en dos artejos (cirróforo y cirrostilo) bien diferenciados **5**
– Parapodios del setígero 10 con cirros dorsales presentando un sólo artejo **7**

5(4) Parapodios del setígero 10 con lígulas ventrales **6**
– Parapodios del setígero 10 sin lígulas ventrales ..... *Stenoninereis* Wesenberg-Lund, 1958

6(5) Primeros setígeros con cirros dorsales accesorios .... *Gymnonereis* Horst, 1919 ... *G. crosslandi* (Monro, 1933) (P, G, C, Q)
– Primeros setígeros sin cirros dorsales accesorios ..... *Ceratocephale* Malmgren, 1867

7(4) Faringe sin paragnatos **8**
– Faringe con paragnatos **13**

8(7) Faringe lisa **9**
– Faringe con papilas en uno o en ambos anillos **12**

9(8) Parapodios 5–7 con cirros dorsales elitriformes (Fig. 2D) .... *Kainonereis* Chamberlin, 1919 … *K. peltifera* Conde-Vela, Wu & Salazar-Vallejo, 2017 (P)
– Parapodios 5–7 con cirros dorsales cirriformes **10**

10(9) Parapodios en setígeros posteriores sin lígulas dorsales y con setas falcígeras notopodiales ..... *Rullierinereis* Pettibone, 1971
– Parapodios en setígeros posteriores con lígulas dorsales y sin setas falcígeras notopodiales **11**

11(10) Parapodios en setígeros posteriores con lígulas dorsales foliosas, varias veces más grande que lígulas medias ..... *Leptonereis* Kinberg, 1865 … *L. laevis* Kinberg, 1865 (P)
– Parapodios en setígeros posteriores con lígulas dorsales subcónicas, de similar tamaño que las lígulas medias ..... *Nicon* Kinberg, 1865

12(8) Anillo maxilar de la faringe liso (Fig. 2J) ..... *Websterinereis* Pettibone, 1971 .. .. *W. pettiboneae* de León-González & Balart, 2016 P
– Anillo maxilar de la faringe con papillas cónicas arregladas en grupos verticilados .... *Laeonereis* Hartman, 1945

13(7) Anillo oral de la faringe sin paragnatos **14**
– Anillo oral de la faringe con paragnatos **16**

14(13) Áreas VII–VIII de la faringe con papilas (Fig. 2C) .... *Leonnates* Kinberg, 1865 … *L. guadalupensis* (Amoureux, 1985) (C)
– Áreas VII–VIII de la faringe lisas **15**

15(14) Prostomio con margen anterior hendido; con falcígeros notopodiales en parapodios posteriores ..... *Ceratonereis* Kinberg, 1865
– Prostomio con margen anterior entero; sin falcígeros notopodiales en parapodios posteriores ..... *Composetia* Hartmann-Schröder, 1985

16(13) Anillo maxilar con paragnatos.....**17**
– Anillo maxilar sin paragnatos ..... *Eunereis* Malmgren, 1867

17(16) Áreas VII–VIII con papilas y paragnatos ..... ……..... *Imajimainereis* de León-González & Solís-Weiss, 2000 …… ..... *I. pacifica* de León-González & Solís-Weiss, 2000 (P)
– Áreas VII–VIII sólo con paragnatos **18**

18(17) Paragnatos de áreas II–IV arreglados en varias hileras bien definidas **19**
– Paragnatos de áreas II–IV arreglados irregularmente en parches sigmoides o elípticos **20**

19(18) Parapodios posteriores con lígulas dorsales y medias de tamaño similar..... ..... *Platynereis* Kinberg, 1865
– Parapodios posteriores con lígulas dorsales dos o más veces más grandes que las lígulas medias ..... *Pseudonereis* Kinberg, 1865

20(18) Paragnatos del área VI cónicos **21**
– Paragnatos de las áreas VI con forma de barra ..... *Perinereis* Kinberg, 1865

21(20) Parapodios posteriores con setas falcígeras o simples notopodiales **22**
– Parapodios posteriores sin setas falcígeras o simples notopodiales **23**

22(21) Parapodios posteriores con falcígeros notopodiales ..... *Nereis* Linnaeus, 1758[1]
– Parapodios posteriores con setas simples notopodiales ..... *Cirronereis* Kinberg, 1865 … *C. gracilis* Kinberg, 1865[2] (P)

23(21) Parapodios posteriores con lígula dorsal foliosa ..... *Alitta* Kinberg, 1865
– Parapodios posteriores con lígula dorsal cónica o redondeada ..... *Neanthes* Kinberg, 1865[3]

Comentarios

1) *Nereis* es polifilético (Bakken & Wilson 2005) con más de 200 especies válidas y carece de una revisión taxonómica. No se han elaborado agrupaciones artificiales como en otros géneros. Muchas de las especies son muy diferentes a la especie tipo *N. pelagica*, por lo que cabrían en otros géneros. Es indispensable delimitar la morfología del género.

2) *Cirronereis* Kinberg, 1865 es homónimo menor de *Cirronereis* de Blainville, 1818, cuya especie tipo *C. gracilis* es indeterminable; aunque una de las especies incluidas por de Blainville, *N. prolifera* O. F. Müller, 1788 (ahora en *Myrianida*) pertenece a Syllidae. *Cirronereis* Kinberg no está disponible siguiendo el ICZN (1999), y necesita un nombre de reemplazo.

3) *Neanthes* es polifilético (Bakken & Wilson 2005) con muchas especies morfológicamente diferentes a *N. vaalii* (especie tipo), requiere de una revisión para redefinirlo. Varias de las especies anteriormente referidas en *Neanthes* con lígula dorsal expandida fueron transferidas a *Alitta* (Villalobos-Guerrero & Carrera-Parra 2015, Villalobos-Guerrero & Bakken 2018); sin embargo, la especie con lígula dorsal similar, *N. micromma* Harper, 1979, recientemente redescrita por Davenport *et al.* (2021), no se ajusta a la morfología de ambos géneros, siendo indispensable la re-evaluación de su posición genérica.

Alitta **Kinberg, 1865**

1 Parapodios posteriores con cirro dorsal inserto medialmente en lígula dorsal (Fig. 2A); área V fusionada a área VIII (Fig. 2D); área III con más de 65 paragnatos ..... *A. plenidentata* (Moore, 1909) (B)
– Parapodios posteriores con cirro dorsal inserto distalmente en lígula dorsal (Fig. 2B); área V bien separada de área VIII (Fig. 2C); área III con menos de 20 paragnatos ..... *A. acutifolia* (Ehlers, 1901) (P)

Ceratocephale **Malmgren, 1867**

1 Superficie dorsal de setígeros medios con papilas medio dorsales (Fig. 1O) **2**
– Superficie dorsal de setígeros medios lisa **3**

2(1) Con ojos (Fig. 3A); cirro ventral doble desde el setígero 1 ..... *C. papillata* de León-González & Góngora-Garza, 1993 (B)
– Sin ojos (Fig. 3B); cirro ventral doble desde el setígero 3 ..... *C. hartmanae* Banse, 1977 (B, P)

3(1) Con ojos ..... *C. oculata* Banse, 1977 (C, G)
– Sin ojos ..... *C. pacifica* Hartman, 1960 B, P

Ceratonereis **Kinberg, 1865**

1 Notopodios posteriores sin lígulas dorsales (Fig. 4A); cirros dorsales más largos que ancho del segmento (Fig. 4A) ..... *C. longicirrata* Perkins, 1980 (C)
– Notopodios posteriores con lígulas dorsales, notorias o apenas desarrolladas (Fig. 4C–D); cirros dorsales tan largos como el ancho del cuerpo o ligeramente más cortos **2**

2(1) Falcígeros notopodiales unidentados (Fig. 4B); lígulas dorsales en parapodios posteriores tan largas como la mitad del largo de lígulas medias (Fig. 4D) ..... *C. singularis* Treadwell, 1929 (C–Q, G–Q, P)
– Falcígeros notopodiales bidentados (Fig. 4E); lígulas dorsales en parapodios posteriores muy cortas con respecto a lígulas medias, apenas visibles (Fig. 4C) ..... *C. mirabilis* Kinberg, 1865[1] (C–Q, G–Q, P–Q)

Comentarios
1) Descrita para el noreste de Brasil. Cuestionable para ambos litorales de América tropical.

Composetia **Hartmann-Schröder, 1985**

1 Notopodios anteriores sólo con lígulas dorsales y medias (Fig. 4F); falcígeros neuropodiales heterogonfos con lámina muy larga (Fig. 4J) ..... *C. vermillionensis* Fauchald, 1972 (P)
– Notopodios anteriores con lígulas dorsales y medias, además de lóbulos presetales desarrollados (Fig. 4G–K); falcígeros neuropodiales heterogonfos con lámina corta **2**

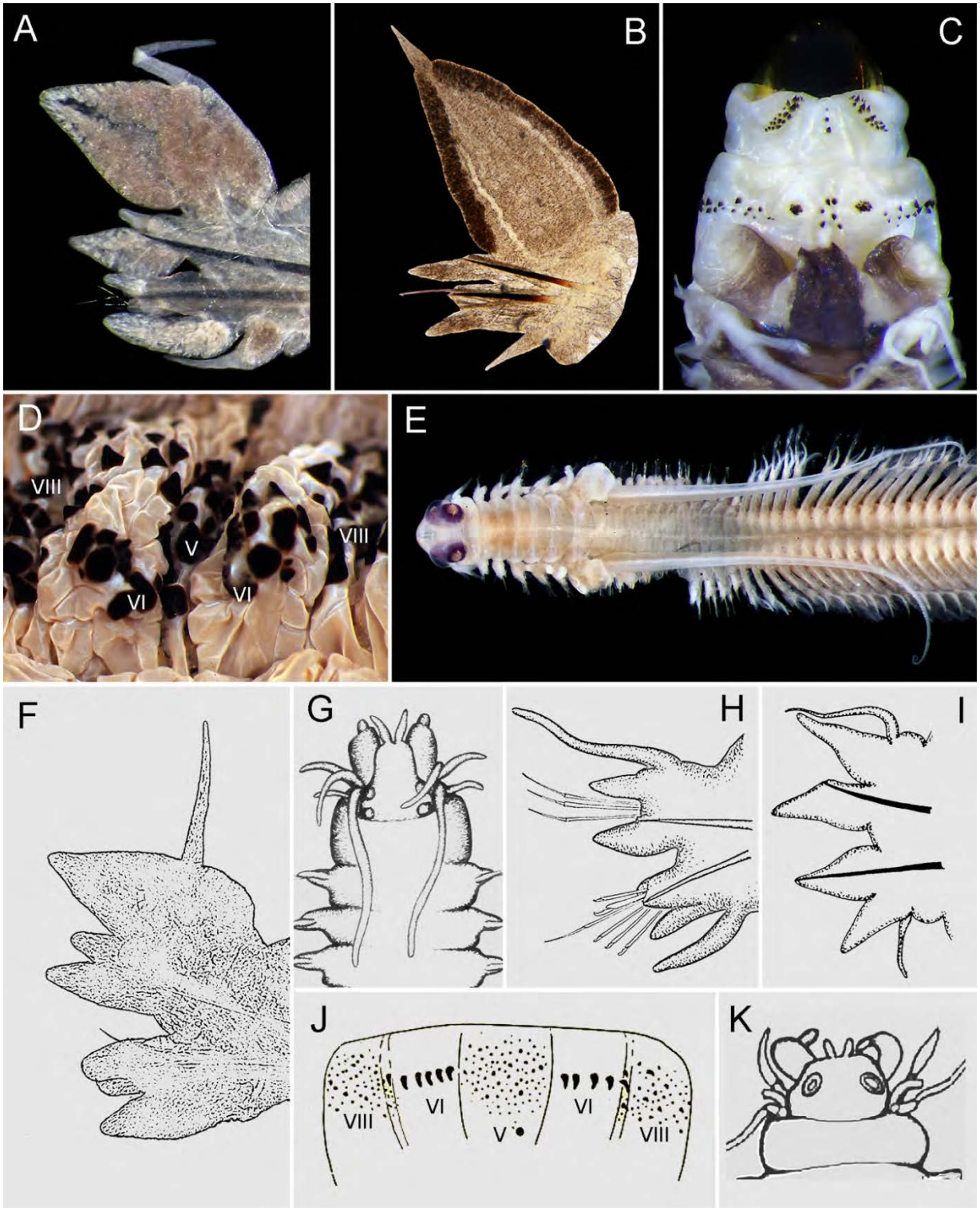


Figura 2. *Alitta plenidentata*: A) Parapodio posterior, D) anillo oral de la faringe, acercamiento VD; *A. acutifolia*: B) Parapodio posterior, C) extremo anterior, VD; *Neanthes egregicirrata*: E) Región anterior, VD; *N. acuminata*: F) Parapodio anterior; *N. galetae*: G) Extremo anterior; H) parapodio posterior; *N. mexicana*: I) Parapodio posterior, K) extremo anterior, VD; *N. roosevelti*: J) Anillo oral de la faringe, VD. Modificados de: G, K) Fauchald (1972); I) de León-González & Solís-Weiss (2000); J) Hartman (1939).

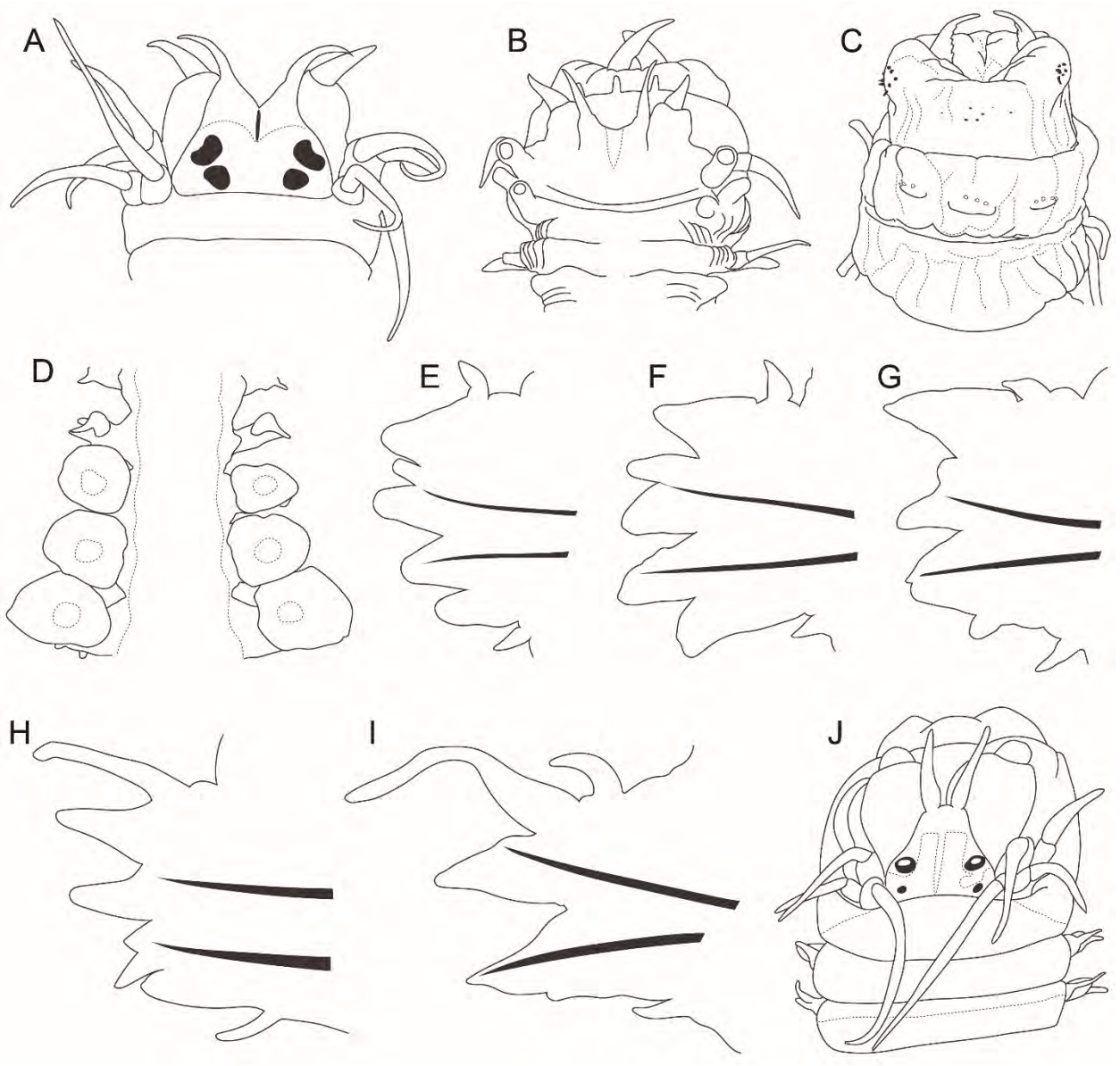


Figura 3. *Ceratocephale papillata*: A) extremo anterior; *C. hartmanae*: B) extremo anterior; *Leonnates guadalupensis*: C) extremo anterior, vista ventral; *Kainonereis peltifera*: D) setígeros 3–7, vista dorsal; *Laeonereis nota*: E) parapodio medio; *L. watsoni*: F) parapodio anterior; *L. brunnea*: G) parapodio anterior; *Nicon moniloceras*: H) parapodio medio; *N. orensanzi*: I) parapodio medio; *Websterinereis pettiboneae*: J) extremo anterior. Modificados de: D) Conde-Vela *et al.* (2018); J) de León-González & Balart (2016).

2 (1) Notopodios anteriores con lóbulos presetales largos, casi tan largos como lígulas medias (Fig. 4G); neuropodios anteriores con lóbulos postsetales desarrollados (Fig. 4G); parapodios anteriores con falcígeros neuropodiales heterogonfos (Fig. 4H); área III con dos paragnatos en línea ..... *C. versipedata* (Ehlers, 1887) (C)

– Notopodios anteriores con lóbulos presetales cortos, no rebasan mitad del largo de lígulas medias (Fig. 4K); neuropodios anteriores sin lóbulo postsetal (Fig. 4K); parapodios anteriores con falcígeros neuropodiales homogonfos (Fig. 4I); área III sin paragnatos .... *C. monronis* Westheide, 1977 (P)

Eunereis **Malmgren, 1867**

1 Parapodios posteriores con cirros dorsales más cortos que lígula dorsal (Fig. 5L); notopodios sin falcígeros ..... *E. paitillae* Fauchald, 1977 (P)
– Parapodios posteriores con cirros dorsales más largos que lígula dorsal (Fig. 5M); notopodios con falcígeros (Fig. 5N) .... *E. eugeniae* de León-González & Solís-Weiss, 2000 P

Laeonereis **Hartman, 1940**

1 Parapodios en setígeros medios con lígulas dorsales y ventrales de tamaño similar (Fig. 3G) ..... *L. brunnea* Hartmann-Schröder, 1959 (P)
– Parapodios en setígeros medios con lígulas dorsales más cortas que lígulas ventrales **2**

2(1) Parapodios en setígeros anteriores con lígulas dorsales dos veces más largos que lóbulos notopodiales presetales (Fig. 3E) ..... *L. nota* (Treadwell, 1941) (C, G)
– Parapodios en setígeros anteriores con lóbulos notopodiales presetales dos veces más largos que lígulas dorsales (Fig. 3F) ... *L. watsoni* de León-González, Méndez & Navedo, 2017 (P)

Namalycastis **Hartman, 1959b**

1 Ojos ausentes (Fig. 5D) ..... *Namalycastis occulta* Conde-Vela, 2013[1] (C)
– Ojos presentes **2**

2(1) Mandíbulas con dientes sólo en la sección distal del margen interno (Fig. 5C) .... *Namalycastis macroplatis* Glasby, 1999 (C)
– Mandíbulas con dientes en toda el margen interno (Fig. 5B) **3**

3(2) Parapodios en setígeros posteriores con cirros dorsales 2.5 veces más largos que las lígulas neuroaciculares (Fig. 5A) .... *Namalycastis abiuma* (Müller y Grube *in* Grube, 1872) grupo de especies (C–Q)
– Parapodios en setígeros posteriores con cirros dorsales 3.5–4.0 veces más largos que las lígulas neuroaciculares (Fig. 5E) ..... *Namalycastis borealis* Glasby, 1999 (C, G)

Comentarios

1) Conde-Vela (2013) consideró esta especie como similar a un grupo cavernícola de *Namanereis*, pero la mantuvo en *Namalycastis* siguiendo las características diagnósticas propuestas por Glasby (1999): número de cirros tentaculares, y la forma del prostomio, de las antenas, de los cirros dorsales a lo largo del cuerpo, y de los oocitos. Más tarde, Conde-Vela (2017) discutió las similitudes entre *N. occulta* y los *Namanereis* cavernícolas, destacando que las supuestas troglomorfías presentes en estos últimos no son únicas de especies cavernícolas; asimismo, sugirió mecanismos de formación de estas supuestas troglomorfías en especies epígeas que respaldan la afinidad genérica de *N. occulta*. Alves *et al.* (2018) transfirieron esta especie a *Namanereis* con base en sus resultados filogenéticos. Sostuvieron que la presencia de cirróforos de los cirros dorsales es la principal característica diagnóstica entre *Namalycastis* y *Namanereis*, los cuales están bien delimitados en *Namalycastis*. El resto de características diagnósticas no fueron discutidas, y tampoco se propusieron nuevas diagnosis genéricas. La combinación original de *N. occulta* es aquí seguida hasta que un estudio más detallado desvele su posición genérica.

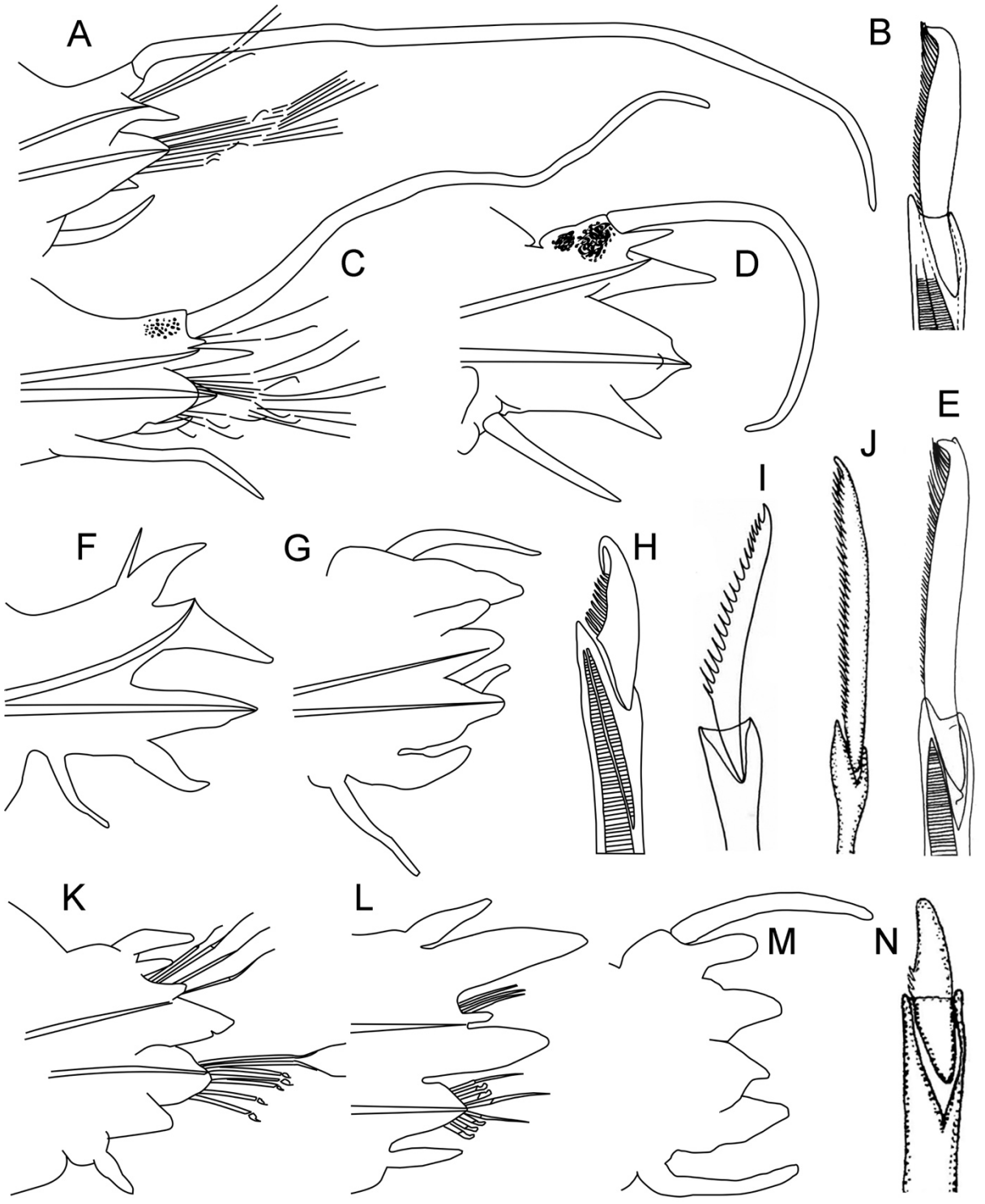


Figura 4. *Ceratonereis longicirrata*: A) Parapodio posterior; *Ceratonereis singularis*: B) Falcígero notopodial sesquigonfo, D) parapodio posterior; *Ceratonereis mirabilis*: C) Parapodio posterior, E) falcígero notopodial sesquigonfo; *Composetia vermillionensis*: F) Parapodio anterior, J) falcígero heterogonfo; *Composetia versipedata*: G) Parapodio anterior, H) falcígero heterogonfo; *Composetia monronis*: I) Parapodio posterior, K) falcígero homogonfo; *Eunereis paitillae*: L) Parapodio posterior; *E. eugeniae*: M) Parapodio posterior, N) falcígero homogonfo. Modificados de: A)–E) Perkins (1980); F), J) Fauchald (1972); G)–H) Ehlers (1887); I), K) Westheide (1977); L) Fauchald (1977); M)–N) de León-González & Solís-Weiss (2000).

Namanereis **Chamberlin, 1919**

1 Cuatro pares de cirros tentaculares **2**
– Tres pares de cirros tentaculares **3**

2(1) Cirros dorsales en los parapodios de setígeros posteriores más cortos que la lígula neuroacicular (Fig. 5J) ..... *N. minuta* Glasby, 1999 (C)
– Cirros dorsales en los parapodios de setígeros posteriores más largos que la lígula neuroacicular (Fig. 5K) ..... *N. stocki* Glasby, 1999 (C)

3(1) Ojos presentes **4**
– Ojos ausentes **7**

4(3) Ojos apenas visibles, par anterior ligeramente fusionado con el posterior (Fig. 5O) .....
..... *N. sublittoralis* Glasby, 1999 (C)
– Ojos claramente visibles y separados **5**

5(4) Falcígeros con puntas largas, al menos un tercio del margen distal interno de la lámina sin dientes **6**
– Falcígeros con puntas cortas, dientes presentes en casi toda la longitud del margen distal interno de la lámina (Fig. 5N) .....
..... *N. littoralis* (Müller & Grube *in* Grube, 1872) grupo de especies C-Q

6(5) Falcígeros con láminas más largas que el extremo más largo de la articulación (Fig. 5G) ..
..... *N. amboinensis* (Pflugfelder, 1933) (G-Q, C-Q)
– Falcígeros con láminas más cortas que el extremo más largo de la articulación (Fig. 5M) .....
..... *N. riojai* (Bastida-Zavala, 1990) P

7(2) Margen anterior del prostomio hendido **8**
– Margen anterior del prostomio entero **9**

8(7) Cirro dorsal más corto que las lígulas neuroaciculares en setígeros anteriores (Fig. 5F) ....
..... *N. cavernicola* (Solís-Weiss & Espinasa, 1991) (P)
– Cirro dorsal más largo que las lígulas neuroaciculares en setígeros anteriores (Fig. 5I).....
..... *N. alticola* (Johnson, 1903) (P)

9(7) Falcígeros supra-aciculares con dientes basales notablemente más grandes que los distales (Fig. 5L) ..... *N. hummelincki* (Augener, 1933) (C)
– Falcígeros supra-aciculares con dientes de similar longitud a lo largo de la lámina (Fig. 5H)
..... *N. christopheri* Conde-Vela, 2017 (C)

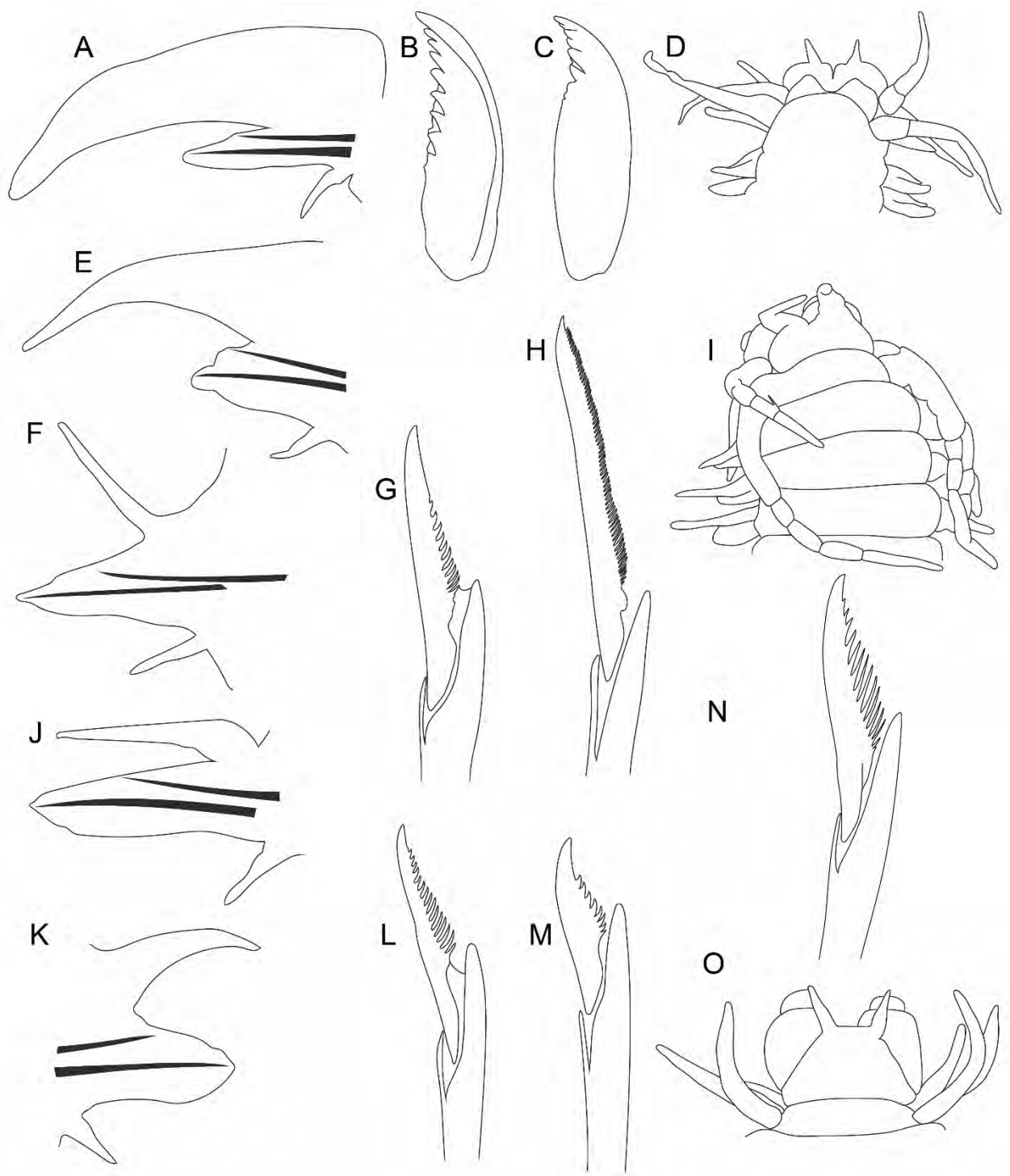


Figura 5. *Namalycastis abiuma*: A) parapodio posterior, B) mandíbula; *N. macroplatis*: C) mandíbula; *N. occulta*: D) extremo anterior; *N. borealis*: E) parapodio posterior; *Namanereis cavernicola*: F) parapodio anterior; *N. amboinensis*: G) falcígero supra-acicular; *N. christopheri*: H) falcígero supra-acicular; *N. alticola*: I) extremo anterior; *N. minuta*: J) parapodio posterior; *N. stocki*: K) parapodio posterior; *N. hummelincki*: L) falcígero supra-acicular; *N. riojai*: M) falcígero supra-acicular; *N. littoralis*: N) extremo anterior; *N. sublittoralis*: O) extremo anterior (ojos no ilustrados). Modificados de: A)–D), J)–O) Glasby (1999); E) Conde-Vela (2013); F)–H) Conde-Vela (2017); I) Johnson (1903).

Neanthes **Kinberg 1865**

1 Parapodio 6 marcadamente modificado, cirro dorsal extremadamente largo (especialmente en epitocos; Fig. 2E) ..... *N. egregicirrata* (Treadwell, 1924) (C)
– Parapodio 6 no modificado **2**

2 (1) Notopodios anteriores sin lóbulo presetal; neuropodios anteriores sin lóbulo postsetal... .....**3**
– Notopodios anteriores con lóbulo presetal (Fig. 2F); neuropodios anteriores con lóbulo postsetal (Fig. 2F) ..... *N. acuminata* (Ehlers, 1868)[1] (B–Q, C–Q, G–Q, P–Q)

3(2) Área V con aprox. 50 conos pequeños (Fig. 2J); área I con aprox. 50 paragnatos; área VI con 5 conos en hilera transversa (Fig. 2J) ..... *N. roosevelti* Hartman, 1939 (P)
– Área V sin paragnatos; área I con 0–2 paragnatos; área VI con conos en un parche circular o un cono solitario **4**

4(3) Ojos posteriores grandes, notorios (Fig. 2G); parapodios posteriores con cirro dorsal dos veces o más largo que lígula dorsal (Fig. 2H); falcígeros neuropodiales con lámina corta.... .....*N. galetae* Fauchald, 1977 (C, P–Q)
– Ojos posteriores muy pequeños, inconspicuos (Fig. 2K); parapodios posteriores con cirro dorsal ligeramente más largo que lígula dorsal (Fig. 2I); falcígeros neuropodiales con lámina larga .....*N. mexicana* Fauchald, 1972 (P)

Comentarios
1) Cuestionable en ambos litorales de América tropical. Fue descrita de Nápoles, Italia, pero se ha registrado repetidamente, algunas veces como *N. caudata* (delle Chiaje, 1827). Este último nombre nunca debió de estar en uso dentro de la familia. delle Chiaje, basado en *Spio caudatus*, un nombre de reemplazo que propuso Lamarck (1818) para un espiónido pero que era innecesario, usó este nombre para referirse equivocadamente a un neréidido. Así, el nombre *N. caudata* (*sensu* delle Chiaje) deviene inválido, mientras que *N. acuminata* sería el siguiente nombre disponible actualmente válido (Read 2016).

Nereis **Linnaeus, 1758**

1 Paragnatos del área VII–VIII en una línea **2**
– Paragnatos del área VII–VIII en dos o más líneas **11**

2(1) Paragnatos presentes en el área V ..... *N. rigida* Grube & Ørsted *in* Grube, 1858 (P)
– Paragnatos ausentes en el área V **3**

3(2) Paragnatos presentes en el área I **4**
– Paragnatos ausentes en el área I **9**

4(3) Paragnatos del área I con 4 o más conos; parapodios posteriores con lígula dorsal rectangular, alargada (Fig. 6A) ..... *N. sandersi* Blake, 1985 (P)
– Paragnatos del área I con 1–3 conos; parapodios posteriores con lígula dorsal cónica **5**

5(4) Parapodios del setígero 10 con lígulas redondeadas (Fig. 6B) ....*N. allenae* Pettibone, 1956[1] (C)
– Parapodios del setígero 10 con lígulas cónicas (Fig. 6C) **6**

6(5) Lámina de falcígeros homogonfos notopodiales con diente distal recurvado (Fig. 6R) ..... *N. riisei* Grube & Ørsted *in* Grube, 1858 (C, G, P–Q)
– Lámina de falcígeros homogonfos notopodiales distalmente entera **7**

7(6) Paragnatos del área VI con conos en arreglo romboidal; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales larga, multidentada (Fig. 6S)..... ..... *N. casoae* de León-González & Solís-Weiss, 2001 (P)
– Paragnatos del área VI con conos en arreglo transversal, o uno solitario; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales corta, lisa o poco dentada **8**

8(7) Paragnatos del área VI con 3 conos, área III con 22 conos; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales lisa (Fig. 6T); cirros tentaculares posterodorsales alcanzan setígeros 8–10 .....*N. fossae* Fauchald, 1972 (P)
– Paragnatos del área VI con 1 cono, área III sin paragnatos; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales dentada (Fig. 6U); cirros tentaculares posterodorsales alcanzan setígero 3 .... *N. anoculopsis* Fauchald, 1972 (P)

9(3) Parapodios del setígero 10 con lígulas redondeadas (Fig. 6D), cirro dorsal de tamaño similar a lígula dorsal ..... *N. baolingi* de León-González & Solís-Weiss, 2000 (B)
– Parapodios del setígero 10 con lígulas cónicas, cirro dorsal dos veces más largo que lígula dorsal.....**10**

10(9) Parapodios posteriores con lígulas dorsales muy reducidas con respecto a lígula media (Fig. 6E); falcígeros homogonfos notopodiales con lámina distalmente bífida (Fig. 6V) ....*N. panamensis* Fauchald, 1977 (C, G)
– Parapodios posteriores con lígulas dorsales de tamaño similar a lígula media (Fig. 6F); falcígeros homogonfos notopodiales con lámina distalmente entera .... *N. alacranensis* Ramírez-Hernández *et al.*, 2015 (C)

11(1) Paragnatos presentes en el área V **12**
– Paragnatos ausentes en el área V **17**

12(11) Parapodios posteriores con lígula dorsal foliosa (Fig. 6G); notopodios anteriores con lóbulo presetal; paragnatos del área VI con 6 conos en arreglo circular..... .....*N. inflata* de León-González & Solís-Weiss, 2001 (B)
– Parapodios posteriores con lígula dorsal cónica o redondeada; notopodios anteriores sin lóbulo presetal; paragnatos del área VI con 4 conos en arreglo romboidal **13**

13(12) Paragnatos del área VII–VIII en tres o más líneas; paragnatos del área I con 1–2 conos; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales distalmente entera **14**
– Paragnatos del área VII–VIII en dos líneas; paragnatos del área I con 4 o más conos; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales con diente distal recurvado **15**

14(13) Parapodios del setígero 10 con lígulas redondeadas (Fig. 6H); lámina de falcígeros homogonfos notopodiales lisa; parapodios posteriores con cirro dorsal 3–4 veces más largo que lígula dorsal ..... *N. largoensis* Treadwell, 1931 (C, G)
– Parapodios del setígero 10 con lígulas cónicas (Fig. 6I); lámina de falcígeros homogonfos notopodiales dentada; parapodios posteriores con cirro dorsal 1.5–2 veces más largo que lígula dorsal ..... *N. latescens* Chamberlin, 1918 (B, P)

15(13) Pigmentación dorsal como un patrón estriado, generalmente a lo largo de los primeros 10 setígeros; cirros tentaculares posterodorsales largos, se extienden más allá del setígero 8 .....*N. garwoodi* González-Escalante & Salazar-Vallejo, 2003 (C)
– Pigmentación dorsal diferente; cirros tentaculares posterodorsales cortos, alcanzan setígeros 4–7 ..... **16**

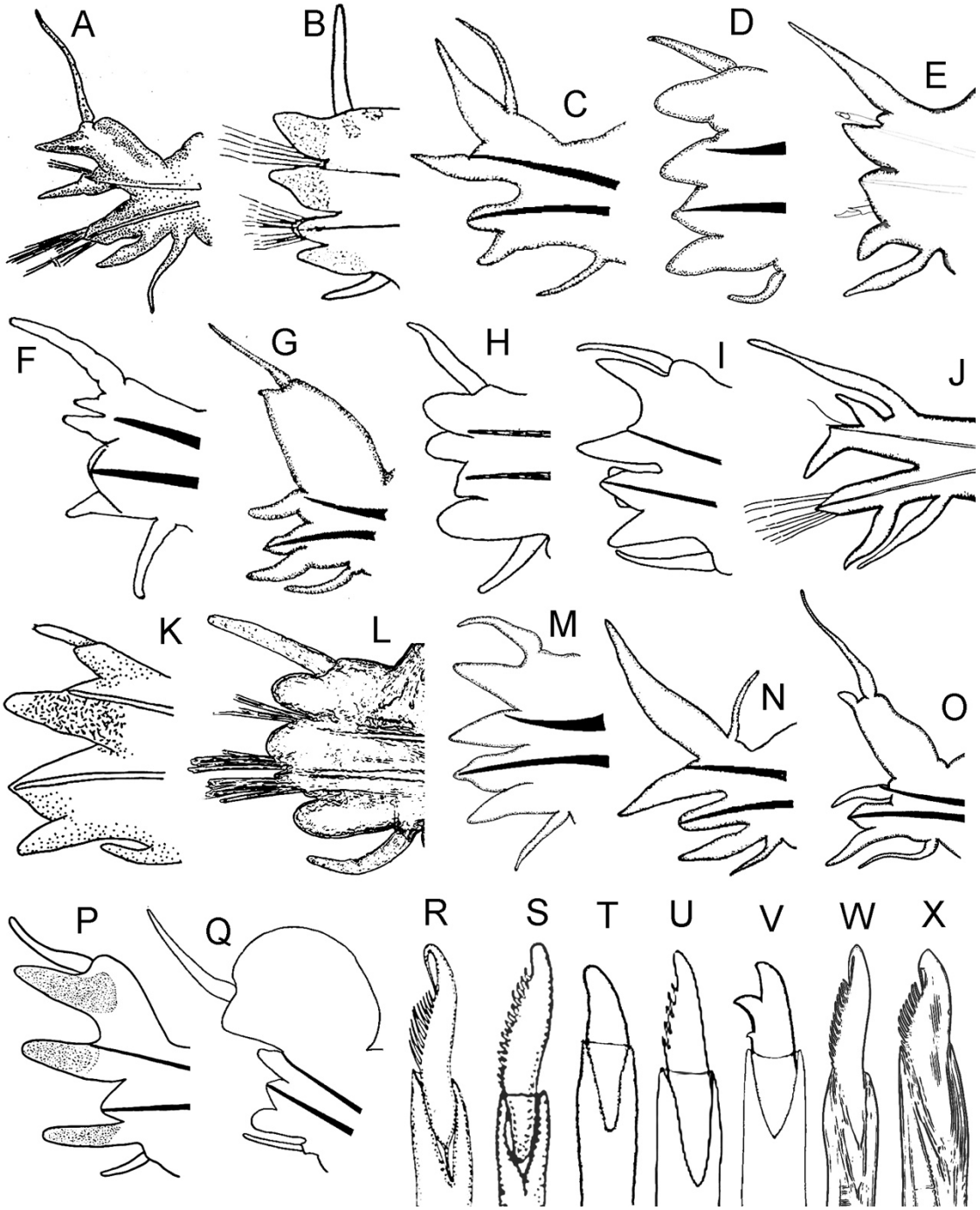


Figura 6. *Nereis sandersi*: A) Parapodio posterior; *N. allenae*: B) Parapodio anterior; *N. fossae*: C) Parapodio posterior, T) falcígero homogonfo; *N. baolingi*: D) Parapodio anterior; *N. panamensis*: E) Parapodio posterior, V) falcígero homogonfo bífido; *N. alacranensis*: F) Parapodio posterior; *N. inflata*: G) Parapodio posterior; *N. largoensis*: H) Parapodio anterior; *N. latescens*: I) Parapodio anterior; *N. caymanensis*: J) Parapodio posterior; *N. costaricaensis*: K) Parapodio posterior; *N. pelagica*: L) Parapodio anterior; *N. imajimai*: M) Parapodio anterior; *N. angelensis*: N) Parapodio posterior; *N. fauchaldi*: O) Parapodio posterior; *N. callaona*: P) Parapodio posterior; *N. grubei*: Q) Parapodio posterior; *N. riisei*: R) Falcígero homogonfo; *N. casoae*: S) Falcígero homogonfo; *N. anoculopsis*: U) Falcígero homogonfo; *N. oligohalina*: W) Falcígero homogonfo; *N. confusa*: X) Falcígero homogonfo. Modificados de: A) Blake (1985); B) Pettibone (1956); D) de León-González & Solís-Weiss (2000); E), V) Fauchald (1977); F) Ramírez-Hernández *et al*. (2015); G) de León-González & Solís-Weiss (2001); H) Treadwell (1929); I) Hartman (1968); K) Dean (2001); M) de León-González & Díaz-Castañeda (1998); P)–Q) Reish (1954); T)–U) Fauchald (1972); W)–X) Conde-Vela & Salazar-Vallejo (2015).

16(15) Pigmentación dorsal con un patrón de huella dactilar desde setígeros 10–11; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales delgada, diente distal largo, apenas desarrollado (Fig. 6W); mandíbulas con dientes distribuidos a lo largo de su borde interno .... *N. oligohalina* (Rioja, 1946) (G)
– Pigmentación dorsal con un patrón moteado en primeros 10–14 setígeros; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales robusta, diente distal corto, bien desarrollado (Fig. 6X); mandíbulas con dientes restringidos a la parte distal de su borde interno .... *N. confusa* Conde-Vela & Salazar-Vallejo, 2015 (P)

17(11) Parapodios posteriores con lígulas dorsales muy reducidas con respecto a lígulas medias **18**
– Parapodios posteriores con lígulas dorsales de tamaños similares, o más largas que lígulas medias **19**

18(17) Paragnatos del área VII–VIII con 30 conos en tres o más líneas; ramas parapodiales de setígeros posteriores muy alargadas; cirros dorsales muy largos, extendiéndose más allá de las lígulas (Fig. 6J) ..... *N. caymanensis* Fauchald, 1977 (C)
– Paragnatos del área VII–VIII con 16–22 conos en dos líneas; ramas parapodiales de setígeros posteriores cortas; cirros dorsales cortos, no rebasan las lígulas (Fig. 6K) .... *N. costaricaensis* Dean, 2001 (P)

19(17) Parapodios posteriores con lígulas dorsales de tamaños similares a lígulas medias . **20**
– Parapodios posteriores con lígulas dorsales expandidas o muy alargadas con respecto a lígulas medias **22**

20(19) Parapodios del setígero 10 con lígulas redondeadas, cirro dorsal 2–2.5 veces más largo que lígula dorsal (Fig. 6L) ..... *N. pelagica* (Linnaeus, 1758)[2] (B–Q, C–Q, G–Q, P–Q)
– Parapodios del setígero 10 con lígulas cónicas, cirro dorsal de tamaño similar o 1.5 veces más largo que lígula dorsal **21**

21(20) Parapodios del setígero 10 con cirro dorsal de tamaño similar a lígula dorsal (Fig. 6M); área I sin paragnatos; área III con 6 paragnatos; área IV con 6–9 paragnatos .... *N. imajimai* de León-González & Díaz-Castañeda, 1998 (B)
– Parapodios del setígero 10 con cirro dorsal 1.5 veces más que lígula dorsal; área I con 3 paragnatos; área III con 25–30 paragnatos; área IV con 40 paragnatos..... .....*N. arroyensis* Treadwell, 1901 (C)

22(19) Parapodios posteriores con lígulas dorsales muy alargadas, subuladas (Fig. 6N); parapodios del setígero 10 con cirro dorsal de tamaño similar a lígula dorsal; cirros tentaculares posterodorsales alcanzan setígeros 10–13 ..... *N. angelensis* Fauchald, 1972 (P)
– Parapodios posteriores con lígulas dorsales expandidas; parapodios del setígero 10 con cirro dorsal más largo que lígula dorsal; cirros tentaculares posterodorsales alcanzan setígeros 3–6 .....**23**

23(22) Paragnatos del área VI con conos en arreglo transversal o circular **24**
– Paragnatos del área VI con conos en arreglo romboidal **25**

24(23) Paragnatos del área VI con conos en arreglo circular; parapodios del setígero 10 con lígulas redondeadas; parapodios posteriores con lígulas dorsales llanas en margen superior (Fig. 6O); área III con 14 paragnatos .... *N. fauchaldi* de León-González & Díaz-Castañeda, 1998 (B)

– Paragnatos del área VI con conos en arreglo transversal; parapodios del setígero 10 con lígulas cónicas; parapodios posteriores con lígulas dorsales convexas en margen superior; área III con 30–50 paragnatos ..... *N. veleronis* Hartman, 1940 (B, P)

25(23) Paragnatos del área VII con un solo tamaño; parapodios posteriores con lígulas dorsales medianamente expandida, con margen dorsal aplanado (Fig. 6P); parapodios posteriores con lígulas digitiformes, largas, bien separadas entre sí; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales larga, multidentada, con diente distal recurvado .... *N. callaona* (Grube & Kröyer *in* Grube, 1858) (P, C–Q)

– Paragnatos del área VII con conos robustos y un parche de conos pequeños; parapodios posteriores con lígulas dorsales marcadamente expandida, con margen dorsal muy convexo (Fig. 6Q); parapodios posteriores con lígulas redondeadas, cortas, poco separadas; lámina de falcígeros homogonfos notopodiales corta, poco dentada, distalmente roma .... *N. grubei* (Kinberg, 1865)[3] (B–Q, P)

Comentarios

1) Disposición del número de paragnatos basada en de León-González *et al*. (1999).
2) Morfología basada en Hartmann-Schröder (1996). Especie descrita de Halland, mar de Kattegat, Suecia (Linnaeus 1761, Khlebovich 1996). Se incluyó en la clave solamente para compararla con otras especies similares; sin embargo, en ambos litorales de América tropical podrían pertenecer a otras especies.
3) Hartman (1949) revisó y describió el material tipo de la especie, pero lo denominó dentro de *N. callaona*. Reish (1954) sinonimizó varias especies del Pacífico (e. g., *N. mediator*, *N. eucapitis*, *N. pseudoneanthes*) con *N. grubei*, pero no revisó el holotipo; aunque sí revisó el tipo de *N. callaona*. Basados en ambas descripciones de los holotipos por Hartman y Reish, las diferencias son notorias entre ambas especies y se mencionan en la clave.

Nota

1) Todas aquellas especies válidas de *Nereis* que fueron descritas para otras regiones ajenas a América tropical fueron excluidas para evitar nuevos registros dudosos para la región. Sin embargo, se incluyeron algunas especies clave cuya morfología podría ser conocida únicamente bajo ese nombre, aunque haya especies disponibles para ser restablecidas. Un breve análisis para las especies de *Nereis* excluidas —incluyendo aquellas por de León-González (2009)— se mencionan en la tabla 1.

Nicon **Kinberg, 1865**

1 Lígulas dorsales y medias de similar tamaño a lo largo del cuerpo (Fig. 3H) .... *N. moniloceras* (Hartman, 1940) (P)

– Lígulas dorsales dos o más veces más largas que las lígulas medias en setígeros medios y posteriores (Fig. 3I) ..... *N. orensanzi* de León-González & Trovant, 2013 (P)

Perinereis **Kinberg, 1865**

1 Área VI con 16–24 barras; parapodios del setígero 10 con lígula dorsal marcadamente más reducida que lígula media (Fig. 7A); área III sin paragnatos..... ..... *P. seridentata* (Hartmann-Schröder, 1959)[1] (P)

– Área VI con 1–2 barras; parapodios del setígero 10 con lígula dorsal de tamaño similar o más grande que lígula media; área III con paragnatos **2**

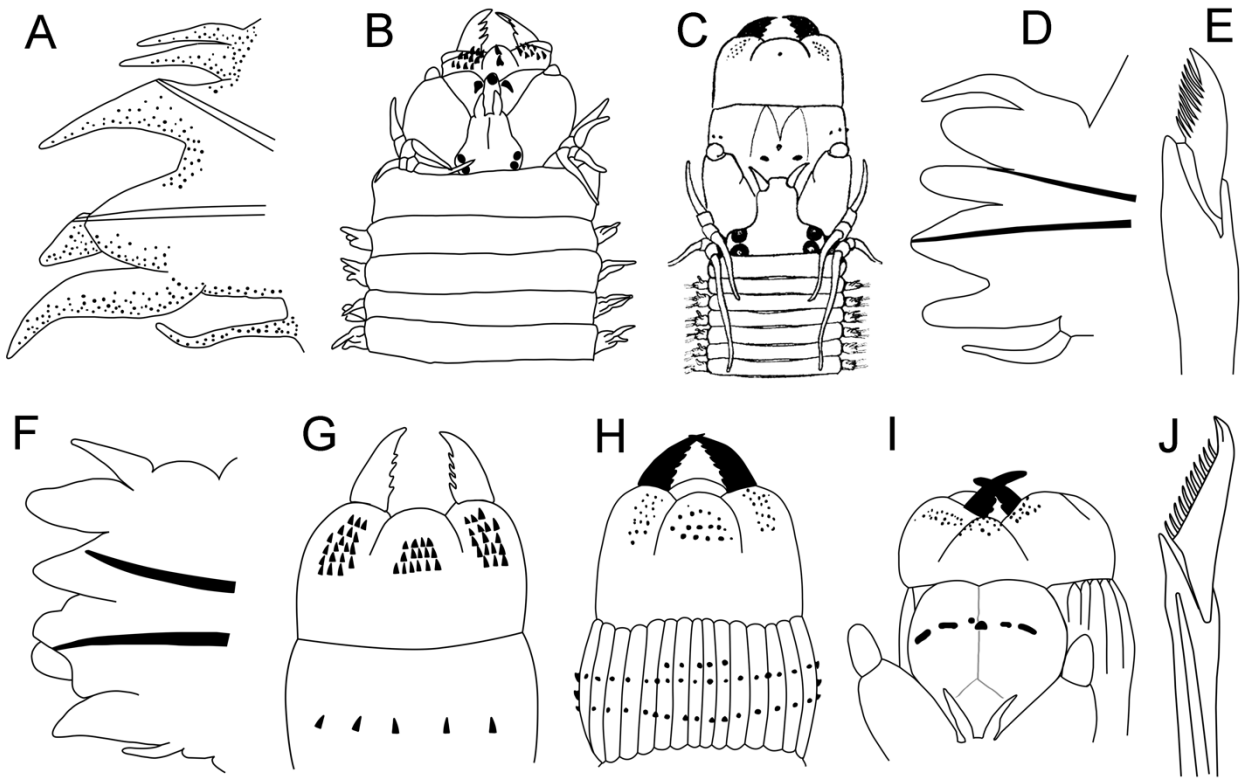


Figura 7. *Perinereis seridentata*: A) Parapodio anterior; *P. rookeri*: B) Región anterior, F) parapodio anterior; *P. villalobosi*: C) Región anterior; *P. cariacoensis*: D) Parapodio anterior; *P. bajacalifornica*: G) Faringe, VV; *P. elenacosoae*: H) Faringe, VV; *P. cariboea*: E) Falcígero heterogonfo; *P. mochimaensis*: I) Faringe, VD, J) falcígero heterogonfo. Modificados de: A) Dean (2001); B), F) de León-González & Goethel (2013); C), H) Rioja (1947); D), I) Liñero-Arana (1983); E) de León-González & Solís-Weiss (1998).

2(1) Parapodios posteriores con lígulas dorsales de tamaños similares, o ligeramente más agrandadas que lígulas medias **3**
– Parapodios posteriores con lígulas dorsales marcadamente más expandidas con respecto a lígulas medias **6**

3(2) Área I con 11 paragnatos; parapodios del setígero 10 con cirro dorsal más largo que lígula dorsal (Fig. 7D) ..... *P. cariacoensis* Liñero-Arana, 1983 (C)
– Área I con 1–2 paragnatos; parapodios del setígero 10 con cirro dorsal más corto que lígula dorsal (Fig. 7F) **4**

4(3) Área VI con 2 barras; área V con 3 paragnatos en arreglo triangular (Fig. 7B) .... *P. rookeri* de León-González & Goethel, 2013 (G)
– Área VI con 1 barra; área V con 1–2 paragnatos en arreglo linear **5**

5(4) Área VII–VIII con menos de 25 paragnatos; paragnatos de áreas V y VI más o menos en línea transversal; cirros tentaculares posterodorsales alcanzan setígeros 8–10 .... *P. floridana* (Ehlers, 1868) (C, G)
– Área VII–VIII con más de 35 paragnatos; paragnatos de áreas V y VI formando un triángulo, cono de área V desplazado hacia enfrente (Fig. 7C); cirros tentaculares posterodorsales alcanzan setígeros 6–7 ..... *P. villalobosi* Rioja, 1947 (P)

6(2) Área VI con 1 barra transversa **7**
– Área VI con 2 barras transversas **9**

7(6) Área VII–VIII con 7 conos pequeños en una línea transversa (Fig. 7G) .....
..... *P. bajacalifornica* de León-González & Solís-Weiss, 1998 (P)
– Área VII–VIII con numerosos paragnatos en dos o tres líneas transversas **8**

8(7) Área I con un paragnato robusto; área VII–VIII con paragnatos de región medioventral en hileras de tamaño similar ..... *P. monterea* Chamberlin, 1918 (B, P)
– Área I con 11–24 paragnatos; área VII–VIII con paragnatos de región medioventral en hileras de tamaño desigual, distal muy corta, con 3–5 conos (Fig. 7H) .....
..... *P. elenacosoae* Rioja, 1947 (C–Q, G–Q, P)

9(6) Área VII–VIII con 8 paragnatos en una línea transversa; área I en arreglo romboidal .....
..... *P. osoriotafalli* de León-González & Solís-Weiss, 1998 (P)
– Área VII–VIII con 11 o más paragnatos en dos líneas transversas; área I en arreglo triangular o en línea longitudinal **10**

10(9) Área I con 2 paragnatos en línea transversa; área III con 7 paragnatos; área V sin paragnatos; falcígeros neuropodiales con lámina corta (Fig. 7E) .....
..... *P. cariboea* de León-González & Solís-Weiss, 1998 (C)
– Área I con 11 paragnatos en arreglo triangular; área III con 17 paragnatos; área V con 2 paragnatos (Fig. 7I); falcígeros neuropodiales con lámina larga (Fig. 7J) .....
..... *P. mochimaensis* Liñero-Arana, 1983 (C)

Comentarios
1) *Perinereis seridentata,* originalmente descrita en *Neanthes* para El Salvador, fue transferida por Dean (2001) a *Perinereis* por presentar una línea transversa de muchos paragnatos en el área VI, también presentes en el complejo de especies '*P. nuntia*'. Sin embargo, la especie no se ajusta a la definición morfológica más reciente del complejo (*fide* Villalobos-Guerrero 2019). La especie se mantiene en *Perinereis* hasta que su posición genérica sea reevaluada.

Platynereis **Kinberg, 1865**

1 Falcígeros notopodiales ausentes a lo largo del cuerpo .....
..... *P. hutchingsae* de León-González, Solís-Weiss & Valadez-Rocha, 2001 (G)
– Falcígeros notopodiales presentes en setígeros medios y posteriores (Fig. 8ª) .....
..... *P. mucronata* de León-González, Solís-Weiss & Valadez-Rocha, 2001 (C, G)

Pseudonereis **Kinberg 1865**

1 Áreas VII–VIII de la faringe con 40 o más paragnatos arreglados en dos bandas..... **2**
– Áreas VII–VIII de la faringe con 14 a 24 paragnatos arreglados en una banda **5**

2(1) Área V con un cono (Fig. 8D); parapodios posteriores con lígulas dorsales foliosas y cirro dorsal inserto subdistalmente ..... *P. variegata* (Grube & Krӧyer *in* Grube, 1858)[1] (P)
– Área V con más de un cono; parapodios posteriores con lígulas dorsales muy alargadas, con forma de látigo, y cirro dorsal inserto distalmente **3**

3(2) Área V con 8–15 paragnatos dispuestos en una hilera irregular (Fig. 8I) .....
..... *P. cortezi* (Kudenov, 1979) (P)
– Área V con 3–4 paragnatos dispuestos en triángulo (Fig. 8H) **4**

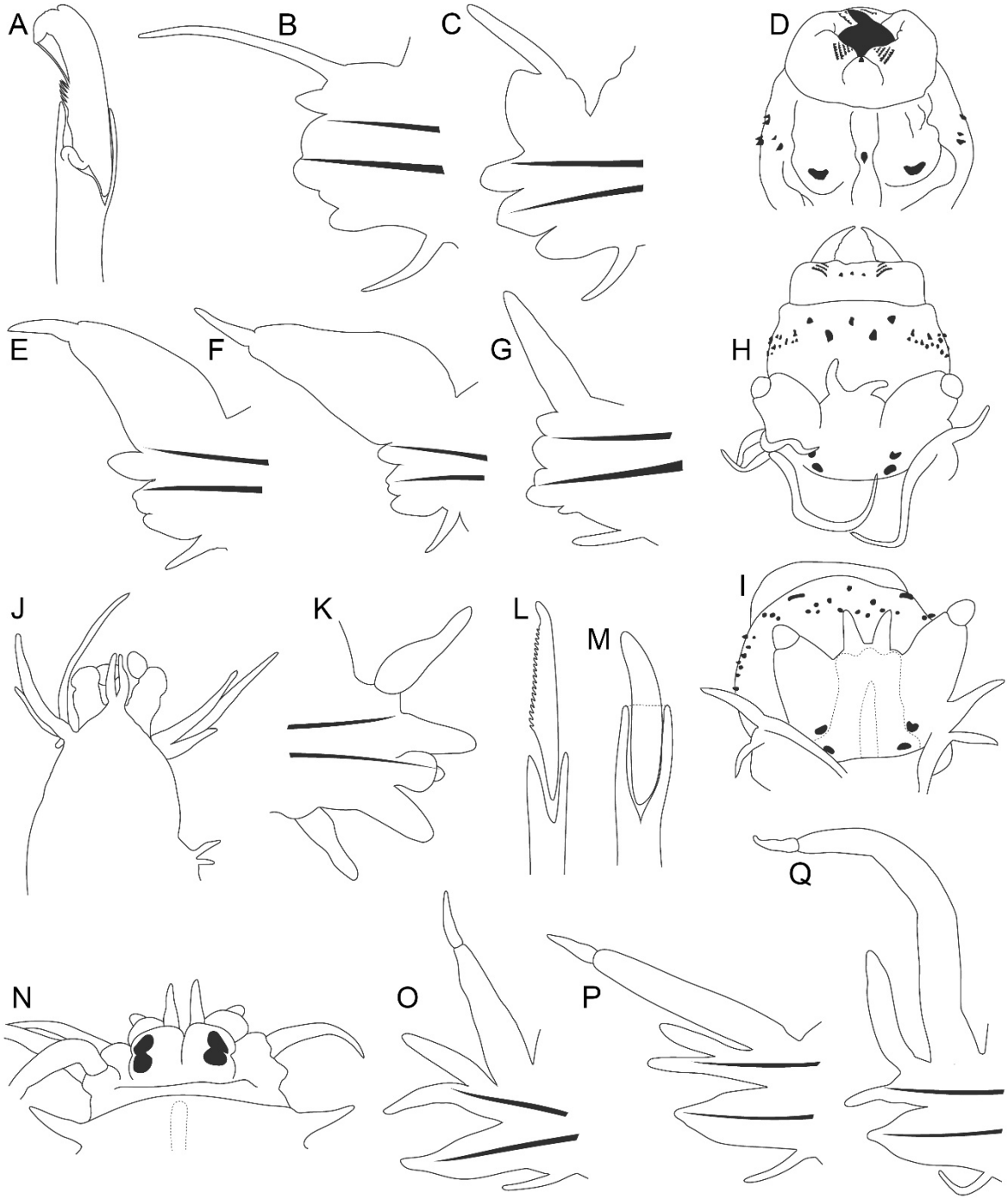


Figura 8. *Platynereis mucronata*: A) Falcígero notopodial en parapodio posterior; *Pseudonereis citrina*: B) Parapodio anterior; *P. deleoni*: C) Parapodio medio; *P. variegata*: D) Extremo anterior; *P. brunnea*: E) Parapodio posterior; *P. gallapagensis*: F) Parapodio posterior; *P. noodti*: G) Parapodio anterior; *P. cortezi*: H) Extremo anterior; *P. pseudonoodti*: I) Extremo anterior; *Rullierinereis profunda*: J) Extremo anterior; *R. bahamensis*: K) Parapodio del setígero 3; *R. mexicana*: L) Falcígero notopodial en parapodio posterior; *R. fauchaldi*: M) Falcígero notopodial en parapodio posterior; *Stenoninereis tecolutlensis*: N) Extremo anterior; *S. lackeyi*: O) Parapodio anterior; *S. martini*: P) Parapodio anterior; *S. elisae*: Q) Parapodio anterior. Modificadas de: B), D)–F) Conde-Vela (2018); C) Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández (2013); H), I) Bakken (2007); J) Hartmann-Schröder (1958); K)–L) Pettibone (1971); M) de León-González & Solís-Weiss (2000); N)–Q) Conde-Vela (2019).

4(3) Lóbulo neuropodal superior ausente; láminas de falcígeros heterogonfos delgadas, ahusándose distalmente; acículas negruzcas; paragnatos del anillo oral robustos y negruzcos ..... *P. pseudonoodti* (Fauchald, 1977) (P)
– Lóbulo neuropodal superior presente; láminas de falcígeros heterogonfos robustas; acículas anaranjado ámbar o pardo pálido; paragnatos del anillo oral estrechos y pardo pálido .... *P. mancorae* (Berkeley & Berkeley, 1961)[2] (P)

5(1) Parapodios en el setígero 10 con cirros dorsales 2–3 veces más largo que las lígulas dorsales **6**
– Parapodios en el setígero 10 con cirros dorsales 1–1.5 veces más largo que las lígulas dorsales **7**

6(5) Cirros dorsales en parápodos del setígero 10 subulados (Fig. 8B) .... *P. citrina* Conde-Vela, 2018 (C)
– Cirros dorsales en parápodos del setígero 10 digitiformes (Fig. 8G) .... *P. noodti* (Hartmann-Schröder, 1962) (P)

7(5) Parapodios en el setígero 30 con lígulas dorsales oblongas y más largas que las lígulas medias (Fig. 8C) ..... *P. deleoni* Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández, 2013 (P)
– Parapodios en el setígero 30 con lígulas dorsales subcónicas y de tamaño similar a las lígulas medias **8**

8(7) Parapodios en setígeros posteriores con lígulas dorsales 3–4 veces más largas que las lígulas medias (Fig. 8E) ..... *P. brunnea* Conde-Vela, 2018 (C)
– Parapodios en setígeros posteriores con lígulas dorsales 7–8 veces más largas que las lígulas medias (Fig. 8F) ..... *P. gallapagensis* Kinberg, 1865[3] (P)

Comentarios
1) La especie fue descrita de Valparaíso, Chile, y considerada circumtropical; sin embargo, los datos recientes de la evidencia morfológica y molecular indican que *P. variegata* pertenece más bien a un grupo de varias especies (Conde-Vela 2018, Kara *et al*. 2018).
2) Esta especie de Máncora, Perú, y previamente considerada en *Neanthes* fue transferida a *Pseudonereis* y redescrita recientemente utilizando material tipo (Villalobos-Guerrero & Idris 2020).
3) La especie fue descrita de las islas Galápagos, Ecuador, y considerada de amplia distribución, aunque un estudio morfológico reciente de ejemplares ecuatorianos delimitó la morfología de la especie y restringió su distribución a Ecuador, Perú y Chile (Conde-Vela 2018).

Rullierinereis **Pettibone, 1971**

1 Ojos ausentes (Fig. 8J) ..... *R. profunda* (Hartman, 1965) (C)
– Ojos presentes **2**

2 (1) Parapodios del setígero 3 sin lígulas dorsales (Fig. 8K) .... *R. bahamensis* (Hartmann-Schröder, 1958) (C)
– Parapodios del setígero 3 con lígulas dorsales **3**

3 (2) Falcígeros notopodiales en setígeros posteriores con láminas dentadas (Fig. 8L) .... *R. mexicana* (Treadwell, 1942) (C)
– Falcígeros notopodiales en setígeros posteriores con láminas lisas (Fig. 8M) .... *R. fauchaldi* de León-González & Solís-Weiss, 2000 (B)

Stenoninereis **Wesenberg-Lund, 1958**

1 Ojos grandes, cubriendo casi la mitad del prostomio (Fig. 8N) .... *S. tecolutlensis* de León-González & Solís-Weiss, 1997 (G)
– Ojos pequeños, cubriendo menos de la mitad del prostomio..... **2**

2 (1) Cirros dorsales en setígeros anteriores con cirróforos de tamaño similar que las lígulas ventrales (Fig. 8O) ..... *S. lackeyi* (Hartman, 1958) (G)
– Cirros dorsales en setígeros anteriores con cirróforos al menos dos veces más grandes que las lígulas ventrales **3**

3 (2) Cirros dorsales en setígeros anteriores con cirróforos 2–3 veces más grandes que los cirrostilos (Fig. 8P)..... *S. martini* Wesenberg-Lund, 1958 (C)
– Cirros dorsales en setígeros anteriores con cirróforos 5–6 veces más grandes que los cirrostilos (Fig. 8Q) ..... *S. elisae* Conde-Vela, 2019 (C)

Agradecimientos

La revisión detallada de este capítulo por Cynthia S. G. Santos (Universidade Federal Fluminense, Brasil) y Catalina Arteaga-Florez (INVEMAR, Colombia) mejoró notablemente la calidad del escrito. Esta edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT–CONACYT (A3–S–73811). TFVG agradece al CONACYT por haber otorgado el Apoyo para Estancias Posdoctorales en el Extranjero (513943).

Referencias

Ackermann C, Dorresteijn A & Fischer A 2005 Clonal domains in postlarval *Platynereis dumerilii* (Annelida: Polychaeta). J Morph 266: 258–280.

Alves PR & Santos CSG 2016 Description of a new species of *Namalycastis* (Annelida: Nereididae: Namanereidinae) from the Brazilian coast with a phylogeny of the genus. Zootaxa 4144(4): 499–514.

Alves PR, Glasby CJ & Santos CSG 2018 On the use of troglomorphic characters in Namanereidinae (Annelida; Nereididae) systematics. Zootaxa 4531: 195–210.

Augener H 1922 Revision der australischen Polychaeten-Typen von Kinberg. Ark Zool 14: 1–42.

Bakken T 2006 Redescription of two species of *Neanthes* (Polychaeta: Nereididae) possessing a large notopodial prechaetal lobe. Sci Mar 70(S3): 27–33.

Bakken T 2007 Revision of *Pseudonereis* (Polychaeta, Nereididae). Zool J Linn Soc Lond 150: 145–176.

Bakken T & Wilson RS 2005 Phylogeny of nereidids (Polychaeta, Nereididae) with paragnaths. Zool Scr 34: 507–547.

Bakken T, CJ Glasby & Wilson RS 2009 A review of paragnath morphology in Nereididae (Polychaeta). Zoosymposia 2: 305–316.

Banse K 1977a A new subfamily, Notophycinae (Polychaeta: Nereididae), for *Micronereis* Claparède and *Quadricirra* new genus. *In* DJ Reish & K Fauchald (eds) Essays on the polychaetous annelids in memory of Dr Olga Hartman. Allan Hancock Found, pp: 115–140.

Banse K 1977b Gymnonereidinae new subfamily: The Nereididae (Polychaeta) with bifid parapodial neurocirri. J Nat Hist 11: 609–628.

Bastida-Zavala JR 1991 *Lycastopsis riojai*, a new species of polychaete (Polychaeta: Nereidae) from the Gulf of California. Rev Biol Trop 38(2B): 415–420.

Berkeley E & Berkeley C 1958 Some notes on a collection of Polychaeta from the northeast Pacific south of latitude 32º N. Can J Zool 36: 399–407.

Berkeley E & Berkeley C 1960 Notes on some Polychaeta from the West Coast of Mexico, Panama, and California. Can J Zool 38: 357–362.

Berkeley E & Berkeley C 1961 Notes on Polychaeta from California to Peru. Can J Zool 39: 655–664.

Blake, J.A. 1985. Polychaeta from the vicinity of deep-sea geothermal vents in the eastern Pacific. I: Euphrosinidae, Phyllodocidae, Hesionidae, Nereididae, Glyceridae, Dorvilleidae, Orbiniidae and Maldanidae. Bull Biol Soc Wash 6: 67–101.

Chamberlin RV 1919 The Annelida Polychaeta [Albatross Expeditions]. Mem Mus Comp Zool Harv Coll 48: 1–514.

Chambers S & Garwood P 1992 Polychaetes from Scottish waters. A guide to identification: Part 3 Family Nereidae. National Museums of Scotland: Edinburgh. 64 pp.

Clark RB 1961 The origin and formation of the heteronereis. Biol Rev 36(2): 199–236.

Conde-Vela VM 2013 *Namalycastis occulta* n. sp. and a new record of *N. borealis* (Polychaeta: Nereididae: Namanereidinae) from the Northwestern Caribbean Sea. Zootaxa 3721: 475–487.

Conde-Vela VM 2017 The troglomorphic adaptations of Namanereidinae (Annelida, Nereididae) revisited, including a redescription of *Namanereis cavernicola* (Solís-Weiss y Espinasa, 1991), and a new Caribbean species of *Namanereis* Chamberlin, 1919. Subterr Biol 23: 19–28.

Conde-Vela VM 2018 New species of *Pseudonereis* Kinberg, 1865 (Polychaeta: Nereididae) from the Atlantic Ocean, and a review of paragnath morphology and methodology. Zootaxa 4471: 245–278.

Conde-Vela VM 2019a Re-evaluation of the morphology of the monotypic genera *Lycastonereis* Rao, 1981 and *Ganganereis* Misra, 1999 (Annelida, Phyllodocida, Nereididae). Zootaxa 4567: 450–460.

Conde-Vela VM 2019b Sinkhole and brackish water nereidid polychaetes: Revision of *Stenoninereis* Wesenberg-Lund, 1958 (Annelida). Subterr Biol 30:95–115.

Conde-Vela VM & Salazar-Vallejo SI 2015 Redescriptions of *Nereis oligohalina* (Rioja, 1946) and *N. garwoodi* González-Escalante & Salazar-Vallejo, 2003 and description of *N. confusa* sp. n. (Annelida, Nereididae). ZooKeys 518: 15–49.

Conde-Vela VM & Wu X 2019 Revision of *Sinonereis* Wu y Sun, 1979 (Annelida: Nereididae). Zoosystema 41(9): 153–161.

Conde-Vela VM, Wu X & Salazar-Vallejo SI 2018 Reevaluation and new species of *Kainonereis* Chamberlin, 1919 (Annelida: Polychaeta: Nereididae). Zool Stud 57: 1–24.

Corrêa DD 1948 A polychaete from the Amazon region. Fac Fil Cienc Letr Univ Sao Paulo 13: 245–257.

Dahlgren TG, Lundberg J, Pleijel F & Sundberg P 2000 Morphological and molecular evidence of the phylogeny of Nereidiform polychaetes (Annelida). J Zool Syst Evol Res 38: 249–253.

Davenport J, Glasby CJ & Karlen DJ 2020 Redescription of *Neanthes micromma* Harper, 1979 (Annelida: Nereididae) based on types and additional material from Tampa Bay, Florida, USA, with a discussion of ontogenetic morphological variation. Zoosymposia 19: 135–150.

Day JH 1967 A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus (Nat Hist) Publ 656: 38, 878 pp.

de Blainville H 1818 Mémoire sur la classe des Sétipodes partie des Vers á sang rouge de M. Cuvier, et des Annélides de M. de Lamarck. Bull Sci Soc Philom Paris 1818: 78–85.

de Jesús-Flores C, Salazar-González A & Salazar-Vallejo SI 2016 Morphological distinction between estuarine polychaetes: *Laeonereis culveri* and *L. nota* (Phyllodocida: Nereididae). Rev Biol Trop 64(1): 205–217.

de León-González JA 1997 Poliquetos de la familia Nereidae (Annelida: Polychaeta) de los litorales Mexicanos: Sistemática, Biogeografía y Alimentación. Departamento de Postgrado de la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Biológicas, U. A. N. L. 298 pp.

de León-González JA 2009 Nereididae Lamarck, 1818. pp 325–354. *In* Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. de León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo & V Solís-Weiss (eds), Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.

de León-González JA & Díaz-Castañeda V 1998 Two new species of *Nereis* (Polychaeta: Nereididae) from Todos Santos Bay, Ensenada, Baja California, México. Proc Biol Soc Wash 111: 823–828.

de León-González JA & Goethel C 2013. A new species of *Perinereis* (Polychaeta, Nereididae) from Florida, USA, with a key to all *Perinereis* from the American continent. ZooKeys 312: 1–11.

de León-González JA & Góngora-Garza G 1992 Soft-bottom polychaetes from the western coast of Baja California Sur, México. 3. A new species of *Ceratocephale*. Cah Biol Mar 33: 417–424.

de León-González JA & Solís-Weiss V 1997 A new species of *Stenoninereis* (Polychaeta: Nereididae) from the Gulf of Mexico. Proc Biol Soc Wash 110: 198–202.

de León-González JA & Solís-Weiss V 1998 The genus *Perinereis* (Polychaeta: Nereididae) from Mexican littoral waters, including the description of three new species and the redescriptions of *P. anderssoni* and *P. elenacasoae*. Proc Biol Soc Wash 111: 674–693.

de León-González JA & Solís-Weiss V 2000 A review of the polychaete family Nereididae from Western Mexico. Bull Mar Sci 67: 549–569

de León-González JA & Solís-Weiss V 2001 Two new species of *Nereis* (Polychaeta: Nereididae) from the Mexican Pacific. Proc Biol Soc Wash 114: 881–886.

de León-González JA & Balart EF 2016 A new species of *Websterinereis* from the Gulf of California and redescription of *Websterinereis foli* (Fauvel, 1930) (Annelida, Nereididae). ZooKeys 614: 15–26.

de León-González JA, Méndez N & Navedo JG 2018 *Laeonereis watsoni* (Annelida, Nereididae), a new species from western Mexico. J Mar Biol Ass UK 9(6): 1347–1353.

de León-González JA, Solís-Weiss V & Ochoa-Rivera V 1999 Nereidids (Polychaeta) from the Caribbean Sea and adjacent coral islands of the southern Gulf of Mexico. Proc Biol Soc Wash 112: 667–681.

de León-González JA, Solís-Weiss V & Valadez-Rocha V 2001 Two new species of *Platynereis* (Polychaeta: Nereididae) from eastern Mexican shores. Proc Biol Soc Wash 114: 389–395.

Dean HK 2001 Some Nereididae (Annelida: Polychaeta) from the Pacific Coast of Costa Rica. Rev Biol Trop 49: 37–67.

Ehlers E 1887 Reports on the results of dredging, under the direction of L. F. Pourtalès, during the years 1868–1870, and the Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877–78) and in the Caribbean Sea (1878–79), in the U.S. Coast Survey Steamer "Blake". XXI.

Report on the annelids. Mem Mus Comp Zool Harv Coll 15: 1–335.
Ehlers E 1897 Polychaeten. Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise 1892 / 93. 3: 1–148.
Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep waters off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1–575.
Fauchald K 1977 Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. Smithson Contr Zool 221: 1–81.
Fauvel P 1923 Polychètes errantes. Faune de France 5: 1–488.
Fauvel P 1953 The Fauna of India including Pakistan, Ceylon, Burma and Malaya. Annelida Polychaeta. Indian Press, Allahabad, 507 pp.
Fitzhugh K 1987 Phylogenetic relationships within the Nereididae (Polychaeta): implications at the subfamily level. Bull Biol Soc Wash 7: 174–183.
Fischer AHL, Henrich T & Arendt D 2010 The normal development of *Platynereis dumerilii* (Nereididae, Annelida). Front Zool 7: 1–39.
Glasby CJ 1991 Phylogenetic relationship in the Nereididae (Annelida: Polychaeta), chiefly in the subfamily Gymnonereidinae, and the monophyly of the Namanereidinae. Bull Mar Sci 48: 559–573.
Glasby CJ 1999 The Namanereidinae (Polychaeta: Nereididae), 1. Taxonomy and phylogeny, 2. Cladistic biogeography. Rec Austr Mus Suppl 25: 1–129.
González-Escalante LE & Salazar-Vallejo 2003 SI A new estuarine species, *Nereis garwoodi* (Polychaeta: Nereididae), from Bahía Chetumal, Mexican Caribbean coast. Rev Biol Trop 51(1): 155–164.
Gravier C 1901 Sur deux nouvelles espèces du genre *Lycastis* Savigny, Aud. et Edw. Rev. de la Guyane francaise. Bull Mus Hist Nat Paris 7: 397–402.
Gravina MF, Lezzi M, Bonifazi A & Giangrande A 2015 The genus *Nereis* L., 1758 (Polychaeta, Nereididae); state of the art for identification of Mediterranean species. At Soc Tosc Sc Nat Mem (serie B), 122: 147–164.
Hartman O 1938 Annotated list of the types of polychaetous annelids in the Museum of Comparative Zoology. Bull Mus Comp Zool Harvard Col 85: 1–31.
Hartman O 1939. The polychaetous annelids collected on the Presidential Cruise of 1938. Smithson Misc Coll 98(13): 1–22.
Hartman O 1940 Polychaetous annelids, 2. Chrysopetalidae to Goniadidae. Allan Hancock Pac Exped 7(3): 173–287.
Hartman O 1948 The marine annelids erected by Kinberg with notes on some other types in the Swedish State Museum. Ark Zool 42A(1): 1–137.
Hartman O 1952. *Iphitime* and *Ceratocephala* (polychaetous annelids) from California. Bull So Calif Acad Sci 51(1): 9–20.
Hartman O 1954 Australian Nereidae, including descriptions of three new species and one genus, together with summaries of previous records and keys to species. Trans R Soc S Austr 77: 1–41.
Hartman O 1959a Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World, Pt. 1. Allan Hancock Occ Pap. 23: 1–353.
Hartman O 1959b Capitellidae and Nereidae (marine annelids) from the Gulf side of Florida, with a review of freshwater Nereidae. Bull Mar Sci 9(2): 153–168.
Hartman O 1963 Submarine canyons of Southern California, 3. Systematics: Polychaetes. Allan Hancock Pac Exped 27(3): 1–93.
Hartman O 1968 Atlas of the errantiate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California. Los Angeles. 828 pp.
Hartmann-Schröder G 1958 Einige Polychaten aus dem Küstengrundwasser der Bimini-Inseln (Bahamas). Kiel Meeresforsch 14: 233–240.
Hartmann-Schröder G 1977 The genera *Ceratocephale* Malmgren, *Olganereis* n. gen., and *Profundilycastis* n. gen. (Nereidae, Polychaeta) with a key to the nereid genera without chitinous paragnaths. In: Reish DJ y Fauchald K (eds), Essays on the polychaetous annelids in memory of Dr. Olga Hartman. Allan Hancock Foundation, Univ South Cal, pp: 141–155.
Hartmann-Schröder G 1985 Revision der Gattung *Ceratonereis* Kinberg (Nereididae, Polychaeta) (Mit besonderer Berücksichtigung der Arten mit eingeschnittenem Prostomium). Mitt Hamb Zool Mus Inst 82: 37–59.
Hartmann-Schröder G 1996 Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. 2nd ed, 58. Gustav Fischer: Jena. 648 pp.
Horst R 1924 Polychaeta Errantia of the Siboga-Expedition. Pt. 3. Nereidae and Hesionidae. Siboga-Exped Leyden 99 (Monogr. 24 Ic): 145–198.
Hutchings P & Reid A 1990 The Nereididae (Polychaeta) from Australia – Gymnonereidinae sensu Fitzhugh 1987: *Australonereis, Ceratocephale, Dendronereides, Gymnonereis, Nicon, Olganereis* and *Websterinereis*. Rec Austral Mus 42: 69–100.
Hutchings P, A Reid & Wilson R 1991 *Perinereis* (Polychaeta, Nereididae) from Australia, with redescriptions of six additional species. Rec Austr Mus 43: 241–274.
Hylleberg J & Nateewathana A 1988 Polychaetes from Thailand, Nereididae (part 2): *Ceratocephale* and *Gymnonereis*, with description of two new species and notes on the subfamily Gymnonereidinae. Phuket Mar Biol Center Res Bull 49: 1–20.
Hylleberg J, A Nateewathana & Bussarawit S 1986 Polychaetes from Thailand, Nereidae (Part 1): *Perinereis* and *Pseudonereis* with notes on species of commercial value. Phuket Mar Biol Center Res Bull 43: 1–22.
International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. International code of zoological nomenclature. 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature (The Natural History Museum): London. 306 pp.
Imajima M 1972 Review of the annelid worms of the family Nereidae of Japan, with description of five new species or subspecies. Bull Natl Sci Mus 15(1): 37–153.

Johnson HP 1901 The Polychaeta of the Puget Sound region. Proc Bost Soc Nat Hist 29(18): 381–437.

Johnson HP 1903 Fresh-water nereids from the Pacific coast and Hawaii, with remarks on fresh-water Polychaeta in general. *In* Mark Anniversary Volume. To Edward Laurens Mark, Hersey professor of anatomy and director of the zoölogical laboratory at Harvard University, in celebration of twenty-five years of successful work for the advancement of zoölogy from his former students, 1877–1902. Henry Holt y Co New York, pp: 205–222.

Johnston G 1865 A catalogue of the British non-parasitical worms in the collection of the British Museum. British Museum. London, 365 pp.

Jumars PA KM Dorgan & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7(1): 497–520.

Kara J, Macdonlad AHH & Simon CA 2018 Integrative taxonomic methods reveal an incorrect synonymisation of the South African *Pseudonereis podocirra* (Schmarda) as the widespread Pseudonereis variegata (Grube) from Chile. Invertebrate Systematics 32: 1282–1297.

Khlebovich VV 1996 Fauna of Russia and neighboring countries. Polychaetous Annelids, Volume III. Polychaetes of the family Nereididae of the Russian seas and the adjacent waters. Proceedings ZIN 140: 1–221. [en ruso]

Kudenov JD 1973 Annelida (Polychaeta). *In* A Handbook to the Gulf of California. Univ Arizona Press 76–131.

Kudenov JD 1975 Errant polychaetes from the Gulf of California. J Nat Hist 9: 65–91.

Kudenov JD 1979 New species and records of polychaetous annelids from the *Tetraclita* (Cirripedia: Crustacea) zone of the Northern Gulf of California. Bull S Calif Acad Sci 78(2): 116–121.

Kudenov JD 1980 Annelida: Polychaeta (Bristleworms). *In* Common Intertidal invertebrates of the Gulf of California. Univ Arizona Press, pp: 77–123.

Lamarck JB 1818. Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; precedes d'une Introduction offrant la determination des caracteres essentiels de l`Animal, sa distinction du vegetal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie. Deterville: Paris, volume 5. 612 pp.

Linnaeus C 1761 Fauna Suecica sistens Animalia Sueciae Regni: Distributa per Classes, Ordines, Genera, Species, cum Differentiis Specierum, Synonymis Auctorum, Nominibus Incolarum, Locis Natalium, Descriptionibus insectorum. Editio altera, auctior. Stockholmiae, Stockhom, Sweden 48: 1–578.

Liñero-Arana I 1983 Dos nuevas especies de Nereidae (Polychaeta: Errantia) de la costa oriental de Venezuela. Bol Inst Oceanogr Ven 22: 3–6.

Núñez J 2004 Familia Nereididae Savigny, 1822. Fauna Ibérica 25: 293–390.

Olive, PJW, Fletcher J, Rees SW & Desrosiers G (1997) Interactions of environmental temperature with photoperiod in determining age at maturity in a semelparous polychaete *Nereis* (*Neanthes*) *virens* Sars. J Therm Biol 22(6): 489–497.

Paxton H 1983 Revision of the genus *Micronereis* (Polychaeta: Nereididae: Notophycinae). Rec Austr Mus 35: 1–18.

Perkins TH 1980 Review of species previously referred to *Ceratonereis mirabilis*, and descriptions of new species of *Ceratonereis, Nephtys*, and *Goniada*. Proc Biol Soc Wash 93(1): 1–49.

Pettibone MH 1956 Some polychaete worms of the families Hesionidae, Syllidae, and Nereidae from the east coast of North America, West Indies, and Gulf of Mexico. J Wash Acad Sci 46: 281–294.

Pettibone MH 1971 Revision of some species referred to *Leptonereis, Nicon*, and *Laeonereis* (Polychaeta: Nereididae). Smithson Contr Zool 104: 1–53.

Planas AO, Tejada AL & Campos CG 2013 Epibiontes en las raíces de Rhizophora spp. en el manglar Barra de Santiago, Departamento de Ahuachapán, El Salvador. Puente Biológico 5: 11–49.

Qiu J-W & Qian P-Y 2000 Revision of the genus *Leonnates* Kinberg, 1866 (Polychaeta: Nereididae), with descriptions and comments on other species described in Leonnates. Proc Biol Soc Wash 113: 1111–1146.

Ramírez-Hernández A, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2015 *Nereis alacranensis*, a new species of polychaete (Annelida, Nereididae) from Alacranes Reef, southern Gulf of Mexico, with a key to Nereis from the Grand Caribbean. Zootaxa 4012(1): 156–166.

Read G 2016 World Polychaeta database. *Spio caudatus* Lamarck, 1818. Consultado el 15 de agosto de 2019 en: World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetailsyid=338190

Reish DJ 1954 Nomenclatural changes and redescription of two nereids (Annelida, Polychaeta) from the eastern Pacific. Bull South Cal Acad Sci 53(2): 99–106.

Rioja E 1941 Estudios anelidológicos, 3. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. An Inst Biol 12: 669–746.

Rioja E 1946a Estudios anelidológicos, 14. Observaciones sobre algunos poliquetos de las costas del Golfo de México. An Inst Biol 17: 193–203.

Rioja E 1946b Estudios anelidológicos, 15. Nereidos de agua salobre de los esteros del litoral del Golfo de México. An Inst Biol 17: 205–214.

Rioja E 1947a Estudios anelidológicos, 16. Observaciones sobre algunos nereidos de las costas de México. An Inst Biol 18: 527–535.

Rioja E 1947b Estudios anelidológicos, 18. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. An Inst Biol 18: 197–224.

Rioja E 1958 Estudios anelidológicos, 22. Datos para el conocimiento de la fauna de anélidos poliquetos de las costas orientales de México. An Inst Biol 29: 219–301.

Rioja E 1960 Estudios anelidológicos, 24. Adiciones a la fauna de anélidos poliquetos de las costas orientales de México. An Inst Biol 31: 289–316.

Rioja E 1963 Estudios anelidológicos, 26. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol 33: 131–229.

Rozbaczylo N & Bolados J 1980. Nereidos de Iquique, Chile (Polychaeta: Nereidae). Bol Mus Nac Hist Nat Chile 37: 205–224.

Rozbaczylo N & Castilla JC 1973 El género *Perinereis* (Annelida, Polychaeta, Nereidae) en Chile. Stud Neotrop Fauna 8: 215–232.

Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An. Inst. de Biol. UNAM 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Jiménez-Cueto MS 1997 Neréididos (Polychaeta) del Caribe mexicano con una clave para las especies del Gran Caribe. Rev Biol Trop 44 / 45: 361–377.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol UNAM, Serie Zoología 75: 9–97.

Salazar-Vallejo SI, Gillet P & Surugiu V 2017 How false is *Nereis falsa* (Annelida, Phyllodocida, Nereididae)?. Rev Biol Trop 65(3): 847–857.

Santos CSG, Pleijel F, Lana P & Rouse GW 2005 Phylogenetic relationships within Nereididae (Annelida: Phyllodocida). Inverteb Syst 19(6): 557–576.

Sato M 2013 Resurrection of the genus *Nectoneanthes* Imajima, 1972 (Nereididae: Polychaeta), with redescription of *Nectoneanthes oxypoda* (Marenzeller, 1879) and description of a new species, comparing them to *Neanthes succinea* (Leuckart, 1847). J Nat Hist 47(1–2): 1–50.

Sato M & Nakashima A 2003 A review of Asian *Hediste* species complex (Nereididae, Polychaeta) with descriptions of two new species and a redescription of *Hediste japonica* (Izuka, 1908). Zool J Linn Soc 137: 403–445.

Solís-Weiss V & Espinasa L 1991 *Lycastilla cavernicola*, a new freshwater nereidid from an inland mexican cave (Polychaeta: Nereididae: Namanereidinae). Proc Biol Soc Wash 104: 631–639.

Starunov VV, Dray N, Belikova EV, Kerner P, Vervoort M & Balavoine G 2015 A metameric origin for the annelid pygidium? BMC Evo Biol 15: 1–17.

Treadwell AL 1914 Polychaetous annelids of the Pacific coast in the collection of the Zoological Museum of the University of California. Univ Calif Publ Zool 13(8): 175–234.

Treadwell AL 1923 Polychaetous annelids from Lower California with descriptions of new species. Amer Mus Novit 74: 1–11.

Treadwell AL 1929 New species of polychaetous annelids in the collection of the American Museum of Natural History, from Porto Rico, Florida, Lower California, and British Somaliland. Amer Mus Novit 392: 1–13.

Treadwell AL 1937 The Templeton Crocker Expedition, 8. Polychaetous annelids from the West Coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. Zoologica NY Zool Soc 22(9): 139–60.

Treadwell AL 1942 Polychaetous Annelids from Lower California and the Philippine Island in the collections of the American Museum of Natural History. Amer Mus Novit 1172: 1–5.

Villalobos-Guerrero TF 2012 Ficha técnica y análisis de riesgo de *Alitta succinea* (Leuckart in Frey & Leuckart, 1847) (Polychaeta: Nereididae). *In* Invertebrados marinos exóticos en el Pacífico mexicano. AM Low-Pfeng & EM Peters-Recagno (eds). Geomare, A.C., INE-Semarnat, México, D.F., pp: 131−165.

Villalobos-Guerrero TF 2019 Redescription of two overlooked species of the *Perinereis nuntia* complex and morphological delimitation of *P. nuntia* (Savigny *in* Lamarck, 1818) from the Red Sea (Annelida, Nereididae). Zoosystema 41(24): 465–496.

Villalobos-Guerrero TF & Idris I 2020 Redescriptions of a neglected species of *Pseudonereis* Kinberg, 1865 (Annelida: Nereididae) and its resembling congener from the Eastern Tropical Pacific. J Nat Hist 54(23-24): 1559–1580.

Villalobos-Guerrero TF & Tovar-Hernández MA 2013 Una especie nueva de *Pseudonereis* (Polychaeta: Nereididae) de Mazatlán, golfo de California, incluyendo una clave para las especies del mundo. Rev Mex Biodivers 84: 774–781.

Villalobos-Guerrero TF & Tovar-Hernández MA 2014 Poliquetos errantes (Polychaeta: Errantia) esclerobiontes del puerto de Mazatlán, Sinaloa (México). Bol Inv Mar Cost 43: 43–87.

Villalobos-Guerrero TF & Bakken T 2018 Revision of the *Alitta virens* species complex (Annelida: Nereididae) from the North Pacific Ocean. Zootaxa 4483: 201–257.

Villalobos-Guerrero TF & Carrera-Parra LF 2015 Redescription of *Alitta succinea* (Leuckart, 1847) and reinstatement of *A. acutifolia* (Ehlers, 1901) n. comb. based upon morphological and molecular data (Polychaeta: Nereididae). Zootaxa 3919: 157–178.

Westheide W 1977 Interstitielle Fauna von Galapagos. XVIII. Nereidae, Eunicidae, Dorvilleidae (Polychaeta). Mikrofauna Meeresboden 63: 1–40.

Wilson RS & Glasby CJ 1993 A revision of the *Perinereis nuntia* species group (Polychaeta: Nereididae). Rec Austr Mus 45: 253–277.

Wu B, Sun R & Yang DJ 1985 The Nereidae (Polychaetous Annelids) of the Chinese coast. China Ocean Press: Beijing, 234 pp.

Tabla de registros cuestionables

Las especies cuyos registros en América tropical son cuestionables se indican en la tabla con notas cortas sobre la evaluación de su estatus en la región. Los nombres de las cuatro regiones serán abreviados siguiendo los mismos códigos establecidos para las claves. Se indicará "no aplica" (NA) en el caso de que no existan registros en América tropical, pero que fueron considerados en la contribución anterior (de León-González 2009).

Taxón	Reportes	Comentarios
Alitta brandti Malmgren, 1865	NA	Localidad tipo: Noroeste del mar de Okhotsk, Rusia. Redescrita recientemente con material tipo; varias especies similares del Pacífico fueron restablecidas, aunque todas son de aguas templadas (Villalobos-Guerrero & Bakken 2018).
Alitta succinea (Leuckart, 1847)	B, C, G, P	Localidad tipo: Helgoland, Alemania. Redescrita con material tipo, y restringida al Noratlántico europeo (Villalobos-Guerrero & Carrera-Parra 2015). La especie había sido considerada como especie exótica en el Pacífico mexicano (Villalobos-Guerrero 2012); sin embargo, los registros pertenecen a *A. acutifolia*. Aquellos registros en el C y G corresponden a una especie nueva.
Ceratonereis excisa (Grube, 1874)	C	Localidad tipo: Sur de Brasil. Redescrita con material tipo, y restringida a la región de la localidad tipo (Perkins 1980). Registros para el Mar Caribe (Salazar-Vallejo 1996) posiblemente correspondan a otra especie.
Ceratonereis mirabilis Kinberg, 1865	C, G, P	Localidad tipo: Noreste de Brasil. Redescrita con material tipo y otros no tipos (Perkins 1980). La especie es exclusiva del Atlántico tropical (Hartmann-Schröder 1985), y no está en el Pacífico tropical. Es posible que más de una especie esté inmiscuida tanto en los registros del C, G y P.
Ceratonereis singularis Treadwell, 1929	C, G	Localidad tipo: Isla San José, Golfo de California. Redescrita con material tipo y otros no tipos del Pacífico y Atlántico (Perkins 1980). Los ejemplares de ambas costas presentan diferencias claras, aunque fueron considerados la misma especie (Perkins 1980, Hartmann-Schröder 1985). Probablemente, la especie es exclusiva del P, mientras que los registros en el C y G constituyen otra especie.
Ceratonereis tentaculata Kinberg, 1865	P	Localidad tipo: Honolulu, Hawái. Redescrita con material tipo, y restringida a la región de la localidad tipo y Japón (Perkins 1980). Registros posiblemente correspondan a otras especies (Hartmann-Schröder 1985).
Cheilonereis cyclurus (Harrington, 1897)	P	Localidad tipo: Washington, Sonda de Puget, EUA. Comensal de cangrejos ermitaños, presente en ambas costas templadas del Pacífico norte. Aquellos registrados en el P fueron ejemplares en vida libre, y no fueron descritos. Podrían tratarse de otro género y especie.
Composetia costae (Grube, 1840)	C, G, P	Localidad tipo: Mar Tirreno, Italia. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Fue descrita brevemente y sin ilustraciones, o bien, caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros en América tropical, como *Ceratonereis*, posiblemente correspondan a otras especies.
Composetia hircinicola (Eisig, 1870)	C	Localidad tipo: Palma de Mallorca, mar Balear, España. Redescrita utilizando material ibérico (Núñez 2004). Registro para C, como *Ceratonereis*, no incluye caracteres críticos ni ilustraciones que ayuden a confirmar su presencia. Se considera cuestionable en la región.

Taxón	Reportes	Comentarios
Composetia irritabilis (Webster, 1879)	P, C	Localidad tipo: Virginia, EUA. Redescrita utilizando material tipo (Bakken & Wilson 2005). Registros en América tropical, como *Ceratonereis*, no incluyeron descripciones o ilustraciones. No es posible confirmar su presencia. Se considera cuestionable en ambas regiones.
Composetia paucidentata (Moore, 1903)	P	Localidad tipo: Islas Aleutianas, mar de Bering. Descrita adecuadamente con un sólo ejemplar, y con pocas ilustraciones. El registro en el P, como *Ceratonereis*, no incluye caracteres ni ilustraciones que ayuden a confirmar su presencia. Se considera cuestionable en la región.
Composetia tunicatae (Hartman, 1936)	NA	Localidad tipo: Norte de California, EUA. Descrita brevemente. Conocida sólo para la localidad tipo, viviendo en ascidias. No existen registros para América tropical.
Eunereis longipes (Hartman, 1936)	NA	Localidad tipo: Norte de California, EUA. Descrita brevemente utilizando un sólo ejemplar epítoco. Conocida sólo para la localidad tipo. No existen registros para América tropical.
Gymnonereis crosslandi (Monro, 1933)	P, C, G	Localidad tipo: Isla Gorgona, Pacífico colombiano. La sinonimia de *Ceratocephale crosslandi americana* Hartman, 1952 con esta especie aumenta su rango de distribución hasta el Pacífico mexicano. Los registros para el C y G posiblemente correspondan a una especie indescrita.
Kainonereis alata Chamberlin, 1919	P	Localidad tipo: Kiribati. Género y especie redescritos y restablecidos recientemente; el registro del Golfo de California posiblemente corresponda a *K. peltifera* (Conde-Vela *et al*. 2018).
Kinberginereis inermis Hoagland, 1920	NA	Localidad tipo: Filipinas. Género monoespecífico. No existen registros del género y especie en América tropical.
Laeonereis culveri (Webster, 1879)	C, G, P	Localidad tipo: Carolina del Norte, EUA. Redescrita utilizando material topotipo (de Jesús-Flores *et al.* 2016). Registros para G y C corresponden a *L. nota* (Treadwell, 1941). Registro para P no incluye caracteres críticos ni ilustraciones que ayuden a confirmar su presencia.
Leonnates decipiens Fauvel, 1929	P	Localidad tipo: Golfo de Mannar, India. Redescrita utilizando materiales topotipos y otros no tipos (Qiu & Qian 2000). Registro no incluye caracteres críticos ni ilustraciones que confirmen su presencia.
Namalycastis abiuma (Müller & Grube *in* Grube, 1872) grupo de especies	C	Localidad tipo: Isla Santa Catarina, Brasil. La especie fue redescrita por Glasby (1999), asignando a los especímenes similares a ésta en el taxón informal *N. abiuma* grupo de especies, reportando su presencia en Belice. Dicho reporte amerita una segunda revisión para corfimar se trata de la misma especie.
Namanereis amboinensis (Pflugfelder, 1933)	C, G	Localidad tipo: Amboina, Islas Molucas, Indonesia. La especie fue reportada por Glasby (1999) para Belice, Granada y Aruba. La sinonimia de *Lycastopsis tecolutlensis* Rioja, con esta especie propuesta por Glasby expande su distribución al Golfo de México. Se requiere un estudio con material tipo y topotipo para confirmar si se tratan de la misma especie.
Namanereis littoralis (Müller & Grube *in* Grube, 1872) grupo de especies	C	Localidad tipo: Isla Santa Catarina, Brasil. La especie fue redescrita por Glasby (1999), asignando a los especímenes similares a ésta en el taxón informal *N. littoralis* grupo de especies, reportando su presencia en las Antillas. Dichos reportes ameritan una segunda revisión para corfimar se trata de la misma especie.

Taxón	Reportes	Comentarios
Namanereis pontica (Bobretzky, 1872)	C	Localidad tipo: Mar Negro. Especie redescrita utilizando materiales topotipos y otros no tipos (Glasby 1999). Registro posiblemente corresponda a otra especie.
Neanthes acuminata (Ehlers, 1868)	B, C, G, P	Localidad tipo: Mar Tirreno, Italia. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Descrita apropiadamente, pero caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros en América tropical, en ocasiones como *N. caudata*, posiblemente corresponden a especies indescritas; no hay nombres de especies similares para estas regiones.
Neanthes galetae Fauchald, 1977	P	Localidad tipo: Colón, Panamá (Caribe). Especie descrita brevemente pero indicando caracteres diagnósticos importantes para su distinción con otras especies. El registro para El Salvador (Planas *et al.* 2013) es dudoso y debe ser re-evaluado.
Neanthes unifasciata (Willey, 1905)	P	Localidad tipo: Golfo de Mannar, Sri Lanka. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Fue descrita brevemente y con pocas ilustraciones, o bien, caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros posiblemente correspondan a otras especies.
Nereis anodonta Schmarda, 1861	C	Localidad tipo: Jamaica. Descripción original incompleta y con pocas ilustraciones. Actualmente es considerada indeterminable (Hartman 1959a).
Nereis articulata Ehlers, 1887	G	Localidad tipo: Florida, EUA. Descrita brevemente. Descripción original indica que hay estructuras faríngeas en el anillo oral mientras que el anillo maxilar es liso. A pesar de esta discrepancia, Hartman (1938) lo transfirió a *Ceratonereis* incluso después de haber revisado el material tipo (en malas condiciones, sin faringe). Hartmann-Schröder (1985) la transfirió al subgénero *Composetia*. La especie requiere de una redescripción.
Nereis callaona (Grube & Kröyer *in* Grube, 1858)	C	Localidad tipo: Callao, Perú. Redescrita utilizando materiales topotipos y otros no tipos (Reish 1954). Registros no incluyen caracteres críticos ni ilustraciones que confirmen su presencia en la región.
Nereis caudipunctata Grube y Ørsted in Grube, 1858	C	Localidad tipo: Islas Vírgenes, EUA. Considerada dudosa debido a la falta de información. Descripción incompleta, basada en un ejemplar epítoco; no se ha redescrito desde entonces.
Nereis eakini (Hartman, 1936)	NA	Localidad tipo: Centro de California, EUA. Descrita brevemente. Conocida sólo para la localidad tipo. No existen registros para América tropical.
Nereis eugeniae (Kinberg, 1865)	P	Localidad tipo: Estrecho de Magallanes, Chile. Redescrita utilizando materiales topotipos y otros no tipos (Ehlers 1897). Registros no incluyen caracteres críticos ni ilustraciones que confirmen su presencia en la región.
Nereis falsa (de Quatrefages, 1866)	C, G, P	Localidad tipo: Mar Negro. Presenta una situación taxonómica en espera de ser resuelta, ya que existe más de una especie bajo el mismo nombre (Salazar-Vallejo *et al.* 2017). Registros para América tropical son dudosos.
Nereis grayi Pettibone, 1956	C, G	Localidad tipo: Massachusetts, EUA. Descrita adecuadamente utilizando ejemplares átocos y epitocos. Registros posiblemente pertenezcan a *N. alacranensis* o una especie indescrita.
Nereis grubei (Kinberg, 1865)	B	Localidad tipo: Valparaíso, Chile. No ha sido redescrita utilizando el material tipo, pero sí brevemente utilizando topotipos (como *N. callaona*,

Taxón	Reportes	Comentarios
		Hartman 1948). Aún es necesaria una revisión para conocer completamente la morfología de la especie y resolver los registros dudosos en B.
Nereis jacksoni Kinberg, 1865	C, P	Localidad tipo: Sídney, Australia. Redescrita utilizando material tipo (Augener 1922) o topotipos (Hartman 1954). Registros en C son cuestionables (Conde-Vela & Salazar-Vallejo 2015), y posiblemente también los sean para P.
Nereis krebsii Grube & Ørsted *in* Grube, 1858	NA	Localidad tipo: Islas Vírgenes, EUA. Descripción original incompleta y sin ilustraciones. Actualmente es considerada indeterminable (Hartman 1959).
Nereis lamellosa (Ehlers, 1868)	C, G, P	Localidad tipo: Mar Adriático. Descripción original detallada. Redescrita utilizando materiales topotipos (Gravina *et al.* 2015). Registros en América tropical son cuestionables. Posiblemente la especie sea confundida con *N. inflata* o jóvenes de *A. acutifolia* en P, mientras que en C y G quizás sea una especie indescrita.
Nereis marginata Grube & Ørsted *in* Grube, 1858	NA	Localidad tipo: Islas Vírgenes, EUA. Descripción original incompleta y sin ilustraciones. Actualmente es considerada indeterminable (Hartman 1959a).
Nereis occidentalis (Hartman, 1945)	NA	Localidad tipo: Carolina del Norte, EUA. Complejo de especies resuelto en América tropical (Conde-Vela & Salazar-Vallejo 2015). No está en la región.
Nereis pelagica (Linnaeus, 1758)	B, C, G, P	Localidad tipo: Halland, mar de Categat, Suecia. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Fue descrita muy brevemente y sin ilustraciones, o bien, caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo, la cual, ha sido confundida o referida como desconocida. No sorprende, entonces, que haya sido considerada como cosmopolita. Registros en C y G posiblemente correspondan a *N. largoensis* y aquellos en P a *N. rigida*, ambas requieren redescripciones.
Nereis procera (Ehlers, 1868)	P	Localidad tipo: Vancouver, Canadá. Descripción original detallada. Redescrita utilizando materiales tipo y topotipos (Johnson 1901). Registro no incluye caracteres críticos ni ilustraciones que confirmen su presencia.
Nereis puncturata Grube & Ørsted *in* Grube, 1858	NA	Localidad tipo: Islas Vírgenes, EUA, y Valparaíso, Chile. Descripción original incompleta y sin ilustraciones. Actualmente es considerada indeterminable (Hartman 1959a).
Nereis rigida Grube & Ørsted *in* Grube, 1858	C	Localidad tipo: Puntarenas, Costa Rica (Pacífico). Fue descrita brevemente y sin ilustraciones, aunque algunos caracteres diagnósticos fueron indicados, aún requiere una revisión para conocer su morfología. Por tanto, los registros para C necesitan ser re-evaluados.
Nereis riisei Grube & Ørsted *in* Grube, 1858	P	Localidad tipo: St. Croix, Islas Vírgenes, EUA. Fue descrita brevemente y sin ilustraciones, aunque algunos caracteres diagnósticos fueron indicados, aún requiere una revisión para conocer su morfología ya que no ha sido redescrita usando material tipo. Los registros para P necesitan ser re-evaluados.
Nereis zonata (Malmgren, 1867)	B, C, P	Localidad tipo: Svalbard, Groenlandia. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Fue descrita muy brevemente y sin ilustraciones, o bien, caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros en América tropical y B posiblemente correspondan a otras especies.

Taxón	Reportes	Comentarios
Nicon aestuarensis Knox, 1951	NA	Localidad tipo: Nueva Zelanda. Registrada erróneamente por Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa (2004) para el P. No hay registros en América tropical.
Perinereis anderssoni Kinberg, 1865	C	Localidad tipo: Río de Janeiro, Brasil. Redescrita utilizando materiales tipo y otros no tipos (de León-González & Solís-Weiss 1998). Registros posiblemente correspondan a otras especies.
Perinereis elenacasoae Rioja, 1947	C, G	Localidad tipo: Sinaloa, México (Golfo de California). Redescrita utilizando materiales tipo y otros no tipos (de León-González & Solís-Weiss 1998). Registros posiblemente correspondan a otras especies.
Perinereis obfuscata (Grube, 1878)	P	Localidad tipo: Filipinas. Redescrita utilizando materiales tipo y otros no tipos (Hutchings *et al.* 1991). Registros corresponden a *P. elenacasoae* (de León-González & Solís-Weiss 1998), aunque algunos también podrían correspondan a otras especies.
Perinereis vancaurica (Ehlers, 1868)	C	Localidad tipo: Islas Nicobar, mar de Andamán. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Descrita brevemente y sin ilustraciones, o bien, caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registro posiblemente corresponda a otra especie.
Platynereis bicanaliculata (Baird, 1863)	B, P	Localidad tipo: Vancouver, Canadá. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Descrita brevemente y sin ilustraciones, o bien, caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros posiblemente correspondan a otras especies.
Platynereis coccinea (delle Chiaje, 1822)	C	Localidad tipo: Mar Tirreno, Italia. Reportada para el Golfo de Cumaná, Venezuela. Posiblemente se refiera a *P. mucronata*.
Platynereis dumerilii (Audouin & Milne-Edwards, 1833)	B, C, G, P	Localidad tipo: La Rochelle, Francia. Presenta una taxonomía compleja; requiere una revisión y redescripción para delimitar su morfología. Registros en América tropical posiblemente correspondan a otras especies, ya sea nuevas o en espera de ser restablecidas. Algunos de los registros en C y G corresponden a *P. mucronata* (de León-González *et al.* 2001)
Platynereis peruviana (Berkeley & Berkeley, 1964)	P	Localidad tipo: Frente a las costas de Perú. Originalmente descrita como una especie de *Nicon.* Fue transferida a *Platynereis* (Pettibone 1971), pero se considera dudoso ya que la faringe está perdida.
Platynereis polyscalma Chamberlin, 1919	B, P	Localidad tipo: Funafuti, islas Ellice (Tuvalu). Registrada por diversos autores en B y P, posiblemente se trate de una o más nuevas especies.

34. Oenonidae Kinberg, 1865

Luis F. Carrera-Parra

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática El
Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
lcarrera@ecosur.mx, carrera_parra@yahoo.com.mx

Introducción

El nombre de la familia se deriva de *Oenone* (género tipo) que corresponde, según la mitología griega, al nombre de una ninfa del monte Ida en Frigia.

Los oenónidos son gusanos de tamaño variable que va desde unos pocos centímetros hasta casi el metro de longitud, todos ellos usualmente muy delgados. Este grupo de poliquetos está conformado por especies endoparásitas, de vida libre, o que en alguna etapa del desarrollo ontogenético tienen una fase endoparásita (Pettibone 1957, Amaral 1977, Pleijel 2001, Steiner & Amaral 2009).

El grupo tiene una distribución mundial desde la zona intermareal hasta profundidades abisales. Las especies de vida libre típicamente son excavadoras de sedimentos blandos, y aunque no construyen tubo, secretan moco para evitar que colapse su madriguera (Hilbig 1995). Las formas parásitas infestan principalmente poliquetos (Fig. 1A), pero también han sido encontradas en equiúridos y bivalvos (Dean 1992, Steiner & Amaral 2009, Hernández-Alcántara *et al.* 2015). Se pueden encontrar desde un espécimen hasta más de 50 especímenes infectando un hospedero, llegando en ocasiones a alcanzar tallas mayores a las de su hospedero (Pettibone 1957, Amaral 1977, Hernández Alcántara & Solís-Weiss 1998, Pleijel 2001). Pettibone (1957) sugirió que las infecciones ocurren durante los primeros estadios del parásito, pero se desconoce tanto los mecanismos de infección como la etapa en la cual esta ocurre.

Se conoce muy poco sobre su biología reproductiva. Se sabe que tienen sexos separados sin existir dimorfismo sexual. Ejemplares adultos de la especie parásita *Labrorotratus prolificus* Amaral, 1977 se pueden reproducir asexualmente por estolones (Amaral 1977, Steiner & Amaral 2009). El estudio de la biología reproductiva de *Halla parthenopeia* (delle Chiaje, 1828) mostró que los machos presentan espermatozoides morfológicamente simple y de tipo primitivo, con núcleo redondo, acrosoma redondeado con forma de capucha, una pieza media corta con cuatro mitocondrias y un flagelo largo con un axonema básico de 9+2. Existen dos picos de aparición de esperma maduro, el primero a finales de abril y el segundo a finales de diciembre (Abd-Elnaby 2009).

De igual manera, los datos sobre su ecología son escasos; en el pasado, se les consideraban como carnívoros o sedimentívoros selectivos (Fauchald & Jumars 1979). Actualmente, con base en resultados obtenidos con isotopos estables ($\delta^{15}N$) se ha corroborado su actividad carnívora, además de alimentarse de sus hospederos (Jumar *et al.* 2015). Estudios en especies del género *Halla* Costa, 1844, los cuales muestran una marcada preferencia por los bivalvos como presas (Saito *et al.* 1999, Osman *et al.* 2010), señalan que estos organismos producen una mucosidad que contiene sustancias con actividades paralizantes y digestivas que obligan al bivalvo a abrirse, para posteriormente ingerir el tejido blando (Kawai *et al.* 1999).

Además, se sabe que bajo condiciones de estrés las especies de *Halla* secretean otro tipo de mucosidad de color púrpura, la cual, al entrar en contacto con la piel humana es difícil de eliminar (Iori *et al.* 2014). Esta mucosidad es producida por estructuras glandulares de la epidermis (Bielig & Möllinger 1960) y se considera que sirve como mecanismo de defensa química (Iori *et al.* 2014). La secreción de mucosidad púrpura también se presenta en organismos del género *Oenone* Savigny *in* Lamarck, 1818 cuando se encuentran bajo estrés por manipulación (Fig. 1B)(observación personal).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

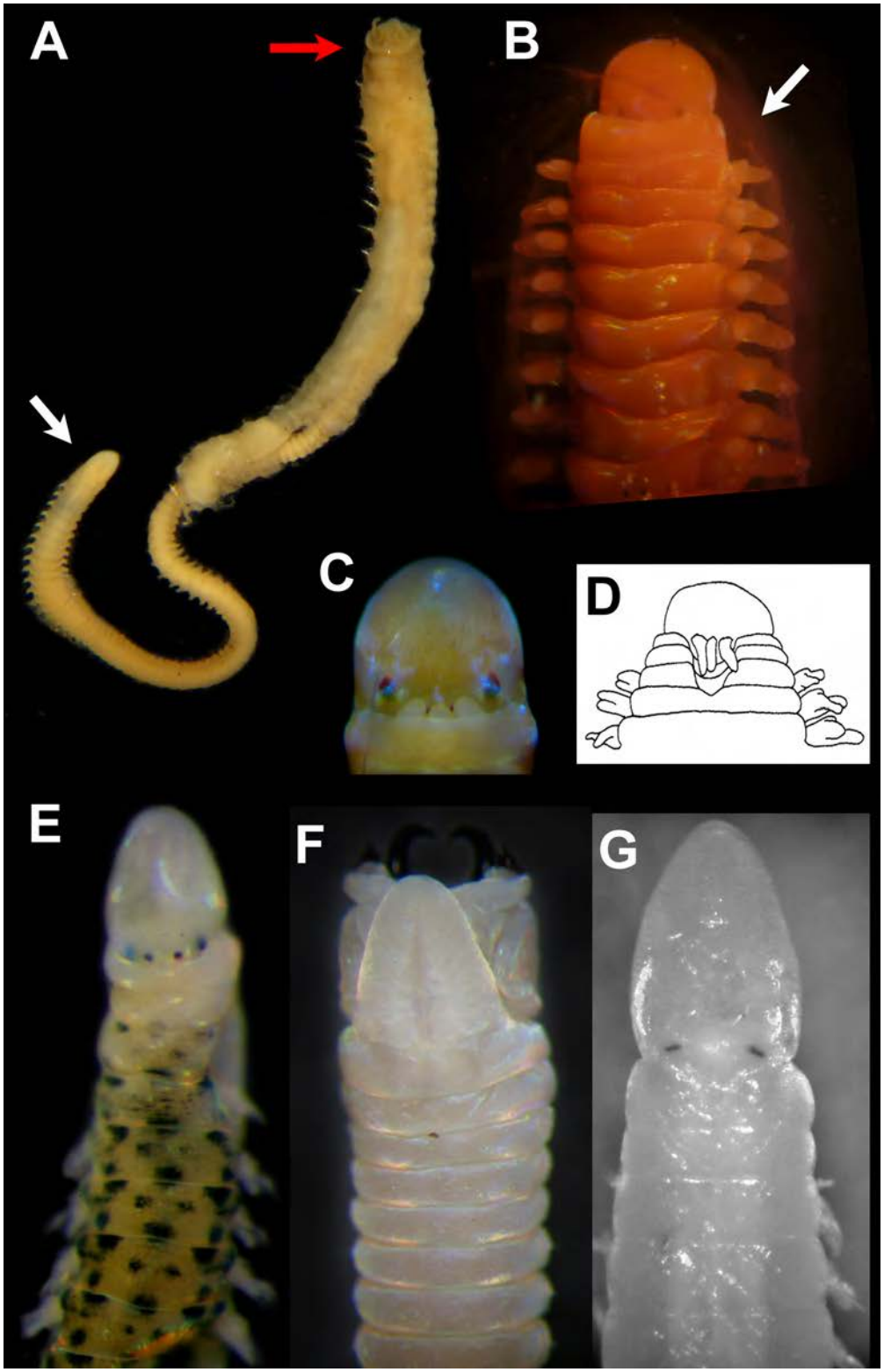


Figura 1. A) *Haematocleptes leaenea* (flecha blanca) en su hospedero el terebélido *Leaena minima* (flecha roja); B) *Oenone*, extremo anterior VD, flecha señala la mucosidad que recubre su cuerpo; C) *Oenone*, acercamiento extremo anterior VD, antenas parcialmente expuestas; D) *Halla*, extremo anterior VD, (redibujado de Colbath, 1989a); E) *Arabella*, extremo anterior VD; F) *Drilonereis*, extremo anterior VD, aparato maxilar parcialmente expuesto; F) *Labrorostratus*, extremo anterior VD. (VD= vista dorsal) (Fotos: A, E-G © L.F. Carrera-Parra; B, C © H. Bahena).

Se ha documentado que al menos dos especies de oenónidos son utilizadas como carnada para la pesca deportiva y de subsistencia. *Halla parthenopeia* es comúnmente utilizada en el Mar Mediterráneo (Abd-Elnaby 2009, Baeta *et al.* 2019); mientras que *H. okudai* Imajima, 1967 es utilizada en Japón (Saito *et al* 2014) y Malasia (Idris *et al.* 2013).

Sistemática

La primer especie de oenónido fue descrita en 1804 por Montagu como *Nereis iricolor* (actualmente *Arabella iricolor*). A la fecha, se reconocen 12 géneros con cerca de unas 100 especies descritas. Desde la propuesta de la familia por Kinberg en 1865 a la fecha, la familia ha sufrido muchos cambios en los taxa que la constituyen, lo que dio origen a una serie de modificaciones y sinonímias a nivel de familia (ver Colbath 1989a, Orensanz 1990, Hilbig 1995).

Uno de los cambios más notorios en la delimitación de Oenonidae fue la inclusión de la familia Arabellidae como su sinónimo menor, propuesto por Orensanz (1990); además, él propuso que los oenónidos estaban filogenéticamente más relacionados con los lumbrinéridos, teniendo como grupo hermano al clado formado por Eunicidae y Onuphidae. Esta relación también fue obtenida por Rouse & Fauchald (1997) en algunos de sus análisis filogenéticos en lo cuales incluyeron a los oenónidos.

Estudios más recientes, con base en datos moleculares, han mostrado que la hipótesis de que Oenonidae incluye Arabellidae es consistente, encontrando que existe una estrecha relación entre *Arabella* Grube 1858, *Drilonereis* Claparède, 1870 y *Oenone* (Struck *et al*. 2006).

A nivel familia, la idea previa que relaciona a los oenónidos como grupo hermano de los lumbrinéridos pareciera no estar soportada con los datos moleculares. Struck *et al*. (2006) consideraron a los oenónidos como el grupo hermano del clado formado por Eunicidae y Onuphidae; mientras que, en un estudio posterior, los oenónidos fueron considerados como el grupo hermano de Dorvilleidae (Struck *et al.* 2007). Sin embargo, el estudio más reciente con base en filogenómica retoma la propuesta de que Oenonidae es el grupo hermano de Lumbrineridae (Struck *et al.* 2015).

Morfología

El estudio de este grupo de poliquetos requiere de una cuidadosa observación del aparato maxilar, debido a que su taxonomía está basada principalmente en las diferencias de esta estructura. Además del aparato maxilar, existen caracteres externos importante en la taxonomía del grupo. Para los caracteres externos, es de suma importancia revisar la variación de la forma y desarrollo de los lóbulos setales de los parápodos a lo largo del cuerpo, ya que existen diferencias en el desarrollo de estas estructuras en parápodos de diferentes zonas corporales. Se debe examinar a detalle la existencia de espinas en el borde de las setas limbadas, así como la forma del capuchón de las setas. Por lo que es recomendable, revisar el ejemplar completo bajo el microscopio, y por lo menos, realizar cortes de tres parápodos en diferentes regiones corporales (anterior, media, posterior). Para los caracteres internos, es necesario realizar un corte antero-dorsal para extraer el aparato maxilar, el cual deberá de ser estudiado bajo el microscopio para poder precisar el número de maxilas, así como el número de dientes por cada placa maxilar.

Prostomio y peristomio. El prostomio en este grupo es redondeado a cónico (Fig. 1B-G), usualmente sin apéndices, con excepción del género *Tainokia* Knox & Green, 1972 que tiene una antena, mientras que *Halla* y *Oenone* tienen tres antenas ubicadas en posición postero-dorsal (Fig. 1C-D). Típicamente presentan uno o dos pares de ojos, aunque algunas especies carecen de ojos. El peristomio está constituido por uno o dos anillos, los cuales pueden estar dorsalmente incompletos formando un canal que puede ser poco desarrollado como en *Tainokia* o puede estar bien desarrollado y llegar hasta el primer setígero como en *Halla* (Fig. 1D).

Aparato maxilar y mandíbulas. El aparato maxilar es del tipo prionognato cuya característica principal es la presencia de portadores maxilares delgados, mucho más largos que el resto de las maxilas (Fig. 2 C, F). Debido a la existencia de especies de vida libre y parásitas, la arquitectura del aparato maxilar en este grupo es muy variable, estando muy desarrollado en los de vida libre donde se pueden presentar múltiples pares de maxilas como por ejemplo en *Oenone* o *Arabella* (Fig. 2C), o estar extremadamente reducido a tan solo la presencia de los portadores maxilares y en algunas ocasiones un

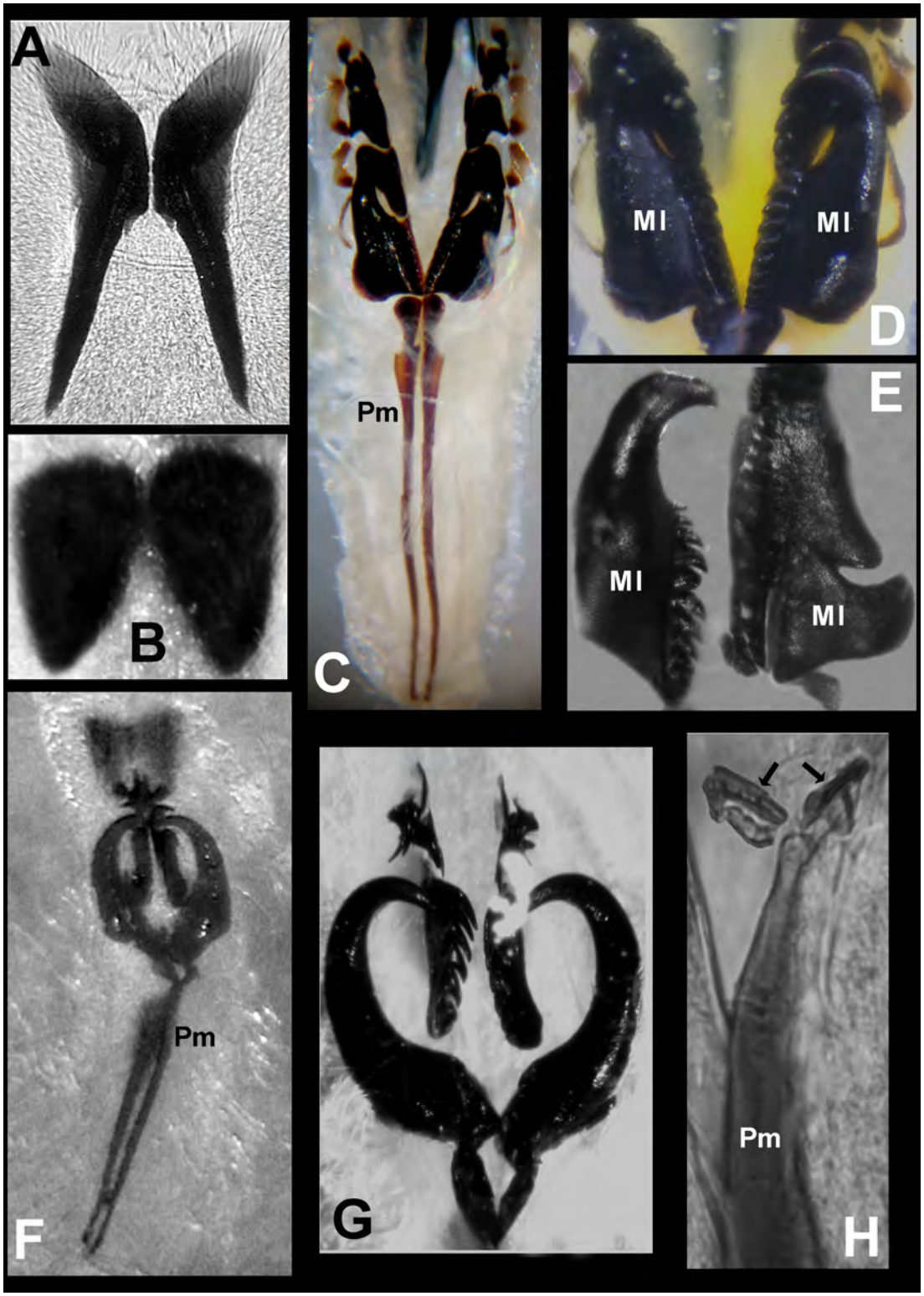


Figura 2. A) *Labrorostratus*, mandíbulas VD; B) *Drilonereis*, mandíbulas; C) *Arabella*, aparato maxilar VD; D) *Oenone*, Maxilas I simétricas VD; E) *Oenone*, Maxilas I asimétricas VD; F) *Drilonereis*, aparato maxilar VD; G) *Drilonereis*, acercamiento maxilas I-III; H) *Labrorostratus* aparato maxilar VD; portador maxilar incompleto en su extremo posterior, flechas señalan las maxilas. (Abreviaturas: VD= vista dorsal, Pm= portadores maxilares, MI= maxila I) (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

par de maxilas, como por ejemplo en *Drilognathus* Day, 1960 y *Labrorostratus* de Saint-Joseph, 1888 (Fig. 2H).

El aparato maxilar de los oenónidos es simétrico, existiendo el mismo número de maxilas del lado izquierdo que del derecho (Fig. 2C). En algunos taxa existe la condición denominada asimétrica, haciendo referencia a la diferencia en forma y tamaño de la maxilas, no en el número de maxilas como ocurre en eunícidos y onúfidos. Esta asimetría en la forma de las placas maxilares se aprecia normalmente en las dos primeras maxilas, donde en algunos casos, ambas maxilas I son de una forma falcada con la base totalmente denticulada y de similar tamaño que la maxila II (fig. 2D), y su contraparte, donde una de la maxila I izquierda es falcada mientras que la derecha es una placa rectangular totalmente denticulada y mucho más corta (Fig. 2E).

Las mandíbulas de los oenónidos son planas, están totalmente separadas una de otra, y sin placas distales calcificadas (Fig. 1 A-B), por lo que carecen de líneas (Orensanz 1990), con excepción de *Oligognathus* Spengel, 1882 cuyas mandíbulas están fusionadas en una sola pieza con forma de herradura, *Drilonereis* donde pueden estar ausentes en algunas de sus especies, y *Arabella aracaensis* Steiner & Amaral, 2009 donde si existen líneas de crecimiento en las madíbulas.

Parápodos y setas. Los parápodos son subbirameos, similares a lo largo de todo el cuerpo, pudiendo ocurrir variaciones gradual tanto en el tamaño como la forma de los lóbulos setales. El notópodo está reducido solo al cirro dorsal, el cual puede variar de grande, folioso como en *Halla* y *Oenone* (Fig. 3A), o ser una estructura globosa muy pequeña como en la mayoría de los géneros (Fig. 3B-C). El neurópodo está conformado por los lóbulos pre- y postsetal,

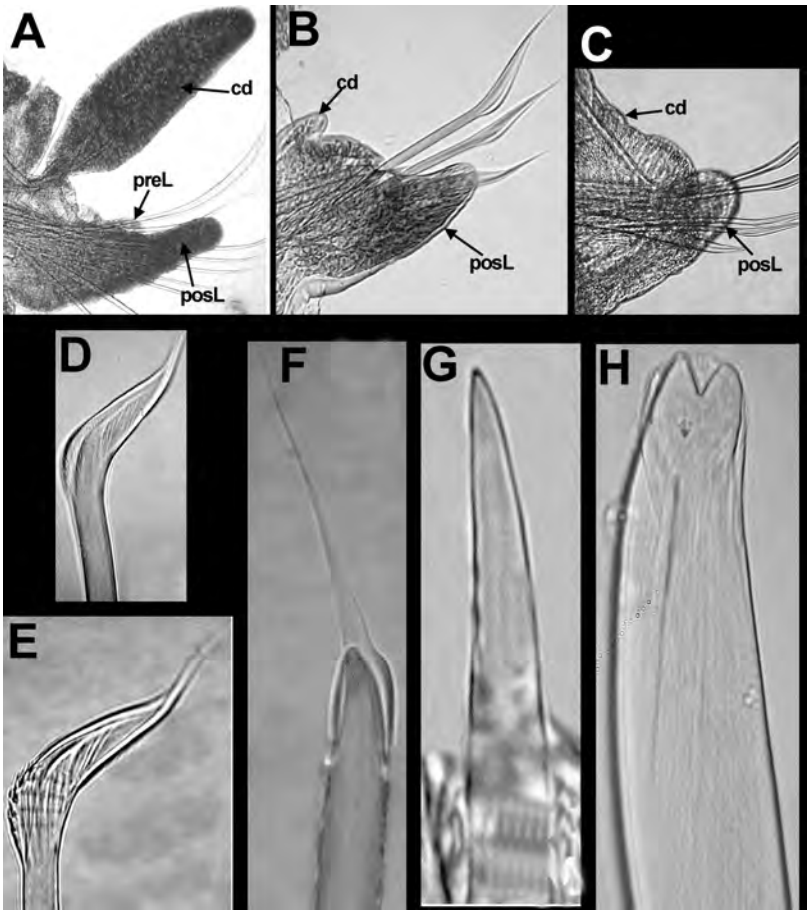


Figura 3. A) *Oenone* parápodo 150; B) *Arabella* parápodo 3; C) *Drilonereis* parápodo 80; D) *Arabella* seta limbada lisa; E) *Arabella* seta limbada denticulada; F) *Arabella* seta acicular encapuchada; G) *Drilonereis* espina acicular; H) *Oenone* gancho subacicular encapuchado bidentado. (Abreviaturas: cd= cirro dorsal; preL= Lóbulo presetal; posL= Lóbulo postsetal) (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

cuya forma puede variar desde ser casi inconspicuos como una línea transversa, hasta ser largos, cónicos o digitiformes; carecen de cirro ventral. Las branquias están ausentes en este grupo.

Todas las setas de los oenónidos son simples e incluyen limbadas lisas (Fig. 3D) o limbadas denticuladas (Fig. 3E), presentes en todos los géneros, excepto *Drilognathus* Day, 1960 que carece de setas. Las setas aciculares encapuchadas están presentes en un grupo de especies del género *Arabella* (Fig, 3F); además, existen espinas aciculares unidentadas como por ejemplo en *Drilonereis* y *Notocirrus* Schmarda, 1861 (Fig, 3G). Los ganchos encapuchados bidentados solo están presentes en *Oenone* (Fig. 3H).

Pigidio. El pigidio de los oenónidos tiene uno o dos pares de cirros anales, con el ano terminal. Colbath (1989b) propuso considerar tanto la presencia como el número de cirros anales de valor taxonómico a nivel específico, pero a la fecha su propuesta no ha sido muy utilizada ya que esto aun no ha sido evaluado en la totalidad del grupo, además que es difícil poder obtener ejemplares completos.

Claves

La clave a géneros incluye todos los géneros considerados como válidos para la familia a pesar de no haber sido registrados aún en la región de América Tropical. Las claves a especies incluyen las especies registradas en América Tropical y se basan en lo publicado previamente en la primera edición (Carrera-Parra 2009), así como en otros trabajos posteriores a esta publicación con registros de especies de oenónidos; además de una búsqueda exhaustiva para buscar alguna especie que previamente hubiera sido excluida.

La distribución de las especies se indica con una **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México, y **C** para la región del Caribe, incluyendo hasta el litoral central de Brasil. Una **Q** indica un registro cuestionable, dichos registros han sido considerados cuestionables principalmente por las diferencias geográficas y ecológicas existentes entre el área de estudio con la localidad tipo de la especie; en caso de existir otro dato adicional se señalará como una nota al final de la clave. El * señala los géneros no registrados en el área de estudio.

Se recomienda enfáticamente antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

Clave para géneros

1 Aparato maxilar bien desarrollado, por lo menos con 4 pares de maxilas (Figs. 2C, F-G) **2**
– Aparato maxilar reducido, con menos de 4 pares de maxilas (Fig. 2H) **7**
– Aparato maxilar ausente, solo mandíbulas presentes ..... *Biborin* Chamberlin, 1919*[1]…
…… Mandíbulas cortas, anchas, edentadas, unidas frontalmente en un ángulo agudo; lóbulo postsetal aguzado, más largos en parápodos medios .....
..... *B. ecbola* Chamberlin, 1919 (B)

2(1) Parápodos con cirro dorsal inconspicuo (Figs. 3B-C), globular; sin antenas occipitales .. **3**
– Parápodos con cirro dorsal grande, foliáceo (Fig. 3A); con antenas occipitales (Figs. 1C-D)...
..... **5**

3(2) Parápodos con espinas aciculares (Fig. 3G)..... **4**
– Parápodos sin espinas aciculares ..... *Arabella* Grube, 1850

4(3) Maxila I como fórceps (Fig. 2F-G), en ocasiones con el borde interno basal denticulado ... . *Drilonereis* Claparède, 1870
– Maxila I dentada a lo largo de todo su borde interno …… *Notocirrus* Schmarda, 1861 …… …….. Con dos pares de ojos; parápodos pequeños pero con lóbulo postsetal largo, digitiforme; acículas amarillas; maxila II con 7 dientes en el lado derecho y 13 en el izquierdo ..... *N. californiensis* Hartman, 1944 (B, P)

5(2) Con 3 antenas cubiertas por el pliegue anterior del peristomio (Fig. 1C) .... *Oenone* Savigny *in* Lamarck, 1818
– Con 1 a 3 antenas no cubiertas, libres sobre una muesca en el peristomio (Fig. 1D) **6**

6(5) Con 1 antena, muesca peristomial poco desarrollada; sin ganchos bidentados ....*Tainokia* Knox & Green, 1972*
– Con 3 antenas, muesca peristomial bien marcada; con ganchos bidentados .... *Halla* Costa, 1844*

7(1) Aparato maxilar reducido a los portadores maxilares, maxilas ausentes **8**
– Aparato maxilar con portadores maxilares y con hasta tres pares de maxilas.....**9**

8(7) Parápodos solo con acícula, sin setas ..... *Drilognathus* Day, 1960*
– Parápodos con setas limbadas lisas .... *Labrorostratus* de Saint-Joseph, 1888 (*partim*) *sensu* Hernández-Alcántara *et al.* (2015)

9(7) Espina acicular presente (Fig. 3G) ..... *Pholadiphila* Dean, 1992*
– Espina acicular ausente **10**

10(9) Mandíbulas fusionadas en una sola pieza en forma de herradura .... *Oligognathus* Spengel, 1882*
– Mandíbulas constituidas por dos placas triangulares (Fig. 2A)..... **11**

11(10) Portadores maxilares separados al menos en la región posterior, bilobulados anteriormente ..... *Labrorostratus* de Saint-Joseph, 1888 (*partim*)
– Portadores maxilares totalmente fusionados, redondeados anteriormente .... *Haematocleptes* Wirén, 1886*

Comentario

1) Este género ha sido erróneamente considerado como parásito por algunos autores (Hilbig 1995, Struck *et al*. 2005, 2006). Sin embargo, Chamberlin (1919a) señaló que el ejemplar fue colectado entre pasto marino del género *Phyllospadix*; incluso, el mismo Chamberlin (1919b) en su clave a géneros (pág. 325) incluyó a *Biborin* dentro del grupo de organismos de vida libre.

Claves para especies
Arabella Grube, 1850[1]

1 Seta acicular encapuchada ausente …… *Arabella* (*Arabella*) **2**
– Seta acicular encapuchada (Fig. 3F) presente en parápodos medio-posteriores ..... …….. *Arabella* (*Cenothrix*) **4**

2(1) Lóbulo postsetal en parápodos posteriores muy largo, erecto .... *A.* (*A.*) *semimaculata* (Moore, 1911) (B, P)
– Lóbulo postsetal en parápodos posteriores notorio, pero nunca erecto **3**

3(2) Maxila I con la porción distal unidentada ..... *A.* (*A.*) *iricolor* (Montagu, 1804) (G, C, B, P, Q en todas)
– Maxila I izquierda con la porción distal bidentada ..... *A.* (*A.*) *pectinata* Fauchald, 1970 (B)

4(1) Lóbulo postsetal en parápodos posteriores muy largo, erecto ..... *A.* (*C.*) *panamensis* Colbath, 1989 (P)
– Lóbulo postsetal en parápodos posteriores notorio, pero nunca erecto **5**

5(4) MII asimétrica, izquierda más corta que la derecha **6**
– MII simétrica, ambas largas ..... *A.* (*C.*) *multidentata* (Ehlers, 1887) (G, C)

6(5) Maxilas I con la porción distal unidentada ..... *A.* (*C.*) *monroi* Colbath, 1989 (P)
– Maxila I izquierda con la porción distal bidentada ..... *A.* (*C.*) *maculosa* Verrill, 1900 (C)

Comentario

1) Treadwell (1928) registró para las islas Galápagos *A. dubia* Treadwell, 1922. Esta especie fue originalmente descrita de Samoa, por lo que este registro se considerada dudoso y por lo tanto no fue incluido en la clave. Colbath (1989b) revisó *A. mutans* (Chamberlin, 1919) y consideró que los únicos registros válidos eran para Eastern Island y Marshall Islands; por lo cual la especie no fue incluida en la clave. Dean *et al.* (2012) y Díaz-Castañeda *et al.* (2014) reportaron *A. protomutans* Orensanz, 1990 para la Isla del Coco, Costa Rica y Baja California Sur, México, respectivamente. Esta especie fue descrita como endémica de la Provincia Biogeográfica Magallánica (Orensanz 1990), por lo cual tan poco fue incluida en la clave.

Drilonereis **Claparède, 1870**

1 MI con dientes basales **2**
– MI sin dientes basales **6**

2(1) Con mandíbulas **3**
– Sin mandíbulas ..... *D. mexicana* Fauchald, 1970 (B, P)

3(2) Parápodos anteriores inconspicuos y posteriores bien desarrollados ..... *D. longa* Webster, 1879 (G, C) (B, P, Q en ambas)
– Parápodos de similar tamaño en todo el cuerpo **4**

4(3) Mandíbulas con la parte distal puntiaguda **5**
– Mandíbulas con la parte distal redondeada (Fig. 2B) ..... *D. cylindrica* Hartman, 1951 (G), *D. magna* Webster & Benedict, 1887[1] (G, Q)

5(4) Espinas aciculares presentes desde el primer setígero ..... *D. debilis* (Ehlers, 1887) (G, C)
– Espinas aciculares presentes desde los setígeros 10–13 ..... *D. falcata* Moore, 1911 (B, P)

6(1) Con mandíbulas **7**
– Sin mandíbulas **8**

7(6) MIII multidentada; lóbulo postsetal de parápodos posteriores no erecto ..... *D. brunnea* Treadwell, 1921 (C)
– MIII unidentada; lóbulo postsetal de parápodos posteriores erecto ..... *D. spatula* (Treadwell, 1911) (G, C)

8(6) Todos los parápodos bien desarrollados, notorios a lo largo de todo el cuerpo; de vida libre ..... *D. nuda* Moore, 1909 (B, P)
– Todos los parápodos muy pequeños a lo largo de todo el cuerpo; parásitos de otros poliquetos **9**

9(8) Sin setas; parásito de onúfido ..... *D. benedicti* Pettibone, 1957 (G)
– Con setas; parásito de eunícido ..... *D. forcipes* (Hartman, 1944) (P, B)

Comentario

1) El reconocimiento de ambas especies ha sido confuso. *Drilonereis magna* (Eastport, Maine) fue brevemente descrita y con información confusa entre lo descrito y las ilustraciones; por ejemplo, se dice que el aparato maxilar es similar al de la especie *D. longa* la cual tiene la MI con dientes basales (Webster & Benedict 1887:726), pero la MI fue ilustrada con la base edentada (Webster & Benedict 1887:Fig. 62, Pl. 4). Hartman (1951) con base en lo ilustrado por Webster & Benedict señaló que su especie *D. cylindrica* (Golfo de México) se distinguía de *D. magna* por las diferencias en la dentición basal en la MI. Uebelacker (1984) consideró que *D. cylindrica* era sinónima de *D. magna* sin explicación alguna o revisión del material tipo. Es necesario realizar la redescripción de ambas especies con base en los materiales tipo para esclarecer el estatus taxonómicos de estas especies.

Labrorostratus de Saint-Joseph, 1888

1 Portadores maxilares totalmente fusionados, sin maxilas .... *L. caribensis* Hernández-Alcántara, Cruz-Pérez & Sólis-Weiss, 2015[1] (C)
– Portadores maxilares separado en la extremo posterior, con dos pares de maxilas **2**

2(1) Con seta acicular encapuchada; maxila I edentada en forma de yunque, maxila II con 4 dientes; parásito del poliqueto *Haplosyllis spongicola* (Grube, 1855) .... *L. luteus* Uebelacker, 1978 (G, C)
– Sin seta acicular encapuchada; maxila I con un diente grande y 5 dientes pequeños distales, maxila II con 7 dientes; parásito del poliqueto *Terebellides californica* Williams, 1984 .... *L. zaragozensis* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 1998 (P)

Comentario

1) *Labrorostratus caribensis* es la única especie en este género que tiene el portador maxilar totalmente fusionado y carece de maxilas. En el resto de las especies, el portador maxilar está separado al menos en su extremo posterior y presentan hasta dos pares de maxilas. Se ha demostrado que el aparato maxilar es muy estable para reconocer los géneros en Eunicida (*v.gr.*, Orensanz 1990; Carrera-Parra 2006; Molina-Acevedo & Carrea-Parra 2017); incluso, la forma de los portadores maxilares o la presencia/ausencia de maxilas han sido atributos utilizados para reconocer géneros de Oenonidae (*v.gr.*, Hartman 1944; Fauchald 1977). Por la forma del aparto maxilar, *L. caribensis* pareciera estar más relacionada con *Drilognathus* que con *Labrorostratus*.

Oenone Savigny *in* Lamarck, 1818

1 Aparato maxilar simétrico, ambas maxilas I de igual tamaño, falcadas con el borde interno basal multidentado (Fig. 2D); gancho subacicular con ambos dientes dirigidos hacia arriba ..... *O. diphyllidia* (Schmarda, 1861) (C) (P, Q)
– Aparato maxilar asimétrico, maxila I derecha más corta que la izquierda y con el borde interno totalmente denticulado (Fig. 2E); gancho subacicular con el diente proximal dirigido lateralmente ..... *O. fulgida* (Savigny *in* Lamarck, 1818) (G, C, P, Q en todas)

Agradecimientos

Los comentarios de Joana Zanol (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional) ayudaron a mejorar la claridad del texto. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Abd-Elnaby FA. 2009. Observations on spermatogenesis in polychaete. Species, *Halla parthenopeia* (family: Oenonidae, Polychaeta). World Appl Sci J 6: 144–153.

Amaral ACZ. 1977. Um poliqueto endoparasita, *Labrorostratus prolificus* sp. nov. em nereídeo. Bolm Inst Oceanogr, S Paulo 26: 285–292.

Baeta M, Navarreta A & Ballestro M. 2019. First description of a new worm bait fishery in the NW Mediterranean Sea. Mediterr Mar Sci 20: 302–308.

Bielig HJ, Möllinger H. 1960. Über hallochrom, den epithelfarbstoff von *Halla parthenopeia* Costa. H-S Z Physiol Chem 321: 276–289.

Carrera-Parra LF. 2006. Phylogenetic analysis of Lumbrineridae Schmarda, 1861 (Annelida: Polychaeta). Zootaxa 1332: 1–36.

Carrera-Parra LF. 2009. Oenonidae Kinberg, 1865. *In*: JA de León-González, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. pp. 355-362.

Chamberlin RV. 1919a. New polychaetous annelids from Laguna Beach, California. J Entomol Zool 11: 1–23.

Chamberlin RV. 1919b. The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool Harvard 48: 1–514.

Colbath GK. 1989a. Revision of the family Lysaretidae, and recognition of the family Oenonidae Kinberg, 1865 (Eunicida: Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 102: 116–123.

Colbath GK. 1989b. A revision of *Arabella mutans* (Chamberlin, 1919) and related species (Polychaeta: Arabellidae). Proc Biol Soc Wash 102: 283–299.

Díaz-Castañeda V, de Léon-González JA & Solana-Arellano E. 2014. Biodiversity of polychaete assemblages in a highly productive lagoon located in Baja California Sur, México. Proc Biol Soc Wash 127: 406–422.

Dean HK. 1992. A new arabellid polychaete living in the mantle cavity of deep-sea wood boring bivalves (family Pholadidae). Proc Biol Soc Wash 105: 224–232.

Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortés J. 2012. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific, Costa Rica. Pac Sci 66: 347–386.

Fauchald K. 1977. The Polychaete Worms. Definitions and keys to the order, families and genera. Natural History Museum of Los Angeles County & The Allan Hancock Foundation, University of Southern California 188 pp.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Hartman O. 1944. Polychaetous annelids. 4 Eunicea. Allan Hancock Pac Exped 10: 1–237.

Hartman O. 1951. The littoral marine annelids of the Gulf of Mexico. Pub Inst Mar Sci 2: 7–212.

Hernández-Alcántara P & Sólis-Weiss V. 1998. Parasitism among polychaetes: a rare case illustrated by a new species: *Labrorostratus zaragozensis*, n. sp. (Oenonidae) found in the Gulf of California, Mexico. J Parasitol 84: 978–982.

Hernández-Alcántara P, Cruz-Pérez IN & Sólis-Weiss V. 2015. *Labrorostratus caribensis*, a new oenonid polychaete from the Grand Caribbean living in the body cavity of a nereidid, with emendation of the genus. Zootaxa 4048: 127–139.

Hilbig B. 1995. Family Oenonidae Kinberg, 1865, emended Orensanz, 1990. *In*: Blake JA, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara channel. The Annelida Part 2 vol 5. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 279–313.

Idris I & Arshad A. 2013. Checklist of polychaetous annelids in Malaysia with redescription of two commercially exploited species. Asian J Anim Vet Adv 8: 409–436.

Iori D, Forti L, Massamba-N'Siala G, Prevedelli D & Simonini R. 2014. Toxicity of the purple mucus of the polychaete *Halla parthenopeia* (Oenonidae) revealed by a battery of ecotoxicological bioassays. Sci Mar 78: 589–595.

Jumar PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended:an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.

Kawai K, Kunitake H, Saito H & Imabayashi H. 1999. Paralytic and digestive activities of jelly-like substances secreted by a lysaretid polychaete, *Halla okudai*. Benth Res 54: 1–7.

Molina-Acevedo IC & Carrera-Parra LF. 2017. Revision of *Marphysa* de Quatrefages, 1865 and some species of *Nicidion* Kinberg, 1865 with the erection of a new genus (Polychaeta: Eunicidae) from the Grand Caribbean. Zootaxa 4241: 1–62.

Orensanz JM. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With addenda to the Eunicemorpha of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. Antarctic Res Ser 52: 1–183.

Osman IH, Gabr HR, El-Etreby S. 2010. Rearing trials of *Halla parthenopeia* under laboratory conditions (Polychaeta: Oenonidae). J Exp Mar Biol Ecol 383: 1–7.

Pettibone MH. 1957. Endoparasitic polychaetous annelids of the family Arabellidae with descriptions of new species. Biol Bull 113: 170–187.

Pleijel F. 2001. Oenonidae Kinberg, 1865. *In*: Rouse GW & F Pleijel (eds) Polychaetes. Oxford University Press, Oxford, pp: 166–168.

Rouse G & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Saito H, Imabayashi H & Kawai K. 1999. Growth of the bivalve-feeder *Halla okudai* (Polychaete: Lysaretidae) under wild and rearing conditions, in relation to species and abundance of prey organisms. Fisheries Sci 65: 230–234.

Saito H, Kawai K, Umino T & Imabayashi H. 2014. Fishing bait worm supplies in Japan in relation to their physiological traits. Mem Mus Victoria 71: 279–287.

Steiner TM & Amaral ACZ. 2009. *Arabella aracaensis*, a new species with growth rings on its mandibles, and some remarks on the endoparasitic *Labrorostratus prolificus* (Polychaeta: Oenonidae) from southeast Brazil. J Nat Hist 43: 2537–2551.

Struck TH, Halanych KM & Purschke G. 2005. Dinophilidae (Annelida) is most likely not a progenetic Eunicida: Evidence from 18S and 28S rDNA. Mol Phylogenet Evol 37: 619–623.

Struck TH, Purschke G & Halanych KM. 2006. Phylogeny of Eunicida (Annelida) and exploring data congruence using a Partition Addition Bootstrap Alteration (PABA) Approach. Syst Biol 55: 1–20.

Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C, McHugh D & Halanych KM. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evolutionary Biology 7: 57.

Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke F.A, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM. 2015. The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. Curr Biol 25: 1993–1999.

Uebelacker JM. 1984. Family Arabellidae Hartman, 1944b. *In:* Uebelacker JM & PG Johnson (eds) Taxonomic guide to polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Mobile, Alabama: Barry A. Vittor & Associates, Inc., pp: 41.1-41.45.

Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus oceanographic expedition. Zoologica, NY 8: 449–485.

Webster HE & Benedict JE. 1887. The Annelida Chaetopoda from Eastport, Maine. Annual Report of the Commissioner of Fish and Fisheries 1885: 707–755.

35. Oligochaeta Grube, 1850

Carlos Fragoso & Patricia Rojas

Red de Biodiversidad y Sistemática. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz
carlos.fragoso@inecol.mx

Introducción

Los oligoquetos representan la adaptación de los anélidos a los medios dulceacuícolas y terrestres y son un grupo muy antiguo. Precisamente esta adaptación diferencial los separa en dos grandes grupos de familias: los llamados microdrilos, de hábitos principalmente dulceacuícolas y los megadrilos de hábitos terrestres. En ambos grupos, sin embargo, hay familias, géneros o especies acuáticas, semiacuáticas y terrestres. La primera monografía de este grupo de gusanos fue la de Beddard (1895), que incluyó una lista de todas las especies hasta ese tiempo, aunque su arreglo taxonómico no fue aceptado. Michaelsen (1900), quien estableció el arreglo de familias que actualmente predomina, incluyó todas las especies de micro y megadrilos, siendo hasta ahora la última monografía que abarcó todas las especies de Oligochaeta. Stephenson (1930) publicó la última monografía de este grupo, en donde incluyó todo lo que se sabía sobre morfología, embriología, ecología y distribución de estos gusanos; la parte sistemática se limitó a la presentación de familias y géneros. A partir de este último trabajo, los estudios de oligoquetos se separaron en los dos grupos mencionados: por un lado, los megadrilos (gusanos grandes que, en general, corresponden con las lombrices de tierra) y por el otro los microdrilos (gusanos pequeños y de hábitos acuáticos o semiacuáticos, principalmente de agua dulce).

En el caso de los microdrilos el trabajo de Brinkhurst & Jamieson (1971) incluyó a todas las familias y especies de oligoquetos acuáticos a nivel mundial, considerando algunos megadrilos acuáticos y otras especies terrestres; en este libro se tratan también aspectos de biología, morfología, ecología y distribución.

En el caso de los megadrilos se han publicado numerosos libros sobre biología y ecología (Edwards & Lofty, 1977, Edwards & Bohlen 1996, Edwards 2004), ecología y fertilidad del suelo (Lee 1985, Lavelle *et al.* 1999), fisiología (Laverack 1963), diversos aspectos (Satchell 1983, Bonvicini & Omodeo 1987, Karaka 2011), faunas regionales, por ejemplo de la India (Julka 1988), Sudáfrica (Pickford 1937), Nueva Zelanda (Lee 1959), Francia (Bouché 1972), Hungría (Csuzdi & Zicsi 2003), Australia (Jamieson 2001, Dyne & Jamieson 2004), Latinoamérica (Brown & Fragoso 2007), etc. Como los megadrilos son habitantes del suelo, a menudo se les considera con detalle en libros sobre biología de suelos (Lavelle & Spain 2001, entre otros). Dada la cantidad y predominancia de los megadrilos peregrinos en muchos lugares, cuya dispersión ha sido causada por el hombre (antropocorios), existen también varios trabajos sobre las especies peregrinas (Lee 1987, Blakemore 2006).

El gran impulso en las investigaciones sobre megadrilos se debe principalmente (Fragoso 2011) a los estudios de Darwin sobre las lombrices de tierra, sintetizados magistralmente en su libro "La formación del mantillo vegetal por la acción de las lombrices, con observaciones sobre sus hábitos" (Darwin 1881).

Actualmente, la lista completa de todas las especies de Oligochaeta puede encontrarse en la base de datos de Nomenclatura Oligochaetologica (Reynolds & Wetzel 2021), que comenzó como un libro (Reynolds & Cook 1976) al cual, debido al incremento de especies, se añadieron tres suplementos (Reynolds & Cook 1981, 1989, 1993). Para el caso de las lombrices de tierra existen dos bases de datos con todas las especies: Drilobase, actualizada hasta el año 2016 (DRILOBASE 2021) y

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Earthworm species- a searchable database (Csuzdi 2012) más actualizada. De esta última se pueden obtener los números totales de especies, pero hay que consultar por familia las especies validas, lo cual consume tiempo, sobre todo si no se conocen las familias consideradas en la base.

¿Cuántas especies de oligoquetos hay actualmente? Conjuntando las especies descritas de microdrilos y megadrilos se calcula que hasta el año 2020 se han descrito 9378 especies de Oligoquetos. Este cálculo toma en cuenta los datos proporcionados por Reynolds (1994) más los nuevos taxa presentados en Nomenclatura Oligoquetologica (Reynolds & Wetzel 2021).

En el caso de las lombrices de tierra (megadrilos y fundamentalmente terrestres) los valores para el año 2006 estimaban 5900 especies (Blakemore 2006), por lo que actualmente deben de estar por arriba de las 6000 especies (Anderson *et al*. 2017). En el caso de los microdrilos y algunas especies de familias de megadrilos acuáticas, la cantidad de especies deben rondar las 3000 especies. En un cálculo diferente, Martin *et al*. (2008) calcularon 1700 especies de oligoquetos acuáticos (microdrilos + 60 especies de megadrilos y sin considerar a los enquitreidos) de las cuales 1100 fueron dulceacuícolas.

A nivel del Neotrópico, Fragoso y Brown (2007) calcularon 960 especies de megadrilos para toda Latinoamérica y el Caribe. En el caso de México, Fragoso & Rojas (2014a) registraron 102 especies descritas, valor que, con las especies encontradas recientemente, aumenta a 117 especies. En la sección de Sistemática mencionaremos las familias a las que pertenecen estas especies.

En el caso de los microdrilos de agua dulce, Martin *et al*. (2008) mencionan 205 especies para el Neotrópico (incluyendo 37 especies de sedimentos). En México se han realizado estudios puntuales de ambientes marinos, como la Bahía de San Quintín en Baja California (seis especies; Cook 1974, Cantú-Martínez 1987), Puerto Peñasco en Sonora (una especie; Erséus & Cantú-Martínez 1984), Miraflores en Baja California Sur (una especie, Cernosvitov 1936), Tecolutla en Veracruz (una especie, Harman & Loden 1978), 5 especies mencionada para México por Marchese & Alves (2020) y de algunos lagos del centro de México (7 especies, Peralta *et al*. 2002). Se puede suponer que otras 19 especies cosmopolitas mencionadas por Brinkhurst & Jamieson (1971) podrían estar en nuestro país, así como algunas de las especies y/o géneros encontrados en Centroamérica (Howmiller 1974, Harman 1982) y el Caribe (Righi & Hamoui 2002). También es muy probable que existan varias especies de los más de 75 géneros registrados para Norteamérica (Binkhurst & Jamieson 1971, Martin *et al*. 2008). De esta manera podemos decir, sin exagerar, que las 21 especies de microdrilos registradas en México deben representar entre un 10% y un 20% de las especies realmente existentes.

Los oligoquetos se distribuyen por todo el mundo, tanto en ambientes terrestres como acuáticos de agua dulce (ríos, pantanos, lagos) y salada (mar, estuarios) (Binkhurst & Jamieson 1971). Estos autores señalaron que, en general, los oligoquetos acuáticos mostraban una mayor riqueza de especies en el hemisferio norte, aunque alertaban sobre el escaso conocimiento de la fauna del hemisferio sur. En el caso específico de los microdrilos de agua dulce Martin *et al*. (2008) corroboraron que la región Holártica tuvo 1.5 veces más especies (854) que todas las regiones del hemisferio sur juntas (Neotropical + Afrotropical + Oriental + Australiana=578 spp) y con el mayor endemismo de especies de todas las regiones (80%).

Los megadrilos habitan en el suelo, bajo troncos y piedras y en sitios ricos en materia orgánica (por ejemplo, dentro de bromelias o en los suelos suspendidos sobre árboles) de casi todos los ecosistemas terrestres, con excepción de desiertos y ambientes cubiertos de nieve. Recientemente Philips *et al*. (2019) registraron algunos patrones ecológicos de este grupo a nivel mundial, confirmando lo observado previamente (Fragoso & Lavelle 1992) sobre una mayor o igual diversidad alfa, abundancia y biomasa entre los ecosistemas templados y los tropicales. También corroboraron que la diversidad beta es mayor en los ambientes tropicales.

La importancia de las lombrices de tierra en la fertilidad de los suelos ha sido ampliamente demostrada (Lee 1985, Lavelle *et al*. 1999, Lavelle & Spain 2001) y existen diversos estudios sobre su uso en la producción de abono orgánico (Edwards *et al*. 2011).

Sistemática

El término Oligochaeta fue utilizado por primera vez por Grube (1850) en su trabajo sobre las familias de Annelida. Dentro de Oligochaeta incluyó solamente dos familias: Lumbricidae (Lumbricina en el original) y Naididae (Naidea). Este término se usó posteriormente en dos trabajos sobre oligoquetos (Vjedovsky 1884, Vaillant 1889). Años más tarde Beddard (1895) incluyó más familias en el orden Oligochaeta y apoyó firmemente la diferenciación entre microdrilos y megadrilos que había propuesto Benham (1891) quien inclusive confirió el rango de orden a estas dos categorías. Beddard (1895) incluyó seis familias en el "grupo" Microdrili y otras seis en el "grupo" Megadrili. La clasificación de Beddard tuvo muchas modificaciones en el trabajo seminal de Michaelsen (1900) que reagrupó a todos los oligoquetos en 11 familias, eliminando la agrupación en micro y megadrilos.

En las últimas décadas del siglo pasado varias clasificaciones de Oligochaeta estuvieron vigentes al mismo tiempo. Aunque las clasificaciones de Brinkhurst & Jamieson (1971), Reynolds & Cook (1976, 1981, 1989, 1993) y Julka (1988) consideraron diferente cantidad de familias (14, 24 y 27, respectivamente) las agruparon en los mismos tres órdenes: Lumbriculida (familia Lumbriculidae), Moniligastrida (familia Moniligastridae) y Haplotaxida (familias restantes de micro y megadrilos). Omodeo (1998) fue el único que agrupó a 22 familias en microdrilos (12) y megadrilos (10).

A partir de este siglo los análisis filogenéticos morfológico-cladísticos o moleculares han ayudado a dilucidar las relaciones de parentesco reales entre las distintas familias de Oligochaeta, así como las relaciones de los oligoquetos con otros anélidos que se consideraba tenían un rango equivalente. Debido a esto, actualmente se considera a Clitellata y Oligochaeta como sinónimos (Siddall *et al*. 2001, Erséus *et al*. 2008, Martin *et al*. 2008). El nombre Clitellata fue utilizado para agrupar a oligoquetos, hirudíneos y branquiobdélidos (Michaelsen 1919), sin embargo, las filogenias moleculares mostraron claramente que estos dos últimos grupos también son oligoquetos (Martin et al. 2000, Siddall *et al*. 2001) y que forman un grupo monofilético con la familia Lumbriculidae (microdrilos). Este grupo se relaciona secundariamente con los Crassiclitellata (megadrilos) y más lejanamente con las restantes familias de microdrilos (Erséus 2005, Erséus *et al*. 2020).

Actualmente se considera que los oligoquetos (Clitellata) son poliquetos que representan la invasión de este grupo al medio terrestre y de agua dulce (Zrzavý *et al*. 2009). También se acepta que los megadrilos (Crasiclitellata) forman un grupo monofilético, mientras que los microdrilos son parafiléticos (Erséus *et al*. 2020).

Como en cualquier otro grupo biológico, en los oligoquetos actualmente coexisten una clasificación práctica y útil y otra que corresponde a sus relaciones filogenéticas. Para los fines de este capítulo y con el objetivo de tener una mayor claridad utilizaremos la clasificación práctica de Jamieson (1988, 2006), que refleja las diferencias morfológicas entre las diferentes familias y que al mismo tiempo es bastante cercana a las clasificaciones filogenéticas.

Clase Oligochaeta (=Clitellata)
- Familia **Capilloventridae**
- Subclase Randiellata
  - Familia **Randiellidae**
  - **Parvidrilidae**
- Subclase Tubificata
  - Familia **Tubificidae**
  - **Naididae**
  - **Phreodrilidae**
- Subclase no nombrada
  - Familia **Propappidae**
  - **Enchytraeidae**
- Subclase Lumbriculata
  - Familia **Lumbriculidae**
- Subclase Diplotesticulata
  - Superorden Haplotaxidae
    - Orden Haplotaxida
      - Familia **Haplotaxidae**
      - **Tiguassuidae**
  - Superorden Metagynophora
    - Orden Moniligastrida
      - Familia **Moniligastridae**
    - Orden Opisthopora
      - Suborden Alluroidina
        - Familia **Alluroididae**
        - **Syngenodrilidae**
      - Suborden Crassiclitellata
        - Familia **Sparganophilidae**

Biwadrilidae
Almidae
Lutodrilidae
Kynotidae
Ocnerodrilidae
Eudrilidae
Microchaetidae
Tritogeniidae*
Kazimierzidae*
Hormogastridae
Glossoscolecidae
Rhinodrilidae*
Tumakidae*
Lumbricidae
Megascolecidae
Acanthodrilidae*
Benhamiidae*

El asterisco indica familias descritas después de la propuesta de Jamieson y que a nuestro juicio deben ser incluidas. Las familias Capilloventridae Harman & Loden, 1984, Randiellidae Erséus & Strehlow, 1986 y Parvidrilidae Erséus, 1999, tres familias basales de aguas marinas y subterráneas, se incluyen actualmente dentro de Oligochaeta (Omodeo 1998, Erséus *et al*. 2020) y pueden considerarse como los ancestros de la clase. Originalmente considerada dentro de los enquiteridos, la familia Propappidae Coates, 1986 (Coates 1986) es genéticamente distinta de Enchytraeidae, de acuerdo a la última filogenia de Oligochaeta (Erséus *et al*. 2020). Por último, Erséus *et al*. (2008) confirman que las filogenias moleculares muestran que Tubificidae Vejdovský, 1876 y Naididae Ehrenberg, 1828 constituyen un grupo monofilético y que, por precedencia, la familia debe llamarse Naididae. Esta tiene siete subfamilias: Naidinae Ehrenberg, 1828 Pristininae Lastockin, 1921, Tubificinae Vejdovský, 1876, Telmatodrilinae Eisen, 1879, Rhyacodrilinae Hrabě, 1963, Phallodrilinae Brinkhurst, 1971 y Limnodriloidinae Erséus, 1982. Debido a que este trabajo no aborda a las subfamilias y tomando en cuenta su amplio uso actual, trataremos a Tubificidae como una familia diferente de Naididae.

Los microdrilos corresponden a todas las familias de las Subclases Randiellata (Randiellidae y Parvidrilidae), Tubificata (Tubificidae, Naididae y Phreodrilidae Beddard, 1891), Lumbriculata (Lumbriculidae Vejdovský, 1884) y a una clase aún no nombrada que se ha reconocido molecularmente como distinta (Erséus *et al*. 2020) que incluye a Enchytraeidae Vejdovský, 1879 y a Propappidae. De la Subclase Diplotesticulata incluiría solamente a las familias Haplotaxidae Michaelsen, 1900, Alluroididae Michaelsen, 1900, Syngenodrilidae Michaelsen, 1928 y Tiguassuidae Brinkhurst, 1988.

En los megadrilos se incluyen a todas las familias del orden Crasiclitellata y a Moniligastridae Claus, 1880, con una genitalia interna que corresponde con los típicos microdrilos, pero cuyas especies son todas terrestres y varias de gran tamaño. Jamieson (2006), sin asignar un rango específico, separa a los crasiclitelados en dos grupos: Aquamegadrili, familias de hábitos acuáticos o semiacuáticos (Sparganophilidae Michaelsen, 1918, Biwadrilidae Jamieson, 1971, Almidae Duboscq, 1902, Lutodrilidae McMahan, 1976 y Kynotidae Jamieson, 1980) y Terramegadrili, familias de hábitos terrestres que agrupan a la mayoría de las llamadas lombrices de tierra (Ocnerodrilidae Beddard, 1892, Eudrilidae Claus, 1880, Microchaetidae Beddard, 1895, Tritogeniidae Plisko, 2013, Kazimierzidae Nxele & Plisko, 2016, Hormogastridae Michaelsen, 1928, Glossoscolecidae Michaelsen, 1900, Rhinodrilidae Benham, 1890, Tumakidae Righi, 1995, Lumbricidae Claus, 1880, Megascolecidae Rosa, 1891, Acanthodrilidae Vejdovský, 1884, Benhamiidae Michaelsen, 1897). Algunas familias de Terramegadrili presentan varias especies que viven en suelos muy húmedos o pantanosos y que por lo tanto han desarrollado adaptaciones para estos ambientes (v.g. Ocnerodrilidae, Acanthodrilidae).

Por no tener especies nativas o introducidas en la región de USA, México, Centroamérica o el Caribe, las siguientes familias no serán consideradas en la parte morfológica: Capilloventridae, Propappidae, Moniligastridae (con solamente una especie introducida en México, Nicaragua y el Caribe; Fragoso & Brown 2007), Tiguassuidae, Biwadrilidae, Almidae, Kynotidae, Eudrilidae (solo dos especies introducidas en toda América tropical, una de ellas muy común; Fragoso & Brown 2007), Microchaetidae, Tritogeniidae, Kazimierzidae, Hormogastridae y Tumakidae.

Morfología

Los oligoquetos se definen como: "Anélidos con celoma amplio, segmentados, de simetría bilateral directa, clitelados, hermafroditas, con desarrollo directo, prostomio pre-oral, boca anterior ventral, ano posterior y un número relativamente pequeño de quetas usualmente en número de 4 pares por segmento, con excepción del primer segmento o peristomio, con un cuerpo cilíndrico y que miden desde menos de 1 mm hasta 200 mm (microdrilos) o más de un metro (megadrilos). El cordón nervioso ganglionado es ventral y se une a un cerebro dorsal anterior. La boca conecta con el tubo digestivo que corre a todo lo largo del cuerpo, encima de él está un vaso dorsal sanguíneo que se conecta en cada segmento, directamente mediante comisuras o corazones, o indirectamente mediante plexos sanguíneos, a un vaso sanguíneo ventral por encima del cordón nervioso. La excreción ocurre por nefridios en cada segmento, raramente presentes en la región de los genitales y en la parte anterior. El aparato genital masculino consiste de uno o dos pares de testículos por segmento (raramente más) que expulsan al exterior su producto mediante embudos ciliados pareados y gonoductos o conductos deferentes de extensión variable; frecuentemente con glándulas accesorias para el almacenamiento, maduración (vesículas seminales) y expulsión del esperma (próstatas). El aparato genital femenino con uno o dos pares de ovarios posteriores a los testículos y embudos pequeños asociados y con bolsas ectodérmicas -las espermatecas- en la región de las gónadas que sirven para recibir y almacenar el esperma tras la cópula." (tomado y ligeramente modificado de Brinkhust & Jamieson 1971, Reynolds & Cook 1976).

A partir de esta morfología general, se pueden dividir las familias en dos grandes grupos que en general corresponden a los microdrilos y a los megadrilos.

Microdilos

Son, en su mayoría, acuáticos o semiacuáticos y de pequeño tamaño (por lo general de menos de 25 mm). Sus principales características distintivas son (Beddard 1895, Omodeo 1998): i) Clitelo generalmente incluyendo los segmentos testiculares y con grosor de una capa de células, ii) Poros masculinos en el mismo o un segmento después de la ubicación de los testículos y antes de los poros femeninos, iii) Gonoductos con no más de dos segmentos de extensión, iv) Ovarios antes del segmento 13 o si se presentan en 13 también están en el segmento 12, v) Óvulos grandes y con abundante albúmina, vi) Sistema circulatorio simple o ligeramente complejo, vii) Durante el desarrollo embrionario la gastrulación ocurre por epibolia.

A continuación se presenta una breve diagnosis de las familias de este grupo con especies en USA, México, Centroamérica y el Caribe:

Familia Randiellidae: Gusanos marinos intersticiales de 1.5 a 6 mm de longitud. Prostomio y pigidio simples y redondeados, sin apéndices. Clitelo en 12 y 13. Cuatro haces de quetas por segmento, comenzando en 2. De una a dos quetas genitales por haz, a veces en forma de cabello. Faringe acojinada dorsal. Pared del esófago glandular en varios segmentos. Cerebro alargado marcadamente hundido posteriormente. Cordón nervioso con varios ganglios por segmento. Celomicitos ausentes. Con 3-8 pares de espermatecas anteriores a los segmentos 7 u 8 y confinadas a uno o dos segmentos. Distribución: costas del Pacífico norte y del Atlántico de USA y Caribe (Antillas menores) (Erséus & Strehlow 1986). Cuatro especies.

Familia Parvidrilidae: Gusanos de agua dulce de 1-2 mm de longitud. En cada segmento los haces de quetas son posteriores, ausentes en 2. En la parte anterior los haces dorsales y ventrales con quetas largas como cabellos y cortas en forma de horqueta; horquetas ventrales bífidas, las dorsales simples. La parte posterior con haces dorsales iguales a los anteriores; los ventrales solamente con horquetas bífidas. Clitelo en 9, 10-12, 13, 14, como dos hileras laterales de células transparentes e hinchadas. Canal alimentario sencillo sin divertículos. Uno o dos testículos en 11; uno o dos ovarios en 12. Un solo poro masculino. Bolsas glandulares no pareadas en la línea media dorsal. Sin espermatecas o solo una con abertura ventral. Distribución: Holártica (USA, Francia, España, Italia, Eslovenia) en aguas subterráneas de cuevas o en la zona hiporreica de ríos. (Erséus 1999, Martínez *et al*. 2012). Nueve especies.

Familia Tubificidae (incluye a Tubificinae, Telmatodrilinae, Rhyacodrilinae, Phallodrilinae y Limnodriloidinae): Gusanos de agua dulce (lagos,

ríos, estuarios, aguas subterráneas) y marinos, con una longitud de 3 a 200 mm (la mayoría entre 10–30 mm). Las quetas comienzan desde 2; las ventrales con un número indeterminado por haz, generalmente bífidas; con o sin quetas dorsales en forma de cabello, otras quetas con forma de horquetas bífidas, pectinadas o (raramente) palmeadas, incluso sencillas pero siempre posteriores. Sin ojos. Prostomio sin proboscis. El clitelo cubre pocos segmentos en la región de las gónadas. Testículos y ovarios pareados en 10 y 11. Con o sin quetas peneales. Espermatecas pareadas o no pareadas en 10, o ausentes. Reproducción asexual por fragmentación y por gemación. Distribución: cosmopolita (Brinkhrust & Jamieson 1971). Alrededor de 195 especies.

Familia Naididae (incluye a Naidinae y Pristininae): Gusanos de agua dulce y salobre, de 1 a 60 mm de longitud (la mayoría entre 10 y 20 mm). Las quetas comienzan en 2, con un número indefinido por haz en la parte ventral, generalmente bífidas; las dorsales comienzan en 2, 3, 4, 5 ó 6, más atrás o no se presentan, con forma de cabello en número indefinido o como agujas. Con o sin ojos. Prostomio con o sin proboscis. El clitelo cubre pocos segmentos en la región de las gónadas. Testículos y ovarios paredos en 4-5, 5-6 ó 7-8. El conducto deferente pareado. A menudo tienen próstatas como células glandulares difusas. Frecuentemente con quetas peneales. Espermatecas en los segmentos testiculares. Reproducción asexual por gemación. Distribución: cosmopolita (Brinkhrust & Jamieson 1971). Alrededor de 114 especies.

Familia Phreodrilidae: Gusanos de lagos y agua salada, con una longitud de 7 a 50 mm. Las quetas ventrales son 2 por haz, sencillas o bífidas; las dorsales comienzan en el segmento 3 ó 4 con forma de cabello o agujas pequeñas. Testículos pareados en 11; ovarios pareados en 12. Clitelo en la región de las gónadas (11-13). Poros de las espermatecas dorsales o ventrales en 13. Frecuentemente con penes o seudopenes. Distribución: Austral (Australia, Nueva Zelanda, Sur de Chile, islas Antárticas, Sudáfrica). Se incluye esta familia porque algunos megadrilos de México tienen la misma distribución austral (Brinkhrust & Jamieson 1971). Alrededor de 20 especies.

Familia Lumbriculidae: Gusanos de agua dulce, con una longitud de 5 a 185 mm (la mayoría entre 20–40 mm). Las quetas comienzan desde 2 en cuatro haces por segmento, dos dorsolaterales y dos ventrolaterales, dos quetas por haz, sencillas o bífidas, sin quetas tipo cabello o genitales. Sin ojos. Prostomio prolóbico o zigolóbico. Clitelo en la región de los poros genitales. Testículos pareados, variables en número y posición. Uno o dos pares de ovarios, generalmente uno o dos segmentos después del último segmento testicular. Espermatecas variables en número y posición. Distribución: Holártica. (Brinkhrust & Jamieson 1971). Alrededor de 200 especies.

Famillia Enchytraeidae: Gusanos de ambientes terrestres muy húmedos, ambientes limnícos o marinos, de 10 a 20 mm de longitud. Prostomio sin proboscis. Sin ojos. Cuatro haces de quetas por segmento desde el segmento 2, dos dorsolaterales y dos ventrolaterales, usualmente iguales y de forma recta o sigmoidales y raramente ausentes. Clitelo en la región de las gónadas. Un par de testículos y un par de ovarios en los segmentos 11 y 12, respectivamente, con poros masculinos en 12 y femeninos en 13. Espermatecas pareadas en el segmento 5 con poros en 4/5. Distribución: cosmopolita (Brinkhurst & Jamieson 1971, Dash 1990). 710 especies (Schmelz & Collado 2015).

Familia Haplotaxidae: Gusanos de agua dulce, suelos muy húmedos y a veces bajo troncos y piedras. Miden entre 20 y 400 mm, usualmente entre 20 y 70 mm. Quetas de dos a ocho por segmento, sencillas o cercanamente pareadas con forma de S, pectinadas o distalmente ganchudas; las dorsales a veces más pequeñas que las ventrales. Clitelo casi siempre en la región de los poros genitales. Testículos pareados en 10 y 11 (ó 9 y 10), con poros masculinos pareados en 11, 11 y 12 (ó 10 y 11) o ambos en 12. Ovarios en 12 ó 12 y 13 (u 11 y 12) con poros femeninos en 12/13, 12/13 y 13/14 (u 11/12 y 12/13). Espermatecas de uno a cuatro pares, anteriores a las gónadas. Poros espermatecales frecuentemente laterales o en línea con las quetas dorsales. Distribución: cosmopolita. Alrededor de 17 especies (Brinkhurst & Jamieson 1971, Omodeo 1987).

Las especies microdrilas registradas en México son las siguientes:

Tubificidae: *Tubificoides postcapillatus* (Cook, 1974), *Thalassodrilus belli* Cook, 1974, *Limnodriloides monothecus* Cook, 1974, *Limnodriloides barnardi*

Cook, 1974 *Tectidrilus verrucosus* (Cook, 1974), *Tectidrilus diversus* Erseus, 1982 (todos de la Bahía de San Quintín, Baja California; Cook 1974, Cantú-Martínez 1987), *Tubifex tubifex* (Müller, 1774) y *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparéde, 1862 (en lagos de cráteres del centro de Puebla; Peralta *et al*. 2002), *Bacescuella parvithecata* Erséus, 1978 (Puerto Peñasco y aguas del Golfo de California; Erséus y Cantú-Martínez 1984); *Limnodrilus profundicola* (Verrill, 1871) (Miraflores, Baja California Sur; Cernosvitov 1935), *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892, *Bothrioneurum* sp (sólo se mencionan para México, ambas en Marchese & Alves 2020).

Naididae: *Dero (Aulophorus) furctatus* (Müller, 1773), *Dero (Dero) digitata* (Müller, 1773), *Dero (D.) nivea* Aiyer, 1929, *Nais variabilis* Piguet, 1906, *Pristina aequiseta* Bourne, 1891 (en lagos de cráteres del centro de Puebla; Peralta *et al*. 2002) y *Crustipellis tribranchiata* (Harman, 1970), género que varios autores (Brinkhurst & Jamieson 1971, Jamieson 2006) ubican en su propia familia Opistocystidae (encontrada en el río Tecolutla de Veracruz; Harman & Loden 1978); *Stylaria* prob. *lacustris* (Linnaeus, 1767), *Stephensoniana trivandrana* (Aiyer, 1962) (sólo se mencionan para México, ambas en Marchese & Alves 2020).

Lumbriculidae: *Lumbriculus variegatus* (Müller 1774) (México, Marchese & Alves 2020).

Megadrilos

Son gusanos principalmente terrestres, pero también acuáticos o semiacuáticos, de mucho mayor tamaño que los microdrilos y con las siguientes características distintivas (Beddard 1895, Omodeo 1998): i) Clitelo con múltiples capas de células (excepto Moniligastridae, Alluroididae y Syngenodrilidae), ii) Poros masculinos desplazados dos o más segmentos después de los segmentos testiculares, en o después de los poros femeninos (excepto Moniligastridae), iii) Gonoductos de dos o más segmentos de extensión (excepto Moniligastridae), iv) Ovarios invariablemente en el segmento 13 y poros femeninos en el 14, v) Óvulos pequeños y con poca albúmina, vi) Sistema circulatorio complejo y vii) Durante el desarrollo embrionario la gastrulación ocurre por embolia.

A continuación se presenta una breve diagnosis de las familias de este grupo con especies en USA, México, Centroamérica y el Caribe:

Familia Alluroididae: Gusanos de agua dulce y zonas muy pantanosas, con una longitud de entre 25 y 48 mm. Cuatro pares de quetas por segmento, dos dorsales y dos ventrales comenzando en el segmento 2; sigmoidales o de punta simple; con o sin quetas genitales y peneales. Clitelo en la región de los poros genitales, comenzando en 12 ó 13 y ocupando de dos a seis segmentos. Testículos pareados en 10 con poros masculinos en 13. Ovarios pareados en 13 con poros femeninos en 14. Poros de las espermatecas pareados y muy juntos o uno solo en la línea media dorsal en la región de los segmentos 6-9. Distribución: África, Sudamérica. 10 especies (Brinkhurst 1964, Brinkhurst & Jamieson 1971, Omodeo 1996, Omodeo & Coates 2001).

Familia Sparganophilidae: Gusanos de agua dulce de lagos, ríos y lagunas, con una longitud de 60 a 200 mm. Ocho quetas por segmento, con puntas simples, dorsales y ventrales. Sin quetas genitales. Poros dorsales a veces presentes. Clitelo en forma de silla de montar con tubérculos pubertarios. Testículos y embudos masculinos pareados, libres, en 10 y 11 (holándrico). Un par de poros masculinos intraclitelares en 18/19 o 19. Poros femeninos en 14. Espermatecas sin divertículo pretesticulares intracelómicas, pareadas o múltiples en la región de los segmentos 6–9. Tracto digestivo sin molleja, glándulas o tiflosol. Intestino comenzando en 9. Un par de nefridios en cada segmento (Holonefridios). Dos vasos lateroparietales a cada lado del intestino, uno originado en el vaso dorsal, el otro en el vaso ventral. Se presentan glándulas como próstatas en pocos o muchos segmentos. Distribución: Canada, USA, México, Centroamérica. Algunos autores consideran solamente dos especies (Brinkhurst & Jamieson 1971), otros hasta 12 (Reynolds 2008); recientemente Ikeda *et al*. (2020) encontraron varias especies más mediante técnicas moleculares.

Familia Ocnerodrilidae: Gusanos de tierra y de ambientes muy húmedos (pantanos, orillas de ríos) de longitud variable desde 15 mm hasta más de 150 mm. Cuatro pares de quetas por segmento. Generalmente sin poros dorsales. Con uno o dos pares de testículos en 10, 10 y 11 o en 11. Dos, cuatro o seis próstatas tubulares en la región de los segmentos 17-19. Poros masculinos pareados en 18. Tracto digestivo con una o dos mollejas, a veces ausentes. Glándulas esofágicas internas o externas en la región de los segmentos 9 y 10. Últimos

corazones lateroesofágicos en 11. Comienzo del intestino en 12. Espermatecas pretesticulares sin divertículo. Holonefridios. Distribución: África, India, China Myanmar, México, el Caribe, Centroamérica y Sudamérica (Fragoso & Rojas 2009). Cerca de 200 especies (Blakemore 2006, Csuzdi 2012).

Familia Lutodrilidae: Gusanos de zonas pantanosas, de 7-10 cm de longitud. Cuatro pares de quetas por segmento en arreglo lumbricino. Diez pares de testículos en los segmentos 12–21. Poros masculinos en el segmento 32. Clitelo anular en la región de los segmentos 20–68. Con tubérculos pubertarios. Un par de ovarios en 23, con poros femeninos en 24. Espermatecas ovoidales e intraparietales, sin divertículo, en la región de los segmentos 15/16 –25/26. Sin próstatas. Distribución: Luisiana, USA. Una especie (McMahan 1976, 1979).

Familia Glossoscolecidae: Gusanos de tierra. Desde 15 hasta más de 500 mm de longitud. Generalmente ocho quetas por segmento. Una molleja en 6 y un par de glándulas calcíferas externas de tipo tubular entretejido. Holonefridios. Sin poros dorsales. El clitelo comienza cerca de 15 y llega a ocupar hasta 15 segmentos. Espermatecas, si se presentan, sin divertículo y antes de los segmentos de las gónadas. Uno o dos pares de testículos en la región de los segmentos 10-11, con los poros masculinos intraclitelares. Un par de ovarios en 13 con poros femeninos en 14, pre o intraclitelares. Sin próstatas. Distribución: principalmente Sudamérica, con algunos registros en Centroamérica (Jamieson 2006, James & Davidson 2012). Poco más de 160 especies. (Csuzdi 2012).

Familia Rhinodrilidae: Gusanos de tierra. Desde 15 hasta más de 1000 mm de longitud. Ocho quetas por segmento. Una molleja en 6 y glándulas calcíferas externas pareadas en algunos o todos los segmentos 7-14. Holonefridios. Sin poros dorsales. El clitelo comienza cerca de 15 y llega a ocupar hasta 15 segmentos. Espermatecas, si se presentan, sin divertículo y antes de los segmentos de las gónadas. Uno o dos pares de testículos en la región de los segmentos 10-11, con los poros masculinos intraclitelares. Un par de ovarios en 13 con poros femeninos en 14, pre o intraclitelares. Sin próstatas. Distribución: Sudamérica, México, el Caribe y Centroamérica; algunas especies peregrinas se encuentran en todos los trópicos del mundo (James 2012). Poco más de 400 especies (Csuzdi 2012).

Familia Lumbricidae: Gusanos de tierra, con tamaño variable desde 20 mm hasta 500 mm o un poco más. Cuatro pares de quetas por segmento en arreglo lumbricino, cercana o ampliamente pareadas; quetas sigmoidales, con punta simple. Poros dorsales presentes. Clitelo, usualmente en forma de silla de montar, comenzando después de los poros masculinos. Tubérculos pubertarios. Poros masculinos generalmente en 15, raramente desplazados uno a cuatro segmentos hacia la parte anterior. Generalmente dos pares de testículos en 10 y 11, raramente solo un par. Sin próstatas verdaderas. Poros femeninos en 14, ovarios en 13. Si se presentan espermatecas, sin divertículo. Tracto digestivo con una molleja al comienzo del intestino (entre los segmentos 17 y 20) y glándulas calcíferas esofágicas (en 9, 10-15). Holonefridios con vesículas. Distribución: Paleártica, principalmente en Europa, norte de África y norte de Asia. Varias especies peregrinas se encuentran en climas templados de muchos países. (Stephenson 1930, Csuzdi y Zicsi 2003). El número de especies varía entre 386 (Easton 1983) hasta 670 (Blakemore 2006).

Familia Megascolecidae: Gusanos de tierra, de tamaño variable desde 10 mm hasta más de 1000 mm. El número de quetas por segmento es variable, desde 8 en arreglo lumbricino hasta 100 en arreglo periquetino. Con quetas peneales y genitales. Poros dorsales presentes o ausentes. Testículos pareados en los segmentos 10 y 11 (holándrico), 10 (proándrico) u 11 (metándrico). Ovarios en 13, poros femeninos en 14. Próstatas tubulares o racemosas. Poros masculinos unidos con los poros prostáticos en el segmento 18, raramente en 19 o 20. Molleja esofágica. Con o sin glándulas calcíferas esofágicas; a veces con mollejas intestinales y cecas intestinales. Espermatecas con divertículo, una sola, un par o múltiples por segmento. Los últimos corazones después del segmento 11. Holonefridios o meronefridios (Blakemore 2006, Jamieson 2001). Distribución: Asia, Australia, Nueva Zelanda, Nueva Guinea, India, Oceanía, Noroeste de USA. Una de las familias con mayor número de especies (alrededor de 1000 especies válidas (Blakemore 2006).

Familia Acanthodrilidae: Gusanos de tierra, con longitud variable desde 10 mm hasta poco más de 500 mm. Generalmente 8 quetas por segmento en arreglos variables; algunas veces más de ocho. Quetas peneales y genitales frecuentemente presentes. Poros masculinos generalmente en 18, a veces desplazados a 19, 20 ó 21 y usualmente separados de los poros prostáticos. Poros prostáticos generalmente en 17 y 19; nunca se juntan los poros masculinos y los prostáticos en el segmento 18. Poros femeninos en 14. Poros dorsales presentes. Holándrico, proándrico o metándrico. Ovarios un par en 13. Próstatas tubulares o túbulo-racemosas. Holonefridios (con o sin vesículas) y / o meronefridios, frecuentemente con megameronefridios caudales con nefrostoma. Molleja esofágica, una, dos o tres; a veces ausente; raramente con molleja intestinal. Glándulas esofágicas presentes o ausentes. Espermatecas con o sin divertículo. Los últimos corazones después del segmento 11. Distribución: de origen gondwánico, se encuentra en Australia, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia, India, Sur de Chile y Argentina, Sudáfrica, Madagascar, islas antárticas, USA, México, el Caribe y Centroamérica (Blakemore 2006, Dyne & Jamieson 2004). Se calcula poco más de 660 especies (Fragoso & Rojas 2016, Julka 1988).

Familia Benhamiidae: Gusanos de tierra, de longitud variable desde 10 mm hasta poco más de 500 mm. Generalmente 8 quetas por segmento. Quetas peneales y genitales frecuentemente presentes. Poros masculinos generalmente en 18, separados de los poros prostáticos que generalmente se encuentran en 17 y 19; los poros masculinos y prostáticos nunca se juntan en el segmento 18. Poros femeninos en 14. Poros dorsales presentes. Holándrico, proándrico o metándrico. Ovarios un par en 13. Próstatas tubulares de uno a tres pares. Últimos corazones en los segmentos 12 ó 13. Por lo general dos mollejas esofágicas; menos común una sola molleja y raramente sin mollejas. Glándulas calcíferas pedunculadas después del segmento 14. El intestino comienza en el segmento 15 o posterior. Holonefridios, o meronefridios con megameronefridios caudales con nefrostoma. Distribución: África, Sudamérica, México, Centroamérica, Islas del Caribe y del Pacífico. Entre 350-400 especies (Csuzdi 2010).

Las especies de Crasiclitellata de México se encuentran en los listados de Fragoso (2001, 2007) y Fragoso & Rojas (2014a). Desde entonces, se han añadido varias especies más (Fragoso & Rojas 2014b, 2016, 2018, 2019, Fragoso *et al*. 2019, Cervantes *et al*. 2016, Cervantes & Fragoso 2018).

Debido a que existen varias claves muy útiles para identificar las familias de la Clase Oligochaeta, remitimos a los lectores a consultar los siguientes trabajos: para los microdrilos Brinkhurst & Jamieson (1971) y el reciente trabajo de Marchese & Alves (2020) que contiene una clave para muchos microdrilos del Neotrópico. Los catálogos de Marchese (2009) y Marchese & Alves (2020) proporcionan excelentes dibujos de la morfología de las principales familias de microdrilos. Para los megadrilos el trabajo de Blakemore (2006) incluye una clave muy útil. En el caso específico de algunas familias se pueden consultar los siguientes trabajos: Fragoso & Rojas (2009) para Ocnerodrilidae; Csuzdi (2010) para Benhamiidae; Cuszdi & Zicsi (2003) para Lumbricidae y Righi (1995) para Rhinodrilidae y Glossoscolecidae.

Agradecimientos

Los autores agradecen a los editores la invitación para participar en este libro. También al Biól Antonio Angeles, por su ayuda en la búsqueda de bibliografía. Finalmente al Dr. Jesús A. de León G. por su paciencia, apoyo y comprensión.

Referencias

Anderson FE Williams BW Horn KM Erséus C Halanych KM Santos SR & James SW 2017 Phylogenomic analyses of Crassiclitellata support major Northern and Southern Hemisphere clades and a Pangaean origin for earthworms. Evolutionary Biology 17(123): 1–18.

Beddard FE 1895 A Monograph of the Order Oligochaeta. Oxford, Clarendon Press 1–769.

Benham WB 1891 An attempt to classify earthworms. Quarterly Journal of Microscopical Science. 122: 201–305.

Blakemore RJ 2006 Cosmopolitan earthworms -an ecotaxonomic guide to the peregrine species of the World. (2nd Edition). VermEcology, Japan 1– 600.

Bonvicini AM & Omodeo P 1987 On Earthworms. Collana UZI, Selected Symposia and Monographs 2. Mucchi Editore, Modena 1– 562.

Bouché MB 1972 Lombriciens de France. Écologie et Systématique. INRA Publication. 72-2. Institut National des Recherches Agriculturelles, Paris 1– 671.

Brinkhurst RO 1964 A Taxonomic revision of the Alluroidedae (Oligochaeta). Proc. Zool. Soc. Lond. 142 :527–536.

Brinkhurst RO & Jamieson BGM 1971 Aquatic Oligochaeta of the World. University of Toronto Press, Toronto 1– 860.

Brown GG & Fragoso C 2007 Minhocas na América Latina: Biodiversidade e Ecologia. EMBRAPA Soja, Londrina 1 – 545.

Cantú-Martfnez PC 1987 Nuevo registro de Tectidtilus divetsus Erskts, 1982 (Oligochaeta: Tubificidae) para la Bahfa de San Quintfn, Baja California. Ciencias Marinas; 13(3): 63 – 67.

Cernosvitov L 1935 Résultats Zoologiques du Voyage de Mr. Le Dr. J. Storkán au Mexique. Ve. Partie. Mem. Soc. Zool. Tchechos 3: 80– 83.

Cervantes G Fragoso C Espinosa De Los Monteros A Sánchez-Ramos G Lara-Villalón M Yañez-Pacheco MdJ Lázaro-Castellanos JO & James SW 2016 New species of the earthworm genus Zapatadrilus (Clitellata, Acanthodrilidae) from northern Mexico. Zootaxa. 4189(2): 311–326.

Cervantes G & and Fragoso C 2018 Protozapotecia acaxetlensis and Protozapotecia oyametlensis, two new earthworm species (Crassiclitellata: Acanthodrilidae) from Mexican central mountains. Zootaxa 4496(1): 431–439.

Coates KA 1986 Redescription of the oligochaete genus Propappus, and diagnosis of the new family Propappidae (Annelida: Oligochaeta). Proc. Biol. Soc. Wash. 99:417–428.

Cook D G 1974 The systematics and distribution of marine Tubificidae (Annelida: 0ligochaeta) in the Bahia de San Quintin, Baja California, Mexico, with description of five new species. Bull. South. Calif. Acad. Sci. 73: 126 – 140.

Csuzdi C & Zicsi A 2003 Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta, Lumbricidae). Hungary Natural History Museum, Budapest 1 – 271.

Csuzdi C 2010 A monograph of the Paleotropical Benhamiinae earthworms (Annelida : Oligochaeta, Acanthodrilidae). Hungary Natural History Museum, Budapest 1– 348.

Csuzdi C 2012 Earthworm species, a searchable database. Opuscula Zoologica, Budapest, 43: 97 – 99. http: / / earthworm.uw.hu / index.php

Darwin C. 1881 La Formación del Mantillo Vegetal por la Acción de las Lombrices. Con Observaciones sobre sus Hábitos. (Edición en español 2011). CATARATA-CSIC-UNAM-AMC, Madrid, CdMx 1– 229.

Dash MC 1990 Oligochaeta : Enchytraeidae. In: DL Dindal (ed.) Soil Biology Guide. John Wiley & Sons, New York 311 – 340.

DRILOBASE 2021 World earthworm database. http: / / taxo.drilobase.org / index.php?title=Website:Home

Dyne GR & Jamieson BGM 2004 Native earthworms of Australia II (Megascolecidae, Acanthodrilinae). Australian Government. ABRS. The University of Queensland. Canberra, CD 1 – 2000.

Easton EG 1983 A guide to the valid names of Lumbricidae (Oligochaeta). In: JE Satchell (ed.) Earthworm Ecology - From Darwin to Vermiculture. Chapman & Hall, London 475-487.

Edwards, CA 2004 Earthworm Ecology. (2nd edn.). CRC Press, Boca Raton 1-441.

Edwards, CA & Bohlen PJ 1996 Biology and Ecology of Earthworms. Chapman & Hall, London 1– 426.

Edwards CA & Lofty JR 1977 Biology of Earthworms. (2nd edn.). Chapman and Hall, London 1– 333.

Edwards CA Arancon NQ & Sherman R 2011 Vermiculture Technology. Earthworms, Organic Wastes, and Environmental Management. CRC Press, Boca Raton 1– 623.

Erséus C & Cantú-Martínez PC 1984 A new record of Bacescuella parvithecata (oligochaeta, Tubificidae) from Golfo de California. Sarsia 69(3– 4) 181– 184.

Erséus C & Strehlow DR 1986 Four new interstitial species of marine Oligochaeta representing a new family. Zoologica Scripta 15(1) :53 – 60.

Erséus C 1999 Parvidrilus Strayeri, A new genus and species, an enigmatic interstitial clitellate from underground waters in Alabama. Proc. Biol. Soc. Wash. 112 :327– 337.

Erséus C 2005 Phylogeny of oligochaetous Clitellata. Hydrobiologia 535–536(1): 357–372.

Erséus C Wetzel M & Gustavsson L 2008 ICZN rules—a farewell to Tubificidae (Annelida, Clitellata). Zootaxa 1744: 66–68.

Erséus C Williams BW Horn KM Halanych KM Santos SR James SW Creuzé des Châtelliers M & Anderson FE 2020 Phylogenomic analyses reveal a Palaeozoic radiation and support a freshwater origin for clitellate annelids. Zoologica Scripta 49: 614–640.

Fragoso C. & Lavelle P 1992 Earthworm communities of tropical rain forests. Soil Biology and Biochemestry. 24: 1397 – 1408.

Fragoso C 2001 Las lombrices de Tierra de México (Annelida, Oligochaeta): Diversidad, Ecología y Manejo. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) Número especial 1: 131-171.

Fragoso C 2007 Diversidad y patrones biogeográficos de las lombrices de tierra de México (Oligochaeta, Annelida). In: Brown GG & C Fragoso (eds) Minhocas na América Latina: Biodiversidade e Ecologia. EMBRAPA Soja, Londrina 107-124.

Fragoso C & Brown GG 2007 Ecología y taxonomía de las lombrices de tierra en Latinoamérica: el primer encuentro latino-americano de ecología y taxonomía de oligoquetos (ELAETAO 1). In: Brown GG & C Fragoso (eds) Minhocas na América Latina:

Biodiversidade e Ecologia. EMBRAPA Soja, Londrina 33– 75.

Fragoso C. & Rojas P 2009 A new ocnerodrilid earthworm genus from Southeastern Mexico (Annelida: Oligochaeta), with a key for the genera of Ocnerodrilidae. Megadrilogica. 13(9):141-152.

Fragoso C 2011 Las lombrices de Darwin. Introducción a la edición en español del libro: Darwin C. La Formación del Mantillo Vegetal por la Acción de las Lombrices. Con Observaciones sobre sus Hábitos. CATARATA-CSIC-UNAM-AMC, Madrid, CdMx 11–36.

Fragoso C. & Rojas P 2014a Biodiversidad de lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta: Crassiclitellata) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad. Supl. 85: S197– S207.

Fragoso C & Rojas P 2014b New species and records of the earthworm genus Ramiellona (Annelida, Oligochaeta, Acanthodrilidae) from southern Mexico and Guatemala. Zootaxa 3753(6): 549-572.

Fragoso C & Rojas P 2016 Lavellodrilus notosetosus sp.nov. (Annelida, Crassiclitellata): a new Mexican earthworm with uncommon characters, revealed by a preliminary revision of subfamily Acanthodrilinae. Zootaxa. 4154 (2): 101–138.

Fragoso C & Rojas P 2018 New Diplotrema and Lavellodrilus earthworm species from southern Mexico (Annelida, Crassiclitellata, Acanthodrilidae). Zootaxa 4496 (1): 414–430.

Fragoso C & Rojas P 2019 More new Diplotrema earthworm species from southern Mexico (Annelida, Crassiclitellata, Acanthodrilidae). Zootaxa 4688 (4): 483–502.

Fragoso C. Rojas P Álvarez-Sánchez FJ Barajas G Martínez-Hurtado M & Martínez-Rodríguez F 2019 Protozapotecia unamensis sp.nov (Annelida, Crasiclitellata, Acanthodrilidae), una nueva especie de lombriz de tierra de los bosques de Oyamel de la Ciudad de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 90: e902860 : 1-10.

Grube AE 1850 Die familien der Anneliden. Arch Naturg Berlin 16(1): 249–364.

Harman WJ & Loden MS 1978 A re-evaluation of the Opistocystidae (Oligochaeta) with descriptions of two new species. Proc. Biol. Soc. Wash. 91: 453 – 462.

Harman WJ 1982 The aquatic Oligochaeta (Aeolosomatidae, Opistocystidae, Naididae) of Central America. Southwestern Naturalist 27 (3): 287-298.

Howmiller RP 1974 Some Naididae and Tubificidae from Central America. Hydrobiologia 44: 1–12.

Ikeda H Callaham M Shefferson RP Evelyn S Wenk ES & Fragoso C 2020 A comparison of latitudinal species diversity patterns between riverine and terrestrial earthworms from the North American temperate zone. Journal of Biogeography 47:1373–1382.

James SW & Davidson SK 2012 Molecular phylogeny of earthworms (Annelida : Crassiclitellata) based on 28S, 18S and 16S gene sequences. Invertebrate Systematics 26:213-229.

James SW 2012 Re-erection of Rhinodrilidae Benham, 1890, a senior synonym of Pontoscolecidae James, 2012 (Annelida: Clitellata). Zootaxa 3540:67-68.

Jamieson BGM 1988. On the phylogeny and higher classification of the Oligochaeta. Cladistics 4:367-410.

Jamieson BGM 2001.Native earthworms of Australia (Megascolecidae, Megascolecinae). Supplement, SciencePublishers, Inc., Enfield, New Hampshire. (Compactdisc) 1 – 2000.

Jamieson BGM 2006 Non-Leech Clitellata. In : G Rouse & F Pleijel (eds) Reproductive Biology and Phylogeny of Annelida. Science Publishers, Einfield 235 – 392.

Julka JM 1988 The Fauna of India and the adjacent countries: Megadrile Oligochaeta (Earthworms): Family Octochaetidae. Zoological Survey of India, Calcutta 1 – 400.

Karaca A 2011 Biology of Earthworms. Springer, Berlin 1– 316.

Lavelle P Brussaard L & Hendrix P 1999 Earthworm Management in Tropical Ecosystems. CABI Publishing, Wallingford 1 – 300.

Lavelle P & Spain AV 2001. Soil Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 1– 654.

Laverack MS 1963 The Physiology of Earthworms. Pergamon Press, Oxford 1– 206.

Lee KE 1959 The Earthworm Fauna of New Zealand. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research, Wellington. Bulletin 130. 1 – 486.

Lee KE 1985 Earthworms - Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use. Academic Press, Sydney 1– 411.

Lee KE 1987 Peregrine species of earthworms. In: AM Bonvicini & P Omodeo (eds) On Earthworms. Collana UZI, Selected Symposia and Monographs 2. Mucchi Editore, Modena 315 – 327.

Marchese M 2009 Annelida Oligochaeta. Ch. 17. In: E Domínguez & HR Fernández (eds) Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina 551 – 565.

Marchese M & Alves R 2020 Class Clitellata : Subclass Oligochaeta. In: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition). Volume 5: Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. Chap 12 Phylum Annelida. Academic Press- Elsevier, 435 – 458.

Martin P Kaygorodova I Sherbakov DY & Verheyen E 2000 Rapidly evolving lineages impede the resolution of phylogenetic relationships among Clitellata (Annelida). Molecular Phylogenetics and Evolution, 15(3) : 355–368.

Martin P Martínez-Ansemil E Pinder A Timm T & Wetzel MJ 2008. Global diversity of oligochaetous clitellates (« Oligochaeta » ;Clitellata) in freshwater. Hydrobiologia 595 :117–127.

Martínez-Ansemil E Creuzé Des Châtelliers M Martin P & Sambugar B 2012 The Parvidrilidae – a diversified groundwater family: description of six new species from southern Europe, and clues for its phylogenetic

position within Clitellata (Annelida). Zoological Journal of the Linnean Society 166: 530–558.
McMahan IM 1976 Preliminary notes on a new Megadrile species Genus, and Family from the Southeastern United States. Megadrilogica 2(11): 6-7.
McMahan IM 1979 Anatomical notes on Lutodrilus multivesiculatus Annelida Oligochaeta. Proc. Biol. Soc. Wash. 92: 84 –97.
Michaelsen W 1900 Das Tierreich Vol. 10: Oligochaeta. Friedländer & Sohn, Berlin 1– 575.
Michaelsen W 1919 Über die Beziehungen der Hirudineen zu den Oligochäten. Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg 36: 131–153.
Omodeo P 1987 Some new species of Haplotaxidae (Oligochaeta) from Guinea and remarks on the history of the family. Hydrobiologia 155 : 1– 13.
Omodeo P 1996 Kathrynella, a new oligochaete genus from Guyana. Hydrobiologia 334 :11– 15.
Omodeo P 1998 History of Clitellata. Italian Journal of Zoology 65:51 – 73.
Omodeo P & Coates KA 2001 New alluroidids (Annelida, Clitellata) from Guyana. Hydrobiologia 463 :39– 47.
Peralta L Escobar E Alcocer J & Lugo A 2002 Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central Mexico: species composition, density and biomass. Hydrobiologia 467 : 109– 116.
Phillips H et al. (140 more authors) 2019 Global distribution of earthworm diversity. Science. 366 : 480–485.
Pickford GE 1937 A monograph of the Acanthodrilidae Earthworms of South Africa. W Heffer & Sons Limited, Cambridge 1– 612.
Reynolds JW & Cook DG 1976 Nomenclatura Oligochaetologica: a catalogue of names, descriptions and type specimens of the Oligochaeta. University of New Brunswick, Fredericton (or Ottawa, Runge Press) 1– 217.
Reynolds JW & Cook DG 1981 Nomenclatura Oligochaetologica: Supplementum Primum. University of New Brunswick, Fredericton 1– 39.
Reynolds JW & Cook DG 1989 Nomenclatura Oligochaetologica: Supplementum Secundum. University of New Brunswick, Fredericton 1 – 37.
Reynolds JW & Cook DG 1993 Nomenclatura Oligochaetologica: Supplementum Tertium. Lindsey, Blewett Press. Pp. 1 – 37.
Reynolds JW 1994 Earthworms of the world. Global Biodiversity 4: 11 – 16.
Reynolds JW 2008 Sparganophilidae (Annelida, Oligochaeta) distribution in North America and Elsewhere, Revisited. Megadrilogica 12(9): 125-143.
Reynolds JW & Wetzel MJ 2021 Nomenclatura Oligochaetologica – A catalogue of names, descriptions and type specimens. Editio Secunda. https: / / www.inhs.illinois.edu / people / mjwetzel / nomenoligo (date accessed: 05-15-2021).
Righi G 1995 Colombian earthworms. In: T Van der Hammen AG Santos (eds) Studies on tropical Andean Ecosystems 4, Cramer, Berlin 484–607.
Righi G & Hamoui V 2002 Oligochaeta, Naididae of the West Indies and adjacent regions. Papéis Avulsos de Zool., S. Paulo 42(6):119 – 167.
Satchell JE 1983. Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture. Chapman and Hall, London 1-495.
Schmelz RM & Collado R 2015 Checklist of taxa of Enchytraeidae (Oligochaeta): an update. Soil Organisms 87(2) :149 – 152.
Siddall ME Apakupakul K Burreson EM Coates KAErséus C Gelder SR Källersjö M & Trapido-Rosenthal H 2001 Validating Livanow: Molecular data agree that Leeches, Branchiobdellidans, and Acanthobdella peledina form a monophyletic group of Oligochaetes. Molecular Phylogenetics and Evolution 21 (3) : 346–351.
Stephenson J 1930 The Oligochaeta. Oxford at the Clarendon Press, Oxford 1-978.
Vaillant ML 1889 Histoire Naturelle des Annelés Marins et d'Eau Douce. Tome 3em., 1er P. Libraire Encyclopédique de Roret, Paris 1–340.
Vjedovsky F 1884 System und Morphologie der Oligochaeten. Praga 1– 166.
Zrzav J Říha P Piálek L & Janouškovec J 2009 Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evolutionary Biology 2009, 9(189): 1-14.

36. Onuphidae Kinberg, 1865

Luis F. Carrera-Parra

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática El
Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
lcarrera@ecosur.mx, carrera_parra@yahoo.com.mx

Introducción

El nombre de la familia se basa en el género *Onuphis* Audouin & Milne-Edwards, 1833. Esta designación nominal probablemente proceda de la mitología egipcia en referencia al toro sagrado de Hermonthis llamado Onuphis, el cual estaba estrechamente relacionado con Osiris.

Los onúfidos son poliquetos cuya talla varía de unos cuantos centímetros hasta los 3 m de longitud, tienen una distribución mundial desde la zona intermareal hasta la abisal, y se pueden encontrar en diversos tipos de substratos (Paxton 1986a, Pleijel 2001). La mayoría de las especies son tubícolas, pero no necesariamente tienen una vida sésil, ya que muchas especies tienen una gran capacidad de desplazamiento arrastrando su tubo. La estructura de sus tubos puede variar desde temporales muy frágiles, hasta permanentes de consistencia muy rígida (Fig. 2C–E). Además, debido a que los tubos pueden ocurrir en densas agregaciones, su papel ecológico es muy importante en la estructuración de las comunidades bénticas propiciando un incremento en la riquezas de especies y diversidad, así como en la estabilización del sedimento (Bailey-Brock 1984; Ban & Nelson 1987).

Por sus hábitos alimenticios, los onúfidos son considerados como carnívoros, herbívoros o carroñeros, pudiendo consumir desde detritus hasta macrofauna (Fauchald & Jumars 1979); existiendo en las especies tubícolas una preferencia por la herbivoría, mientras que las especies de vida libre tienden a ser carnívoras o carroñeras (Jumars *et al*. 2015).

Con respecto a su reproducción, Paxton (1993), tomando en consideración el cuidado parental y la forma de desove, propuso cuatro tipos de reproducción: 1) incubación en tubo parental; 2) desarrollo directo en capullos; 3) desarrollo en masa gelatinosa adherida al tubo parental; 4) desove. En los tres primeros casos ocurre un desarrollo directo originando una baja capacidad de dispersión; mientras que en el último caso existe la presencia de una larva planctónica. Además, en la familia se han reportado especies vivíparas (Hartman 1965, Orensanz 1990). Con respecto al tipo de espermatozoides, al menos para *Diopatra biscayensis* Fauchald, Berke & Woodin, 2012 (reproducción tipo 3) y *D. neapolitana* delle Chiaje, 1841 (reproducción tipo 4), estos han sido descritos del tipo "ect-aquasperm" (*sensu* Rouse & Jamieson 1987) (Conti *et al*. 2005, Arias & Paxton 2015); mientras que en la especie *D. marocensis* Paxton, Fadlaoui & Lechapt, 1995 con reproducción del tipo 1, se documentó que tiene un espermatozoide tipo "ent-aquasperm" (*sensu* Rouse & Jamieson 1987) (Arias *et al*. 2013).

El desarrollo larval así como los cambios morfológicos durante el desarrollo ontogenético han sido documento en especies de los géneros *Diopatra*, *Hyalinoecia* Malmgren, 1867, *Kinbergonuphis* Fauchald, 1982, *Onuphis* y *Mooreonuphis* Fauchald, 1982 (ver Blake 1975, Paxton 1986a, Hsieh & Simon 1987, Orensanz 1990, Paxton 1996, Budaeva & Fauchald 2010.)

Algunas especies de onúfidos, principalmente de los géneros *Australonuphis* Paxton, 1979, *Diopatra* Audouin & Milne-Edwards, 1833, e *Hirsutonuphis* Paxton, 1986, son muy apreciadas por los pescadores para utilizarlas como carnada, debido a su gran talla y fuerte musculatura (Gambi *et al*. 1994, Paxton 2000, Arias & Paxton 2015).

Los primeros reportes acerca del registro fósil de este grupo corresponden a materiales de depósitos del Ordovícico, aunque también se ha

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

considerado que el registro fósil de este grupo no es tan antiguo y corresponde al cretácico superior (Kozur 1970).

Sistemática

Al igual que en la familia Eunicidae, la primera especie de Onuphidae descrita fue incluida en el género *Nereis* como *N. tubicola* Müller, 1776 (formalmente *Hyalinoecia tubicola*). La familia fue propuesta por Kinberg en 1865 como "Onuphiaea", aunque algunos autores posteriormente la consideraron como una subfamilia. Paxton (1986a) realizó una síntesis histórica hasta esa fecha, sobre la sistemática de la familia. En ese estudio, ella propuso dividir la familia en dos subfamilias: Onuphinae e Hyalinoeciinae, aceptando como válidos 22 géneros. Orensanz (1990) consideró a *Neonuphis* Kucheruk, 1978 como sinónimo menor de *Leptoecia* Chamberlin, 1919.

Posteriormente, Budeaeva & Fauchald (2011) realizaron un análisis filogenético incluyendo algunas especies de los géneros *Dioptra*, *Epidiopatra* Augener, 1918, *Notonuphis* Kucheruk, 1978, y *Paradiopatra* Ehlers, 1887, proponiendo dos nuevos géneros (*Paxtonia* y *Protodiopatra*); Además, ellos establecieron que *Epidiopatra* era sinónimo menor de *Diopatra*, y *Notonuphis* de *Paradiopatra* debido a que consideraron que la ausencia del cirro peristomial, característica que distinguía a *Epidiopatra* y *Notonuphis*, solo era una condición paedomórfica que había ocurrido en diferentes eventos evolutivos dentro de los géneros con los cuales fueron sinonimizados.

Sin embargo, con base en datos moleculares, Budaeva y colaboradores (2016) realizaron la filogenia de la familia Onuphidae encontrando que lo géneros que carecen de cirros peristomiales se mantienen como grupos independientes de las formas que si presentan dicha estructura, incluso en géneros muy afines donde la diferencia más notoria es la presencia / ausencia de los cirros peritomiales (*v. gr.*, *Aponuphis*-*Onuphis*). Desafortunadamente, en dicho estudio no fueron incluidas especies de *Epidiopatra* y *Notonuphis* para corroborar la sinonimia previamente establecida. Por tal motivo y con base en la evidencia más reciente, la cual incluyó un mayor grupo de taxa de la familia y donde se da soporte a los géneros que carecen de cirros peristomiales, en este trabajo ambos géneros, *Epidiopatra* y *Notonuphis*, son incluidos en la clave de identificación a género.

Tradicionalmente se había considerado que el grupo hermano de Onuphidae era la familia Eunicidae y que ambas familias eran las más derivadas dentro del grupo Eunicea (Kielan-Jaworowska 1966, Kozur 1970, Orensanz 1990). Sin embargo, Rouse & Fauchald (1997) mostraron un enfoque diferente considerando a Onuphidae como el grupo hermano del clado constituido por Dorvilleidae, Lumbrineridae y Euncidae. Estudios con base en datos moleculares, muestran resultados contradictorios ya que en algunos análisis, Onuphidae se mantiene como el grupo hermano de Eunicidae (Zanol *et al.* 2010, Budaeva *et al.* 2016), mientras que en otros, queda incluida dentro de Eunicidae (Struck *et al*. 2002a, 2002b, Hall *et al.* 2004, Struck *et al.* 2006, Rousset *et al*. 2007).

Morfología

La taxonomía de este grupo depende de una cuidadosa observación y evaluación de caracteres tanto externos como internos. En el caso de los caracteres externos, es de suma importancia revisar la variación de la forma y desarrollo del cirro dorsal y ventral, así como de los lóbulos setales a lo largo del cuerpo; la diferencia más notoria siempre se observará en los primeros párapodos que son modificados. Paxton (1986) delimitó la región de los parápodos modificados a aquellos parápodos, que además de ser diferentes en forma, presentan falcígeros pseudocompuestos.

Otros detalles a evaluar externamente es la distribución de los diferentes tipos de setas, principalmente en la región de los parápodos modificados; así como la evaluación del número de filamentos branquiales y el inicio de los ganchos subaciculares con relación a la talla del ejemplar. Por lo que es recomendable, revisar el ejemplar completo bajo el microscopio, y por lo menos, realizar cortes de tres parápodos en diferentes regiones corporales (anterior, media, posterior). Se recomienda el uso de la tinción, ya sea con verde de metilo o azul de metileno, para incrementar el contraste de algunas estructuras morfológicas, así como para encontrar patrones de tinción, con base en las estructuras glandulares, que puedan ser de utilidad para reconocer especies (Winsnes 1985, Budaeva & Fauchald 2011, Arias & Paxton 2015).

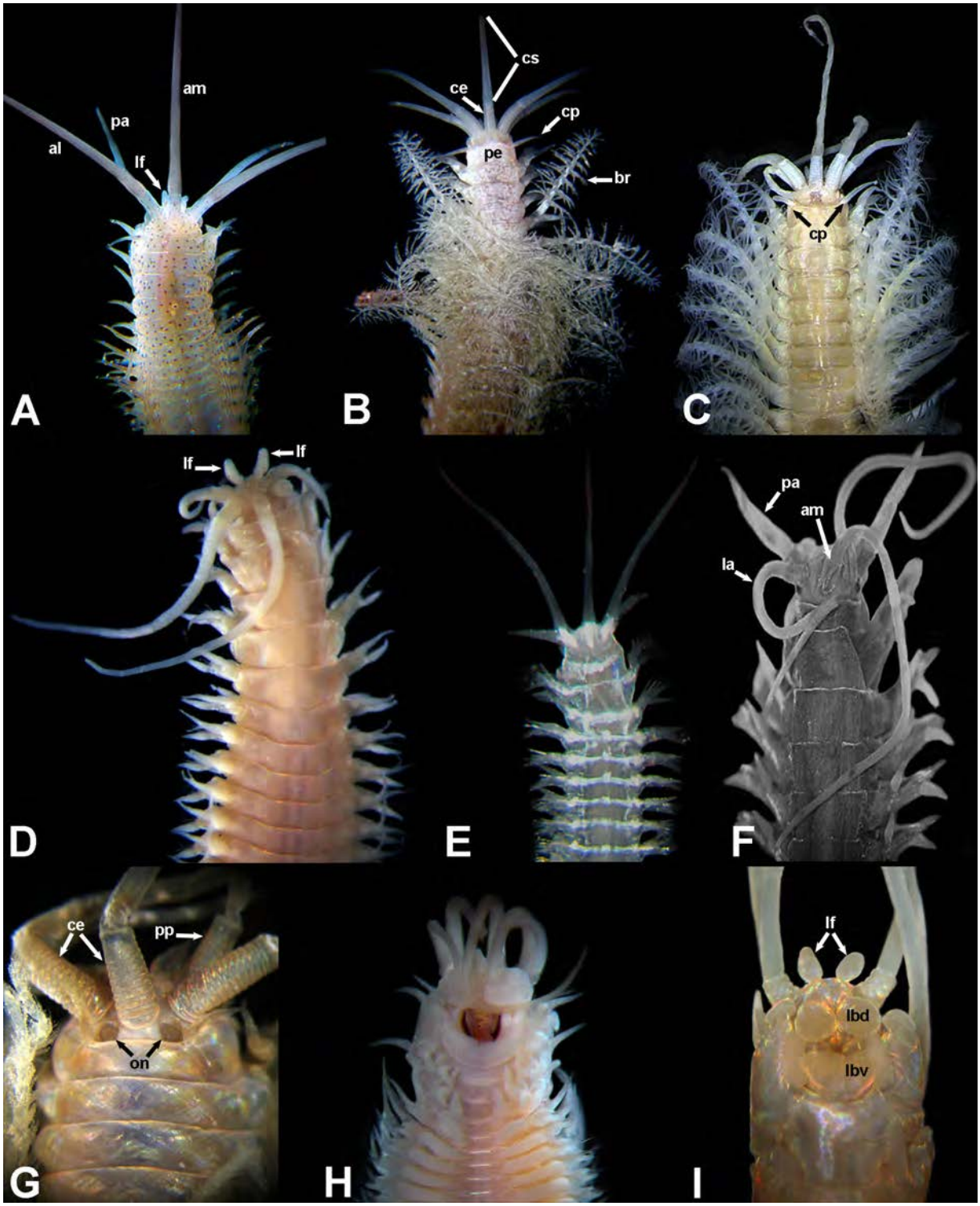


Figura 1. A) *Americonuphis magna* extremo anterior en vida VD; B) *Diopatra cuprea* extremo anterior en vida VD; C) *Diopatra obliqua* extremo anterior preservado VD; D) *Nothria pallidula* extremo anterior preservado VD; E) *Kinbergonuphis virgata* extremo anterior en vida VD; F) *Hyalinoecia* sp. extremo anterior preservado VD; G) *Diopatra neotridens* extremo anterior preservado VD; H) *A. magna* extremo anterior preservado VV; I) *Hyalinoecia* sp. extremo anterior preservado VV. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; VV= vista ventral; am= antena media; al= antena lateral; pa= palpo; pp= palpóforo; ce= ceratóforo; cs= ceratostilo; on= órganos nucales; pe= peristomio; cp= cirro peristomial; br= branquia, lf= labios frontales, lbd= labios bucales dorsales; lbv= labios bucales ventrales) (Fotos: A, B, C, E © H. Bahena; D, F-I © L.F. Carrera-Parra).

Para los caracteres internos, será necesario realizar un corte anterodorsal para extraer el aparato maxilar, el cual deberá de ser estudiado bajo el microscopiopara poder precisar el número de dientes por cada placa maxilar, considerando solo como un diente verdadero aquel que presente una cavidad pulpar.

Dado que este grupo presenta cambios notorios durante su desarrollo ontogenético, es necesario ser cuidadosos a la hora de evaluar muchos de los caracteres ya que estos varían con relación a la talla de los ejemplares. Una síntesis sobre las variaciones morfológicas durante el desarrollo ontogenético pueden ser consultados en Paxton (1986a, 2000), Orensanz (1990), y Budaeva & Fauchald (2010).

La terminología utilizada en esta sección sigue la propuesta de Paxton (1986a), así como las modificaciones realizadas por Paxton (1988) y Orrhage (1995) a la terminología de los apéndices prostomiales, y Budaeva & Fauchald (2010) para la diferenciación en el uso del termino "gancho" en la familia.

Prostomio y peristomio. El prostomio de los onúfidos es ovalado a redondeado, frontalmente puede ser ligeramente bilobulado o totalmente redondeado, y pueden presentar un par de pequeños labios frontales (Fig. 1A, D, I), los cuales están reducidos o ausentes en *Leptoecia*. Ventralmente, existen unas estructuras globulares o en forma de cojinetes que rodean la boca, denominadas labios bucales dorsales y ventrales (Fig. 1I).

En posición dorsal, el prostomio tiene tres antenas y un par de palpos (Fig. 1A–F). Comúnmente, la antena media es la más posterior de todos los apéndices, con excepción de *Heptaceras* Ehlers, 1868 donde la antena media está desplazada hacia la porción anterior quedando al centro entre los apéndices. Los ceratóforos y palpóforos (base de las antenas y palpos, respectivamente) son largos y multianillados (ver Fig. 1B, G), aunque en algunas especies de talla pequeña estos pueden ser lisos; además, algunas especies de *Diopatra*, *Epidiopatra* y *Paradiopatra* tienen proyecciones laterales en algunos de los anillos del ceratóforo y/o palpóforo (Fig. 2A). Los ceratostilos y palpostilos carecen de articulación y varían notoriamente en longitud, desde muy cortos (Fig. 1A–B) hasta extremadamente largos (Fig. 1C–F), y están cubierto por estructuras sensoriales o de secreción (Fig. 2A). El arreglo de estas estructuras sensoriales es muy específico al menos para el género *Diopatra*, por lo cual ha sido utilizado para diferenciar especies. Pueden presentar un par de ojos situados entre los palpos y las antenas laterales. En la región posterior del prostomio se encuentran los órganos nucales, los cuales pueden ser rectos o curvos (como en la mayoría de las especies), o incluso circulares como en especies de *Diopatra* (Fig. 1G)

El peristomio está constituido por un solo anillo ápodo (ver Fig. 1B), en la mayoría de los géneros es dorsalmente entero, pero en *Australonuphis, Hartmanonuphis* Paxton, 1986 e *Hirsutonuphis*, el peristomio carece de pliegue que lo separe del prostomio en su parte medio-dorsal, dando la apariencia de estar extendido hasta la antena media (Fig. 2B). En el género *Heptaceras*, el peristomio tiene una marcada muesca medio-dorsal.

Algunos géneros tiene un par de cirros peristomiales, los cuales se encuentran distal al margen anterior del peristomio en la mayoría de los géneros (Fig. 1B–D, G); en otros géneros, estos cirros se ubican subdistalmente, mientras que en *Americonuphis* Fauchald, 1973 se encuentra situados en medio del peristomio (Fig. 1A). Algunos géneros, por ejemplo *Aponuphis*, *Epidiopatra*, *Hyalinoecia* y *Notonuphis*, carecen de cirros peristomiales (Fig. 1F). Se conoce que, durante el desarrollo ontogenético, los cirros peristomiales son las últimas estructuras en aparecer en la región anterior, lo que puede causar confusión al registrar ejemplares pre-juveniles en géneros incorrectos.

Parápodos y branquias. Los parápodos de los onúfidos son subbirrameos, el notópodo está reducido tan solo al cirro dorsal. Todos los parápodos están ubicados en posición lateral al cuerpo, con excepción de las especies del género *Americonuphis* donde los parápodos anteriores están dirigidos anteroventralmente, al grado de casi estar en contacto los cirros ventrales del quinto parápodo (Fig. 1 H). Existe una diferenciación radical en forma, orientación, longitud, lóbulos parapodiales, y setas de los primeros 2 a 8 parápodos con respecto a los subsiguientes parápodos. Estos parápodos son referidos en las claves como parápodos modificados (Fig. 3A, C, F, G, H, J, L). En algunos casos es difícil establecer el

número exacto de parápodos modificados debido a que la modificación gradualmente es menos notoria. Paxton (1986) definió a los parápodos modificados como aquellos en donde las setas inferiores son falcígeros pseudocompuestos. En algunos géneros como por ejemplo *Hyalinoecia*, el primer parápodo modificado es marcadamente más largo que los otros (Fig. 1F).

El cirro dorsal está presente en todos los parápodos y su mayor desarrollo se observa en los parápodos modificados. En ocasiones, el cirro dorsal tiene una base inflada, la cual en algunos géneros como *Australonuphis* se puede transformar en un proceso digitado (Fig. 3G). El neurópodo está constituido por los lóbulos presetal, setal y postsetal, los cuales varían en forma y desarrollo a lo largo del cuerpo, siendo más desarrollados en los parápodos modificados (Fig. 3A, C, F, G, H, J, L); así como por el cirro ventral, el cual en los parápodos anteriores es digitiforme y se transforma a un cojinete glandular en parápodos medio-posteriores (Fig. 3B, D, E, I, K, M). Generalmente, el número de parápodos con cirro ventral digitiforme coincide con el número de parápodos modificados.

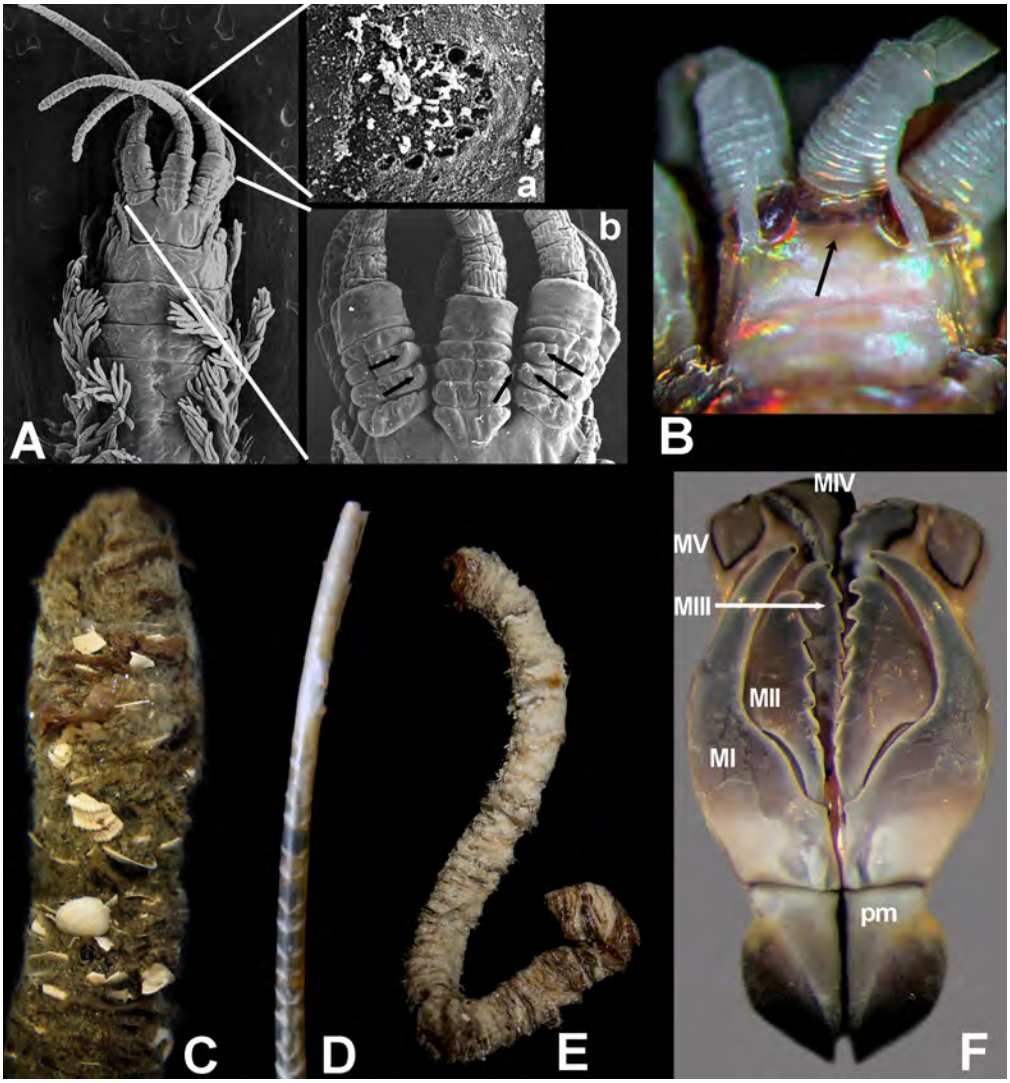


Figura 2. A) *Diopatra tuberculantennata* extremo anterior VD; (a) estructuras sensoriales, (b) flechas señalan las papilas laterales de los ceratóforos; B) *Australonuphis* sp. extremo anterior VD, flecha señala la falta del pliegue que divide al prostomio del peristomio; C) *Diopatra neotridens*, tubo; D) *Hyalinoecia* sp., tubo; E) *Americonuphis magna*, tubo; F) *D. neotridens*, aparato maxilar VD. (Abreviaturas: M= maxila, el número romano corresponde a la posición de la maxila desde una vista dorsal; pm= portador maxilar) (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

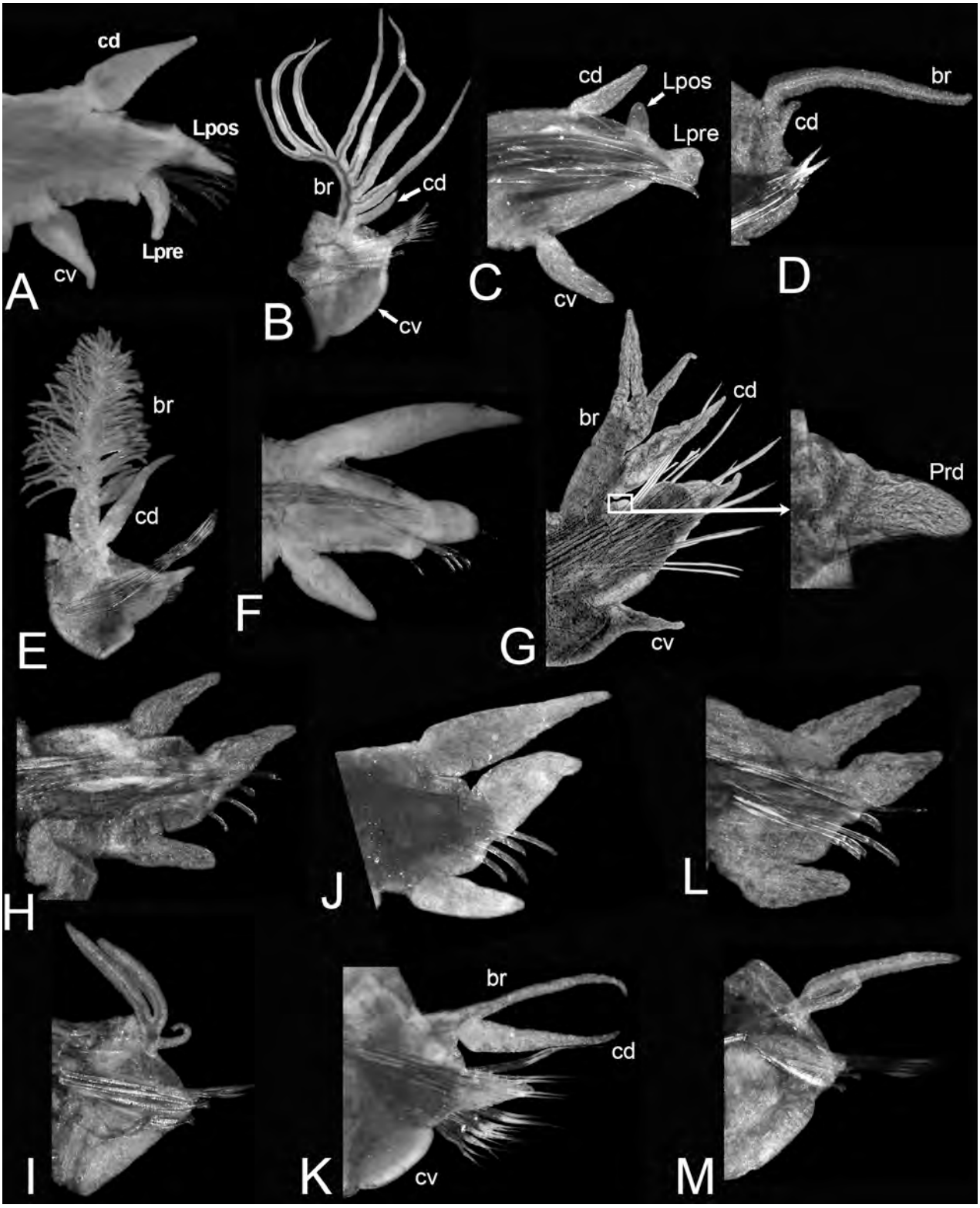


Figura 3. *Americonuphis magna* A) parápodo 1; B) parápodo 36. *Hyalinoecia* sp. C) parápodo 1; D) parápodo 40. *Diopatra cuprea* E) parápodo 14; F) parápodo 3. *Australonuphis* sp. G) parápodo 7, recuadro con acercamiento del proceso digitado. *Kinbergonuphis pulchra* H) parápodo 1; I) parápodo 76. *Nothria pallidula* J) parápodo 1; K) parápodo 10. *Mooreonuphis dangrigae* L) parápodo 1; M) parápodo 40. (Abreviaturas: cd= cirro dorsal; cv= cirro ventral; Lpre= lóbulo presetal; Lpos= lóbulo postsetal; br= branquia; Prd= proceso digitado) (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

Las branquias, cuando están presentes, pueden ser simples (Fig. 3D, K, M), pectinadas (3B, G), o en espiral (Fig. 3E). Las branquias simples están relacionadas con especies de talla pequeña a moderada. Las branquias pectinadas son las más comunes, mientras que las branquias en espiral solo están presentes en los géneros *Diopatra* y *Epidiopatra*.

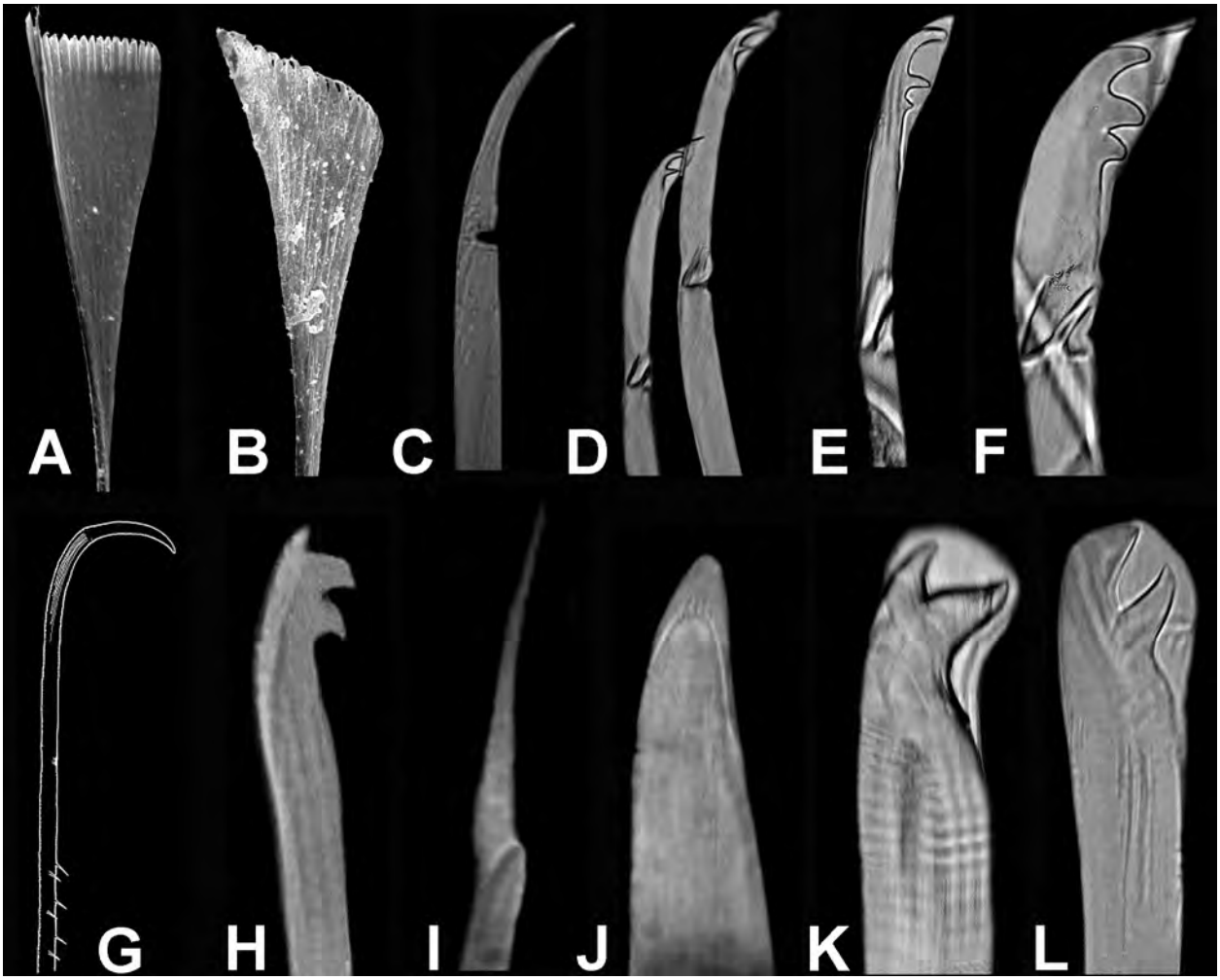


Figura 4. A) Pectina, margen distal recto, *Diopatra* sp. B) Pectina, margen distal oblicuo, *Paradiopatra* sp. C) Falcígero pseudocompuesto unidentado, *Australonuphis* sp. D) Falcígeros pseudocompuestos bidentados, *Americonuphis magna*. E) Falcígero pseudocompuesto tridentado, *Kinbergonuphis pulchra*. F) Falcígero pseudocompuesto tridentado, *Mooreonuphis pallidula*. G) Falcígero recurvado, *Rhamphobrachium* (*Rhamphobrachium*) agassizi. H) Gancho grande modificado, *Mooreonuphis* sp. I) Espinígero compuesto, *M. pallidula*. J) Gancho subacicular unidentado, *Australonuphis* sp. K) Gancho subacicular bidentado, *A. magna*. L) Gancho subacicular bidentado, *Hyalinoecia* sp. (G modificado de Paxton, 1986a) (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

Setas. Las setas supraaciculares son de dos tipos: simples limbadas, las cuales típicamente son lisas, pero en algunas especies pueden estar cubiertas por espinas; y setas pectinadas, las cuales pueden tener el margen distal en un ángulo recto (Fig. 4A) o en otros casos en un ángulo oblicuo (Fig. 4B). Las setas subaciculares consisten típicamente de falcígeros pseudocompuestos presentes en los parápodos modificados, los cuales son reemplazados por setas limbadas en los parápodos no modificados. Los falcígeros pseudocompuestos pueden ser uni-, bi- o tridentados, con hoja corta o larga (Fig. 4C–F); el capuchón del falcígero puede variar en su longitud desde cortos a muy largos y puntiagudos. Sin embargo, en las especies de *Brevibranchium* Paxton, 1986, *Longibrachium* Paxton, 1986 y *Rhamphobrachium* Ehlers, 1887 existen falcígeros recurvados con el eje espinoso (Fig. 4G).

En algunas especies se presentan ganchos grandes largos modificados (Fig. 4H), y pueden estar presentes hasta el parápodo previo en donde aparece el gancho subacicular. Algunas especies pueden presentar espinígeros compuestos en los parápodos anteriores (Fig. 4I).

Los ganchos subaciculares pueden emerger en posición ventral o media con respecto al haz de setas. Todos los ganchos tienen una cubierta y típicamente son bidentados (Fig. 4J–K), con excepción de *Australonuphis* en donde el gancho es unidentado y carece de capuchón (Fig. 4L).

Pigidio. El pigidio puede tener 2 pares de cirros anales en la mayoría de los géneros, con excepción de *Hyalinoecia* y géneros afines, en donde solo se presenta un par de cirros anales.

Aparato maxilar y mandíbulas. El aparato maxilar de los onúfidos es del tipo labidognato y puede estar constituido por 5 o 6 pares de maxilas (Fig. 2F), donde la maxila III es impar y solo está presente del lado izquierdo. La maxila III siempre está ubicada por detrás de la maxilla II. En algunos grupos, la maxila IV es extremadamente larga. La maxila VI puede estar presentes en algunos géneros como una placa edentada o con un pequeño diente, pero la mayoría de los géneros carecen de esta maxila.

Las mandíbulas son aplanadas y están conectadas entre si por un ligamento en la porción anterior. La longitud de las mandíbulas es similar a la del aparato maxilar en la mayoría de los géneros, pero en algunos grupos son marcadamente más largas.

Claves

La clave a géneros incluye todos los géneros para la familia a pesar de que algunos no hayan sido registrados aún en la región de América Tropical. Las claves a especies incluyen las especies registradas en América Tropical y se basan en lo publicado previamente en la primera edición (Carrera-Parra 2009), así como en otros trabajos posteriores a esta publicación con registros de especies de onúfidos. Debido a que algunos de los caracteres morfológicos utilizados en las claves varían durante el desarrollo ontogenéticos de las especies, se recomienda precaución en el uso de las claves con ejemplares no adultos, principalmente pre-juveniles.

La distribución de las especies se indica con una **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México, y **C** para la región del Caribe, incluyendo hasta el litoral central de Brasil. Una **Q** indica un registro cuestionable, dichos registros han sido considerados cuestionables principalmente por las diferencias geográficas y ecológicas existentes entre el área de estudio con la localidad tipo de la especie; en caso de existir otro dato adicional se señalará como una nota al final de la clave. El * señala los géneros no registrados en el área de estudio.

Se recomienda enfáticamente antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

Clave para géneros

1 Sin cirros peristomiales (ver Fig. 1F) **2**
– Con cirros peristomiales (ver Fig. 1A–D, G) **7**

2(1) Branquias en espiral (Fig. 3E) ..... *Epidiopatra* Augener, 1918*[1]
– Branquias como simples filamentos (Fig. 3D, K, M) o sin branquias **3**

3(2) Ceratóforos de los apéndices prostomiales con 10–20 anillos; primeros 5 setígeros con falcígeros pseudocompuestos ..... *Aponuphis* Kucheruk, 1978*[2]
– Ceratóforos de los apéndices prostomiales con 2–5 anillos; primeros 3 setígeros con falcígeros pseudocompuestos **4**

4(3) Parápodos modificados con lóbulo presetal inconspicuo; gancho subacicular emerge en posición ventral ..... *Notonuphis* Kucheruk, 1978*[3]
– Parápodos modificados con lóbulo presetal largo; gancho subacicular emerge en posición media **5**

5(4) Labios frontales bien desarrollados (Fig. 1A, D, I); tubos resistentes (Fig. 2D) .... *Hyalinoecia* Malmgren, 1866
– Labios frontales reducidos o ausentes; tubos frágiles **6**

6(5) Con branquias, como filamento sencillo; falcígeros pseudocompuestos con capuchón puntiagudo ..... *Hyalospinifera* Kucheruk, 1979*
– Sin branquias; falcígeros pseudocompuestos con capuchón corto, romo .... *Leptoecia* Chamberlin, 1919 ..... Falcígeros pseudocompuestos unidentados, presentes solo en el setígero 1; cirro ventral digitiforme en los dos primeros setígeros; peristomio tan largo como el segmento del setígero 1 .... *L. abyssorum* Chamberlin, 1919 (B, P)

7(1) Branquias en espiral (Fig. 3E) ..... *Diopatra* Audouin & Milne-Edwards, 1833
– Branquias simples (Fig. 3D, K, M), pectinadas (fig. 3B, G) o ausentes **8**

8(7) Peristomio con marcada muesca mediodorsal ..... *Heptaceras* Ehlers, 1868*
– Peristomio entero, recto (Fig. 1B) **9**

9(8) Parápodos modificados con setas largas (eje de las setas extendiéndose internamente hacia la región posterior en por lo menos 5 setígeros) **10**
– Parápodos modificados con setas cortas (eje de las setas limitado a 1 setígero) **12**

10(9) Con 3 pares de parápodos modificados, cada uno con 3 falcígeros recurvados con el eje espinoso ..... *Rhamphobrachium* Ehlers, 1887
– Con 4 a 5 pares de parápodos modificados, cada uno con 4 o más falcígeros recurvados con el eje espinoso; o con 3 pares de parápodos modificados con setas con el eje liso **11**

11(10) Apéndices prostomiales moderadamente largos, alcanzan los setígeros 6–15; con 4 pares de parápodos modificados con lóbulo postsetal sencillo; falcígeros recurvados unidentados con el eje espinoso, ... *Longibrachium* Paxton, 1986 ..... Antena media larga, hasta los setígeros 13–15; parápodos modificados moderadamente prolongados, cada uno con 4 falcígeros recurvados con el eje espinosos; cirro dorsal de parápodos no modificados con una protuberancia basal; ganchos subaciculares desde los setígeros 20–25 ..... *L. atlanticum* (Day, 1973) (G)
– Apéndices prostomiales cortos, alcanzan el setígero 1; con 3–5 pares de parápodos modificados con lóbulo postsetal doble; falcígeros recurvados con eje espinoso, distalmente uni- a tridentados, o con el eje liso, distalmente curvos .... *Brevibranchium* Paxton, 1986*

12(9) Falcígeros ligeramente pseudocompuesto con el eje con espinas notorias en la porción distal ..... *Fauchaldonuphis* Paxton, 2005*
– Falcígeros pseudocompuestos con el eje sin espinas notorias en la porción distal **13**

13(12) Parápodo 1 agrandado; setas pectinadas en forma de "cuchara" **14**
– Parápodo 1 no agrandado; setas pectinadas planas **15**

14(13) Parápodos modificados con lóbulo presetal auricular, expandido .... *Nothria* Malmgren, 1866
– Parápodos modificados con lóbulo presetal bi- o trilobulado ..... *Anchinothria* Paxton, 1986

15(13) Cirros peristomiales sitos en la parte media del peristomio (Fig 1A); parápodos modificados dirigidos anteroventralmente, cirro ventral de los parápodos 5 casi tocándose en la línea media ventral (Fig. 1H) ..... *Americonuphis* Fauchald, 1973
– Cirros peritomiales sitos distal o subdistalmente en el peristomio (Fig. 1 B–C, 2B); parápodos modificados dirigidos de otra manera **16**

16(15) Falcígeros pseudocompuestos con capuchón largo, aguzado **17**
– Falcígeros pseudocompuestos con capuchón corto o sin capuchón **19**

17(16) Antena media más corta o de similar tamaño a las antenas laterales; lóbulo postsetal bien desarrollado solo en parápodos más anteriores; branquias, si presentes, nunca más allá de la región media ..... *Paradiopatra* Ehlers, 1887
– Antena media más larga que las antenas laterales; lóbulo postsetal bien desarrollo en todos los parápodos; branquias presentes hasta la región posterior del cuerpo **18**

18(17) Parápodos medio-anteriores (6-25) con "bolsas" parapodiales; maxila VI presente .... *Paxtonia* Budaeva & Fauchald, 2011*
– Parápodos sin "bolsas" parapodiales; maxila VI ausente .... *Protodiopatra* Budaeva & Fauchald, 2011*

19(16) Parte medio dorsal del peristomio con pliegue que lo separe del prostomio **20**
– Parte medio dorsal del peristomio sin pliegue que lo separe del prostomio, con la apariencia de estar extendido hasta la antena media (Fig. 2B) **22**

20(19) Ceratóforos y palpóforos más largos que la longitud del prostomio, con 10–25 anillos; ceratostilos y palpostilos más cortos que palpóforos y ceratóforos .... *Onuphis* Audouin & Milne-Edwards, 1833
– Ceratóforos y palpóforos tan largos o más cortos que la longitud del prostomio, con hasta 7 anillos; ceratostilos más largos y palpostilos más cortos que ceratóforos y palpóforos ... **21**

21(20) Con espinígeros compuestos en algunos setígeros anteriores .... *Mooreonuphis* Fauchald, 1982
– Sin espinígeros compuestos ..... *Kinbergonuphis* Fauchald, 1982

22(19) Falcígeros pseudocompuestos unidentados o ligeramente bidentados, sin capuchón; gancho subacicular unidentados, sin capuchón ..... *Australonuphis* Paxton, 1979
– Falcígeros pseudocompuestos uni- bi- o tridentados, con capuchón; gancho subacicular bidentados con capuchón **23**

23(22) Ceratóforos y palpóforos con 10–15 anillos, branquias desde los setígeros 6–9; portadores maxilares con triángulos laterales negros ..... *Hirsutonuphis* Paxton, 1986
– Ceratóforos y palpóforos con 6–8 anillos, branquias desde el setígero 1; portadores maxilares sin triángulos laterales negros ..... *Hartmanonuphis* Paxton, 1986*

Comentarios

1) Budaeva & Fauchald (2011) consideraron a *Epidiopatra* como sinónimo menor de *Diopatra* por considerar que la ausencia del cirro periostomial no era una característica suficiente para mantenerlo como un género independiente; sin embargo, se mantiene en la clave por la existencia de evidencia con resultados opuestos en donde los géneros sin cirros peristomiales se reconocen como grupos independientes (ver arriba, sección de Sistemática, pág. 2).

2) Rullier (1974) reportó la especie *Aponuphis grubii* (como *Hyalinoecia bilineata* var. *grubei*) para Cuba sin incluir una descripción detallada de sus ejemplares. *A. grubii* fue descrita de la Isla Jan Mayen del Ártico, por lo cual este registro se considera cuestionable y no se incluye en la clave.
3) Budaeva & Fauchald (2011) consideraron a *Notonuphis* como sinónimo menor de *Paradiopatra*. Este es un caso similar al descrito en el primer comentario, por lo cual *Notonuphis* se mantiene en la clave. Detalles verlos arriba en la sección de Sistemática (pág. 2).

Claves para especies

Americonuphis **Fauchald, 1973**

1 Maxila III con 6 dientes; branquias con hasta 12 filamentos branquiales; región anterior pigmentada con manchas café ..... *A. magna* (Andrews, 1891) (G, C)
– Maxila III con 14 dientes; branquias con hasta 7 filamentos branquiales; región anterior sin manchas ..... *A. reesei* Fauchald, 1973 (C)

Anchinothria **Paxton, 1998**

1 Sin branquias **2**
– Con branquias **3**

2(1) Maxila II izquierda con diente distal muy separado del resto (casi la mitad de la longitud de la maxila) ..... *A. glutinatrix* (Ehlers, 1887) (G, C)
– Maxila II izquierda con el diente distal ligeramente separado del resto .... *A. sombreriana* (McIntosh, 1885) (C)

3(1) Branquias con múltiples filamentos ..... *A. pourtalesi* (Ehlers, 1887)[1] (C)
– Branquias con un solo filamento **4**

4(3) Falcígeros pseudocompuestos hasta el setígero 3 ..... *A. hiatidentata* Moore, 1911 (B)
– Falcígeros pseudocompuestos hasta el setígero 7 ..... *A. fissurata* Fauchald, 1972 (P)

Comentario

1) Ehlers (1887) y Fauchald (1982) describieron los ganchos pseudocompuestos de esta especie como tridentados; en la redescripción del material tipo realizada por Paxton (1986a), estos ganchos son descritos como bidentados con apariencia de ser tridentados debido al capuchón: "*The anterior pseducompound hooks are bidentate but they are unusual in that the hood originates far distally from a protrusion that could be interpreted as a third tooth, as was done by Fauchald (1982)*".

Australonuphis **Paxton, 1979**

1 Antena media alcanza el setígero 2; palpóforos con 7–10 anillos; falcígeros pseudocompuestos en los primeros 6 parápodos .... *A. beltrani* de León González & Góngora-Garza, 1993 (P)
– Antena media alcanza los setígeros 5–6; palpóforos con 4–5 anillos; falcígeros pseudocompuestos en los primeros 7 parápodos .... *A. paxtonae* de León-González, Cornejo-Rodríguez & Degraer, 2008 (P)

Diopatra **Audouin & Milne-Edwards, 1833**

1 Ceratóforos y / o palpóforos con papilas laterales (Fig. 2A) **2**
– Ceratóforos y palpóforos sin papilas laterales **3**

2(1) Papilas laterales solo en ceratóforos; con 3 parápodos modificados; sin ojos .... *D. papillata* Fauchald, 1968 (P) (G, C, Q en ambas)
– Papilas laterales en ceratóforos y palpóforos; con 5 parápodos modificados; con ojos .... *D. tuberculantennata* Budaeva & Fauchald, 2008 (C)

3(1) Falcígeros pseudocompuestos en parápodos modificados bidentados **4**
– Falcígeros pseudocompuestos en parápodos modificados tridentados **10**
– Falcígeros pseudocompuestos en parápodos modificados bi- y tridentados .... *D. neotridens* Hartman, 1944[1] (P) (G, C, Q en ambas)

4(3) Setas pectinadas oblicuas **5**
- Setas pectinadas rectas **8**

5(4) Cirros peristomiales largos, rebasan el prostomio **6**
– Cirros peristomiales muy cortos, no rebasan el peristomio .... *D. farallonensis* Fauchald, 1968 (P)

6(5) Setas pectinadas ligeramente oblicuas; con 5 o 6 parápodos modificados; palpos cortos, alcanzan setígeros 3–5 ..... *D. rhizophorae* Grube & Ørsted *in* Grube, 1857 (P)
– Setas pectinadas marcadamente oblicuas; con 4 parápodos modificados; palpos largos, alcanzan setígeros 7–9 ..... **7**

7(6) Lóbulo presetal presente por lo menos hasta el parápodo 89 .... *D. mexicana* de León-González, 1994 (B)
– Lóbulo presetal presente hasta el parápodo 13 ..... *D. obliqua* Hartman, 1944 (P, B)

8(4) Setas pectinadas con pocos dientes gruesos .... *D. splendidissima* Kinberg, 1865 (P, B) (C, Q)
– Setas pectinadas con numerosos dientes finos **9**

9(8) Falcígeros pseudocompuestos con el diente principal perpendicular al eje de la seta .... *D. ornata* Moore, 1911 (P, B)
– Falcígeros pseudocompuestos con el diente principal oblicuo al eje de la seta .... *D. cuprea* (Bosc, 1802) (G, C)

10(3) Palpóforos y ceratóforos claramente articulados; lóbulo setal del primer parápodo modificado bilobulado ..... *D. tridentata* Hartman, 1944 (P, B) (G, C, Q ambos)
– Palpóforos y ceratóforos lisos o irregularmente arrugados; lóbulo setal del primer parápodo modificado entero, redondeado ..... *D. denticulata* Fauchald, 1968 (P)

Comentario

1) Los ejemplares reportados como *D. neotridens* para Cuba por Ibarzábal (1989) no presentan ganchos pseudocompuestos tridentados, sólo bidentados, por lo cual es muy probable que pertenezcan a *D. cuprea*.

Hirsutonuphis Paxton, 1986

1 Con papila interramal en setígeros 11–18 ..... *H. zebra* (Berkeley & Berkeley, 1939) (P)
– Sin papila interramal **2**

2(1) Falcígeros pseudocompuestos bi- y tridentados **3**
– Falcígeros pseudocompuestos tridentados ..... *H. acapulcensis* (Rioja, 1944) (P)

3(2) Setas pectinadas con distribución continua, iniciando desde setígeros 6–11; maxila III con 9 dientes ..... *H. paxtonae* Estrella-Ruiz, Hernández-Alcántara & Solis-Weiss, 2013 (P)
– Setas pectinadas con distribución discontinua, presentes en setígeros 2–6 y desde el 18, ausentes en setígeros 7–17; maxila III con 6 dientes ..... *H. geminata* (Fauchald, 1980) (C)

Hyalinoecia **Malmgren, 1867**

1 Con branquias **2**
– Sin branquias ..... *H. bermudensis* (Hartman, 1965) (C)

2(1) Branquias palmadas con múltiples filamentos ..... *H. branchiata* Treadwell, 1934 (C)
– Branquias simples **3**

3(2) Falcígeros pseudocompuestos bidentados **4**
– Falcígeros pseudocompuestos unidentados **7**

4(3) Falcígeros pseudocompuestos con diente proximal reducido; primer parápodo prolongado más allá del prostomio ..... *H. leucacra* Chamberlin, 1919 (P)
– Falcígeros pseudocompuestos con diente proximal bien desarrollado; primer parápodo no rebasa el prostomio **5**

5(4) Palpos más gruesos que las antenas ... *H. juvenalis* Moore, 1911 (G, C, Q en ambas) (P, B)
– Palpos de similar grosor que las antenas **6**

6(5) Falcígeros pseudocompuestos con dientes de forma globular .....
..... *H. stricta* Moore, 1911 (P, B)
– Falcígeros pseudocompuestos con dientes cónicos, con márgenes rectos .....
..... *H. tubicola* (Müller, 1776) (G, C, P, Q en todas)

7(3) Branquias desde el setígero 28 ..... *H. artifex* Verrill, 1880 (C)
– Branquias desde setígeros 18–20 ..... *H. tecton* Chamberlin, 1919 (P)

Kinbergonuphis **Fauchald, 1982**[1]

1 Con branquias **2**
– Sin branquias ..... *K. pygidialis* (Fauchald, 1968) (B)

2(1) Branquias simples **3**
– Branquias con más de un filamento **5**

3(2) Ganchos grandes modificados ausentes **4**
– Ganchos grandes modificados presentes ..... *K. gorgonensis* (Monro, 1933) (P)

4(3) Falcígeros pseudocompuestos bi- y tridentados, branquias desde el setígero 7 .....
..... *K. abyssalis* (Facuchald, 1968) (P)
– Falcígeros pseudocompuestos tridentados, branquias desde el setígero 13 .....
..... *K. rubrescens* (Augener, 1906)[2] (C)

5(2) Ganchos grandes modificados presentes **6**
– Ganchos grandes modificados ausentes **14**

6(5) Falcígeros pseudocompuestos bi- y tridentados ..... *K. pigmentata* (Fauchald, 1968) (B)
– Falcígeros pseudocompuestos tridentados **7**

7(6) Cirro ventral digitiforme en los dos primeros setígeros **8**
– Cirro ventral digitiforme en por lo menos los primeros 6 setígeros **9**

8(7) Con ojos; ganchos subaciculares desde setígero 26; maxila II con hasta 9 dientes .....
..... *K. microcephala* (Hartman, 1944) (P)
– Sin ojos; ganchos subacicualres desde setígeros 30–35; maxila II con 12 dientes .....
..... *K. jenneri* (Gardiner, 1976) (C)

9(7) Cirro ventral digitiforme en los primeros 11–13 setígeros .....
..... *K. virgata* (Fauchald, 1980) (C) (P, Q)
– Cirro ventral digitiforme en los primeros 5–9 setígeros **10**

10(9) Falcígeros pseudocompuestos tridentados en los primeros 3–6 setígeros **11**
– Falcígeros pseudocompuestos tridentados en los primeros 8 setígeros .....
..... *K. vermillionensis* (Fauchald, 1968) (P)

11(10) Ganchos grandes modificados presentes desde el setígero 4 al 15–19 ..... **12**
– Ganchos grandes modificados presentes desde el setígero 5–6 al 7–8 ..... **13**

12(11) Falcígeros pseudocompuestos en los primeros 5 setígeros; cirro ventral digitiforme en los setígeros 6–8 ..... *K. simoni* (Santos, Day & Rice, 1981) (G, C)
– Falcígeros pseudocompuestos en los primeros 6 setígeros, cirro ventral digitiforme en los primeros 9 setígeros ..... *K. pulchra* (Fauchald, 1980)[3] (C) (P, B, Q en ambas)

13(11) Antena media alcanza el setígero 7; palpóforo mucho más largo que palpostilo; lóbulo postsetal desarrollado hasta el setígero 30 ..... *K. vexillaria* (Moore, 1911) (P, B)
– Antena media alcanza el setígero 3; palpóforo mucho más corto que palpostilo; lóbulo postsetal desarrollado por lo menos hasta el setígero 89 .....
..... *K. kristiani* de León-González, Rivera & Romero, 2004 (P)

14(5) Cirro ventral digitiforme en los primeros 4 setígeros; ganchos subaciculares desde el setígero 14 ..... *K. cedroensis* (Fauchald, 1968) (P, B)
– Cirro ventral digitiforme en los primeros 7 setígeros; ganchos subaciculares desde el setígero 21 ..... **15**

15(14) Lóbulo postsetal inconspicuo a partir del setígero 18 .....
..... *K. proalopus* (Chamberlin, 1919) (P)
– Lóbulo postsetal notorio en todos los setígeros ..... *K. nannognathus* (Chamberlin, 1919) (P)

Comentarios

1) *K. difficilis* (Fauchald, 1982) y *K. orensanzi* (Fauchald, 1982) han sido reportadas en el Golfo de México y Golfo de California. Ambas especies fueron descritas en Río de La Plata y se considera que su distribución está restringida a dicha región, por lo tanto no son incluidas en la clave. *Kinbergonuphis oligobranchiata* (Orensanz, 1974) ha sido también reportada para el Gofo de México pero la especie fue descrita con material colectado en el talud continental frente a la provincia de Bueno Aires, Argentina; por tal motivo, esta especie tan poco es incluida en la clave. *Kinbergonuphis tenuis* (Hansen, 1882) de Rio de Janeiro, Brasil fue reportada por Liñero-Arana (1994) para Venezuela; sin embargo, en un estudio posterior Liñero-Arana & Díaz-Díaz (2011) reconocen que existen diferencias morfológicas entre los ejemplares de Venezuela y los de Brasil, considerando los autores que los ejemplares venezolanos posiblemente corresponden a una nueva especie; por consiguiente, *K. tenuis* no es incluida en la clave.

2) Reportada como *Nothria rubrescens* en la lista del Gran Caribe (Salazar-Vallejo, 1996), la especie pertenece al género *Kinbergonuphis* (ver Paxton, 1986a).
3) Reportada como *Onuphis pulchra* en la lista del Gran Caribe (Salazar-Vallejo, 1996), la especie pertenece al género *Kinbergonuphis* (ver Paxton, 1986a).

Mooreonuphis **Fauchald, 1982**

1 Acículas distalmente expandidas en algunos setígeros anteriores ..... *M. jonesi* Fauchald, 1982 (C)
– Acículas aguzadas en todos los setígeros **2**

2(1) Branquias presentes desde el setígero 6 ..... **3**
– Branquias presentes desde los setígeros 16–24 ..... **5**

3(2) Ganchos grandes modificados ausentes; branquias simples ..... *M. pallidula* (G, C)
– Ganchos grandes modificados presentes; branquias con múltiples filamentos **4**

4(3) Ganchos grandes modificados presentes en setígeros 4 al 12; falcígeros pseudocompuestos tridentados en setígeros 1 al 7–8 ..... *M. nebulosa* (Moore, 1911) (G, C, Q en ambas) (P, B)
– Ganchos grandes modificados presentes solo en el setígero 5; falcígeros pseudocompuestos tridentados en setígeros 1 al 4–5 ..... *M. elsiae* de León González, 1994 (B)

5(2) Ganchos grandes modificados presentes **6**
– Ganchos grandes modificados ausentes **10**

6(5) Branquias simples **7**
– Branquias con 2–3 filamentos branquiales **9**

7(6) Falcígeros pseudocompuestos tridentados..... **8**
– Falcígeros pseudocompuestos bi- y tridentados ..... *M. bidentata* Rupit-Arteaga, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2013 (C)

8(7) Cirro ventral digitiforme en primeros 6 setígeros; espinígeros compuestos presentes hasta el setígero 19 ..... *M. bajacalifornica* de León González, 1988 (P)
– Cirro ventral digitiforme en primeros 4 setígeros; espinígeros compuestos presentes hasta el setígero 16 ..... *M. stigmatis* (Treadwell, 1922) (P, B)

9(6) Falcígeros pseudocompuestos tridentados presentes en los primeros 7 setígeros; ganchos grandes modificados en setígeros 4 al 11; ganchos subaciculares desde el setígero 21 ..... *M. microbranchiata* (Fauchald, 1968) (P, B)
– Falcígeros pseudocompuestos tridentados presentes en los primeros 4 setígeros; ganchos grandes modificados en setígeros 4 al 6, ganchos subaciculares desde setígeros 12–16 ..... *M. litoralis* (Monro, 1933) (P)

10(5) Falcígeros pseudocompuestos bi- y tridentados **11**
– Falcígeros pseudocompuestos tridentados ..... *M. cirrata* (Hartman, 1944) (P) (C, Q)

11(10) Antenas alcanzan el setígero 3; cirro ventral digitiforme en los primeros 3 setígeros ..... *M. guadalupensis* (Fauchald, 1968) (P, B)
– Antenas alcanzan los setígeros 9–10; cirro ventral digitiforme en los primeros 4–5 setígeros ..... *M. dangrigae* (Fauchald, 1980) (G, C) (P, Q)

Nothria **Malmgren, 1866**

1 Con 2 parápodos modificados; falcígeros pseudocompuestos bidentados ..... *N. conchylega* (Sars, 1835) (G, P, Q en ambas)
– Con 3 parápodos modificados; falcígeros pseudocompuestos uni- y bidentados ..... *N. occidentalis* Fauchald, 1968 (P, B)

Onuphis **Audouin & Milne-Edwards, 1833**[1]

1 Falcígeros pseudocompuestos bidentados ..... *O. texana* Fauchald, 1982[2] (G)
– Falcígeros pseudocompuestos bi- y tridentados ..... *O. elegans* (Johnson 1901) (B)
– Falcígeros pseudocompuestos tridentados **2**

2(1) Branquias con múltiples filamentos **3**
– Branquias con un solo filamento **5**

3(2) Falcígeros pseudocompuestos en los primeros 4 setígeros ..... *O. eremita parva* Berkely & Berkeley, 1941 (P, B)
– Falcígeros pseudocompuestos en los primeros 3 setígeros **4**

4(3) Sin ojos ..... *O. eremita* Audouin & Milne-Edwards, 1833 (G, C, P, Q en todas)
– Con ojos ..... *O. eremita oculata* Hartman, 1951 (G) (P, Q)

5(2) Branquias desde el setígero 1 ..... *O. iridescens* (Johnson, 1901) (B)
– Branquias desde setígeros 3–6 ..... **6**

6(5) Falcígeros pseudocompuestos en los primeros 3–4 setígeros **7**
– Falcígeros pseudocompuestos en los primeros 5 setígeros **8**

7(6) Falcígeros pseudocompuestos en los primeros 3 setígeros; cirro ventral digitiforme en los primeros 4–5 setígeros ..... *O. geophiliformis* (Moore, 1903) (P, B, Q en ambas)
– Falcígeros pseudocompuestos en los primeros 4 setígeros; cirro ventral digitiforme en los primeros 6 setígeros ..... *O. similis* (Fauchald, 1968) (B)

8(6) Ceratóforos y palpóforos claramente articulados, con hasta 12 articulaciones; cirro ventral digitiforme en los primeros 6 setígeros ..... *O. vibex* (Fauchald, 1972) (B)
– Ceratóforos y palpóforos con articulación poco evidente, con hasta 25 articulaciones; cirro ventral digitiforme en los primeros 5 setígeros ..... *O. mexicana* (Fauchald, 1968) (P)

Comentarios

1) Hartmann-Schröder (1959) describió *Onuphis brevicirris* de El Salvador; sin embargo, Fauchald (1982) consideró, con base en la forma de la branquia, que el holotipo es juvenil de alguna especie de *Diopatra*.

2) Según Paxton (1986a) *O. texana* podría haber sido descrita con base en tres ejemplares juveniles.

Paradiopatra **Ehlers, 1887**[1]

1 Sin branquias **2**
– Con branquias **3**

2(1) Con papilas en los ceratóforos ..... *P. hartmanae* (Kirkegard, 1980) (G, C)
– Sin papilas en los ceratóforos ..... *P. fragosa* Ehler, 1887 (C)

3(1) Ceratóforos multianillados **4**
– Ceratóforos y palpóforos lisos ..... *P. litabranchia* (Chamberlin, 1919) (P)

4(3) Branquias inician antes del setígero 5, con 7–37 filamentos branquiales **5**
– Branquias inician después del setígero 6, con no más de 4 filamentos branquiales **6**

5(4) Primer branquia con hasta dos filamentos branquiales, máximo desarrollo con hasta 14 filamentos ..... *P. parva* (Moore, 1911) (P, B)
– Primer branquia con hasta 7-17 filamentos branquiales, máximo desarrollo con hasta 37 filamentos branquiales .... *P. multibranchiata* Hernández-Alcántara, Mercado-Santiago & Solís-Weiss, 2017 (P)

6(4) Branquias múltiples, con hasta 4 filamentos branquilaes .... *P. quadricuspis* (M. Sars *in* G.O. Sars, 1872) (C, P, Q en ambas)
– Branquias con un solo filamento branquial ..... *P. lepta* (Chamberlin, 1919) (B, P)

Comentarios

1) de León-Gonzáles y colaboradores (2004) describieron *P. barrazai* de El Salvadaor, especie que fue caracterizada por la presencia de ganchos grandes modificados (Fig. 4H) típicos de algunas especies de *Kinbergonuphis* y *Mooreonuphis*. Por esta y otras características parapodiales, Budaeva & Fauchald (2011) consideraron que esta especie podría ser referida a *Kinbergonuphis* o incluso pertenecer a un género indescrito, pero la revisión del material tipo es requerida. Por tal motivo, la especie no fue incluida en la clave.

Rhamphobrachium Ehlers, 1887[1]

1 Cirros peristomiales muy separados entre sí; setas limbadas inferiores de pseudocompuestas a compuestas ..... *R.* (*Spinigerium*) **2**
– Cirros peristomiales muy cercanos entre sí; todas las setas limbadas simples .... *R.* (*Rhamphobrachium*) ..... Parápodos anteriores no modificados con lóbulo postsetal bien desarrollado, triangular; falcígeros recurvados ligeramente pseudocompuestos ..... *R.* (*R.*) *agassizi* Ehlers, 1887 (C)

2(1) Con espinígeros compuestos; branquias desde los setígeros 11–13, con hasta 6 filamentos; un gancho subacicular desde los setígeros 12–16, dos ganchos desde los setígeros 17–18 ... . *R.* (*S.*) *brevibrachiatum* (Ehlers, 1875)[2] (G, C)
– Con espinígeros compuestos y pseudocompuestos; branquias desde los setígeros 8–9, con hasta 8–10 filamentos; un gancho subacicular desde los setígeros 12–14, dos ganchos desde los setígeros 15–17 ..... *R.* (*S.*) *longisetosum* Berkeley & Berkeley, 1938 (P, B)

Comentarios

1) *Rhamphobrachium cristobalensis* Fauchald, 1968 fue descrita con base en dos ejemplares juveniles, los cuales fueron colectados dentro del rango geográfico y de profundidad de la especie *R. longisetosum*, por lo cual podrían representar los juveniles de dicha especie (Paxton, 1986b).
2) Paxton (1986b) determinó que 4 de los 5 sintipos de *R. agassizi* (Ehlers, 1887; Florida) realmente pertenecen a *R. brevibrachiatum*, por lo cual la especie fue incluida en la clave (no incluida en el listado de especies de Salazar-Vallejo 1996). La presencia o ausencia de los falcígeros compuestos del setígero 4 (aún en ejemplares de la misma estación) ha mostrado que es un carácter inestable en esta especie; probablemente se presenten en todos los juveniles y sean parcial o completamente remplazados por espinígeros en los adultos (Paxton 1986b). Gathof (1984) reportó *R. diversosetosum* (Monro, 1937; Islas Maldivas) para localidades del Golfo de México; Paxton (1986b) reconoce que ambas especies están muy cercanas entre sí y que las únicas diferencias para poder separarlas son: falcígeros en setígero 4 más numerosos; ganchos subaciculares remplazan a las limbadas inferiores más temprano; y un inicio más temprano de las branquias y con mayor número de filamentos en *R. diversosetosum* que en

R. brevibrachiatum. Por lo cual, *R. diversosetosum* queda restringida a localidades del Indopacífico y *R. brevibrachiatum* a localidades del Atlántico. Es muy probable, basado en la descripción de Gathof, que sus ejemplares sean *R. brevibrachiatum*, luego entonces *R. diversosetosum* no fue incluida en la clave.

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por Pablo Hernández-Alcántara (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM) ayudó a mejorar la claridad del texto. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Arias A, Richter A, Anadón N & Paxton H. 2013. Evidence of simultaneous hermaphroditism in the brooding *Diopatra marocensis* (Annelida: Onuphidae) from northern Spain. J Mar Biol Assoc UK 93:1533–1542.

Arias A & Paxton H. 2015. *Paradiopatra* Ehlers, 1887 (Annelida: Onuphidae) from southwestern Europe with the description of a new species and new ultramorphological data for the genus. Zootaxa 4040:149–168.

Arias A & Paxton H. 2015. The cryptogenic bait worm *Diopatra biscayensis* Fauchald *et al*., 2012 (Annelida: Onuphidae) - Revisiting its history, biology and ecology. Estuar Coast Shelf Sci 163:22–36.

Bailey-Brock J. 1984 Ecology of the tube-building polychaete *Diopatra leuckarti* Kinberg, 1865 (Onuphidae) in Hawaii: community structure, and sediment stabilizing properties. Zool J Linn Soc 80:191–199.

Ban S & Nelson WG. 1987 Role of *Diopatra cuprea* Bosc (Polychaeta: Onuphidae) tubes in structuring a subtropical infaunal community. Bull Mar Sci 40:11–21.

Blake JA. 1975. The larval development of Polychaeta from the northern California coast. II. *Nothria elegans* (Family Onuphidae). Ophelia 13:43-61.

Budaeva N & Fauchald K. 2010. Larval development of *Mooreonuphis stigmatis* (Treadwell, 1922) (Polychaeta: Onuphidae) from the north-east Pacific. Mar Biol Res 6:6–24.

Budaeva N & Fauchald K. 2011. Phylogeny of the *Diopatra* generic complex with a revision of *Paradiopatra* Ehlres, 1887 (Polychaeta: Onuphidae). Zool J Linn Soc 163:319–436.

Budavea N, Schepetov D, Zanol J, Neretina T & Willassen E. 2016. When molecules support morphology: Phylogenetic reconstruction of the family Onuphidae (Eunicida, Annelida) based on 16S rDNA and 18S rDNA. Mol Phylogenet Evol 94:791–801.

Carrera-Parra LF. 2009. Onuphidae Kinberg, 1865. *In*: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. pp. 363–378.

Conti G, Loffredo F & Serenella Lantini M. 2005. Fine structure of the spermatozoon of *Diopatra neapolitana* (Polychaeta, Onuphidae). Zoomorphology 124:155–160.

de León-González JA, Rivera CG & Romero MY. 2004. Sublittoral Eunicidae and Onuphidae (Polychaeta) from soft bottom off El Salvador, Eastern Pacific. J Mar Biol Assoc UK 84:93–101.

Ehlers E. 1887 Report on the annelids of the dredging expedition of the U.S. coast survey steamer Blake. Mem Mus Comp Zool Harv 15:1–335.

Fauchald K. 1982 Revision of *Onuphis*, *Nothria*, and *Paradiopatra* (Polychaeta: Onuphidae) based upon type material. Smithson Contr Zool 356:1–109.

Fauchald K & Jumars PA. 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Gambi MC, Castelli A, Giangrande A, Lanera P, Prevedelli D & Zunarelli Vandini R. 1994. Polychaetes of comercial and applied interest in Italy: an overview. Mém Mus Natn Hist Nat 162:593–603.

Gathof JM. 1984 Family Onuphidae Kinberg, 1865. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds.) Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Mobile, Barry A Vittor & Associates, Inc., pp 6:39.1–39.35.

Hall KA, Hutchings PA & Colgan DJ. 2004. Further phylogenetic studies of the Polychaeta using 18S rDNA sequence data. J Mar Biol. Assoc UK 84:949–960

Hartmann-Schröder G. 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gabietes von El Salvador. Beitr Neotrop Fauna 1:69–183.

Hsieh HL & Simon JL. 1987. Larval development of *Kinbergonuphis simoni*. with a summary of developmental patterns in the Family Onuphidae (Polychaeta). Bull Biol Soc Wash 7: 194–210.

Ibarzabal D. 1989 Poliquetos de Punta del Este, Isla de la Juventud, Cuba. 4 Orden Eunicida. Poeyana,

Instituto de Zoología Academia de Ciencias de Cuba 384:1–28.

Jumar PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended:an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7:497–520.

Kielan-Jaworowska Z. 1966 Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. Palaeont Pol 16:1–152.

Kozur H. 1970 Zur klassifikation und phylogenetischen entwicklundg der fossilen Phyllodocida und Eunicida (Polychaeta). Freiberger Forschhft Ser C 260:35–81.

Liñero-Arana I. 1994. Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma continental nororiental de Venezuela. IV. Onuphidae. Bol Inst Oceangr Venezuela 33:87–99.

Liñero-Arana I & Díaz-Díaz O. 2011. Actualización del conocimiento de los poliquetos errantes del Golfo de Cariaco, Venezuela. Bol Inst Oceanogr Venezuela 50:173–182.

Orensanz JM. 1990 The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With addenda to the Eunicemorpha of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. Antarctic Res 52:1–183.

Orrhage L. 1995. Appendages of the Eunicea (Polychaeta), with a tentative outline of the fundamental constitution of the cephalic nervous system of the polychaetes. Acta Zool 76:229–248.

Paxton H. 1986a Generic revision and relationships of the family Onuphidae (Annelida: Polychaeta). Rec Aust Mus 38:1–74.

Paxton H. 1986b Revision of the *Rhamphobrachium* complex (Polychaeta: Onuphidae). Rec Aust Mus 38:75–104.

Paxton H. 1988 The *Diopatra chilensis* confusion – redescription of *D. Chilensis* (Polychaeta, Onuphidae) and implicated species. Zool Scr 27:31–48.

Paxton H. 1993. *Diopatra* Audouin and Milne Edwards (Polychaeta: Onuphidae) from Australia, with a discussion of development patterns in the genus. The Beagle Rec North Territory Mus Arts Sci 10:115–154.

Paxton H. 1996. *Hirsutonuphis* (Polychaeta: Onuphidae) from Australia, with a discussion of chaetal progression in juveniles. Invertebr Taxon 10:7796.

Paxton H. 2000 Family Onuphidae Kinberg, 1865. *In*: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaetes and allies: the southern sysnthesis, fauna of Australia. Vol4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing Melbourne, pp 99–104.

Pleijel F. 2001 Onuphide Kinberg, 1865. *In*: Rouse GW & Pleijel F (eds) Polychaetes Oxford University Press, Oxford, pp 169–171.

Rouse G & Fauchald K. 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26:139–204.

Rouse GW & Jamieson BGM. 1987. An ultrastructural study of the spermatozoa of the polychaetes *Eurythoe complanata* (Amphinomidae), *Clymenella* sp., and *Micromaldane* sp. (Maldanidae), with definition of sperm types in relation to reproductive biology. J Submicros Cytol 19: 573–584.

Rousset V, Pleijel F, Rouse G, Erséus C & Siddall M. 2007 A molecular phylogeny of annelids. Cladistic 23:41–63.

Rullier F. 1974 Quelques annelides polychetes de Cuba recueillies dans des eponges. Trav Mus Hist Nat Grigore Antipa 14:9–77.

Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol Univ Nac Autón Méx, Ser Zool 67:11–50.

Struck TH, Hessling R & Purschke G. 2002a. The phylogenetic position of the Aeolosomatidae and Parergodrilidae, two enigmatic oligochaete-like taxa of the "Polychaeta," based on molecular data from 18S rDNA sequences. J Zool Syst Evol Res 40:155–163.

Struck TH, Westheide W & Purschke G. 2002b. Progenesis in Eunicida ("Polychaeta," Annelida)—Separate evolutionary events? Evidence from molecular data. Mol Phylogenet Evol 25:190–199.

Struck T, Purschke G & Halanych K. 2006 Phylogeny of Eunicida (Annelida) and exploring data congruence using a Partition Addition Bootstrap Alteration (PABA) Approach. Syst Biol 55:1–20.

Winsnes IM. 1985. The use of Methyl Green as an aid in species discrimination in Onuphidae (Annelida Polychaeta). Zool Scr 14:19–23.

Zanol J, Halanych K, Struck T & Fauchald K. 2010. Phylogeny of the bristle worm family Eunicidae (Eunicida, Annelida) and the phylogenetic utility of noncongruent 16S, COI and 18S in combined analyses. Mol Phylogenet Evol 55:660–676.

37. Opheliidae Malmgren, 1867

Alejandra G. Lagunas-Pérez,[1] Sergio I. Salazar-Vallejo[2] &
Jesús Angel de León-González[3]

1) Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca.
2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Q. Roo savs551216@hotmail.com
3) Fac. de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, N.L.

Introducción

Ophelia proviene del griego *ophelos* que significa útil o servicial (Jaeger 1944) y se ha interpretado en algunos portales como "la que ayuda al prójimo, o la que es de gran ayuda" y fue propuesto como nombre genérico por Savigny (1822). El nombre fue creado por Jacopo Sannazaro para su novela "Arcadia" en 1504 (ver portal BehindTheName) y luego Shakespeare lo utilizó, por representar a una amada que muere, en el personaje Ophelia de la tragedia "Hamlet". La dama sufrió una desilusión amorosa que la hizo enloquecer y fue descubierta flotando en el río. También podría referirse a alguna mujer de estrecha cercanía al autor, ya que fue un nombre muy común hacia esa época. Todo queda en suposiciones puesto que entonces no se explicaba la etimología de los nombres. Debe mencionarse que hubo una revista especializada llamada Ophelia, misma que dejó de publicarse a mediados de la década pasada.

Miembros de la Familia Opheliidae se encuentran distribuidos desde el Ártico al Antártico y se distribuyen desde la zona entre mareas hasta aguas profundas (Dauvin & Bellan 1994). Aunque a veces pueden hallarse en arrastres de plancton, la mayoría de las especies son bénticas. Estos organismos son excavadores y consumidores de desechos, particularmente abundantes en fondos arenosos (Blake 2000). Algunas de las especies de *Armandia* de Filippi, 1861 son impresionantes por su motilidad y semejanza con los anfioxos, lo que ha movido a reflexiones sobre la convergencia entre ellos, incluyendo el tipo de sustrato que ocupan (LoBianco 1893, Willey 1905).

Hay 7 géneros válidos en la familia con un total de 160 especies. Los géneros son *Ammotrypanella* McIntosh, 1878, *Armandia*, *Ophelia*, *Ophelina* Örsted, 1843, *Polyophthalmus* de Quatrefages, 1850, *Tachitrypane* McIntosh *in* Jeffreys, 1876, y *Thoracophelia* Ehlers, 1897. Sin embargo, todavía hay confusión en la delimitación de muchas especies. Por ejemplo, en Groenlandia, Islandia y Noruega, algunos nombres específicos se han considerado sinónimos sin haber sido estudiadas a profundidad la variación morfológica, o los materiales tipo. Otras no han sido vueltas a encontrar desde su descripción original, y algunas todavía no han sido descritas (Hartmann-Schröder 1974).

Morfología

El cuerpo de los ofélidos tiene un número limitado de segmentos; a menudo con un surco ventral profundo. Presentan dos formas: unos son muy delgados, con forma de torpedo, otros en su parte anterior son gruesos y cilíndricos y afilados en su parte posterior (Fauchald 1977). El prostomio es usualmente cónico y presenta un palpo distal en algunos taxa, el peristomio está reducido y fusionado con el prostomio o formando distintos anillos y faltan las antenas y los palpos (Rouse & Pleijel 2001), el pigidio es variable; a veces con un tubo anal cilíndrico con papilas marginales y un cirro ventral interno (Uebelacker 1984).

Los ofélidos eran considerados organismos depositívoros no selectivos (Blegvad 1914; Hunt 1925). Guerin (1971) indicó que *P. pictus* (Dujardin, 1839) se alimenta de copépodos muertos y demás materia organica. Fauchald & Jumars (1979) comentaron que las especies de *Thoracophelia* se alimentan de materia orgánica asociada a los granos de arena y consideraron a los ofélidos como selectivos de las partículas que ingieren.

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Se entierran en el sedimento, arena o fango, con la cabeza hacia abajo. Pese a no tener dimorfismo sexual, son gonocóricos y pueden encontrarse en proporción 1:1 de hembras y machos (Dales 1952). Se han investigado las estrategias reproductivas de algunas especies, entre ellas *Ophelia bicornis* (Wilson 1948; Riser 1987) y *Armandia* sp. en Australia (Jamieson & Rouse 1989). En Japón, una especie de *Polyophthalmus* tiene actividad en enjambre durante la luna nueva de febrero (Jimi & Fujiwara 2016). Sin embargo, para la mayoría de los ofélidos no existe información disponible sobre su reproducción.

El que los organismos sean considerados con pocos atributos morfológicos resultó en que su conocimiento taxonómico sea subóptimo, y en donde es frecuente que las identificaciones no sean tan confiables. Uno de los resultados ha sido el registrar especies en ambientes muy distintos a aquellos en los que se describió la especie. Por ello, también las extensiones de rango son cuestionables, con la excepción de aquellas especies capaces de usar la dispersión pasiva por medios humanos y que, por lo general, se restringen a puertos con mucha actividad (Salazar-Vallejo 1996).

Sistemática

Fauchald (1977) propuso el orden Opheliida para agrupar a los poliquetos con prostomio sin apéndices y sin palpos, parápodos unirrámeos o birrámeos, todas las setas simples capilares y todos los neuropodios cortos y truncados. En dicho orden se consideraba a las familias Opheliidae y Scalibregmatidae Malmgren, 1867, aunque ahora que se reconoce la otrora subfamilia Travisiinae Hartmann-Schröder, 1971 como familia, contiene a tres familias.

La historia del estudio taxonómico de los ofélidos es complicada. Savigny (1822) propuso *Ophelia* con la especie *Ophelia bicornis* pero fue publicada en la obra de Lamarck (1818). Se agruparon entre los poliquetos sedentarios a pesar de la falta de tubos y determinadas regiones del cuerpo características de este grupo. Posteriormente fueron llamados Polyophthalmea por de Quatrefages (1850) (por *Polyophthalmus*), luego se reconocieron por Grube (1850) como Opheliacea y se formalizaron como Opheliidae por Malmgren (1867). Se atribuye la autoría al especialista sueco porque Grube (1850) también incluía a los escalibregmátidos. La familia se dividía en tres grupos monofiléticos, correspondientes a tres sub-familias: Opheliinae Malmgren, 1867, con los géneros *Ophelia* y *Thoracophelia*, Travisiinae Hartmann-Schröder, 1971 con un género (*Travisia* Johnston, 1840) y Opheliininae Hartmann-Schröder, 1971 que incluye a *Ophelina*.

Chamberlin (1919) propuso una agrupación similar con dos subfamilias: Polyopthalminae con *Armandia*, *Polyopthalmus* y *Armandiella* y Opheliinae con *Kesun, Tachytrypane, Euzonus, Cassandane, Nitetis, Ophelia, Thoracophelia, Omaria, Ammotrypanella, Urosiphon, Antiobactrum, Ladice, Terpsichore, Dindymenides* y *Travisia*.

Para Fauchald (1977) la forma en que los géneros se reparten dentro de las sub-familias propuestas por Hartmann-Schröder (1971), o los grupos propuestos por Chamberlin (1919), no parece ser una garantía para su estudio por las diferencias de tamaño en cuanto al número de géneros que cada grupo contenía.

En realidad, el problema para la delimitación de las subfamilias no radica en la división de los géneros dentro de los grupos o subclases como tal, sino en las sinonimias de estos o de sus especies. A lo largo de la historia se ha sinonimizado un número muy variado de géneros, y otros han sido propuestos como remplazo porque eran homónimos menores. Al mismo tiempo, algunos géneros han permanecido intactos desde su propuesta como *Ammotrypanella* y *Tachytrypane*, que a pesar de tener semejanzas con *Ophelina* y de tener una sola especie (*T. jeffreysii* y *A. arctica*) poseen criterios de validez y justificación para permanecer separados. Schüller (2008) agregó otras tres especies en *Ammotrypanella*: *A. cirrosa, A. mcintoshi* y *A. princessa*.

Los géneros se separan de acuerdo a la forma del cuerpo, el grado de desarrollo del surco ventral, la naturaleza del tubo anal y la presencia de branquias y manchas oculares laterales (Hutchings 2000). Las características específicas incluyen el número de setígeros, ubicación y tamaño de las branquias, características de los lóbulos parapodiales y estructuras del pigidio (Uebelacker 1984).

Armandia es uno de los géneros más ricos en especies ya que incluye casi 40. Los caracteres diagnósticos incluyen número de setígeros, modo de distribución de branquias, número de ojos laterales y su distribución, así como el desarrollo del embudo anal con sus papilas (Saito *et al*. 2000). Con *Ophelia* se han sinonimizado géneros como *Cassandane* Kinberg, 1866 y *Nitetis* Kinberg, 1866 por Hartman (1948). Sin embargo, la situación taxonómica de varias especies del género es todavía objeto de debate, en particular por la alta variabilidad y distribución de la mayoría de los caracteres diagnósticos (Dauvin & Bellan 1994; Maltagliati *et al*. 2004).

Chamberlin (1919) mencionó que la especie tipo de *Ophelina*, *O. acuminata* Örsted, 1843, es idéntica a la correspondiente de *Ammotrypane*: *A. aulogaster* Rathke, 1843. Además, von Marenzeller (1892) consideró que tenía prioridad el trabajo de Örsted (1843) sobre Rathke (1843), con lo que *Ophelina* tiene prioridad sobre *Ammotrypane*. Debe mencionarse que las dos especies tipo, sinónimas, tienen el tubo anal modificado en una caperuza o con forma de cuchara abierta hacia abajo, pero el resto de las especies en *Ophelina* no presentan esta modificación. Quizá un estudio futuro conduzca al restablecimiento de uno de los 4 géneros considerados como sinónimos menores.

Chamberlin (1919: 385) propuso *Antiobactrum* con *Ophelina brasiliensis* Hansen, 1882 como especie tipo, e indicó un prostomio largo y ahusado, con forma de perilla pronunciada en cada lado, y extremo posterior como una sonda. Fauchald (1977: 42) consideró al género con un surco ventral a lo largo de todo el cuerpo, con branquias, tubo anal corto y con todos los cirros anales de la misma longitud, sin ojos laterales y un palpodo expandido. Esto es erróneo, porque según la descripción original (Hansen 1882: 16), el tubo anal tiene forma de cuchara, en la cual la cavidad se dirige hacia abajo y los cirros anales son bastante cortos. Así que considerando que las características para delimitar *Antiobactrum* por Fauchald (1977) no son las propuestas originalmente, y siguiendo el criterio de von Marenzeller, también este género sería sinónimo menor de *Ophelina*.

Polyophthalmus incluye otros sinónimos menores como *Aloysina* Claparède, 1864 y *Armandiella* McIntosh, 1915. No hubo justificación detallada de las características que llevaron a estos autores a proponerlos como géneros distintos. Durante mucho tiempo, el género contuvo una especie, *P. pictus* (Dujardin, 1839), descrita como *Nais picta*. La especie ha sido registrada en todo el mundo, lo que podría explicarse porque a menudo se resuspende con el sedimento durante las tormentas, pero hace falta mayor esfuerzo para aclarar su condición cosmopolita. En realidad, se reconocen 4 especies en el género (Read & Fauchald 2019), pero se han descrito otras 13 de todo el mundo y todas se consideran sinónimo menor de *P. pictus,* descrita del Mediterráneo francés.

Lobochesis Hutchings & Murray, 1984 fue sinonimizado con *Euzonus* por Santos *et al*. (2004). No obstante, Brewer *et al*. (2011), mostraron que *Euzonus* Grube, 1866 es homónimo menor de otro más antiguo entre los artrópodos (Diplopoda: *Euzonus* Menge, 1854). Por ello, propusieron que el nombre para los ofélidos fuera remplazado por *Pectinophelia* Hartman, 1938. Sin embargo, Blake (2011) notó que algunas especies de *Euzonus* se habían transferido al género *Thoracophelia* Ehlers, 1897, por lo que este sería el siguiente nombre disponible para las especies de ofélidos que se habían incluido en *Euzonus*.

Morfología

Prostomio. El prostomio es cónico u oval, sin apéndices accesorios (Fig. 1A, B). En la punta hay un pálpodo, aparentemente de función táctil; 2–3 manchas oculares sub-dérmicas que asemejan a los ojos prostomiales presentes en otras familias. Hay un par de órganos nucales eversibles en el margen lateral posterior del prostomio, compuestos de células ciliadas, músculos retráctiles y células sensoriales (West 1978).

Peristomio. Está reducido y fusionado con el prostomio, o puede formar anillos. La boca es transversa y es seguida por la faringe inerme, con forma de saco, con una franja basal de filamentos masivos o digitiformes (Fig. 1B).

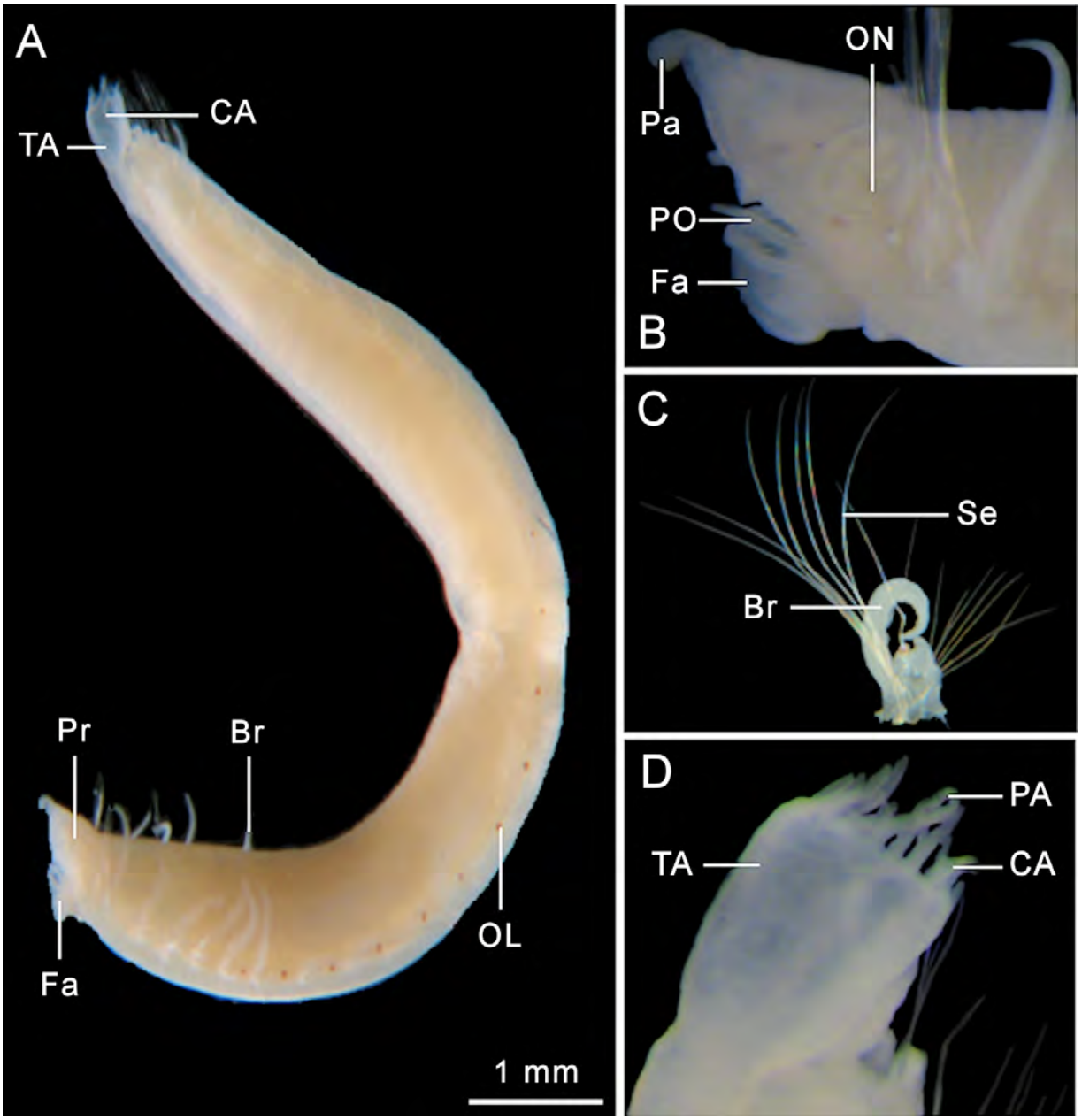


Figura 1. *Armandia maculata* (Webster, 1884) del Caribe mexicano. A) Organismo completo VL; B) Prostomio VL; C) Parápodo de un setígero mediano; D) Tubo anal VL (Abreviaturas: Br: branquias, CA: cirro anal, Fa: faringe, OL: ojos laterales, ON: órganos nucales, PA: papilas anales, Pa: pálpodo, PO: papilas orales, Pr: prostomio, Se: setas, TA: tubo anal; fotos: Alejandra G. Lagunas-Pérez).

Metastomio. El cuerpo de los ofélidos puede ser cilíndrico (*Polyophthalmus*), fusiforme y delgado (*Armandia*, *Ophelina*) (Fig. 1A), o ensanchado en su parte anterior y delgado en la posterior (*Ophelia, Thoracophelia*), lo que facilitaría la diferenciación en dos regiones corporales, o tres si se incluye el pigidio. El número de segmentos es limitado (constante en *Armandia* y *Ophelina*), cada uno puede estar anillado. La mayoría de los géneros presentan un surco ventral definido por dos paquetes musculares ventrales longitudinales muy desarrollados (Day 1967), que suelen extenderse a lo largo de todo el cuerpo, o restringirse solo a la parte posterior. También pueden presentar surcos laterales a lo largo del cuerpo.

Parápodos. Los parápodos están reducidos, son unirrámeos o birrámeos con pequeños lóbulos

parapodiales en forma de botón (Fig. 1C). Los parápodos son poco variables pero las setas, las branquias y los ojos laterales son diagnósticos para algunas especies. Las setas son simples, lisas o dentadas y dan la apariencia de surgir directamente de la pared corporal en *Ophelia*, o insertadas en lóbulos pre- y postsetales como en *Armandia* y *Ophelina*. Sin embargo, dada la dificultad de su observación, dichas estructuras pueden haber sido descartadas para mejorar diagnosis y caracterizaciones.

Branquias. Son proyecciones cirriformes simples, en la parte posterior al notopodio, y de tamaño variable, aunque faltan en *Polyophthalmus*, *Tachytrypane* y algunas especies de *Ophelia* y *Ophelina*. Si están presentes, empiezan a partir del segundo setígero y continúan a lo largo de casi todo el cuerpo, aunque en *Armandia* faltan en los últimos tres segmentos, o se restringen a una porción anterior media o posterior. En la clave se indicarán los segmentos con branquias como branquíferos.

Manchas oculares laterales. Se limitan a un número de segmentos en la parte central del cuerpo, ya sea entre las ramificaciones de los parápodos como en *Ophelina.* o se ubican a la misma distancia entre parápodos sucesivos, a lo largo del surco lateral como en *Armandia* (Fig. 1A) y *Polyophthalmus*.

Pigidio. La parte terminal del metastomio es variable; en ocasiones presenta uno o dos cirros ventrales mayores, con algunas papilas marginales (*Ophelia, Thoracophelia*), un tubo anal complejo con papilas digitiformes marginales alrededor de los extremos (Fig. 1D), y a veces un cirro largo ventral, inserto internamente (*Armandia, Ophelina*).

Claves

Las claves se basan en las listas regionales (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004) pero se han revisado y corregido algunos errores o inconsistencias, y añadido otras especies. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable. En los pies de figura, las vistas se indicarán con VD: vista dorsal y VL: vista lateral. Si hay comentarios, se insertan con letra menor después de cada clave.

Clave para subfamilias y géneros

(modificada de Fauchald 1977, actualizada según WoRMS[1])

1 Cuerpo con surco ventral limitado a la region posterior … **Opheliinae Malmgren, 1867** ... **2**
– Cuerpo con surco ventral extendido por todo el cuerpo ..... **Opheliininae Hartmann-Schröder, 1971** … **3**

2(1) Cuerpo con tres regiones (cabeza hinchada, tórax hinchado, abdomen delgado); branquias limitadas a la región posterior; setígero 10 con papilas dorsolaterales ..... *Thoracophelia* Ehlers, 1897
– Cuerpo no regionado (hinchado anteriormente, con surco ventral posteriormente); branquias a veces presentes en los setígeros 8-10; sin papilas dorsolaterales ..... *Ophelia* Savigny *in* Lamarck, 1818

3(1) Con branquias **4**
– Sin branquias **6**

4(3) Cuerpo con manchas oculares laterales (Fig. 1A) ..... *Armandia* de Filippi, 1861
– Cuerpo sin manchas oculares laterales **5**

5(4) Branquias a veces presentes en todo el cuerpo ..... *Ophelina* Örsted, 1843
– Branquias siempre presentes, limitadas a la región posterior ..... *Ammotrypanella* McIntosh, 1878

6(3) Cuerpo con manchas oculares laterales ..... *Polyophthalmus* de Quatrefages, 1850
– Cuerpo sin manchas oculares laterales ..... *Tachytrypane* McIntosh *in* Jeffreys, 1876

Comentario
1) En WoRMS se enlista *Antiobactrum* Chamberlin, 1919 pero es sinónimo menor de *Ophelina*; ambos tienen el tubo anal modificado en caperuza, o con forma de cuchara, abierta ventralmente.

Claves para especies
***Armandia* de Filippi, 1861**

1 Tubo anal sin cirros ni papilas anales (Fig. 2A) ..... *A. nonpapillata* Jones, 1962 (C)
- Tubo anal con cirros y papilas anales **2**

2(1) Cuerpo con 29 setígeros **3**
– Cuerpo con 35–52 setígeros **6**

3(2) Tubo anal perpendicular al plano corporal; cirro medioventral dos veces más largo que los otros (Fig. 2B) ..... *A. maculata* (Webster, 1884) (G, C)
– Tubo anal oblicuo al plano corporal; cirro medioventral variable **4**

4(3) Cuerpo con 25 pares de branquias; cirro medioventral tres veces más largo que los accesorios, 4-5 veces más largos que los laterales (Fig. 2C) .....
..... *A. intermedia* (Fauvel, 1902) (G, C, P, Q en todos)
– Cuerpo con 27–28 pares de branquias **5**

5(4) Manchas oculares laterales semilunares; tubo anal con lóbulos laterales con margen indentado (Fig. 2E); cirros medioventrales de tamaño similar a los laterales .....
..... *A. brevis* (Moore, 1906) (B, P, G, C, Q en Atlántico)
– Manchas oculares laterales circulares; tubo anal con cirros medioventrales 3–4 veces más largos que los laterales (Fig. 2F) ..... *A. bioculata* Hartman, 1938[2] (P)

6(2) Prostomio con dos ocelos; tubo anal con cirro medioventral apenas más largo que los laterales (Fig. 2H) ..... *A. agilis* (Andrews, 1891) (G, C; P, Q)
– Prostomio con tres ocelos; tubo anal con cirro medioventral 2–3 veces más largo que los laterales (Fig. 2J) ..... *A. salvadoriana* Hartmann-Schröder, 1956[3] (P)

Comentarios
2) Descrita del sur de California, considerada sinónimo menor de *A. brevis* (Moore, 1906), descrita de Alaska. Se mantiene porque difieren en la forma de las manchas oculares laterales y en el tamaño relativo de los cirros medioventrales.
3) Según la caracterización original; el registro de Trovant *et al*. (2012) difiere ligeramente ya que no hallaron ocelos y las branquias son más cortas; quizá se trate de otra especie.

***Ophelia* Savigny *in* Lamarck, 1818**

1 Cuerpo con 14–18 branquíferos; cirros anales medioventrales largos, aguzados (Fig. 2K) .....
..... *O. denticulata* Verrill, 1875 (G, C)
– Cuerpo con 17–24 branquíferos; cirros anales medioventrales digitados (Fig. 2L) .....
..... *O. limacina* Rathke, 1843[4] (P, Q)
– Cuerpo con 31 branquíferos; cirros anales medioventrales globosos (Fig. 2M) .....
..... *Ophelia magna* (Treadwell, 1914) (P)

Comentario

4) Registrada como *Ophelia coarctata* Milne-Edwards, 1849, o como *O. contracta* Milne-Edwards *in* de Quatrefages, 1866, es un sinónimo menor.

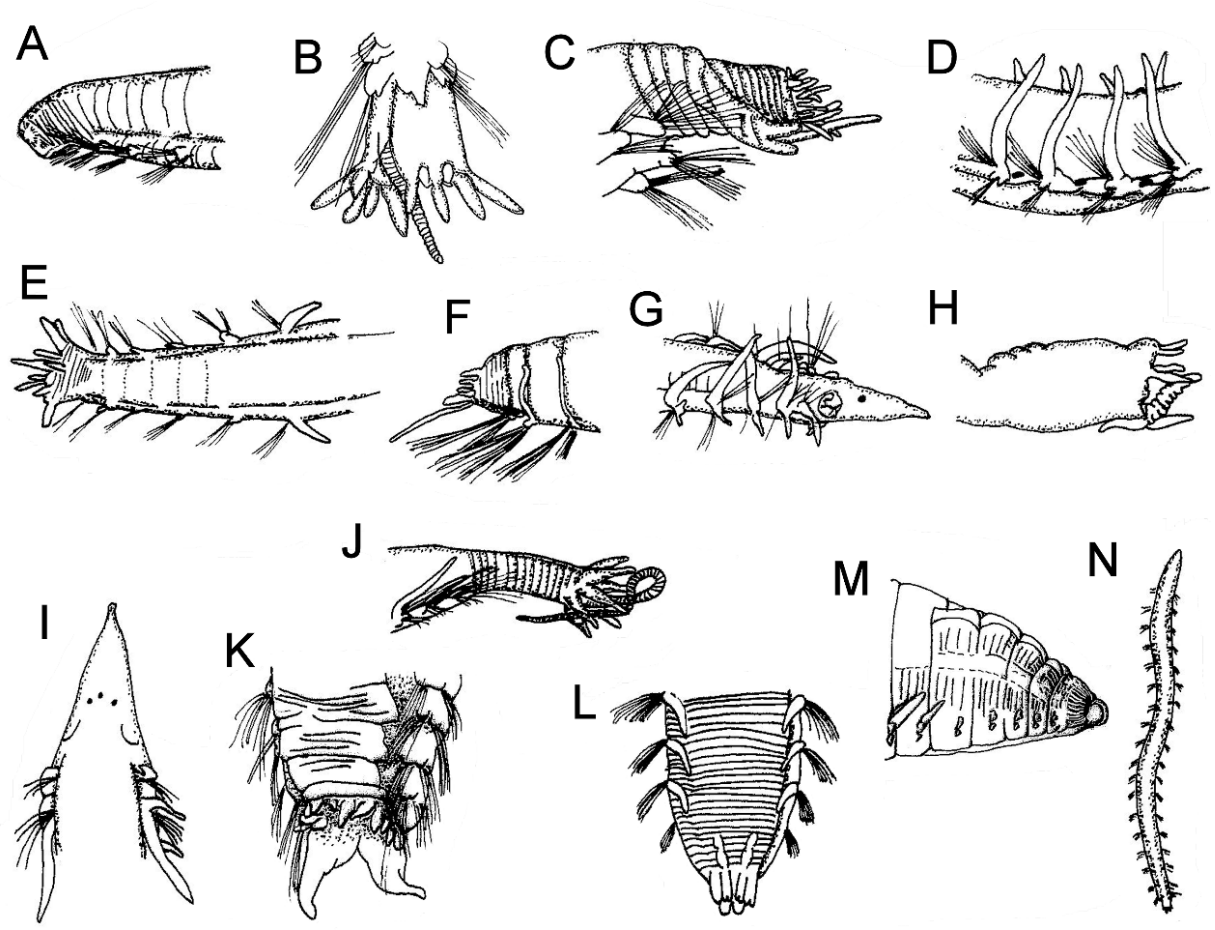


Figura 2. *Armandia neopapillata* A) Tubo anal, VL; *A. maculata*. B) Tubo anal, VV; *A. intermedia*. C) Tubo anal, VL; *A. brevis*. D) Segmentos medios, VL; E) Tubo anal, VD; *A. bioculata*. F) Tubo anal (VL); *A. agilis*. G) Parte anterior, VL; H) Tubo anal, VL; *A. salvadoriana*. I) Parte anterior, VD; J) Tubo anal, VL; *Ophelia denticulata*. K) Parte posterior, VV; *O. limacina*. L) Parte posterior, VD; *O. magna*. M) Parte posterior, VL; *Ophelina abranchiata*. N) Cuerpo completo, VD. A) de Jones, 1962; B, G, H y K) de Uebelacker, 1984; C) de Fauvel, 1902; D y E) de Blake, 1997; F) de Hartman, 1938; I y J) de Hartmann-Schröder, 1956; L) de Rathke, 1843; M) de Hartman, 1969; N) de Støp-Bowitz, 1948.

Ophelina **Örsted 1843**[5] (modif. Parapar *et al*. 2011)

1 Cuerpo con branquias **2**
– Cuerpo sin branquias (Fig. 2N) ..... *O. abranchiata* (Støp-Bowitz, 1948) (G, C, Q en ambos)

2(1) Branquias de tamaño similar a lo largo del cuerpo **3**
– Branquias de distinto tamaño a lo largo del cuerpo, menores en la región media; tubo anal con cirros cortos (Fig. 3A); últimos setígeros compresos y desplazados medioventralmente ..... *O. cylindricaudata* Hansen, 1879 (G, C, P, Q en todos)

3(2) Tubo anal muy corto (equivalente a 2–3 setígeros), sin papilas; dorso con una línea transversa por segmento (faringe con 16 filamentos cirriformes) (Fig. 3B) .... *O. pallida* Hartman, 1960 (P)
– Tubo anal largo (equivalente a 5 setígeros o más) **4**

4(3) Tubo anal con caperuza o en forma de cuchara, abierta ventralmente **5**
– Tubo anal sin forma de cuchara, no abre ventralmente, casi tan alto como largo, perpendicular; 12 cirros laterales digitados, cirros medioventrales dos veces más gruesos, apenas más largos que los laterales (Fig. 3C) ..... *O. hachaensis* (Augener, 1934) (C)

5(4) Caperuza anal tres veces más larga que ancha (Fig. 3D) ... *O. fimbriata* (Verrill, 1873)[6] (C)
– Caperuza anal menos de dos veces más larga que ancha (Fig. 3E, F) .... O. *acuminata* Örsted, 1843[7] (G, C, P, Q en todos)

Comentarios

5) *Ophelina gracile* McIntosh, 1885 fue registrada para el POT. La figura de McIntosh (1885, Pl. 43, Fig. 9) muestra que las branquias largas empiezan en el setígero 5, pero en *O. acuminata* empiezan largas en el setígero 2. Fue descrita de Japón, en aguas someras e Imajima & Hartman (1964:305) la consideraron sinónimo menor de *O. acuminata* Örsted, 1843 (como *Ammotrypane aulogaster* Rathke, 1843), descrita de Noruega. Podrían ser diferentes especies, pero la descripción original es incompleta y el holotipo quizá fue destruido por la disección para observar los paquetes musculares.

6) Considerada como sinónimo menor de *O. acuminata* Örsted, 1843, enlistada como *A. aulogaster* Rathke, 1843 por Hartman (1944: Pl. 50, Fig. 8). Se retiene por presentar diferencias en la caperuza anal.

7) Los registros para el Golfo de México por Uebelacker (1984: 17.15) como *O.* cf *acuminata* corresponden con una especie indescrita ya que tiene menos setígeros (35–43 *vs* 50–54), además de que presenta sólo un gran cirro medioventral, mientras que las escandinavas tienen dos grandes cirros laterales adicionales al medioventral (Støp-Bowitz 1945: 43, fig. 3b).

Polyophthalmus de Quatrefages, 1850

1 Cuerpo con pigmentación; 27–28 setígeros **2**
– Cuerpo sin pigmentación; 18 setígeros .... *P. translucens* Hartman *in* Hartman & Barnard, 1960[8] (P)

2(1) Tubo anal con cirro de diferente tamaño **3**
– Tubo anal con cirros de tamaño similar **4**

3(2) Tubo anal con 9 cirros (Fig. 3H); pigmentación en puntos .... *P. pictus* (Dujardin, 1839)[9] forma 1 (G, C, P, Q en todos)
– Tubo anal con 14 cirros anales; pigmentación en barras transversas .... *P. pictus* (Dujardin, 1839) forma 2 (G, C, P, Q en todos)

4(2) Tubo anal con unos 12 cirros anales; 10-11 pares de ojos laterales; cuerpo amarillo ocre, surco ventral azul ..... *P. floridanus* Augener, 1922 (G, C)
– Tubo anal con unos 20 cirros anales (Fig. 3I); 14 pares de ojos laterales; cuerpo con bandas transversas y anillos en la región prepigidial ..... *P. incertus* Treadwell, 1936 (G, C)

Comentarios

8) Descrita de casi 2000 m de profundidad, sin tubo anal; no se ha vuelto a encontrar. Quizá se rompió el holotipo.

9) La caracterización de Fauvel (1927) es muy amplia (ojos laterales en los setígeros 7-21; tubo anal rudimentario, papilas marginales pequeñas) y no puede usarse para separar las especies regionales. Se retienen, de manera informal, las especies propuestas por Augener (1922) y Treadwell (1936), al lado de la de Dujardin (1839), hasta que se revisen los materiales tipo.

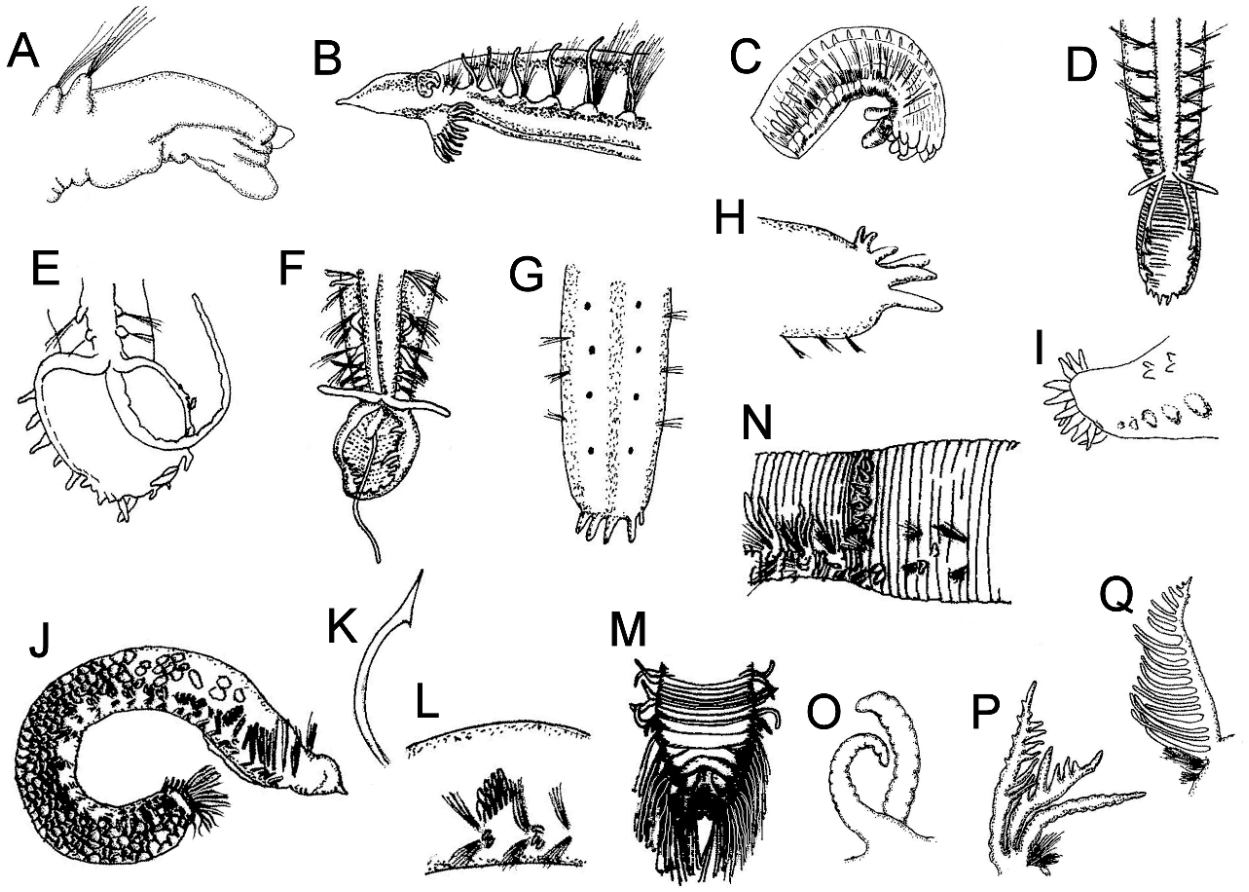


Figura 3. *Ophelina cylindricaudata*. A) Tubo anal, VL; *O. pallida*. B) Parte anterior, VL; *O. hachaensis*. C) Tubo anal, VL; *O. fimbriata*. D) Caperuza anal, VV; *O. acuminata*. E) Caperuza anal, VV; F) Caperuza anal, VV (Stop-Bowitz, 1945); *Polyophthalmus pictus*. G) Parte posterior, VD; H) Parte posterior, VLD; *P. incertus*. I) Tubo anal, VL; *Thoracophelia papillata*. J) Cuerpo completo, VL; K) Setas con espuela subdistal; L) Setígero 10, VL; *T. mammilata*. M) Región posterior, VD; N) Setígero 10, VL; *T. mucronata*. O) Branquias, detalle; *T. williamsae*. P) Branquias, detalle; *T. dillonensis*. Q) Branquias, detalle. A y E) de Uebelacker, 1984; B) de Hartman 1960; C) de Augener, 1934; D) de Hartman, 1944 como A. aulogaster; F) de Støp-Bowitz, 1945; G y H) de Dujardin, 1839; I) de Treadwell, 1936; J, K, L, M y N) de Santos et al 2004; O) de Treadwell, 1914; P y Q) de Hartman, 1938.

Thoracophelia **Ehlers, 1897**[10]

1 Cuerpo con segmentos bien definidos **2**
– Cuerpo con segmentos poco definidos; región posbranquial con setas con espuela subdistal (Fig. 3K); setigero 10 con bloques dorsolaterales de papilas romas (zona de mareas) .... *T. papillata* (Santos, Nonato & Petersen, 2003) (C)

2(1) Región posterior con setas cortas; papilas en setígero 10 desconocidas (zona de mareas) .. .. **3**[11]
– Región posterior con setas largas (Fig. 3M); setígero 10 con bloques dorsolaterales de papilas aguzadas (Fig. 3N) (22–45 m prof.) .... *T. mammillata* (Santos, Nonato & Petersen, 2003) (C)

3(2) Branquias cirriformes (Fig. 3O) ..... *T. mucronata* (Treadwell, 1914) (P)
– Branquias con filamentos laterales distales diminutos (Fig. 3P) .....
..... *T. williamsae* (Hartman, 1938) (B, P)
– Branquias con filamentos laterales prominentes a lo largo de la branquia (Fig. 3Q) .....
..... *T. dillonensis* (Hartman, 1938) (B, P)

Comentarios

10) Redefinido por Blake (2011).

11) Propuestas por diferencias en la forma de las branquias; validadas con métodos moleculares por Law *et al*. (2013).

Agradecimientos

La primera edición de este capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811). La lectura cuidadosa por Luis F. Carrera-Parra y Rodolfo Elías mejoró mucho la claridad de nuestra redacción.

Referencias

Andrews EA. 1891 Report upon the Annelida Polychaeta of Beaufort, North Carolina. Proc US Natl Mus 14(852): 277–302.

Augener H. 1922. Ueber litorale Polychaeten von Westindien. Sitzungsb Gesells naturfor Freunde Berlin, 1922: 38-63.

Augener H. 1934. Polychaeten aus den Zoologischen Museen von Leiden und Amsterdam. IV Schluss. Zool Meded Leiden 17: 67–160.

Blake JA. 2000. Family Opheliidae Malmgren, 1867. *In*: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (Eds), Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Volume 7. The Annelida, Part 4. Polychaeta: Flabelligeridae to Sternaspidae. Santa Barbara Mus Nat Hist Sta Barbara, pp. 145–168.

Blake JA. 2011. Revalidation of the genus *Thoracophelia* Ehlers, 1897, replacing *Euzonus* Grube, 1866 (Polychaeta: Opheliidae), junior homonym of *Euzonus* Menge, 1854 (Arthropoda: Diplopoda), together with a literature summary and updated listing of *Thoracophelia* species. Zootaxa 2807: 65–68.

Blegvad H. 1914. Food and condition of nourishment among the communities and invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rep Danish Biol Sta 22: 41-78.

Brewer MS, Sierwald P & Bond JE. 2011. A generic homonym concerning chordeumatid millipedes (Arthropoda: Diplopoda) and ophellid worms (Annelida: Polycheata). Zootaxa 2744: 65–68.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool Harvard 48: 1–514, Pls 1–80.

Claparède É. 1864. Glanures zootomiques parmi les annélides de Port- Vendres (Pyrénées Orientales). Mém Soc Phys Hist Nat Genève 17(2): 463-600.

Dales RP. 1952. The larvae development and ecology of *Thoracophelia mucronata* (Treadwell). Biol Bull 102: 232-242.

Dauvin J-C & Bellan G. 1994. Systematics, ecology and biogeographic relationships in the sub-family Travisiinae (Polychaeta, Opheliidae). *In*: Actes de la 4ème Conférence internationale des Polychètes. Mém Mus Natl Hist Nat Paris 169-184 pp.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. London, Brit Mus (Nat Hist) Publ 656, 2 vols.

de Filippi F. 1861. *Armandia* nuovo genere di Annelidi nel Mediterraneo. Arch Zool Anat Fisiol Genoa 1: 215–219, Pl. 14, Fig. 7.

delle Chiaje S. 1828. Memoria sulla Storia e Notomia degli Animali senza Vertebre del Regno di Napoli, Volume 3. Societá Tipographica, Napoli. Prefazione: i–xx; Memoria 1 (Pennatula, Lobolaria, corals and gorgonians): 1-28, pl. 31; Memoria II (Cellepora, Millepora, Cellaria, Codonita): 29-52. pls 32-34; Memoria III (Pirosoma, Beroe, Salpa. Gleba, Holothuria, Actinia, Asteria): 53-81, pls 34-35; Memoria IV (Compound ascideans, sponges): 82-117, pls 35-37, Memoria V (Planaria, Doris, Tethys, Pleurobranchia): 118-162, pls 38-41; Memoria VI (Annelids): 163-182, pls. 42-44; Memoria VII (simple ascideans): 183-204, pls 45-47; Memoria VIII (Gastropods (+ serpulids, sabellids), supplement): 205-228, pls 48-49; Index to volume 3: 229-232.

de Quatrefages A. 1850. Études sur les types inferieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoire sur la famille des Polyphthalmiens (Polyphthalmea Nob.).

Ann Sci Nat Paris, série 3, 13: 5–41, Pl. 2.
de Quatrefages A. 1866. Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annélides et Géphyriens. Librarie Encyclopédique de Roret, Paris, 2 vols.
Dujardin F. 1839. Observations sur quelques Annélides marins. Ann Sci Nat Paris 11: 287–294, Pl. 7.
Ehlers E. 1897. Polychaeten. Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise 1892/93, 3: 1–148, 9 Pls.
Fauchald K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28: 1–188.
Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193-284.
Fauvel P. 1902. Annélides polychètes de la Casamance rapportées par M. Aug. Chevalier. Bull Soc Linn Normandie 5: 59–105.
Fauvel P. 1927. Polychètes sedentaires. Addenda, aux Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. Faune France 16: 1-494.
Grube A-E. 1850. Die Familien der Anneliden. Arch Naturg Berlin 16: 249-364.
Grube A-E. 1866. Eine neue Annelida, zunaechst einer nordischen, in der Naehe der Ophelien und Scalibregmen zu stellenden Annelide, *Euzonus arcticus*. J Schles gellsch vaterland cultur Breslau 43: 64-65.
Guerin JP. 1971. Modalites d'elevage et description des stades larvaires de *Polyophthalmus pictus* Dujardin (Annelide Polychete). Vie Milieu 22A: 143-152.
Hansen GA. 1879. Annelider fra den norske Nordhavsexpedition i 1876. Nyt Mag Natur Christiania 24(1): 1–17, Pls 1, 2.
Hansen GA. 1882. Recherches sur les annélides recueillies par M. le Professeur Edouard van Beneden pendant son voyage au Bresil et a la Plata. Mem Couronnes Mem Savants Etrangers, Acad R Sci Lettr Beaux-Arts Belgique 44: 1-29.
Hartman O. 1938. Descriptions of new species and new generic records of polychaetous annelids from California of the families Glyceridae, Eunicidae, Stauronereidae, and Opheliidae. Univ Calif Publ Zool 43(6): 93-111.
Hartman O. 1948. The marine annelids erected by Kinberg, with some notes on some other types in the Swedish State Museum. Ark Zool 42A(1): 1-137.
Hartman O. 1944. New England Annelida, 2. Including the unpublished plates by Verrill with reconstructed captions. Bull Amer Mus Nat Hist 82(7): 331–343.
Hartman O & Barnard JL. 1960. The Benthic Fauna of the Deep Basins off Southern California, Part 2. Allan Hancock Pac Exped 22(2): 65–297.
Hartmann-Schröder G. 1956. Neue *Armandia*-arten (Opheliidae, Polychaeta) aus Brasilien und El Salvador. Beitr Neotrop Fauna 1: 63–68.
Hartmann-Schröder G. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Tierwelt Deutschl 58: 1-594.
Hartmann-Schröder G. 1974. Zur Kenntnis des Eulitorals der afrikanischen Westkuste zwischen Angola und Kap der Guten Hoffnung und der afrikaischen Ostkuste von Sudafrika und Mocambique unter besonderer Berucksichtigung der Polychaeten und Ostracoden, 2. Die Polychaeten des Untersuchungsgebietes. Mitt Hamb Zool Mus Inst 72: 95-228.
Hunt OD. 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. J Mar Biol Ass UK 13: 560-599.
Hutchings PA. 2000. Family Opheliidae. *In*: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds.) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia, 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ, Melbourne, pp 76-79.
Hutchings P & Murray A. 1984. Taxonomy of polychaetes from the Hawkesbury River and the southern estuaries of New South Wales, Australia. Rec Austral Mus 36: 1-119.
Imajima M & Hartman O. 1964. The polychaetous annelids of Japan. Allan Hancock Found Occ Pap 26: 1–452.
Jaeger EC. 1944. A Source-book of Biological Names and Terms. Riverside Junior College, Riverside, 154 pp.
Jamieson BGM & Rouse GW. 1989. The spermatozoa of the Polychaeta (Annelida): an ultrastructural review. Biol Rev 64: 93-157.
Jeffreys JG. 1876. Preliminary report of the biological results of a cruise in H.M.S. 'Valorous' to Davis Strait in 1875. Proc R Soc London 25(173): 177–230, Pls 2–4.
Jimi N & Fujiwara Y. 2016. [Reproductive swarming of *Polyophthalmus pictus* (Annelida: Opheliidae) observed at Okinawa Island and adjacent island, Ryukyu Islands, southern Japan] (In Japanese). Fauna Ryukyuana. 28: 29–35.
Johnston G. 1840. Miscellanea Zoologica British Annelids. Ann Mag Nat Hist ser 1, 4: 368-375, Pl.10.
Jones ML. 1962. On some polychaetous annelids from Jamaica, the West Indies. Bull Amer Mus Nat Hist 124(5): 169–212, Pl. 52.
Kinberg JGH. 1866. Annulata nova. Öfv König Vetenskapsakad förhandl Stockholm 23(4): 97-103.
Law C, Dorgan KM & Rouse GW 2013 Validation of three sympatric *Thoracophelia* species (Annelida: Opheliidae) from Dillon Beach, California using mitochondrial and nuclear DNA sequence data. Zootaxa 3608:67–74.
Lo Bianco S. 1893. Gli anellidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli. Atti Accad Sci Fis Math Napoli 5(11): 1–97.
Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta: Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. Helsingforsiae, Ex Officina Frenckelliana, 127-235, Pls. 2-15.
Maltagliati F, Casu M & Castelli A. 2004. Morphological and genetic evidence supports the existence of two species in the genus *Ophelia* (Annelida, Polychaeta) from Western Mediterranean. Biol J Linn Soc 83: 101-113.

McIntosh WC. 1878. On the Annelida obtained during the Cruise of H.M.S. 'Valorous' to Davis Strait in 1875. Trans Linn Soc London, 2nd Ser, Zool 1(7): 499–511, Pl. 65.

McIntosh WC. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Rep Sci Res Voyage H.M.S. Challenger 1872–76 12: 1–554, Pls 1–55, + 1A–39A.

McIntosh WC. 1915. A Monograph of the British Annelids. Volume III. Part I. Polychaeta, Opheliidae to Ammocharidae. Ray Society. London, 368 pp.

Menge FA. 1854. Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriopoden, Arachniden, und Apteren der Vorvelt. *In*: Berendt, G.C. (Ed.), Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, 1(2), 1–123.

Milne-Edwards H. 1849. Les Annélides. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée, par Georges Cuvier, Paris, pp. 1-54, pl. 1-24.

Moore JP. 1906. Descriptions of two new Polychaeta from Alaska. Proc Acad Nat Sci Philadelphia 58: 352-355.

Örsted AS. 1843. Annulatorum danicorum conspectus, Fasc. 1 Maricolae. Hafniae, Librariae Wahlianae, 52 pp, Pls 1–7.

Parapar J, Moreira J & Helgason GV. 2011. Distribution and diversity of the Opheliidae (Annelida, Polychaeta) on the continental shelf and slope of Iceland, with a review of the genus *Ophelina* in northeast Atlantic waters and description of two new species. Org Divers Evol 11: 83–105.

Rathke H 1843. Beiträge zur Fauna Norwegens. Nova Acta Acad C Leopoldino-Carolinae Nat Curios Breslau 20: 1–264c.

Riser NW. 1987. Observations on the genus *Ophelia* (Polychaeta: Opheliidae) with the description of a new species. Ophelia 28: 11–29.

Savigny J-C 1822 Système des annélides, principalement de celles des côtes de l'Égypte et de la Syrie, offrant les caractères tant distinctifs que naturels des Ordres, Familles et Genres, avec la Description des Espèces. Descr Égypte, Hist Nat Paris 1(3): 1–128, 5 Pls.

Saito H, Tamaki A & Imajima M. 2000. Description of a new species of *Armandia* (Polychaeta: Ophelidae) from western Kyushu, Japan, with character varations. J Nat Hist 34: 2029-2043.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol Ser Zool UNAM 67: 11-50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75:9–97.

Santos CSG, Nonato EF & Petersen ME. 2004. Two new species of Opheliidae (Annelida: Polychaeta): *Euzonus papillatus* sp. n. from northeastern Brazilian sandy beach and *Euzonus mammillatus* sp. n. from the continental shelf of south-eastern Brazil. Zootaxa, 478: 1–12.

Støp-Bowitz C. 1945. Les ophéliens Norvégiens. Meddel Zool Mus Oslo 52: 21-61.

Støp-Bowitz C. 1948. Sur les polychètes arctiques des famillies des Glycériens, des Ophéliens, des Scalibregmiens et des Flabelligériens. Tromso Mus Års 66(2): 1-58.

Treadwell AL. 1914. Polychaetous annelids of the Pacific Coast in the collections of the Zoological Museum of the University of California. Univ Calif Publ Zool 13(8): 175–234, Pls 11, 12.

Treadwell AL. 1936. Polychaetous annelids from the vicinity of Nonsuch Island, Bermuda. Zoologica NY 21: 49-68.

Trovant B, Elías R, Diez ME & de León-González JA. 2012. New records of polychaetes (Annelida) for Northern Ecuador. Mar Biodiv Rec 5: e32, 8 pp.

Uebelacker JM. 1984. Family Opheliidae Malmgren, 1867. *In*: Uebelacker JM & PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor, Mobile, 7 vols, pp 17.1–17.15.

Verrill AE. 1873. Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. Rep Condition Sea Fish South coast New England [cambió a Rep US Comm Fish] 1: 295-778, Pls 1-38.

Verrill AE. 1875. Results of dredging expeditions off the New England coast in 1874. Amer J Sci Arts 10: 36-43.

von Marenzeller E. 1892. Zoologische Ergebnisse der im Jahre 1889 auf Kosten der Bremer Geographischen Gesellschaft von Dr. Willy Kükenthal und Dr. Alfred Walter ausgeführten Expedition nach Ostspitzbergen. Zool Jahrb Jena Abt Syst 6: 397-434.

Webster HE. 1884. Annelida from Bermuda collected by G. Brown Goode. Bull US Natl Mus 25: 305-327, Pls 7-12.

West DL. 1978. Comparative ultraestructure of juvenile and adult nuchal organs of an annelid (Polychaeta: Opheliidae). Tissue Cell 10: 243-257.

Willey A. 1905. Report on the Polychaeta collected by Professor Herdman, at Ceylon, in 1902. Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar, with supplementary reports upon the Marine Biology of Ceylon, by Other Naturalists. Part IV Suppl Rep 30: 212–324.

Wilson D P. 1948. The larval development of *Ophelia bicornis* Savigny. J Mar Biol Ass UK 27: 540-553.

38. Orbiniidae Hartman, 1942

Vivianne Solís-Weiss[1], Adriana Barbosa-López[1],
Pablo Hernández-Alcántara[1] & Margarita Hermoso-Salazar[1]

Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
solisw@cmarl.unam.mx

Introducción

La familia Orbiniidae está constituida por poliquetos excavadores que viven en aguas desde someras, que aparentemente prefieren, hasta muy profundas. Se les encuentra en todas las latitudes y en numerosos ambientes, tanto costeros donde abundan, como netamente marinos. Son comunes en bahías y otros fondos blandos, areno-lodosos o con vegetación sumergida. También habitan ambientes extremos, así definidos por sus fluctuaciones considerables en parámetros físicos y químicos de importancia para los organismos. Entre estos, se observan en ambientes intermareales como *Phylo foetida* (Claparède 1868), estuarios o lagunas costeras con baja salinidad; por ejemplo, *Naineris laevigata* (Grube, 1855) (Giangrande & Petraroli 1991), *Scoloplos simplex* (Hutchings, 1974) y *S. normalis* (Day, 1977) (Hutchings & Murray 1984) así como en ambientes de ventilas hidrotermales como *Califia calida* Hartman, 1957, *Naineris uncinata* Hartman, 1957 o *Phylo nudus* (Moore, 1911) (Rouse & Pleijel 2001, Blake 2020), y de hidratos de metano descubiertos en el Golfo de México (por ejemplo, *Methanoaricia dendrobranchiata* Blake, 2000).

Se entierran y desplazan dentro de los sedimentos blandos, formando así parte de la infauna (Granados-Barba *et al*. 2002), pero sin llegar a hacer tubos de ningún tipo. Su tamaño varía ampliamente, encontrándose organismos que miden menos de 4 mm, como algunos organismos del género *Proscoloplos* Day, 1954, hasta los que llegan a medir 300 mm de longitud, como algunos organismos del género *Orbinia* de Quatrefages, 1865, con cientos de segmentos.

Son consumidores de depósito, probablemente capaces de seleccionar el tamaño de las partículas que ingieren según los géneros (Fauchald & Jumars 1979, Rice *et al*. 1986, Rouse & Pleijel 2001, Jumars *et al*. 2015). Con el sedimento, ingieren detrito y organismos asociados de tamaño pequeño como diatomeas y foraminíferos (Purschke 1988), pero no se alimentan mientras excavan en el sedimento (Parkinson 1978).

La característica anatómica más sobresaliente con la que se pueden diferenciar rápidamente de otras familias de poliquetos es que tanto los notópodos como los neurópodos están desplazados hacia la parte dorsal en segmentos medios y posteriores del cuerpo (Fig. 1F). Esto, según Fauchald & Rouse (1997), es lo que define la monofilia de la familia, además de las setas con bolsas semilunares ("camerated" en inglés y que denominaremos "cameradas" en este capítulo), espinulosas (Fig. 1I), consideradas características y únicamente encontradas en esta familia (Rouse & Pleijel 2001). Blake (2000) agregó que en esta familia las branquias son vascularizadas y se encuentran setas capilares distalmente hirsutas.

La reproducción es sexual, generalmente gonocórica, con los gametos presentes sólo en la región abdominal. La liberación de estos ocurre directamente en el agua, donde se forman las larvas o bien las larvas se desarrollan por algún tiempo en masas gelatinosas adheridas al tubo de la hembra, antes de poder separarse y ser independientes. Su desarrollo es lecitotrófico. Generalmente se reproducen una vez al año, durante la primavera. Se cree que la vida media de los orbínidos es de dos o tres años (Rouse & Pleijel 2001).

A la fecha se han reconocido 20 géneros (Castro Álvarez *et al*. 2019) y aproximadamente 171 especies (Glasby 2000, Blake 2017) a nivel mundial, de las cuales, en las aguas mexicanas se tienen registros de siete géneros y 33 especies. En América tropical, se han registrado 56 especies de 13 géneros: 22 especies en el Golfo de México, 32 en

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

el Atlántico Oeste tropical, 13 en la costa Oeste de Baja California, 26 en el Golfo de California y 18 en el Pacífico Este tropical.

Sistemática

Los primeros miembros de esta familia fueron descritos inicialmente como *Aricia* Savigny, 1822 (en Audouin & Milne-Edwards 1833), siendo Malmgren quien nombró a la familia Ariciidae en 1867 (Malmgen 1867), nombre bajo el cual fueron conocidos los miembros de esta familia hasta que Hartman (1942), haciendo notar que el nombre *Aricia* era un homónimo menor, por haber sido ocupado con anterioridad en los insectos, lo reemplazó con el nombre *Orbinia* nombrando así a la familia Orbiniidae.

Inicialmente, los orbínidos fueron considerados miembros de los Errantia (Grube 1850, Levinsen 1883, Benham 1896). Sin embargo, por sus características anatómicas y su estilo de vida dentro del sedimento, Fauvel (1923, 1927) los consideró como un grupo de transición entre los dos grandes grupos en que se dividían entonces a los poliquetos, "Errantia" y "Sedentaria": en efecto, entre sus características se destacan el aspecto general, así como los parápodos que son birrámeos y el hecho que no construyen tubos permanentes (Taylor 1984), como los Errantia típicos. Sin embargo, presentan tórax y abdomen diferenciados y ganchos (ver más adelante) que solo se encuentran en los Sedentaria típicos. Finalmente, Fauvel (1927) los colocó entre los primeros grupos de Sedentaria. Esta clasificación fue generalmente aceptada (Hartman 1969), hasta que los Errantia y Sedentaria fueron divididos en varios órdenes (Fauchald 1977, Pettibone 1982) y cayó en desuso hasta el inicio de la segunda década de este siglo (Struck *et al* 2011), aunque seguía siendo mencionada por sus aspectos prácticos e históricos. En la clasificación de Fauchald (1977), los orbínidos quedaron como pertenecientes al Orden Orbiniida junto con las familias Paraonidae y Questidae (Fauchald 1977). Sin embargo, siendo que las relaciones entre órdenes no fueron definidas en ese trabajo, esta clasificación también resultó insatisfactoria a la larga, sobre todo cuando los estudios taxonómicos comenzaron a apoyarse en la incipiente rama de la filogenia en los años 1980's y se intentó aplicar estas nuevas técnicas a los poliquetos. Es de notar que el primer trabajo de cladística incipiente aplicado al grupo de los anélidos poliquetos fue realizado en la familia Orbiniidae (Solis-Weiss & Fauchald 1989).

Siguiendo esas nuevas tendencias, la revisión de todas las familias de anélidos poliquetos, aplicando metodología cladística (Rouse & Fauchald 1997) llevó a colocarlos en el clado monofilético Scolecida. No obstante, en 2011, Struck *et al.* utilizando análisis filogenómicos pero también estilos de vida, establecieron dos clados entre la mayoría de las familias de poliquetos clásicas, retomando los nombres de Errantia y Sedentaria para separarlos, con algunas modificaciones respecto a la acepción original de los términos. Así, ambos términos han sido restablecidos sobre una sólida base de análisis moleculares solo que, desde entonces, entre otros cambios, la familia Orbiniidae pertenece al clado Errantia.

A comienzos del siglo XX, Eisig (1914) realizó una monografía muy buena y detallada de la familia Ariciidae, que más tarde sirvió de base para la importante revisión realizada por Hartman (1957). En su comprehensiva revisión, Hartman (1957) redefinió los géneros entonces reconocidos como válidos dentro de la familia y la mayoría de las especies comunes. Esta autora dividió a la familia Orbiniidae en dos subfamilias, basándose en la presencia de uno o dos anillos post bucales o peristomiales: Orbiniinae (uno) y Protoariciinae (dos). Esta subdivisión persistió muchos años, hasta que Blake (1996) declaró que los dos segmentos de los Protoariciinae podían ser indicativos del estado juvenil de especies de Orbiniinae, basándose particularmente en el tamaño generalmente pequeño de los Protoariciinae en comparación con los Orbiniinae. Su hipótesis se reforzó con la publicación de Giangrande y Petraroli (1991) sobre el desarrollo de *N. laevigata* (Grube, 1855), donde se notaba que esta especie, en etapas tempranas de desarrollo, presenta dos anillos peristomiales, mientras que en los adultos se observa solo uno. Por tanto, el argumento de Blake fue generalmente aceptado desde entonces (Rouse & Pleijel 2001).

Posteriormente, el descubrimiento y descripción de *M. dendrobranchiata* Blake 2000, en ambientes de hidratos de metano (Blake, 2000), indujo a este mismo autor a revisar nuevamente la subdivisión de la familia utilizando métodos

cladísticos. Así, sinonimizó a los Protoariciinae con los Orbiniinae, erigió la subfamilia Microrbiniinae incluyendo algunos antiguos Protoariciinae y otros ex Orbiniinae (*Microorbinia* Hartman, 1965, *Orbiniella* Day, 1954, *Falklandiella* Hartman, 1967, y *Proscoloplos* Hartmann-Schröder, 1962), dejando en una tercera subfamilia: Methanoariciinae, monogenérica y hasta ahora monoespecífica, al género *Methanoaricia* Blake, 2000, resolviendo así la controversia de los segmentos postbucales.

Sin embargo, más adelante, Bleidorn (2005), después de realizar análisis a nivel molecular, no encontró soporte para validar esta hipótesis de Blake, y consideró que no había bases para mantener a esas subfamilias, considerando inválida la subfamilia Microrbiniinae. En la misma publicación, los resultados moleculares del análisis en la familia llevaron a la conclusión que los géneros de orbínidos con más especies representan ensamblajes parafiléticos (*Leitoscoloplos* Day 1977, *Naineris* de Blainville, 1828, *Phylo* Kinberg, 1866 *Scoloplos* de Blainville, 1828 y *Orbinia*,). Por lo tanto, los caracteres morfológicos que usualmente se utilizaban para separarlos, no se pueden utilizar en análisis cladísticos, como había sido el caso en Solis-Weiss & Fauchald (1989), por no existir en ese entonces los estudios moleculares en poliquetos. Asimismo, consideró que *Methanoaricia* debe quedar incluida en los Orbiniinae y no como subfamilia independiente. Este punto de vista, que sostienen prácticamente hasta hoy Bleidorn & Helm (2019), no está reconocido en la referencia de WoRMs (Fauchald & Read, 2020), donde se reconocen aun las tres subfamilias: Orbiniinae, Microrbiniinae y Methanoariciinae.

Todas estas consideraciones sobre las subdivisiones en subfamilias y cuántas son en realidad, así como cuáles géneros deben quedar en cual subfamilia son aún objeto de discusión y controversia. Esto se puede ver en los trabajos de Bleidorn *et al*. (2009), donde se discute más ampliamente el origen parafilético de varios géneros de orbínidos junto con la inclusión del género *Questa* Hartman, 1966 en la familia y el estudio de Zhadan *et al*. (2015), donde se demuestra que los géneros *Scoloplos*, *Leitoscoloplos*, *Leodamas* Kinberg, 1866 y *Naineris* no son monofiléticos, así como la más reciente publicación sobre la familia por Bleidorn & Helm (2019). Se esperan más estudios con tecnología de punta, que de seguro resultarán muy útiles para la comprensión de la evolución de los diferentes géneros en la familia y sus relaciones filogenéticas dentro del mismo grupo o con grupos cercanos. Por ello, y en espera de que se aclare definitivamente o hasta donde sea posible esta controversia, en este capítulo no dividiremos a los orbínidos en subfamilias.

Morfología

Los orbínidos son gusanos alargados, cuya parte anterior o tórax es muy musculosa y generalmente un poco deprimida y cuyo abdomen es más suave y delicado con segmentos cilíndricos (Fig. 1F), menos evidente en las especies de la ex-subfamilia Microrbiniinae y en la especie *M. dendrobranchiata*.

El prostomio puede ser desde redondo (como en el género *Naineris*) (Fig. 1B-D) hasta marcadamente puntiagudo (como en el género *Scoloplos*) (Fig. 1A, C). No presentan ningún apéndice cefálico y los únicos órganos sensoriales que se encuentran en esa región son un par de ojos situados en la parte posterodorsal, que no siempre están presentes y órganos nucales como hendiduras longitudinales. La proboscis, en posición ventral, es lobulada, y en ocasiones ramificada, sobre todo en organismos de gran tamaño.

El peristomio y el segmento que le sigue han sido muy discutidos porque es la base de una de las subdivisiones de la familia en dos subfamilias. Para Day (1977) y Solis-Weiss & Fauchald (1989), se trata de uno o dos segmentos aquetos posteriores al prostomio (Fig. 1B, C). Para Blake (1996) se trata de un peristomio uni- o bi-anillado. Actualmente, se considera que se trata de un peristomio con uno o dos anillos, como indicó Blake (1996, 2000) y como fue aceptado por Rouse & Pleijel (2001). Actualmente, se considera que el primer segmento corporal presenta efectivamente parápodos y setas en todos los miembros de la familia.

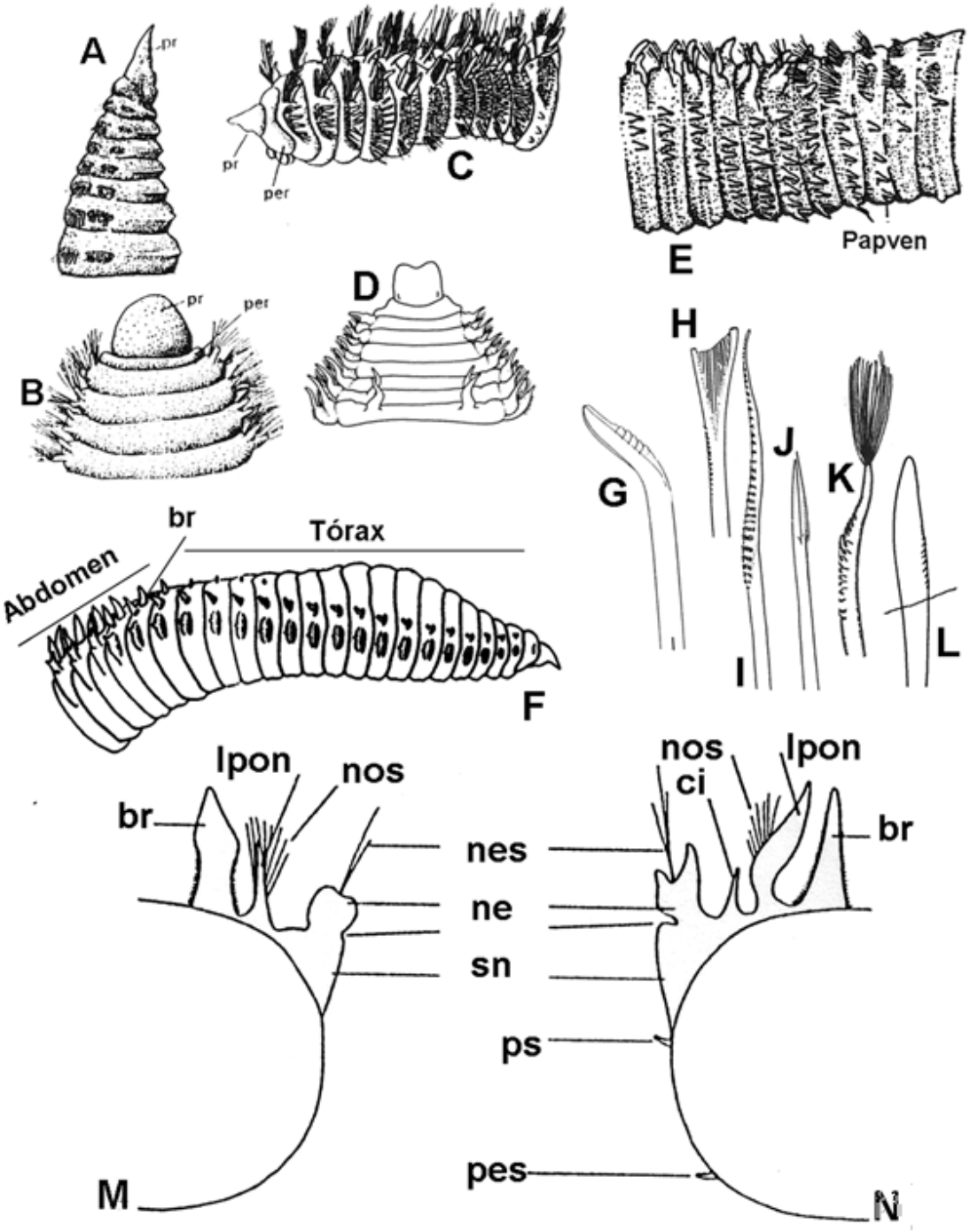


Figura 1. A) parte anterior, *Orbinia;* B y D) parte anterior, *Naineris*; C) parte anterior *Phylo*; E) papilas ventrales, *O. johnsoni*; F) transición tórax-abdomen, *Leitoscoloplos pugettensis*; G) gancho neuropodial torácico; H) notoseta abdominal lirada, *Phylo*; I) seta capilar camerada; J) seta lanceolada de segmentos torácicos posteriores, *Phylo*; K) seta hirsuta, *Califia*; L) gancho neuropodal del setígero dos, *Scoloplos normalis*; M y N) estructuras principales de parápodos abdominales (br= branquias; ci= cirro interramal; ne= neurópodo; nes= neurosetas; nos= notosetas; lpon= lóbulo postsetal notopodal; sn= lóbulo subpodal; papven= papilas ventrales; per= peristomio; pes= papila estomacal; pr= prostomio; ps= papila subpodal).

Los parápodos, laterales en el tórax, migran hacia el dorso en segmentos abdominales con una región de transición más o menos evidente según los géneros (Fig. 1F). Estos son birrámeos, separados claramente los notópodos de los neurópodos aunque de morfología muy similar en la región torácica y no muy protuberantes; son lóbulos con numerosas setas que se vuelven más largos y delgados hacia el abdomen. La forma de los neurópodos varía más que la de los notópodos a lo largo del cuerpo.

A menudo se observan lóbulos post-notopodiales cuya forma varía de triangular a cirriforme. También se presentan lóbulos post-neuropodiales y en ocasiones hasta cirros interramales. En algunos géneros, como *Orbinia*, se observan lóbulos o cirros ventrales en la parte posterior del tórax y la región abdominal. Estos pueden ser cirros simples o una serie de lóbulos digitiformes de cada lado del segmento. Finalmente, se observan unos cojinetes ventrales glandulares en la parte ventral de los segmentos abdominales que pueden llenarse de gametos cuando el organismo está en fase reproductiva (Rouse & Pleijel 2001).

Las setas pueden ser de varios tipos y están distribuidas diferencialmente a lo largo del cuerpo. No todos los géneros presentan todas las variedades que existen en la familia. Las setas características, que únicamente se encuentran en los orbínidos, son capilares con bolsas semilunares espinulosas ("camerated") o cameradas (Fig. 1I) presentes tanto en notópodos como en neurópodos. También se observan a menudo setas furcadas en forma de lira (Fig. 1H), en segmentos abdominales y a veces en los torácicos. Ocasionalmente, se presentan setas distalmente hirsutas, como en cepillo (Fig. 1K) y varios tipos de espinas y setas crenuladas. En la mayoría de los géneros se presentan espinas torácicas robustas, terminadas en ganchos de estructura particular y características de la familia, como se ilustra en las figuras 1J y 1L, que no deben ser confundidas con uncinos ni ser referidas bajo este nombre (Rouse & Pleijel 2001).

En esta familia se presentan estatocistos, estructuras sensoriales localizadas en segmentos anteriores, que tienen la forma de vesículas epidérmicas, abiertas o cerradas, con células sensoriales y estatolitos. Estas estructuras solamente se han encontrado en cuatro familias de poliquetos que son, además de los orbínidos, las familias Arenicolidae, Terebellidae y Sabellidae (Purschke 2005). Para información más detallada sobre la estructura y función de los estatocistos, que rebasarían el objetivo de este libro, se recomienda consultar a Verger-Bocquet (1992). En la región abdominal de algunos miembros de la ex-subfamilia Microrbiniinae, se observan ganchos como los de los maldánidos, con pequeños dientecillos en su parte superior. No siempre se presentan acículas, pero cuando las hay, están agrupadas en haces en los notópodos de los segmentos abdominales.

Las branquias, de color rojo cuando están vivos, son vascularizadas y se encuentran distribuidas a lo largo de casi todo el cuerpo. Generalmente se encuentran en posición dorsal al lado del notópodo. Inician entre el setígero 2 y el 30, para continuar hasta el final del organismo, excepto en *Orbiniella* Day, 1954, y en algunos pocos géneros anteriormente incluidos en la subfamilia Microrbiniinae, donde no se presentan. Su forma varía a lo largo del cuerpo, generalmente son pequeñas y de forma papilar en los primeros setígeros, desarrollándose hacia la parte posterior del cuerpo donde llegan a tener forma alargada y cilíndrica o aplanada, pudiendo rebasar por mucho la longitud de los lóbulos parapodiales.

El pigidio es terminal, generalmente en forma anillada con uno o varios pares de cirros anales.

Los caracteres que se utilizan actualmente para identificar y diferenciar a las especies en esta familia, es decir los caracteres con importancia taxonómica, son los siguientes:

- Forma del prostomio (redonda o puntiaguda)
- Número de segmentos torácicos
- Número de segmento en que aparece la primera branquia
- Forma de los parápodos
- Diversidad y forma de las setas
- Presencia o ausencia de papilas estomacales

Es importante subrayar que las especies actualmente consideradas cosmopolitas serán reconocidas como "complejo de especies" o como diferentes especies de un género cuyo estudio previo carecía de detalle suficiente.

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

Clave para Géneros

1 Parápodos vestigiales (pequeñas protuberancias); solo los últimos 8-11 segmentos con un par de apéndices branquiales dorsales cada uno …… *Questa* Hartman, 1966 .... *Q. paucibranchiata* Giere & Erséus, 1998 (G, C)
– Parápodos bien desarrollados **2**

2(1) Cuerpo no separado en regiones distintas; branquias ramificadas o ausentes 3
– Cuerpo separado en regiones distintas; branquias simples usualmente presentes, rara vez ausentes **4**

3(2) Cuerpo pequeño; peristomio con 1-3 anillos aquetos; lamelas postsetales noto- y neuropodiales reducidas (lóbulos pequeños); ganchos abdominales de dos tipos (unos tridentados, otros con el diente principal rodeado por 4 dientecillos) …… *Pettibonella* Solís-Weiss & Fauchald, 1989 ..... *P. multiuncinata* Solís-Weiss & Fauchald, 1989 (G, C)
– Cuerpo largo; peristomio pequeño, con un solo anillo; lamelas postsetales noto- y neuropodiales elongadas, angostas …… *Methanoaricia* Blake, 2000 .... *M. dendrobranchiata* Blake, 2000 (G)

4(2) Peristomio con dos anillos **5**
– Peristomio con un anillo **7**

5(4) Con branquias en todo el cuerpo a partir de los setígeros 6–14; notópodos con setas simples crenuladas y setas furcadas o aciculares; al menos con 2 pares de ojos **6**
– Con solo 3 a 5 pares de branquias a partir del sexto setígero; notópodos solo con setas simples crenuladas; sin ojos …*Paraorbiniella* Rullier, 1974 .....*P. paucibranchiata* Rullier, 1974 (G, C)

6(5) Notópodos con setas simples crenuladas y setas furcadas; neurópodos con setas simples crenuladas, ganchos y subuncinos .....*Protoaricia* Czerniavsky, 1881
– Notópodos torácicos con setas simples crenuladas y abdominales con setas simples crenuladas y una seta gruesa acicular; neurópodos torácicos con setas simples crenuladas y abdominales con setas simples crenuladas y varios ganchos lisos ….. *Protoariciella* Hartmann-Schröder, 1962 .....*P. belizensis* Solís-Weiss & Fauchald, 1989 (G, C)

7(4) Prostomio redondo o truncado (Fig.1B, D) .....*Naineris* de Blainville, 1828
– Prostomio puntiagudo (Fig. 1A, C) **8**

8(7) Neurópodos torácicos únicamente con setas capilares (Fig. 1I) ..... *Leitoscoloplos* Day, 1977
– Neurópodos torácicos con uncinos o espinas modificadas además de las setas capilares … **9**

9(8) Primeros 3 o 4 neurópodos torácicos con espinas con la punta hirsuta (como pincel), los restantes con setas capilares ..... *Califia* Hartman, 1957
– Todos los neurópodos torácicos con uncinos, además de las setas capilares **10**

10(9) Neurópodos torácicos posteriores con espinas modificadas gruesas en forma de arpón, sobresalen del parápodo; con grandes glándulas basales (Fig. 2J) ..... *Phylo* Kinberg, 1866
– Neurópodos torácicos posteriores sin espinas modificadas **11**

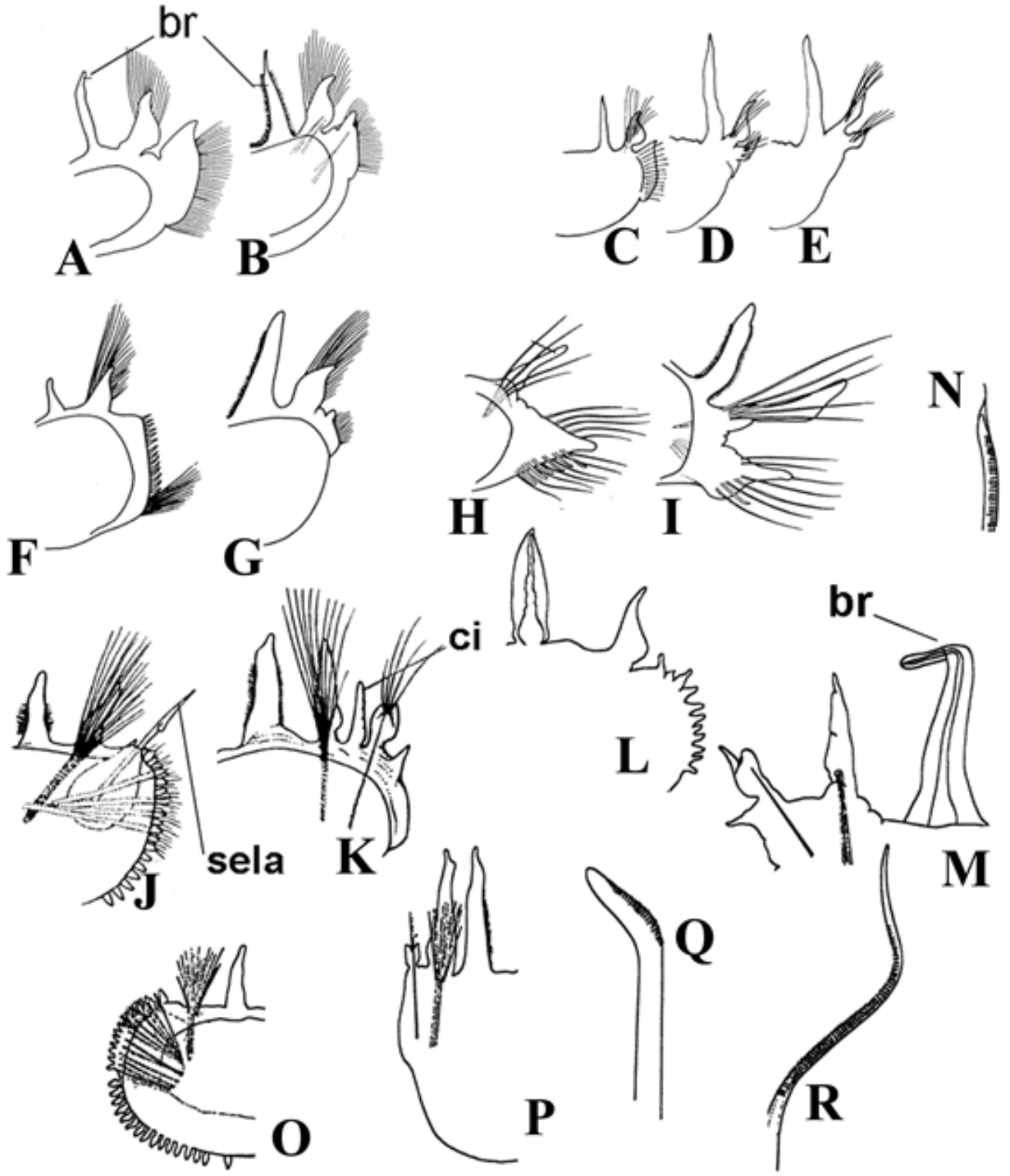


Figura 2. *Naineris laevigata*: A) parápodo torácico 14; B) parápodo abdominal medio. *N. setosa:* C) parápodo torácico 12; D y E) parápodos abdominales medios. *N. dendritica*: F) parápodo torácico 12; G) parápodo abdominal 27. *N. grubei*: H) parápodo torácico cuatro; I) parápodo abdominal 20. *Phylo felix*: J) parápodo torácico; K) parápodo abdominal medio, vista anterolateral. *P. nudus*: L) parápodo torácico; M) notópodo abdominal; N) uncino neuropodal torácico. *P. ornatus*: O) parápodo torácico posterior; P) parápodo abdominal; Q) uncino torácico; R) neurosetas torácicas. (br=branquia; ci= cirro interramal; sela= seta lanceolada).

11(10) Segmentos torácicos posteriores y abdominales anteriores con hileras de papilas estomacales, a veces también en los márgenes parapodiales postsetales (Fig. 1E) .... *Orbinia* de Quatrefages, 1866
– Sin papilas estomacales **12**

12(11) Branquias inician en setígeros torácicos anteriores (usualmente 4-6); neurópodos torácicos con numerosos uncinos y pocas setas capilares; neurópodos abdominales medios y posteriores con las acículas emergiendo de los lóbulos .....*Leodamas* Kinberg, 1866
– Branquias inician en setígeros torácicos medios o posteriores, o en setígeros abdominales (8-26); neurópodos torácicos con pocos uncinos y numerosas setas capilares; neurópodos abdominales con las acículas internas ..... *Scoloplos* de Blainville, 1828

Comentarios
1) Géneros monotípicos: *Methanoaricia*, *Paraorbiniella*.
2) *Scoloplo*s es un género que actualmente despierta interés ya que ha sido demostrado (Bleidorn *et al.* 2006, 2009) que una de sus especies, antes considerada cosmopolita, *S. armiger*, es en realidad un complejo de especies cercanas.

Claves para especies

Califia Hartman, 1957

1 Branquias en todo el cuerpo a partir del setígero 8-9 .....*C. calida* Hartman, 1957 (G, C)
– Con 10-12 pares de branquias a partir del setígero 8-9 .....*C. mexicana* Fauchald, 1972 (P)

Leitoscoloplos Day, 1977

1 Con papilas subparapodiales (Fig. 1N) **2**
– Sin papilas subparapodiales (Fig. 1M) **5**

2(1) Tórax con menos de 20 setígeros **3**
– Tórax con más de 22 setígeros; branquias a partir de los setígeros 20-25 (y hasta 32) ....*L. robustus* (Verrill, 1873) (G, C)

3(2) Branquias a partir de los setígeros 16-17 (y hasta el 21); tórax con 15-16 setígeros; cirro interramal presente (Fig. 3I) ..... *L. fragilis* (Verrill, 1873) (G, C; P)
– Branquias a partir del setígero 9 ..... **4**

4(3) tórax con 17 setígeros; sin cirro interramal ..... *L. panamensis* (Monro, 1933) (G, C, P)
– Tórax con 18-20 setígeros; con cirro interramal y papilas podiales (Fig. 4)..... ..... *L. mulitpapillatus* Hernández-Alcántara & Solis-Weiss, 2014 (P)

5(1) Tórax con 9 setígeros; branquias a partir de los setígeros 13-15; lóbulos postsetales noto y neuropodiales simples ..... *L. kerguelensis* (McIntosh, 1885) (B)
– Tórax con más de 10 setígeros **6**

6(5) Branquias a partir del setígero 10 ..... **7**
– Branquias a partir del setígero 18; tórax con 15-16 setígeros; lóbulos torácicos postsetales simples triangulares ..... *L. foliosus* (Hartman, 1951) (G, C)

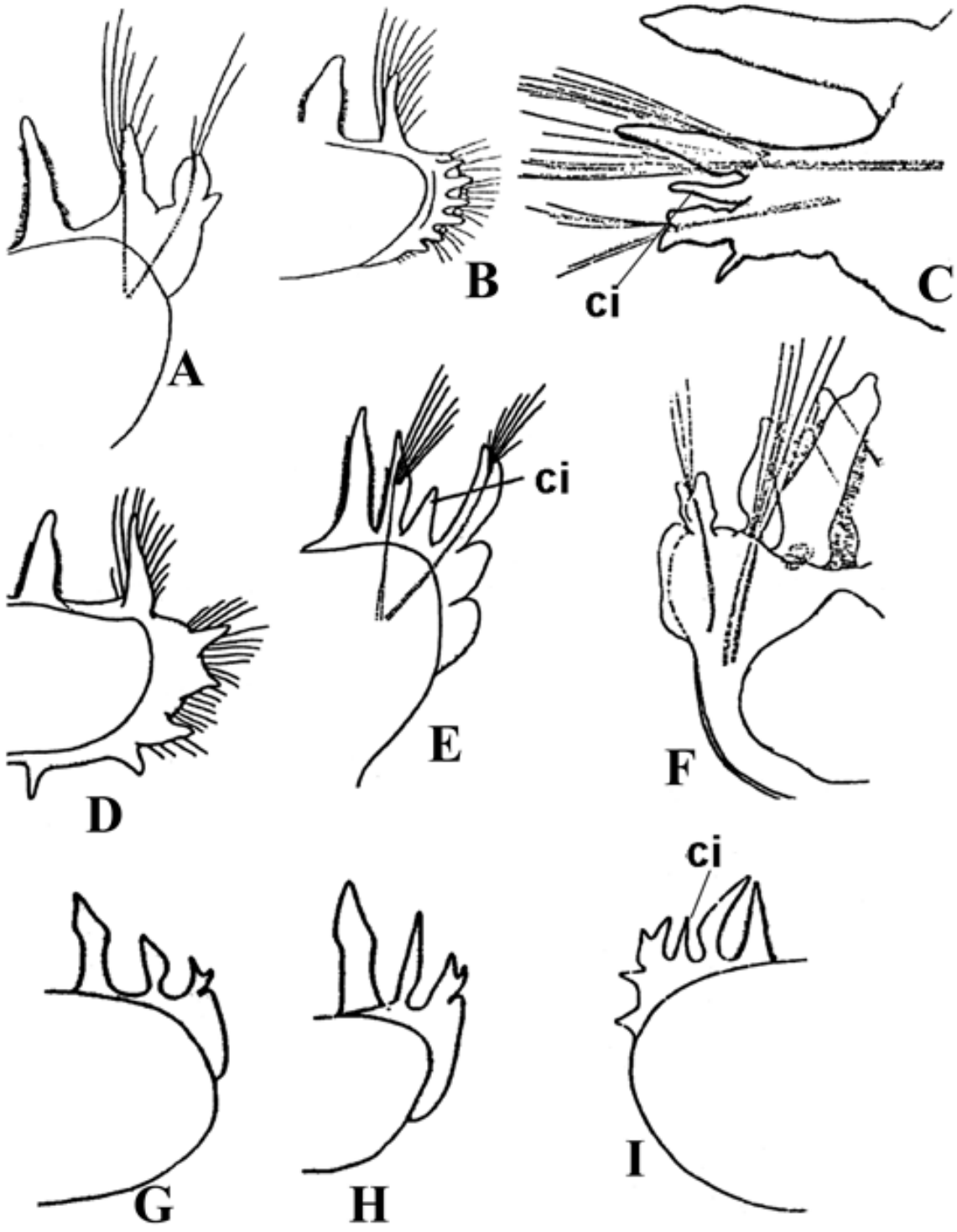


Figura 3. *Orbinia americana*: A) parápodo abdominal 6, vista anterolateral; B) parápodo torácico 10, vista posterolateral. *O. sertulata*: C) parápodo abdominal medio. *O. riseri*: D) parápodo torácico 18; E) parápodo abdominal posterior, vista anterodorsal. *O. johnsoni*: F) parápodo torácico. *Leitoscoloplos pugettensis:* G y H) vista posterior de setígeros abdominales posteriores (sin setas). *L. fragilis:* I) vista posterior del setígero 19 (sin setas). (ci-cirro interramal).

7(6) Lóbulos postsetales abdominales foliáceos a lanceolados (Fig. 3 G-H) **8**
– Lóbulos postsetales abdominales muy puntiagudos; tórax con 17 setígeros; branquias a partir del setígero 12; lóbulos postsetales neuropodiales mamiliformes .....
.....*L. bajacaliforniensis* de León-González & Rodríguez-Valencia, 1996 (B, P)

8(7) Tórax con 19-22 setígeros; branquias a partir de los setígeros 13-15; lóbulos postsetales neuropodiales torácicos mamiliformes. (Fig. 3 G-H) .....
..... *L. pugettensis* (Pettibone, 1957) (B, P)
– Tórax con 14 setígeros; branquias a partir de los setígeros 11-12; lóbulos postsetales neuropodiales torácicos no mamiliformes ..... *L. mexicanus* (Fauchald, 1972) (P)

Leodamas **Kinberg, 1866**

1 Tórax con menos de 20 setígeros **2**
– Tórax con 21 setígeros; setígero 16 con una papila podal única detrás de la parte media del borde parapodial; neurópodos abdominales unirrámeos (Fig. 4C-E) .....
.....*L. johnstonei* Day 1961 (P)

2(1) Branquias en setígeros torácicos **3**
– Branquias en setígeros abdominales; dos hileras de espinas aciculares neuropodiales torácicas en setígeros anteriores ..... *L. treadwelli* Eisig, 1914 (G, C, P)

3(2) Branquias antes del setígero 12 ..... **6**
– Branquias a partir del setígero 12 ..... **4**

4(3) Branquias a partir del setígero 12 ..... *L. mazatlanensis* Fauchald, 1972 (P)
- Branquias a partir del setígero 15 ..... **5**

5(4) Tórax con 12 a 13 setígeros, branquias a partir del setígero 15, neurópodetos torácicos con 2 filas de numerosas espinas y pocos capilares .....
..... *L. minutus* López, Cladera & San Martin, 2003 (P)
- Tórax aplanado con 19 setígeros, branquias a partir del setígero 20 (transicionales), lóbulos abdominales neuropodiales largos ..*L. playthoracicus* López, Cladera & San Martin, 2003 (P)

6(3) Con branquias simples a partir del setígero 5, se ramifican desde el setígero 11, alcanzando tres filamentos; tórax con 13 setígeros ..... *L. latum* (Chamberlin, 1919) (G, P)
– Con branquias después del setígero 6 .....**7**

7(6) Tórax con 17 setígeros **8**
– Tórax con 13 a 21 setígeros, con espina curva acicular larga neuropodial en segmentos abdominales posteriores ..... *L. hamatus* Dean & Blake 2015 (P)

8(7) Tórax con 15-17 setígeros; neurópodos abdominales con lóbulos presetales cortos y pequeños (Fig. 4F-G) ..... *L. rubra* (Webster, 1879) (G, C, B, P)
– Tórax con 13-15 setígeros; neurópodos abdominales enteros y bulbosos .....
.....*L. cirratus* (Ehlers, 1901) (B, P)

Naineris **de Blainville, 1828**

1 Prostomio subcuadrado ligeramente bilobulado, neurópodos abdominales bilobulados, branquias a partir del setígero seis (Fig. 1D) ..... *N. bicornis* Hartman, 1951 (G, C)
– Prostomio redondeado, no bilobulado (Fig. 1B) **2**

2(1) Branquias aparecen en los primeros setígeros cuatro a seis **3**
– Branquias a partir del setígero siete **5**

3(2) Branquias a partir del setígero dos ..... *N. mutilata* Treadwell, 1931 (G, C)
– Branquias a partir del setígero cuatro **4**

4(3) Branquias a partir del setígero cuatro; neurópodos abdominales con lóbulos presetales cortos triangulares y lóbulos postsetales más grandes; sin reborde carnoso en segmentos torácicos (Fig. 2A-B) ..... *N. laevigata* (Grube, 1855) (G, C, B, P)
– Branquias a partir de los setígeros 4-6; todas las setas torácicas delgadas y puntiagudas (Fig.2 C-E) ..... *N. setosa* Verrill, 1900 (G, C, P)

5(2) Tórax con 13 setígeros, branquias a partir del setígero 9, papilas branquiales y cirros interramales en segmentos abdominales ..... *N. aurantiaca* (Müller, 1828) (G, C)
– Tórax con más de 17 setígeros **6**

6(5) Tórax con 19-28 segmentos; branquias a partir de los setígeros 7-8; neurópodos abdominales triangulares con prolongaciones dorsales largas (Fig. 2H-I) .... *N. grubei* (Gravier, 1909) (G, P)
– Tórax con 17-18 setígeros; branquias a partir de los setígeros 8-12; neurópodos torácicos con un lóbulo postsetal simple (Fig. 2F-G) ..... *N. dendritica* (Kinberg, 1867) (P, G, C)

Orbinia **de Quatrefages, 1865**

1 Branquias a partir de los setígeros 5-6 ..... **2**
– Branquias a partir del setígero 8 ..... **5**

2(1) Cirro interramal presente en segmentos abdominales **3**
– Cirro interramal ausente en segmentos abdominales; 17 setígeros torácicos (Fig. 3A-B) .... *O. americana* Day, 1973 (G, C)

3(2) Tórax con más de 20 setígeros **4**
– Tórax con 13-17 setígeros, setas furcadas ausentes, espina larga y traslucida en notópodos abdominales ..... *O. sagitta* Leao & Santos, 2016 (G, C)

4(3) Tórax con 34 – 38 setígeros, cirro interramal largo presente (Fig.1N) .... *O. bioreti* (Fauvel, 1919) (P)
– Tórax con 20 setígeros torácicos, cirro interramal presente a partir de segmento 13 (Fig. 3C) ..... *O. sertulata* (Savigny, 1822) (P)

5(1) Con cirros interramales presentes **6**
– Cirros interramales ausentes en segmentos abdominales 7

6(5) Branquias a partir del setígero 8-10, tórax con 19 setígeros (Fig. 3D-E) .... *O. riseri* (Pettibone, 1957) (G, C, B, P)
– Branquias a partir del setígero 10, tórax con 15-16 setígeros, setas de punta delgada y lóbulos subpodiales presentes, 8 papilas estomacales en los primeros tres setígeros abdominales .. .. *O. oligopapillata* López, Cladera & San Martin, 2006 (G, C, P)

7(5) Branquias a partir del setígero 15-20; sin cirros interramales ni ventrales; setas furcadas presentes (Fig. 3F) .....*O. johnsoni* (Moore, 1909) (G, C, P)
– Branquias a partir del setígero 9-13; setas de punta delgada presentes; sin cirro interramal presente; setas furcadas ausentes ..... *O. camposiensis* Leao & Santos, 2016 (G, C)

Phylo **Kinberg, 1886**

1 Sin cirros interramales en parápodos abdominales **2**
– Con cirros interramales en algunos parápodos abdominales; con 16-19 setígeros torácicos; setas aciculares en forma de arpón (Fig. 2J) ..... *P. felix* Kinberg, 1866 (G, B, P)

2(1) Tórax con 29-30 setígeros; con reborde ventral en algunos segmentos torácicos y algunas veces en segmentos abdominales (Fig. 2O-R) ..... *P. ornatus* (Verrill, 1873) (G, C, B, P)
– Tórax con 16 setígeros; sin reborde ventral (Fig. 2K, L-N) ..... *P. nudus* (Moore, 1911) (B, P)

Protoaricia **Czerniavsky, 1881**

1 Lóbulos notopodiales postsetales bifurcados; branquias a partir de los primeros setígeros abdominales (12-14); neurópodos abdominales con solo 1-2 uncinos .... *P. oerstedii* (Claparède, 1864) (G, C)
– Lóbulos notopodiales postsetales cirriformes (nunca bifucados); branquias a partir de los últimos setígeros torácicos (6-9); neurópodos abdominales con setas crenuladas, furcadas y 2-3 setas ligeramente sigmoideas sin cubierta ....*P. pigmentata* Solís-Weiss & Fauchald, 1989 (G, C)

Scoloplos **de Blainville, 1828**

1 Branquias en setígeros abdominales **2**
– Branquias en setígeros torácicos **5**

2(1) Con un gancho neuropodial **3**
– Sin gancho neuropodial **4**

3(2) Tórax con 14 a 15 setígeros; branquias en 1er o 2do setígero abdominal (15-16); con un gancho entre las setas capilares neuropodiales del segundo setígero; corto, robusto y ligeramente aserrado (Fig. 4A) ..... *S. normalis* (Day, 1977) (B, P)
–Tórax con 21 setígeros; branquias a partir del setígero 22; setas neuropodiales con un gancho aserrado y una acícula robusta ..... *S. robustus* Rullier, 1964. (G, C)

4(2) Branquias a partir del setígero 2-4; neurópodos abdominales con setas capilares crenuladas; con una hilera de espinas aciculares neuropodiales torácicas en setígeros anteriores (Fig. 4B) ..... *S. texana* (Maciolek & Holland, 1978) (G, C, P)
– Branquias a partir del setígero 16 (1er abdominal); neurópodos abdominales con setas capilares únicamente ..... *S. agrestis* Nonato & Luna 1970 (G, C)

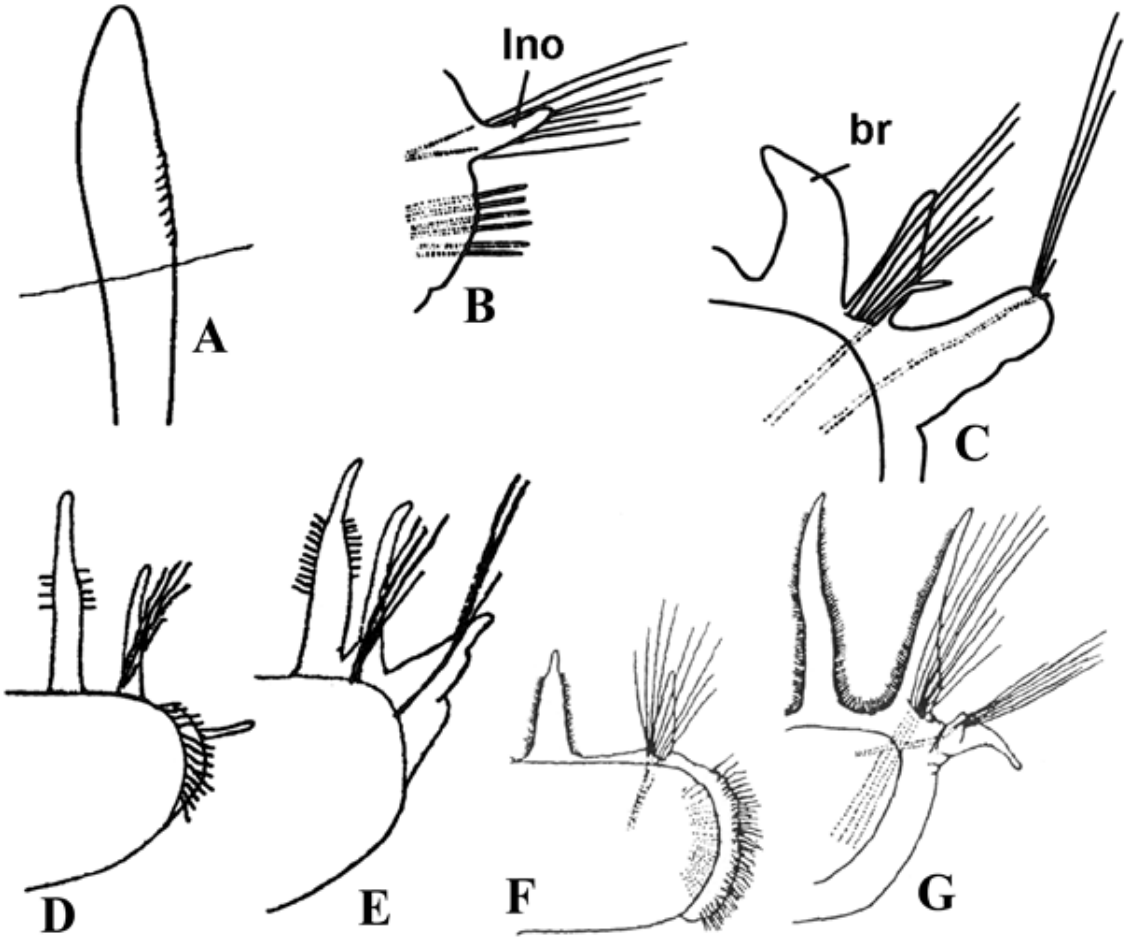


Figura 4. *Scoloplos normalis:* A) gancho neuropodal del setígero dos. *S. texana*: B) parápodo torácico 13; C) parápodo abdominal. *Leodamas johnstonei*: D) vista anterior del setígero 16; E) setígero abdominal posterior. *(L. rubra:* F) vista anterodorsal del parápodo torácico 12; G) vista anterodorsal de parápodo abdominal posterior. (br= branquia; lno= lóbulo notopodal).

5(1) Tórax con menos de 18 setígeros **6**
– Tórax con 19-22 setígeros; branquias a partir de los setígeros 12-24 .....
.....*S. armiger* (Müller, 1776) (G, C, B, P)

6(5) Tórax con 12 segmentos, branquias cónicas a partir del segmento 12, notópodos torácicos con 7 setas capilares crenuladas y 6 ganchos lisos, prostomio cónico sin papilas .....
..... *S. maranhensis* Oliveira, Cutrim, Vieira, Ferreira, Almeida & Nogueira, 2019 (G, C)
– Tórax con hasta 17 setígeros torácicos **7**

7(6) Con setas lira; tórax con 18-26 setígeros; branquias desde los setígeros 15-20; setas liradas en segmentos abdominales (Fig. 1H) ..... *S. acmeceps* Chamberlin, 1919 (G, C, B, P)
– Sin setas lira **8**

8(7) Tórax con 16-17 setígeros; branquias desde los setígeros 13-16; setas liradas ausentes .....
..... *S. capensis* (Day, 1961) (G, C, P)
– Tórax con 17 setígeros, branquias a partir del setígero 10; notópodos y neurópodos torácicos empiezan en el setígero 3 como pequeñas papilas; 1-5 espinas dentadas en todos los setígeros torácicos ..... *S. cryptospinigerus* Dean & Blake, 2015 (P)

Agradecimientos

Los autores desean expresar su más profundo agradecimiento a los Drs. Harlan Dean, Ricardo Castro y Sergio Salazar-Vallejo cuya revisión cuidadosa y atinados comentarios contribuyeron grandemente a la calidad del presente capitulo.

Referencias

Audouin JV & Milne-Edwards H 1833 Classification des Annélides, et description de celles qui habitant les côtes de France. Ann Sci Nat 30: 411–425.

Benham WB 1896 Archiannelida Polychaeta Myzostomaria. *In*: The Cambridge Natural History 2: 241–334.

Blake JA 1996 Orbiniidae. Annelida, Polychaeta (Orbiniidae to Cossuridae). *In*: JA Blake B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 3 vol. 6. Santa Barbara Mus Nat Hist 1–22.

Blake JA 2000 A new genus and species of polychaete worm (Family Orbiniidae) from methane seeps in the Gulf of Mexico, with a review of the systematics and phylogenetic interrelationships of the genera of Orbiniidae. Cah Biol Mar 41: 435–449.

Blake JA 2017 Polychaeta Orbiniidae from Antarctica, the Southern Ocean, the Abyssal Pacific Ocean, and off South America. Zootaxa 4218(1): 1–145.

Blake JA 2020 New species and records of deep-water Orbiniidae (Annelida, Polychaeta) from the Eastern Pacific continental slope, abyssal Pacific Ocean, and the South China Sea. Zootaxa 4730 (1): 1–61.

Bleidorn C 2005 Phylogenetic relationships and evolution of Orbiniidae (Annelida, Polychaeta) based on molecular data. Zool J Linn Soc 144:59-73.

Bleidorn C Kruse I Albrecht S & Bartolomeus T 2006 Mitochondrial sequence data expose the putative cosmopolitan polychaete *Scoloplos armiger* (Annelida, Orbiniidae) as a species complex. BMC Evol Biol 6: 47.

Bleidorn C Hill N Erseus C & Tiedemann R 2009 On the role of character loss in orbiniid phylogeny (Annelida): Molecules vs. morphology. Mol Phylogenet & Evol 52: 57-69.

Bleidorn C & Helm C. (2019) 7.1.4 Orbiniidae Hartman, 1942. *In*: Purschke G Böggemann M & Westheide W (eds.) Handbook of Zoology. Annelida. Vol. 1. Annelida Basal groups and Pleistoannelida, Sedentaria I. De Gruyter, Berlin: 251–269.

Castro-Alvarez R Da Rocha-Miranda V & Santos-Brasil AC 2019 Redescription of *Naineris aurantiaca* (Müller, 1858) and designation of a neotype from the Brazilian coast (Annelida: Orbiniidae). Zootaxa 4571: 125–136.

Claparède RÉ 1868 Les annelides chétopodes du Golfe de Naples. Ramboz & Schuchardt Genève. 499.

Day JH 1977 A review of the Australian and New Zealand Orbiniidae (Annelida: Polychaeta). *In*: Reish DJ & K Fauchald (eds) Essays on polychaetous annelids in memory of Dr Olga Hartman. Allan Hancock Found Univ of South Calif Los Angeles: 217–246.

Eisig J 1914 Zur Systematik, Anatomie und Morphologie der Ariciiden, nebst Beiträgen zur generellen Systematik. Mitt Zool Stat Neapel 21: 153–600.

Fauchald K 1977 The polychaete worms, definitions and keys to the orders, families, and genera. Nat Hist Mus Los Angeles County Sci Ser 28: 1–190.

Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 17: 193–284.

Fauchald K & Rouse GW 1997 Polychaete systematics: past and present. Zool Scripta 26: 71–138.

Fauchald K & Read G 2020. WoRMs (World Register of Marine Species. Base de datos Internet. (Consultado mayo 31, 2020).

Fauvel P 1923 Polychètes Errantes. Faune de France 5:1–488.

Fauvel P 1927 Polychètes Sédentaires. Addenda aux errantes, archiannélides, myzostomaires. Faune de France 16: 1–404.

Giangrande A & Petraroli A 1991 Reproduction, larval development and post-larval growth of *Naineris laevigata* (Polychaeta, Orbiniidae) in the Mediterranean Sea. Mar Biol 111: 129–137.

Glasby CJ 2000 Family Orbiniidae. *In*: PL Beesley, GJB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes and allies: the southern synthesis. Fauna of Australia vol. 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. Melbourne: CSIRO, pp 79–84.

Granados-Barba A Solís-Weiss V & Bernal-Ramírez RG (editores) 2002 Métodos de Muestreo en la Investigación Oceanográfica. Posgrado Ciencias Mar Limnol, UNAM, México. 1-448.

Grube AE 1850 Die familien der Anneliden. Arch Naturg Berlin 16(1): 249–364.

Hartman O 1942 A review of the types of polychaetous annelids at the Peabody Museum of Natural History, Yale University. Bull Bingham Oceanogr Collect 8: 1–98.

Hartman O 1957 Orbiniidae, Apistobranchidae, Paraonidae and Longosomidae. Allan Hancock Pac Exped 15: 211–393.

Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found Univ South Calif, Los Angeles. 1-812.

Hutchings PA & Murray A 1984 Taxonomy of polychaetes from the Hawkesbury River and the Southern estuaries of New South Wales, Australia. Rec. Austral Mus 3: 1–118.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 diet of worms emended: an update of Polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497-520.

Levinsen GMR 1883 Systematisk-geografisk oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Første Köbenh Vidensk Medd Dansk Natur Foren 1882: 160–251.

Malmgren AJ 1867 Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Grönlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. Ex Officina Frenckelliana Helsingfors.

Parkinson GT 1978 Aspects of feeding, burrowing, and distribution of *Haploscoloplos elongatus* (Polychaeta: Orbiniidae) at Bodega Harbor, California. Pac Sci 32(2): 149–155.

Pettibone MH 1982 Classification of Polychaeta. *In*: SP Parker (ed) Synopsis and classification of living organisms. McGraw-Hill 2: 1–43.

Purschke G 1988 Anatomy and ultrastructure of ventral pharyngeal organs and their phylogenetic importance in Polychaeta (Annelida), 5. The pharynges of the Ctenodrilidae and Orbiniidae. Zoomorphology 108: 119–135.

Purschke G 2005 Sense organs in Polychaetes (Annelida). *In*: T Bartolomeus & G Purschke (eds) Morphology, Molecules, Evolution and Phylogeny in Polychaetes and Related Taxa. Springer: 53-78

Read G & Fauchald K. (Ed.) (2019) World Polychaeta database. http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=129420 on 2019-09-06

Rice DL Bianchi TS & Roper EH 1986 Experimental studies of sediment reworking and growth of *Scoloplos* spp (Orbiniidae: Polychaeta). Mar Ecol Progr Ser 30: 9–19.

Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford University Press, Oxford 1-354.

Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scripta 26: 139–204.

Solis-Weiss V & Fauchald K 1989 Orbiniidae (Annelida: Polychaeta) from mangrove root-mats in Belize, with a revision of protoariciin genera. Proc Biol Soc Wash 102: 772–792.

Struck TH Paul C Hill N Hartmann S Hösel C Kube M Lieb B Meyer A Tiedemann R Purschke G & Bleidorn C 2011 Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. Nature 471: 95-100.

Taylor JL 1984 Family Orbiniidae Hartman, 1942. *In*: JM Uebelacker & PG Johnson (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor and Assoc Inc Mobile Alabama. Vol 5: 1–38.

Verger-Bocquet M 1992 Polychaeta: sensory structures. *In* FW Harrison (Ed.) Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 7 Annelida. Wiley-Liss., New York: 181–196.

Zhadan A, Stupnikova A & Neretina T 2015 Orbiniidae (Annelida: Errantia) from Lizard island, Great Barrier Reef, Australia, with notes on orbiniid phylogeny. Zootaxa 4019 (1): 773-801.

39. Oweniidae Rioja, 1917

Tulio F. Villalobos-Guerrero[1,2]

[1]El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
[2]Universidad de Kagoshima, Japón
tulio1786@msn.com

Introducción

Oweniidae es una familia de anélidos marinos tubícolas con cuerpo alargado, frágil, y con segmentación muy poco evidente; apenas puede percibirse por la presencia de los fascículos setales (Figs. 1A–B). La región anterior es de organización sencilla, sin proyecciones tentaculares (*Myriochele* Malmgren, 1867 y *Galathowenia* Kirkegaard, 1959), aunque también puede desarrollar apéndices cefálicos alargados, tales como corona de tentáculos (*Owenia* delle Chiaje, 1844; Figs. 2A–B) o dos palpos (*Myriowenia* Hartman, 1960). La longitud de las especies es variable (10–100 mm), aunque la mayoría miden 20–30 mm, presentan 15–60 segmentos, y tienen una longevidad de hasta cuatro años (Villalobos-Guerrero 2009, Capa *et al.* 2019). Los owénidos suelen ser más conocidos por su inusual larva mitraria (Figs. 2D–E) de vida larga —puede mantenerse en la columna de agua hasta cuatro semanas (Pettibone 1982)—, que por su estado adulto.

Oweniidae tiene una distribución marina geográfica y batimétrica mundial. Habitan en superficies arenosas y lodosas con grava y conchas, desde zonas intermareales hasta 8,300 m de profundidad (Kirkegaard 1956, Fauchald 1972), aunque son más comunes en las áreas someras. Construyen tubos muy característicos que pueden alcanzar hasta los 20–30 cm de longitud (*e. g., Owenia fusiformis* delle Chiaje, 1844). Están formados por una matriz mucosa con partículas entrelazadas de arena, espículas de esponjas, fragmentos de conchas (Fig. 1C), o testas de foraminíferos (Blake 2000); aunque la dimensión y el tipo de material utilizado depende de la profundidad (Hartman & Fauchald 1971) y los constituyentes del sustrato circundante (Milligan 1984). Los owénidos pueden extender y mover sus tubos, por lo que no son totalmente sésiles, sino discretamente móviles (Jumars *et al.* 2015). En la práctica, la extracción del gusano del tubo suele ser difícil siendo indispensable su remoción cuidadosa para la examinación morfológica.

Los owénidos son depositívoros, es decir, se alimentan de la materia orgánica que se encuentra en el sedimento, aunque aquellos con apéndices cefálicos también se alimentan del material en suspensión. Para alimentarse extienden la región anterior fuera de los tubos y capturan partículas del sedimento dejando marcas circulares regulares alrededor del tubo, o bien pueden capturar la materia directamente de la columna de agua (Jumars *et al.* 2015). No obstante, los mecanismos de alimentación de los owénidos han sido apenas estudiados para unas cuantas especies. Los estudios de reproducción en owénidos son escasos. Tienen sexos separados con estrategias reproductivas iteróparas; los gametos son liberados a la columna de agua en donde ocurre la fertilización. Sin embargo, también se ha documentado la reproducción asexual mediante arquitomía en algunas pocas especies, el cuerpo del gusano simplemente se divide en dos partes, cada una regenerando las regiones faltantes (Blake 2000).

En años recientes, el conocimiento de la diversidad y taxonomía de Oweniidae ha alcanzado un incremento considerable. Los esfuerzos de compilación de los aspectos biológicos, morfológicos y sistemáticos de la familia, ya sea para regiones particulares (*e. g.*, Blake 2000, Jirkov 2001, Villalobos-Guerrero 2009) o en general (*e. g.*, Hutchings 2000, Rouse 2001, Capa *et al.* 2019, Jumars *et al.* 2015), así lo demuestran. Los estudios se han dirigido principalmente a las especies de *Owenia* (Koh & Bhaud 2001, 2003, Koh *et al.* 2003, Ford & Hutchings 2005), luego a *Myriochele* y *Galathowenia*

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

(Parapar 2001, 2003a, c), y por último a *Myriowenia* (Capa *et al.* 2012).

La especie que ha llamado más la atención entre los investigadores es, sin duda, *Owenia fusiformis*. Esta especie ha sido ampliamente estudiada en cuanto a su anatomía (Gilson 1894a,b, 1895, 1896, 1897, 1898, Thomassin & Picard 1972, Gardiner 1978, Meyer & Bartolomaeus 1996), al desarrollo ontogenético y reproducción (Watson 1901, Wilson 1932, Oliver 1984, Gentil *et al.* 1990), y a la estructura y desarrollo neural (McIntosh 1917, Bubko & Minichev 1972, Helm *et al.* 2016, Beckers *et al.* 2019), al grado de ser considerada como especie idónea para estudiar las características ancestrales del sistema nervioso de los anélidos.

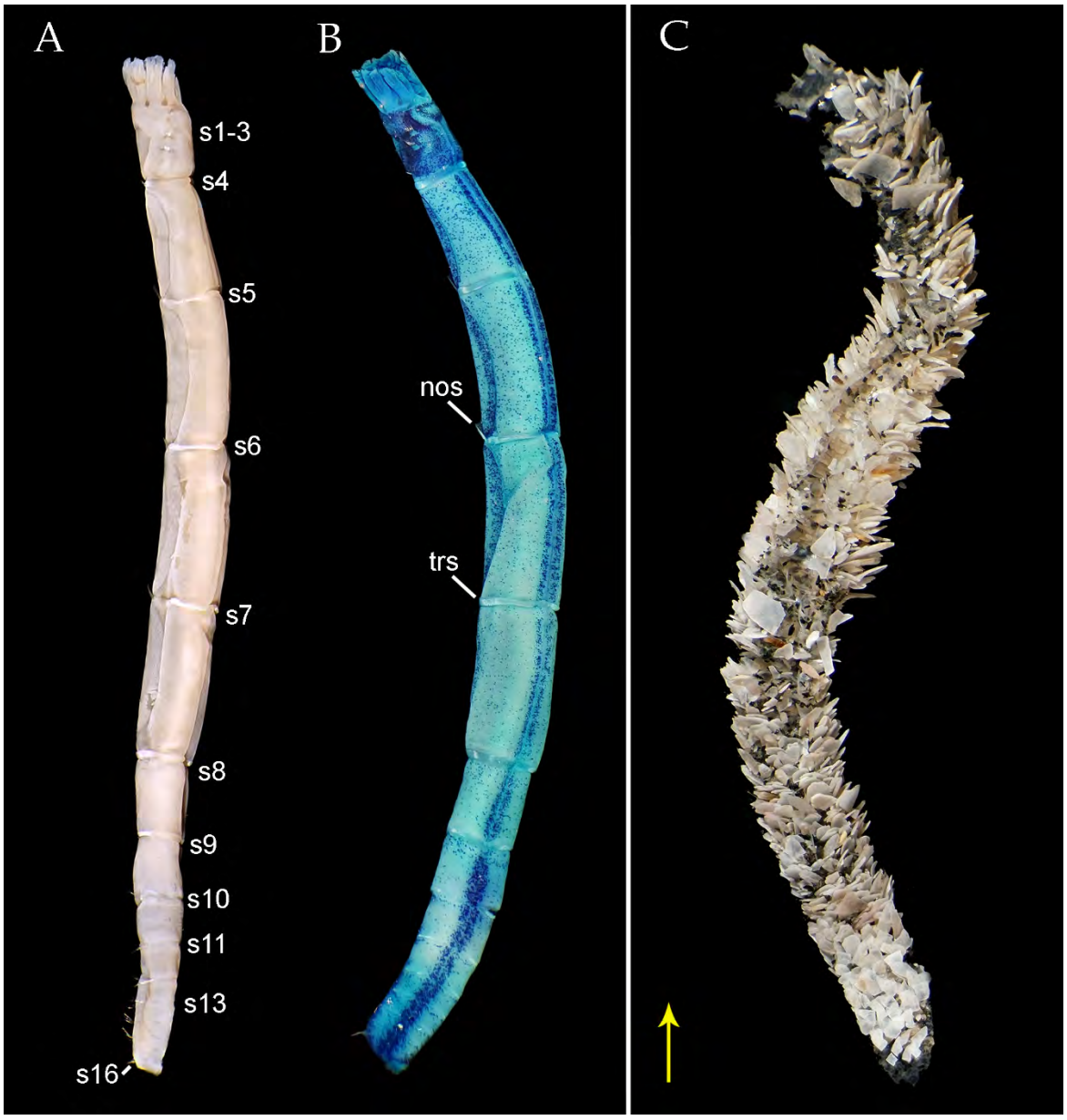


Figura 1. Tubo y características morfológicas del cuerpo de Oweniidae. Cuerpo en vista lateral, A) no teñido y B) teñido con azul de metileno. Notar el cambio gradual en el tamaño de los segmentos abdominales hacia la región posterior, y el marcado patrón de tinción en el tórax y abdomen, a lo largo del borde del cordón nervioso ventral. C) Tubo construido con arena y fragmentos de conchas. Flecha amarilla indica dirección del extremo anterior del tubo. Abreviaturas: nos, notosetas; s#, número de setígero; trs, torus.

Además, se conocen sus mecanismos de alimentación (Dales 1957), así como algunos aspectos fisiológicos (Dales 1958) y de comportamiento (Nowell *et al.* 1989, Noffke *et al.* 2009). La mayoría de estos estudios se realizaron en el entendido de que *O. fusiformis*, descrita de Nápoles (mar Mediterráneo), constituía una especie cosmopolita, como así lo establecieron las autoridades en sistemática de poliquetos en su momento (*e. g.*, Ehlers 1901, McIntosh 1915, Fauvel 1923, Hartman 1944); sin embargo, su aparente amplia distribución ha sido rechazada con la aparición de estudios taxonómicos de la especie en los últimos años (ver a continuación).

Análisis detallados de la morfología de las estructuras blandas y setas en *Owenia* han demostrado que existen diferencias morfológicas entre poblaciones de regiones distantes, o incluso adyacentes, y proponen nuevos criterios para diferenciarlas (Caullery 1944, Hartman 1955, Thomassin & Picard 1972, Blake 2000). Posteriormente se estableció que *O. fusiformis* constituye un complejo de especies morfológicamente diferenciables, y la distribución de la especie nominal está restringida al mar Mediterráneo (Koh & Bhaud 2001, 2003, Koh *et al.* 2003). Esto ha desencadenado el descubrimiento de nuevas especies en *Owenia* para diferentes regiones del mundo. Por ejemplo: *Owenia gomsoni* Koh & Bhaud, 2001 (Corea del Sur), *O. borealis* Koh, Bhaud & Jirkov, 2003 (Islandia), *O. petersenae* Koh & Bhaud, 2003 (Nueva Zelanda), *O. polaris* Koh, Bhaud & Jirkov, 2003 (Noruega), *O. australis*, *O. bassensis* y *O. mirrawa* Ford & Hutchings, 2005, *O. dichotoma* y *O. picta* Parapar & Moreira, 2015 (Australia), *O. persica* Martin, Koh, Bhaud, Dutrieux & Gil, 2006 (Irán), *O. caissara* Silva & Lana, 2017 (Brasil) y *O. vieitezi* Díaz-Díaz, Parapar & Moreira, 2018 (Venezuela). Existen especies en sinonimia con *O. fusiformis* que deben ser evaluadas a detalle utilizando el material tipo disponible, así como topotipos. Es muy probable que correspondan a especies válidas, incluyendo aquellas especies originalmente descritas de América.

Sistemática

Delle Chiaje (1844) describió el primer género y especie de owénido, *Owenia fusiformis*. *Owenia* fue propuesto en honor al ilustre zoólogo y paleontólogo británico Richard Owen; mientras que el epíteto específico hace referencia a la forma ahusada ("fusiforme") del tubo del gusano. Pareciera que el nombre *Owenia* fue popular durante el siglo XIX debido a que otros cuatro géneros homónimos fueron propuestos más tarde en moluscos (*Owenia* Prosch, 1847), ctenóforos (*Owenia* Kölliker, 1853), aves (*Owenia* Gray, 1855) y mamíferos (*Owenia* de Vis, 1888), aunque el nombre de delle Chiaje prevalece ante los demás por ser el más antiguo (ICZN 1999, art. 23.4).

Grube (1846) estableció *Ammochares* (del griego *ἄμμος* arena, *χαίρω* gozo) para una sola especie, *A. ottonis*. El nombre del género fue utilizado por Malmgren (1867) para establecer la familia Ammocharidae. Claparède (1868) señaló que *Ammochares ottonis* y *Owenia fusiformis*, ambas descritas del mar Mediterráneo, son la misma especie; por tanto, *Ammochares* devino sinónimo menor de *Owenia*. Más tarde, Rioja (1917) propuso Oweniidae como nombre de reemplazo para la familia por la prioridad de *Owenia* sobre *Ammochares*. Este cambio nomenclatural por Rioja era innecesario ya que el nombre de la familia no se ve afectado por la sinonimia de su género tipo (ICZN 1999, art. 40.1), siendo entonces Ammocharidae un nombre adecuado para la familia; sin embargo, Oweniidae es aquí considerado *nomen protectum* por su uso prevaleciente (ICZN 1999, Art. 40.2), mientras que Ammocharidae es calificado *nomen oblitum*.

Las relaciones filogenéticas de los owénidos con otros poliquetos han sido debatidas con puntos de vista contrastantes utilizando datos morfológicos y/o moleculares, al grado que aún no existe consenso sobre su consideración como miembros de un linaje basal o derivado dentro de los anélidos (Capa *et al.* 2012). Por ejemplo, se ha relacionado a Oweniidae con una amplia diversidad de grupos desde mediados de los 1990s en los análisis filogenéticos, tales como Protodriliformia (Rouse 1999, 2000, Parry *et al.* 2016), Apistobranchidae (Struck *et al.* 2008, Struck 2011), Chaetopteridae (Colgan *et al.* 2006, Zrzavý *et al.* 2009, Struck 2011), Siboglinidae (Rouse & Fauchald 1997, Struck *et al.* 2007, Zrzavý *et al.* 2009), otros sabelimorfos (Halanych & Janosik 2006), y más recientemente con Magelonidae (Capa *et al.* 2012, Weigert *et al.* 2014, Struck 2019, Weigert & Bleidorn 2016, Helm *et al.* 2018), o incluso con Mollusca (Rousset *et al.* 2007) y Nemertea (Weigert *et al.* 2016).

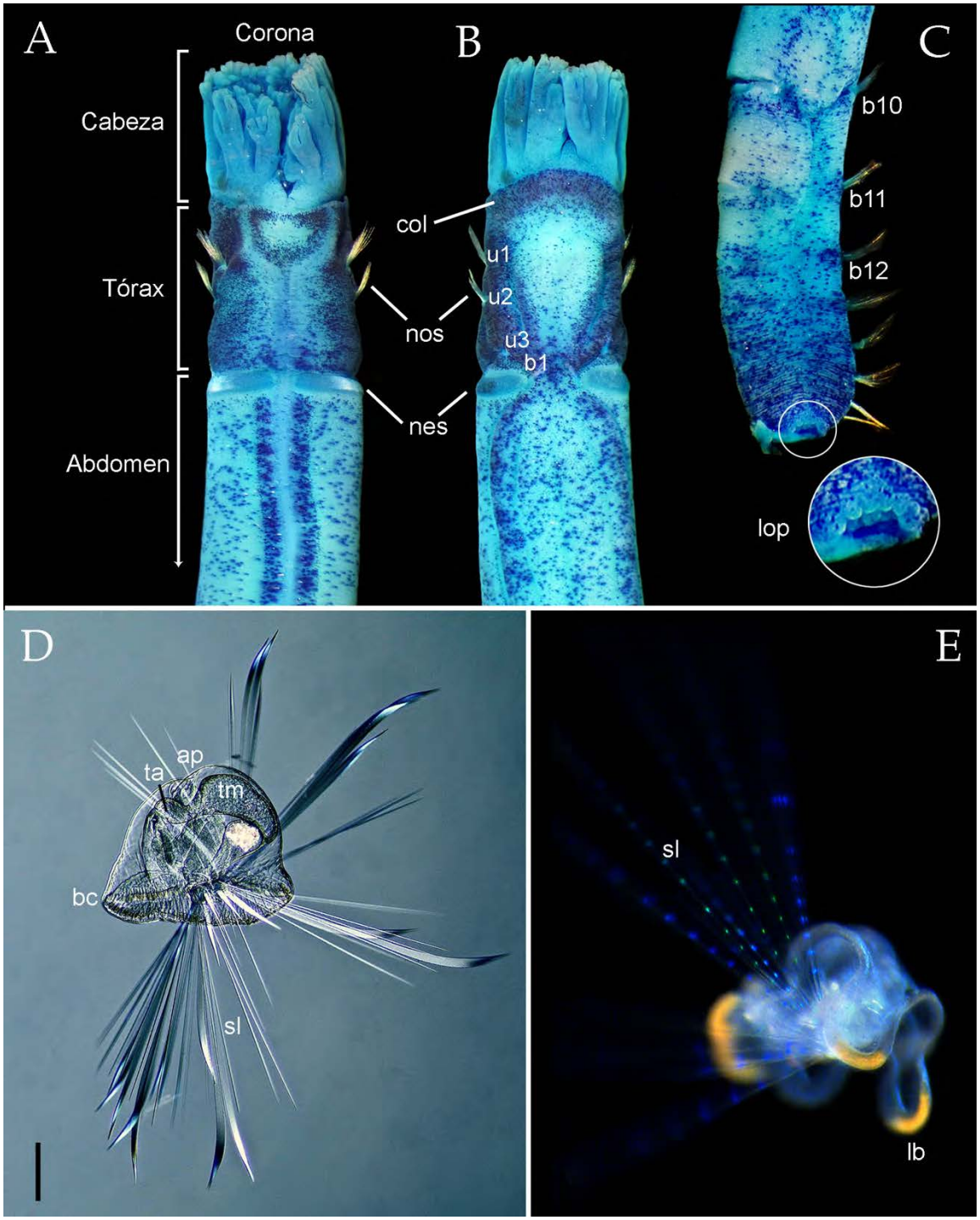


Figura 2. Características morfológicas de la región anterior y pigidio de un adulto y larvas de Oweniidae. A) Adulto teñido con azul de metileno, región anterior, vista ventral; B) mismo, vista dorsal; C) mismo, pigidio con acercamiento de la región anal, vista lateral; D) larva de *Myriochele* sp. tomada en microscopio de contraste de interferencia diferencial; E) larvas de *Owenia* sp. mostrando la coloración en vida (nótese los márgenes amarillentos de los lóbulos). Abreviaturas: ap, órgano apical; bc, banda multiciliar; b#, número de setígero birrámeo; lb, lóbulo; lop, lóbulos pigidiales; nes, neurosetas; nos, notosetas; sl, setas larvales; ss, saco setal; u#, número de setígero unirrámeo; ta, tubo digestivo anterior; tm, tubo digestivo medio. Escala: 100 µm. D) Original de Rafael Martín-Ledo (©R. Martin-Ledo) y E) Jackie Sones (©Jackie Sones).

La presencia de un cordón intraepidérmico (Liwanow & Porfirjewa 1967, Bubko & Minichev 1972), la posesión de células epidérmicas monociliadas (Gardiner 1978), y el tipo particular de larva (mitraria) con estructuras similares a los deuterostomados (Smith *et al.* 1987, Smart & Von Dassow 2009) pueden ser indicativos de la posición basal de los owénidos dentro de los anélidos (Rieger 1986, Smith *et al*. 1987, Westheide 1997). Dicha posición de Oweniidae ha sido respaldada utilizando datos moleculares o tecnologías transcriptómicas (Struck *et al.* 2008, Weigert *et al*. 2014, Struck 2015). Así, Oweniidae se ha establecido junto con Magelonidae como el grupo hermano más primitivo entre los anélidos; de hecho, el nombre de Palaeoannelida ha sido propuesto para el taxon que comprende ambas familias (Weigert & Bleidorn 2016). No se debe descartar que Oweniidae, por el contrario, se ha sugerido como un grupo estrechamente relacionado con Siboglinidae por compartir un sistema nervioso intraepidérmico (Liwanow & Porfirjewa 1967, Rouse & Fauchald 1997), inclusive también existe evidencia combinada de datos morfológicos y moleculares (Rousset *et al.* 2004, Zrzavý *et al.* 2009), o solamente genéticos (Eeckhaut *et al.* 2000, Struck *et al.* 2007), que propone a los owénidos como un grupo derivado dentro de los anélidos.

Los owénidos tienen varias características inusuales que sustentan su monofilia; además del cordón intraepidérmico y las células epidérmicas monociliadas, también son particulares los parches neuropodales con ganchos bifurcados y densamente agrupados, y los segmentos medios muy alargados con longitud desigual (Sene-Silva 2002, Capa *et al.* 2012, 2019). Sene-Silva (2002) realizó un análisis filogenético de Oweniidae basado en datos morfológicos de 14 especies. La monofilia de *Owenia*, *Myriowenia* y *Myrioglobula* fue establecida, mientras que *Myriochele* y *Galathowenia* resultaron parafiléticos. Diez años más tarde, Capa *et al*. (2012) llevaron a cabo una filogenia basada en la morfología de los cinco géneros y 18 especies, reconsiderando los caracteres homólogos, refinando la terminología, e incluyendo nuevos caracteres. *Owenia* y *Myriowenia* fueron confirmados como géneros monofiléticos, y también se estableció la monofilia de *Galathowenia*; además *Myrioglobula* fue reconocido como sinónimo menor de *Myriochele* por la presencia de las setas aciculares y la forma de la cabeza. Las especies descritas de *Myrioglobula* fueron entonces transferidas a *Myriochele*, aunque existe un problema de homonimia secundaria entre *Myriochele antarctica* (Hartman, 1967) (antes en *Myrioglobula*) y *Myriochele antarctica* Cantone & Di Pietro, 2001; esta última especie requiere de un nuevo nombre de reemplazo.

A pesar de que Oweniidae es una familia con relativamente pocas especies y que son muy abundantes en algunos lugares, carece de una revisión. Tampoco se han elaborado revisiones a nivel de género, incluso cuando *Myriowenia* presenta tan sólo un par de especies nominales. Es indispensable examinar todas las especies disponibles de la familia para entender con precisión las relaciones filogenéticas entre los géneros y especies, su taxonomía y variabilidad morfológica, la cual ha sido escasamente estudiada. Los trabajos taxonómicos de Oweniidae han seguido más bien tres tendencias, en ocasiones mutuamente incluyentes:

1) Estudios faunísticos para regiones concretas, incluyendo ocasionalmente especies nuevas: Pacífico de Rusia (Uschakov 1955), Antártida (Blake 1984, Parapar 2001), norte del Golfo de México (Milligan 1984), Ártico (Nielsen & Holthe 1985), Japón (Imajima & Morita 1987), California (Blake 2000), Islandia (Parapar 2003a, 2006), Atlántico norte (Koh *et al.* 2003), Australia (Ford & Hutchings 2005, Capa *et al.* 2012, Parapar & Moreira 2015), y Golfo Pérsico (Martin *et al.* 2006), entre otros;

2) Estudios morfológicos de especies con supuesta amplia distribución, particularmente los complejos '*O. fusiformis*' (Koh & Bhaud 2001, 2003) y '*Myriochele heeri*' (Parapar 2006), los cuales han demostrado que las especies nominales presentan una distribución geográfica restringida al mar Mediterráneo en el caso de la primera, y los mares del Ártico para la segunda;

3) Evaluaciones de conjuntos de caracteres diagnósticos (Koh & Bhaud 2001, 2003, Sene-Silva 2002, Capa *et al.* 2012).

En Oweniidae se han propuesto 75 especies y 11 géneros: *Ammochares* Grube, 1846, *Boguea* Hartman, 1945, *Clymenia* Örsted, 1844, *Galathowenia* Kirkegaard, 1959, *Mitraria* Müller, 1851, *Myriochele* Malmgren, 1867, *Myrioglobula*

Hartman, 1967, *Myriowenia* Hartman, 1960, *Ops* Carrington, 1865, *Owenia* delle Chiaje, 1844, y *Psammocollus* Grube, 1866. No obstante, la familia contiene actualmente 55 especies válidas y sólo cuatro géneros válidos: *Galathowenia* (15 especies), *Myriochele* (19 especies), *Myriowenia* (dos especies), y *Owenia* (19 especies). Para este último género, es probable que la mayoría de las especies

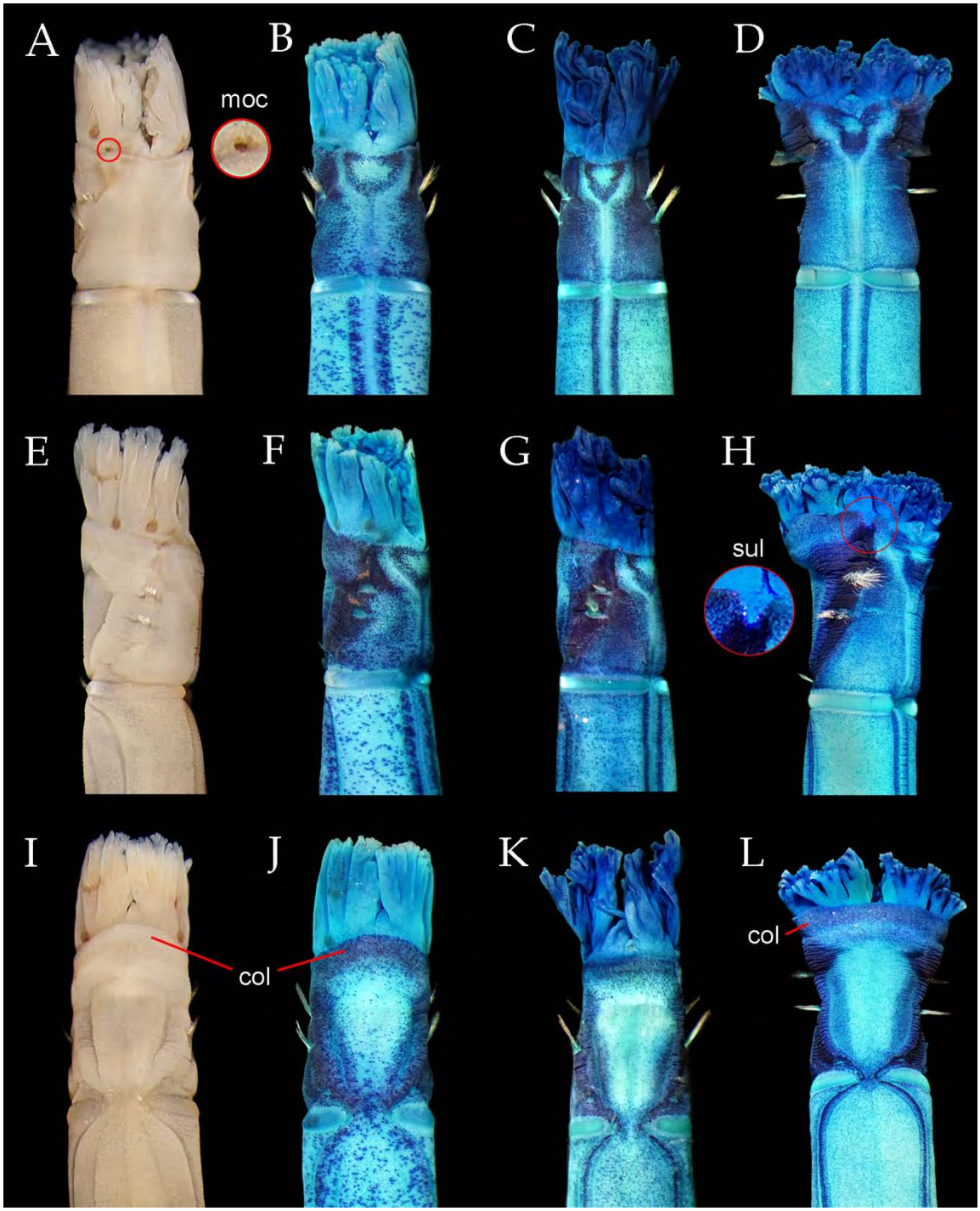


Figura 3. Morfología de la región anterior de diferentes ejemplares de *Owenia* sin teñir y teñidos con azul de metileno. A–B, E–F, I–J), *Owenia* sp. Sinaloa (Golfo de California, México); C, G, K), *Owenia* sp. Veracruz (Golfo de México); D, H, L), *Owenia* sp. Ensenada, Baja California (Pacífico mexicano). A–D), vista ventral; E–H), vista lateral (flanco derecho); I–L, vista dorsal. Abreviaturas: moc, mancha ocular; sul, surco lateral; col, collarín.

actualmente ocultas en el nombre *O. fusiformis* sean válidas, aunque el análisis morfológico de los ejemplares tipo es indispensable para restablecerlas. El número de especies válidas descritas de owénidos en el mundo sugiere un incremento exponencial del descubrimiento de nuevas especies; de hecho, esta tendencia es debida a que poco más de 25 especies fueron descritas en casi todos los géneros (excepto *Myriowenia*) durante los últimos 20 años.

En América se han descrito 23 especies repartidas en seis géneros: *Ammochares* (seis especies), *Mitraria* (tres especies), *Galathowenia* (dos especies), *Myriochele* (cinco especies), *Myriowenia* (dos especies), y *Owenia* (cinco especies); sin embargo, sólo 15 especies son válidas en los últimos cuatro géneros, y de ellas, 11 son reconocidas para América tropical. Una breve reseña del estatus y distribución de los géneros y especies en esta última región se explica a continuación.

Con respecto a los géneros actualmente inválidos, en *Ammochares* fue descrita una sola especie para América tropical: *Ammochares aedificator* Andrews, 1891. Actualmente es considerada como sinónima de *O. fusiformis*. Ambas presentan diferencias obvias; sin embargo, la información es escasa al compararla con otras especies cercanas. *Mitraria* es un género originalmente propuesto para unas larvas que Müller (1851) sugirió cercanas a anélidos, moluscos o briozoarios, pero que no logró clasificarlas debido a su extraña morfología. Más tarde se demostró que estas "mitrarias" corresponden a larvas de owénidos, término que se sigue utilizando hasta la fecha en la planctología. El género es actualmente inválido, aunque sí es un nombre disponible de acuerdo con el ICZN. Tres especies de *Mitraria* fueron descritas del Gran Caribe por Häcker (1898): *Mitraria intermedia*, *M. muelleri* y *M. pennata*, aunque nadie las ha vinculado con una forma adulta. Su morfología sugiere que corresponden, por lo menos, a una especie de *Myriochele* y una de *Owenia*.

Con respecto a los géneros actualmente válidos, *Galathowenia* está representado por tres especies válidas: *Galathowenia piltzi* Blake, 2000 en el Pacífico sudcaliforniano, *G. pygidialis* (Hartman, 1960) en el Pacífico oriental, y *Galathowenia kirkegaardi* de León-González & Sánchez-Hernández, 2012 en el Golfo de México. *Myriochele* está representado también por tres especies: *Myriochele gracilis* Hartman, 1955, *M. olgae* Blake, 2000 y *M. striolata* Blake, 2000, todas distribuidas en el Pacífico sudcaliforniano. *Myriowenia* está representado en América por las únicas dos especies descritas en el género: *Myriowenia californiensis* Hartman, 1960 y *M. gosnoldi* Hartman, 1965; anteriormente, se consideraba que *Myriowenia* tenía una distribución exclusiva para América; sin embargo, Capa *et al.* (2012) documentaron su presencia en Australia. Finalmente, *Owenia* consiste de tres especies válidas: *Owenia caudisetosa* Hartmann-Schröder, 1959 y *O. collaris* Hartman, 1955 del Pacífico oriental tropical; mientras que *O. vieitezi* Díaz-Díaz, Parapar & Moreira, 2020 del Gran Caribe.

En las costas de México, los estudios de owénidos siguen siendo muy escasos; de hecho, el estudio que dio a conocer la primera especie descrita del país es bastante reciente (de León-González y Sánchez-Hernández 2012) considerando la historia taxonómica de los owénidos. Entre los trabajos regionales más destacados referentes a los registros de la familia en zonas aledañas a los litorales mexicanos se encuentran los estudios de Hartman (1969) y Blake (2000) para California, y Milligan (1984) para el norte del Golfo de México. Dichas contribuciones han sido indispensables para identificar la morfología de las especies en el país; sin embargo es necesario aumentar el conocimiento de la fauna de owénidos en México para tener un estimado aproximado de su diversidad y para esclarecer problemas de especies cuestionables e indescritas.

Morfología

Un resumen completo sobre el conocimiento del estado actual de la morfología externa e interna de los owénidos está disponible en Capa *et al.* (2019). Esta sección está basada mayormente en dicho trabajo, así como en Villalobos-Guerrero (2009), a menos que se indique lo contrario.

El cuerpo de los owénidos es generalmente alargado, rígido, cilíndrico, y ahusado posteriormente, aunque pueden presentarse algunas variaciones. Por ejemplo, las especies de *Myriochele* se ahúsan hacia ambos extremos del cuerpo, aquellas en *Owenia* son generalmente más

robustas, mientras que las especies de *Galathowenia* y *Myriowenia* son largas y delgadas. El cuerpo puede dividirse en tres regiones: cefálica (área bucal), torácica (unirrámea) y abdominal (birrámea) (Figs. 1A–B).

La cabeza está compuesta por la fusión del prostomio y peristomio. El prostomio es rudimentario y está fusionado con el peristomio. Ambos son bastante variables dentro del grupo y hasta el momento no se han desarrollado estudios detallados que delimiten las dos estructuras confiablemente (Rouse 2001). La cabeza puede ser una estructura simple (sin apéndices), truncada (*Galathowenia*) o redondeada (*Myriochele*) con un surco ubicado en posición ventral; o bien, puede ser una estructura compuesta, redondeada con un par de palpos acanalados (*Myriowenia*), o truncada con numerosos lóbulos que forman una corona tentacular (*Owenia*, Figs. 2A–B, 3). La corona tentacular puede ser corta (Figs. 3D, H, L) o larga (Figs. 3C, G, K), puede tener pocas (Figs. 3C, G, K) o numerosas (Figs. 3D, H, L) dicotomías que surgen del tronco principal de cada tentáculo, y en ocasiones la pigmentación es muy llamativa (Figs. 3A, E, I). Recientemente se confirmó que los apéndices cefálicos de *Myriowenia* y *Owenia* son estructuras homólogas (palpos) por los patrones de inervación, similares a los palpos de magelónidos y quetoptéridos, aunque en *Galathowenia* y *Myriochele* se redujeron por completo (Beckers *et al.* 2019). Presentan un par de manchas oculares ventrolaterales en la base de la cabeza (Fig. 3A), aunque en ocasiones carecen de ellas. El área bucal es terminal o dirigida ventralmente, similar a un ojal, con labios cortos (*Myriochele* Figs. 5G–L, y *Myriowenia* Figs. 5M–O, Q–R); o puede ser una hendidura pronunciada con labios grandes (Figs. 5A–C). No se han descrito órganos nucales ni laterales.

Los segmentos están poco definidos externamente, notándose sólo por la presencia de las setas (Figs. 1A–B). La región cefálica y el tórax están separados por un cinturón circular que consiste en un surco pronunciado que en ocasiones puede tener una proyección que se asemeja a un collarín (Figs. 2B, 3I–J, L). Este no debe confundirse con el surco cefálico que es un pliegue epitelial que se forma al contraerse la cabeza en los primeros segmentos (Fig. 5K), o con el surco transversal de quiebre que es cinturón circular entre la cabeza y el setígero 1 en *Myriowenia* (Figs. 5M–N, Q) o entre el setígero 1 y 2 en *Galathowenia* (Fig. 5A), aparentemente relacionado con la reproducción asexual (*sensu* Capa *et al.* 2019).

La región torácica de los owénidos consiste típicamente de tres setígeros unirrámeos y continuos de tamaño variable. Siguiendo una fórmula que considera la composición parapodal de los primeros tres setígeros del cuerpo tendríamos U+U+U (Fig. 2B); es decir, que todos son unirrámeos. Sin embargo, en ocasiones *Myriochele* presenta sólo uno (U+B+B) o dos (U+U+B; Fig. 5I) de setígeros unirrámeos, raramente discontinuos como en la especie antártica *M. robusta* Parapar, 2003 (U+B+U), y *Galathowenia* en ocasiones presenta dos (U+U+B). Anteriormente, *Myrioglobula* era considerado válido por presentar un sólo setígero unirrámeo (U+B+B) (Sene-Silva 2002); sin embargo, este carácter fue considerado poco informativo para mantener la validez del género (Capa *et al.* 2012).

La región abdominal presenta setígeros birrámeos. Los segmentos son desiguales en longitud, aquellos de la zona media son marcadamente más largos y hacia la región posterior van reduciéndose drásticamente (Figs. 1A–B). Los parápodos están reducidos, carecen de cirros, branquias, y papilas epiteliales. La región posterior del cuerpo está compuesta por segmentos aglomerados (Fig. 2C). El pigidio puede ser un círculo simple, papilado (Fig. 2C), o con dos o más lóbulos. Típicamente es simple en *Myriowenia*, simple o bilobulado en *Myriochele*, bilobulado o multilobulado en *Galathowenia* (Figs. 5D–E), multipapilado o puntiagudo en *Owenia* (Fig. 2C). Aquellos cirros delgados y alargados descritos en *Myriowenia gosnoldi* son probablemente artefactos de procesos regenerativos (Fig. 5P). El pigidio suele perderse con frecuencia por su naturaleza frágil.

Las notosetas surgen directamente de la pared corporal y son sólo del tipo capilar en todos los géneros; aunque *Myriochele* también presenta setas aciculares en algunos segmentos, las cuales son cortas y lisas, y se adelgazan abruptamente. Las setas capilares son notoriamente más largas, con adelgazamiento gradual, y presentan escamas imbricadas que recubren la superficie de la región media.

Las neurosetas han tomado relevancia en la taxonomía de los owénidos en los últimos años.

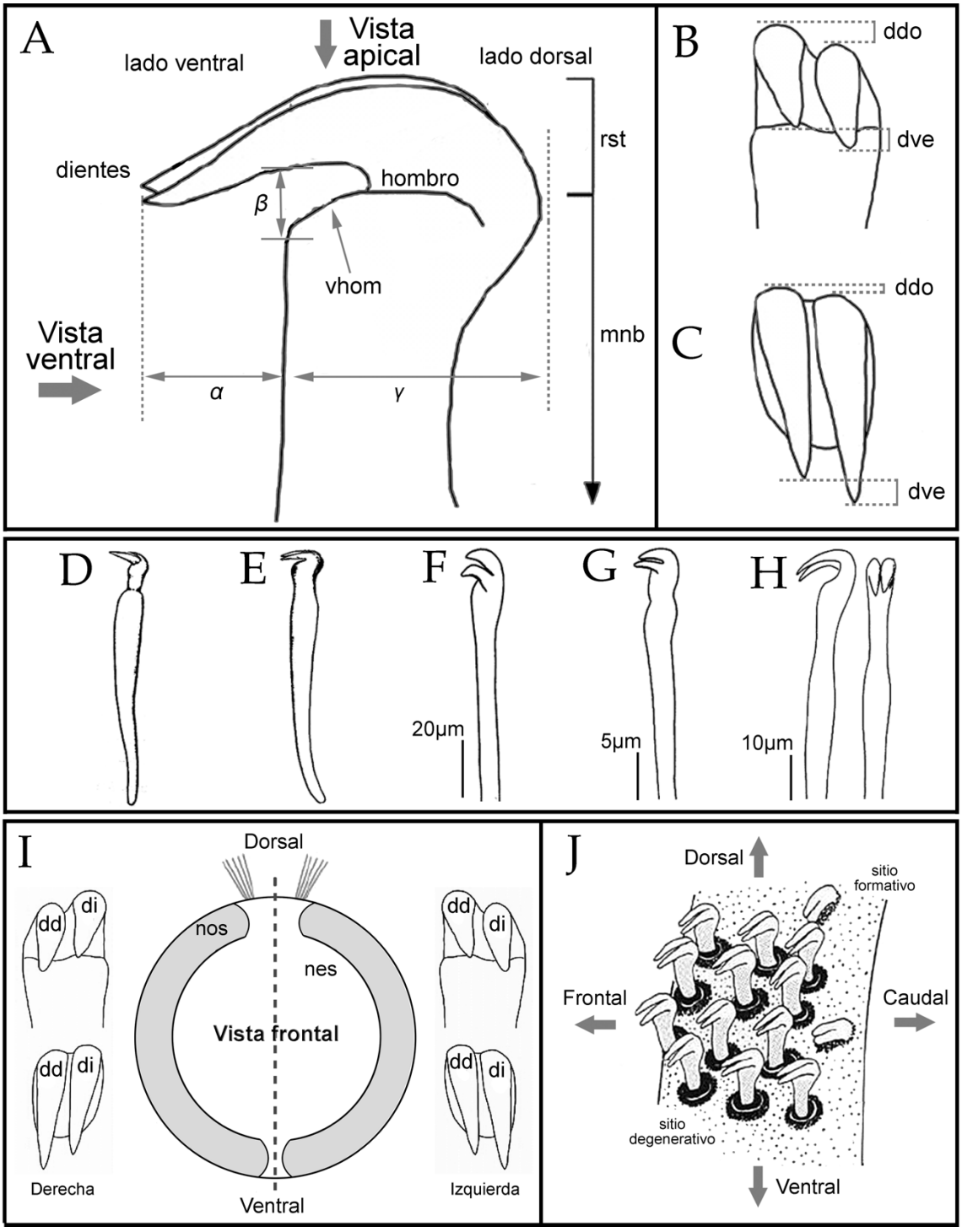


Figura 4. Características morfológicas de los ganchos como elementos independientes y en los tori de Oweniidae. Regionalización del extremo anterior del gancho en A) vista lateral, B) ventral, y C) dorsal. Diferentes tipos de ganchos en vistal lateral: D) *Myriowenia gosnoldi*; E) *Galathowenia pygidialis*; F) *Galathowenia piltzi*; G) *Myriochele olgae*; H) *Owenia johnsoni*; I) Corte transversal de un setígero; J) formación de ganchos y crecimiento del torus. Abreviaturas: dd, diente derecho; di, diente izquierdo; ddo, desplazamiento dorsal del diente; dve, desplazamiento ventral del diente; mnb, manubrio; rst, rostro; vhom, margen ventral del hombro del gancho; Modificados de A–C), I–J) Koh y Bhaud (2003), D) Hartman (1965), E–H) Blake (2000).

Están conformadas por cientos de uncinos con dos dientes distales (capitum) y un manubrio largo subdistalmente doblado (Figs. 4A–C, E–H), aunque en ocasiones es totalmente recto (*Myriowenia*; Fig. 4D). Los uncinos forman parches transversales, o tori, generalmente largos en la región anterior del cuerpo, que se acortan gradualmente hacia la región posterior. Cada torus puede contener desde algunas decenas (*Myriowenia*) hasta alrededor de 7,600 uncinos (*Owenia*), resultando entre 150,000 y 450,000 uncinos en un sólo individuo. Estos ganchos son utilizados por los owénidos para fijarse a la pared interna del tubo, lo que explica la dificultad de su extracción. Los dientes al compararse uno contra el otro pueden presentar desplazamientos horizontales, verticales u oblicuos. Por ejemplo, al encontrarse los dientes justo uno al costado del otro, tienen un arreglo horizontal (algunos *Owenia*); si están uno por encima del otro, tienen arreglo vertical (*Myriowenia* y *Myriochele*, Figs. 4B–C, H); o si uno está ligeramente más desplazado que el otro, tienen arreglo oblicuo (algunos *Owenia* y *Galathowenia*) (Fig. 4E). También suelen mostrar desplazamientos ventrales y dorsales (Fig. 4C), o estar bien alineados uno contra el otro; asimismo, los dientes pueden presentar un tamaño similar (Figs. 4A, E), o el distal puede ser notoriamente más reducido que el proximal (*Myriowenia*, Fig. 4D).

Por mucho tiempo los caracteres utilizados para identificar géneros y especies en Oweniidae fueron macroscópicos; sin embargo, desde el surgimiento de las primeras imágenes tridimensionales de alta resolución tomadas con un microscopio electrónico de barrido (MEB) (*e. g.*, Thomassin & Picard 1972, Nielsen & Holthe 1985, Meyer & Bartolomaeus 1996), ha ocurrido un incremento considerable en el estudio de la microestructuras de los owénidos, particularmente en la forma y arreglo de los uncinos y su par de dientes distales. Sin duda, esto ha permitido detectar nuevos caracteres taxonómicos, los cuáles, han ayudado a reforzar las diferencias entre los géneros, así como a distinguir especies morfológicamente cercanas. Por ejemplo, los estudios detallados de la morfología de las setas en *Owenia* (Koh & Bhaud 2003, Koh *et al.* 2003, Ford & Hutchings 2005) han permitido separar el complejo de especies *O. fusiformis*, logrando describir nuevas especies o restablecer nombres que fueron puestos en sinonimia.

Cada vez es más frecuente encontrar un MEB en los centros de investigación latinoamericanos; sin embargo, carece de practicidad cuando no se tiene el presupuesto, tiempo, o la disponibilidad de esta herramienta. Otro método alternativo más accesible y de mayor rapidez para reconocer estructuras es la tinción de los organismos con verde de metilo o azul de metileno. La tinción revela distintos patrones y marcas en varias partes del cuerpo (Figs. 1B, 2A–C, 3B–D, F–H, J–L), y la presencia/ausencia de estos patrones es diagnóstica (Blake 2000).

Aunque la forma y ornamentación del tubo (Fig. 1C) se ha establecido como una herramienta valiosa y sencilla para identificar géneros y especies de owénidos, no siempre es de utilidad. Koh *et al.* (2003) indicaron que sólo podrían ser demostradas las diferencias entre especies utilizando la estructura del tubo a través de la experimentación con ejemplares vivos. No obstante, afirmaron que, a batimetría y sedimento similares, las diferencias en el tubo entre especies de *Owenia* coinciden con las diferencias corporales, siendo específica la selección del grano. Asimismo, Parapar (2006) observó una variabilidad considerable, no específica, en el material utilizado en la construcción del tubo de varios *Myriochele*. Por tanto, la ornamentación del tubo debe usarse con cautela para diferenciar especies.

Por otra parte, durante la reproducción, los owénidos desovan o depositan masas gelatinosas de gametos. Las larvas trocóforas son planctotróficas y se desarrollan en la característica etapa *mitraria*, la cual, tiene cuerpo triangular, más o menos con forma de sombrilla, con márgenes multiciliados y numerosas setas provisionales largas que le permiten la flotabilidad (Strathmann 1987). Aunque existen diferentes trabajos sobre el desarrollo ontogenético y la descripción morfológica de las mitrarias, sólo se conocen las larvas de *Owenia* y *Myriochele*. La principal diferencia entre las larvas de ambos géneros se encuentra en el margen que sostiene a la banda ciliar prototroca. En las etapas tardías, la mitraria de *Myriochele* presenta el margen de la sombrilla continuo (Figs. 2D); mientras que en *Owenia* es notoriamente lobular (Figs. 2E).

En Oweniidae, los caracteres taxonómicos más importantes a nivel de género se encuentran

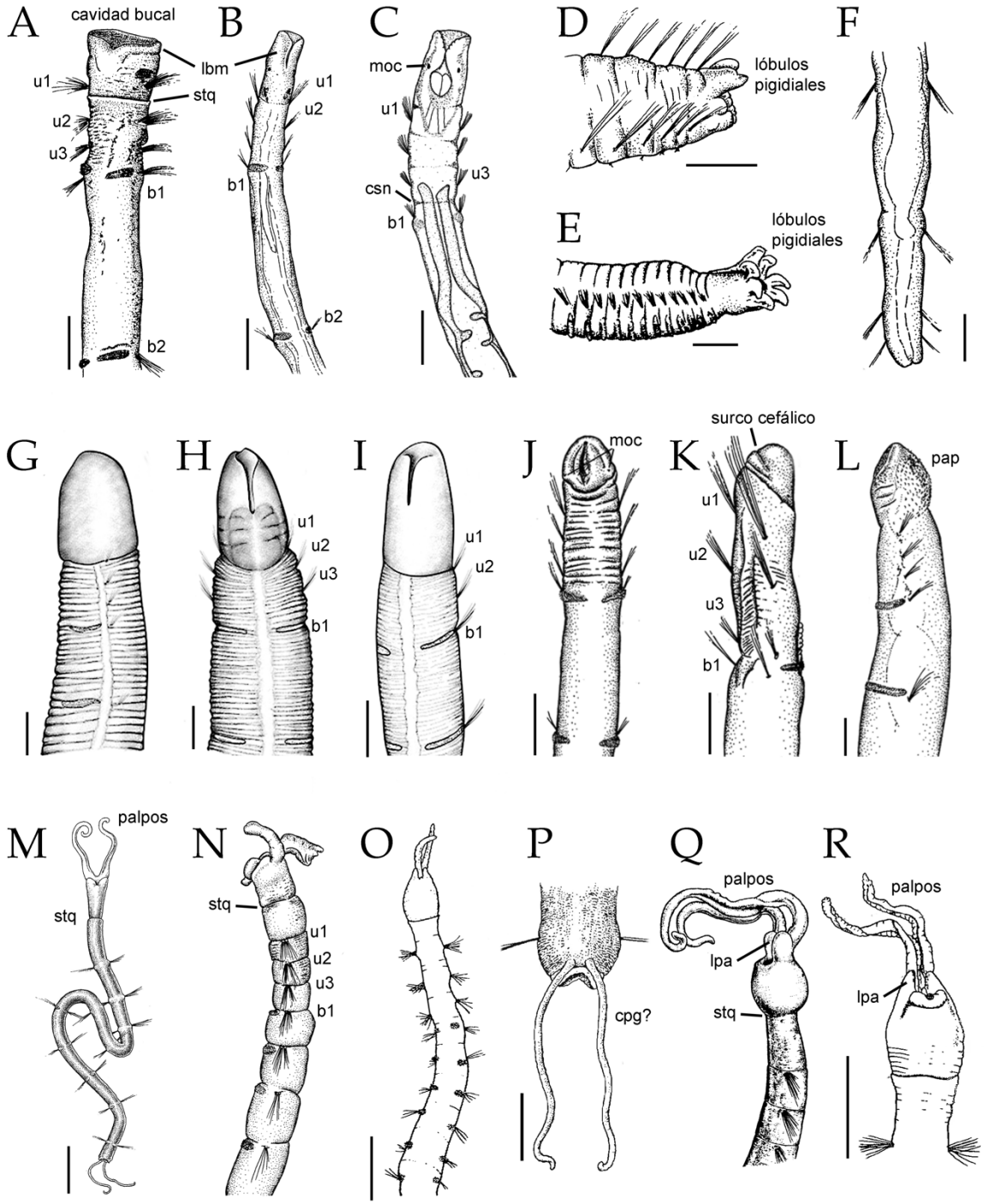


Figura 5. Morfología de diferentes especies de Oweniidae. Región anterior: A) *Galathowenia pygidialis*, ventral; B) *G. oculata*, ventral; C) *G. kirkegaardi*, ventral; G–H) *Myriochele heeri*, lateral y ventral; I) *M. olgae*, ventral; J–K) *M. striolata*, ventral y lateral; L) *M. gracilis*, lateral; N y Q) *Myriowenia californiensis*, lateral y ventral; O y R) *Myriowenia* sp. A, ventral. Región posterior: D) *G. piltzi*, lateral; E) *G. pygidialis*, lateral; F) *G. oculata*, dorsal; M y P) *Myriowenia gosnoldi*, ventral y dorsal. Cuerpo completo: M) *Myriowenia gosnoldi*, ventral. Abreviaturas: b#, número de setígero birrámeo; cpg, cirros pigidiales; csn, constricción; lbm, labios membranosos; lpa, labios prostomiales anteriores; moc, manchas oculares; pap, papilas; stq, surco transversal de quiebre; u#, número de setígero unirrámeo. Escalas: A–B) 500 µm; C–E, G–L, P) 200 µm; F) 10 µm; M, O) 1.5 mm; R) 1 mm; N, Q) sin escala. Modificados de: A–B, D–F, J–L, N), Q) Blake (2000); C) de León-González y Sánchez-Hernández (2012); G–I) Parapar (2006); M y P) Hartman (1965); O y R) Milligan(1984).

en la región anterior. La presencia de una corona tentacular caracteriza a *Owenia* (Figs. 2A–B), un par de palpos a *Myriowenia* (Figs. 5M–O, Q–R), una región cefálica trunca y alargada a *Galathowenia* (Figs. 5A–C), y una región cefálica redondeada a *Myriochele* (Figs. 5G–L). Entre *Galathowenia* y *Myriochele*, que a simple vista pueden ser parecidos entre sí por carecer de palpos, pueden distinguirse también por la presencia de notosetas aciculares en *Myriochele* (ausentes en *Galathowenia*) y un surco de quiebre entre los setígeros 1 y 2 en *Galathowenia* (Fig. 5A) (ausente en *Myriochele*).

Por otra parte, los caracteres taxonómicos relevantes para distinguir entre especies no están restringidos a una región del cuerpo en particular, aunque en ocasiones depende del género al que pertenecen. Los caracteres diagnósticos de las especies en *Owenia* han sido mejor estudiados entre los owénidos; sin embargo, excluyendo aquellos relativos a la corona tentacular, la mayoría también puede utilizarse para separar especies de otros géneros. Los caracteres diagnósticos para separar especies (Blake 2000, Koh & Bhaud 2001, 2003, Parapar 2003a–c, 2006; Villalobos-Guerrero 2009, obs. pers., Capa *et al.* 2012) son mencionados a continuación. Es indispensable señalar que no todos son incorporados en las claves debido al desconocimiento de la morfología de algunas especies en el área de estudio; sin embargo son considerados para orientar a los lectores interesados en mejorar el estado de la taxonomía de los owénidos en el área de estudio.

A) Región cefálica
– Corona tentacular (Figs. 2A): número de pares tentaculares, número de ramificaciones en los tentáculos, ubicación de las ramificaciones (base o extremo distal de los tentáculos), tamaño relativo de la corona (ancho *vs* largo, longitud máxima: tórax *vs* corona), pigmentación en los tentáculos y en la base de las ramificaciones.
– Manchas oculares (Fig. 3A): presencia, color, y tamaño.
– Surco cefálico (Fig. 5K): presencia y contracción.

B) Región torácica (Figs. 2A)
– Collarín (Figs. 2A–B, 3I–J, L): presencia, longitud, y orientación; presencia y ángulo (vista lateral) del surco lateral (Fig. 3H).
– Setígeros (Fig. 2B): número total, tamaño relativo entre ellos o entre el primer setígero torácico.
– Fascículos notopodiales: posición y distribución; presencia de setas.
– Tórax (Fig. 2A): tamaño relativo (ancho *vs* largo).

C) Región abdominal (Figs. 2A)
– Setígeros: longitud relativa del (los) setígero (s) más largos, número total.
– Setas: tipo, forma, tamaño, número, y distribución (ver abajo; un análisis más detallado de los caracteres setales puede consultarse en Koh y Bhaud 2003).

D) Uncinos (ganchos) bidentados (Figs. 4)
– Como elementos independientes (Fig. 4A–H): desplazamiento dorsal (*ddo*) y ventral de los dientes (*dve*) (Figs. 4B–C); tipo de gancho, y arreglo de ambos dientes (vertical, oblicuo, laterales).
– Como elementos del tori (Figs. 4I–J): orientación de los ganchos en el primer torus con respecto a la horizontal (0°, dientes dirigidos hacia la boca), pero pueden dirigirse antero-ventralmente (30–45°), u orientados ventralmente (90°); dirección de dientes también depende del flanco del cuerpo (Fig. 4I).

E) Setas capilares
– Forma y distribución de las escamas a lo largo de la seta.

F) Pigidio
– Papilas: número y tamaño.
– Lóbulos: número, forma, y tamaño.
– Surco dorsal: presencia y profundidad.

G) Cuerpo en general
– Robustez: delgado (filiforme) o grueso.
– Surcos longitudinales: presencia y distribución.
– Pigmentación: presencia en algunas regiones de la corona tentacular (Fig. 3E) y collarín, algunas veces aparecen bandas dorsales por encima de las manchas oculares.

H) Tinción (Figs. 1B, 2A–C, 3)
Verde de metilo o azul de metileno tiñen patrones similares en distintas estructuras:
– Tentáculos: presente (Figs. 3C, G, K) o ausente (Figs. 3B, F, J).
– Collarín: presente (Figs. 3J–K) o ausente.
– Área ventral entre el primer par de setígeros unirrámeos (dos manchas distales siempre más notorias que la zona circundante): con forma de media luna (Figs. 3B, F), con forma de “V” (Figs. 3C, G), con forma de “T” (Figs. 3D, H), con forma

de escudo, entre otras.
– Dos líneas ventrales longitudinales en el abdomen: bien marcadas (Figs. 1B, 3B–D, F–H) o apenas delineadas.
– Manchas diminutas en el cuerpo: bien esparcidas (Figs. 3B, F, J), poco esparcidas (Figs. 3C, G, K), concatenadas (Figs. 3D, H, L).

En las claves se incluyen los géneros y especies válidas registradas en América tropical, así como las otras cuatro especies reconocidas para América. La distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México, **C** para el Caribe, y **A** para aquellas del resto de América. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. En algunos casos se incluyen notas al pie de la clave que explican alguna perspectiva taxonómica particular.

Clave para géneros y especies de América
(modif. Villalobos-Guerrero 2009)

1 Cabeza con apéndices anteriores (Figs. 2A, 5M).....**2**
– Cabeza sin apéndices (Figs. 5A, G).....**10**

2(1) Cabeza con corona tentacular (Fig. 2A), sin lóbulos prostomiales anteriores; sin surco transversal de quiebre…….*Owenia* delle Chiaje, 1844[1] **3**
– Cabeza con dos palpos (Figs. 5M–O, R–R) y lóbulos prostomiales anteriores (Fig. 5Q); con surco transversal de quiebre (Figs. 5M–N, Q) …….*Myriowenia* Hartman, 1960[2] **8**

3(2) Primer segmento unirrámeo con setas (Figs. 2A-B) **4**
– Primer segmento unirrámeo sin setas..... *O. caudisetosa* (Hartmann-Schröder, 1959)[3] (P)

4(3) Collarín entre prostomio y primer segmento bien desarrollado (Figs. 2B, 3L) **5**
– Collarín entre prostomio y primer segmento sin desarrollo (Fig. 3K) **6**

5(4) Corona con 3 pares de tentáculos ..... *O. vieitezi* Díaz-Díaz, Parapar & Moreira, 2020[4] (C)
– Corona con 4 pares de tentáculos .....*O. collaris* Hartman, 1955[5] (B, C-Q, P)
– Corona con 5 pares de tentáculos..... *O. artifex* (Verrill, 1885)[6] (A)

6(4) Corona con 4 pares de tentáculos; corona >1.5 veces más larga que ancha; corona tan larga como la longitud del tórax (Figs. 3A–C).....**7**
– Corona con 5 pares de tentáculos; corona tan larga como ancha; corona tan larga como la mitad del tórax..... *O. caissara* Silva & Lana, 2017 (A)

7(6) Tórax estrecho, 2 veces más largo que ancho; corona tentacular alargada, 1.8–2 veces más larga que ancha; ganchos del primer torus con dientes claramente desplazados dorsalmente.....
..... *O. johnsoni* Blake, 2000 (B)
– Tórax robusto, tan largo como ancho; corona tentacular corta, 1.2–1.4 veces más larga que ancha; ganchos del primer torus con dientes alineados dorsalmente.....
.....*O. fusiformis* (delle Chiaje, 1844) (C-Q, G-Q, P-Q)

8(2) Sin collarín entre la cabeza y el primer segmento unirrámeo (Figs. 5N, Q).....
..... *M. californiensis* Hartman, 1960[7] (B)
– Con collarín entre la cabeza y el primer segmento unirrámeo (Figs. 5M, O, R) **9**

9(8) Segmentos unirrámeos cortos, ligeramente más largos que anchos (Figs. 5O, R).....
.....*M.* sp. A Milligan, 1984 (G)
– Segmentos unirrámeos largos, 2.5–3 veces más largos que anchos (Fig. 5M).....
.....*M. gosnoldi* Hartman, 1965[8] (G)

10(1) Región cefálica redondeada (Figs. 5G–L); setígeros unirrámeos 1 y 2 divididos por un surco transversal de quiebre; boca sin surco medio ventral, o apenas alargado (Figs. 5H–I); notosetas capilares aciculares ……. *Myriochele* Malmgren, 1867 ..... **11**
– Región cefálica trunca, alargada (Figs. 5A–C); surco transversal de quiebre entre setígeros unirrámeos 1 y 2 (Fig. 5A); boca formando un largo surco medio ventral (Figs. 5B–C); notosetas sólo capilares ...…… *Galathowenia* Kirkegaard, 1959 ..... **14**

11(10) Tórax con dos setígeros (Fig. 5I)..... *M. olgae* Blake, 2000 (B)
– Tórax con tres setígeros (Fig. 5H) **12**

12(11) Cabeza y primer setígero unirrámeo separados por una hendidura transversal pronunciada (Fig. 5K); con surco cefálico (Fig. 5K); con manchas oculares (Fig. 5J); tórax hinchado, con surcos ventrales transversales (Fig. 5J), canal dorsal alargado ..... *M. striolata* Blake, 2000 (B)
– Cabeza y primer setígero unirrámeo fusionados (Fig. 5L); sin surco cefálico; sin manchas oculares; tórax plano, uniforme ventral y dorsalmente..... **13**

13(12) Cabeza con numerosas papilas dorsales (Fig. 5L); tórax con longitud similar al primer setígero birrámeo (Fig. 5L); primeros setígeros birrámeos similares en longitud .... *M. gracilis* Hartman, 1955 (B, P)
– Cabeza sin papilas dorsales (Figs. 5G–H); tórax más corto que primer setígero birrámeo; primeros setígeros birrámeos incrementando notoriamente en longitud hacia el octavo setígero .... *M. heeri* Malmgren, 1867 (B-Q, C-Q, G-Q, P-C)

14(10) Región anterior sin manchas oculares **15**
– Región anterior con manchas oculares (Fig. 5C)..... **16**

15(14) Pigidio con dos lóbulos dorsales y dos papilas ventrolaterales (Fig. 5D)..... ..... *G. piltzi* Blake, 2000 (B)
– Pigidio con 7–9 lóbulos rodeando el ano, sin papilas (Fig. 5E)... *G. pygidialis* (Hartman, 1960) (B, P)

16(15) Con constricción intermedia entre tórax y abdomen (Fig. 5C); pigidio con dos lóbulos cónicos, largos ..... *G. kirkegaardi* de León-González & Sánchez-Hernández, 2011 (G)
– Sin constricción intermedia entre tórax y abdomen; pigidio con dos lóbulos romos, cortos .... *G. oculata* (Zachs, 1923) (B-Q, G-Q)

Comentarios

1) *Owenia* sp. A fue descrita breve e informalmente por Milligan (1984) para el norte del Golfo de México. Es excluida de la clave debido a los problemas para identificarla, y que sólo pueden ser resueltos mediante la re-examinación de los ejemplares. Sin embargo, la especie tiene semejanzas con *O. vieitezi*, aunque los patrones de pigmentación de los tentáculos muestran diferencias sutiles. Una línea transversa aparece en la parte basal y media de los tentáculos más dorsales de *O. vieitezi*; la cual, está únicamente en la parte media de todos los tentáculos de *Owenia* sp. A.

2) El género está compuesto por muy pocas especies en el mundo, y las diferencias morfológicas entre ellas se han apenas abordado utilizando la literatura disponible. Capa *et al.* (2012) sugieren que la forma de la cabeza no es un carácter diagnóstico por la flexibilidad que tiene, algunas veces puede ser redondeada o cilíndrica en una misma especie; asimismo, sospechan que lo que aparentemente son cirros pigidiales corresponden más bien a procesos filamentosos que surgen durante la regeneración.

3) Descrita brevemente y sin ilustraciones. Hartmann-Schröder (1959) señaló que era lo suficientemente similar a *O. fusiformis* como para elaborar una descripción detallada. Sólo indicó las diferencias entre ambas especies. La ausencia de setas en el primer segmento unirrámeo de *O. caudisetosa* es una condición extraña en *Owenia*, pero única entre las especies de América. La revisión del material tipo sería indispensable para confirmar este carácter, así como para re-describir a la especie.

4) La descripción de la especie fue publicada en línea originalmente en Díaz-Díaz *et al.* (2018) pero el nombre de la especie fue validado en ZooBank dos años más tarde (Díaz-Díaz *et al.* 2020).

5) Descrita con manchas oculares (ejemplares: 5.4–9 mm largo), aunque fueron consideradas ausentes por Blake (2000) en la redescripción (ejemplares: 14–15 mm largo). La presencia de las manchas no

parece estar relacionada con el tamaño de los ejemplares. Wilson (1932) demostró que están presentes en *O.* '*fusiformis*' desde la larva mitraria. Es posible que más bien ocurra un desvanecimiento después de un tiempo prolongado en preservación.

6) Descrita brevemente y sin ilustraciones, aunque un dibujo original fue proporcionado por Hartman (1944), quien la sinonimizó con *O. fusiformis*. Read & Fauchald (2018) consideran válida *O. artifex*; sin embargo, no hay una revisión que así lo determine. Algunos caracteres diagnósticos disponibles permitieron su inclusión en la clave. Una especie similar de Carolina del Norte, *O. aedificator* Andrews, 1891, fue sinonimizada con *O. fusiformis* por Hartman (1945). El número de pares de tentáculos (5 pares) y la presencia de collarín en *O. aedificator* son suficientes para distinguirla de *O. fusiformis* (4 pares, sin collarín); sin embargo, debido a que la descripción está incompleta, no es posible distinguirla de *O. artifex*.

7) Los segmentos de la región posterior y el pigidio son desconocidos. A pesar de que Capa *et al*. (2012) sugirieron la ausencia de cirros pigidiales sin revisar material de la especie, no hay certeza de saberlo hasta que se examinen ejemplares completos.

8) De acuerdo con Capa *et al*. (2012), lo que aparentemente Hartman (1965) describió e ilustró como dos cirros pigidiales filiformes corresponden más bien a procesos filamentosos del integumento del cuerpo que surgen ocasionalmente en la región posterior de los ejemplares fragmentados. El individuo descrito por Hartman es probablemente un fragmento anterior en proceso de regeneración.

Agradecimientos

La revisión detallada del documento por María Ana Tovar-Hernández (UANL) y Julio Parapar (Universidade da Coruña) enriquecieron notablemente la versión final del capítulo. María Capa (Universidad de las Islas Baleáricas) y Julio Parapar proporcionaron amablemente referencias indispensables para el desarrollo del mismo. Oscar F. Díaz-Díaz aclaró amablemente algunos cuestionamientos con respecto a especies venezolanas. Agradezco a Rafael Martín-Ledo y Jackie Sones por haber concedido sus excelentes microfotografías de las larvas mitrarias para ilustrar su morfología. Agradezco al CONACYT por haber otorgado el Apoyo para Estancias Posdoctorales en el Extranjero (513943).

Referencias

Beckers P, Helm C, Purschke G, Worsaae K, Hutchings P & Bartolomaeus T. 2019. The central nervous system of Oweniidae (Annelida) and its implications for the structure of the ancestral annelid brain. Front Zool 16: 6.

Blake JA. 1984. Polychaeta Oweniidae from Antarctic seas collected by the United States Antarctic Research Program. *In*: Hutchings PA (ed) Proceedings of the First International Polychaete Conference. Linnean Society, New South Wales, pp: 112–117.

Blake JA. 2000. Family Oweniidae Rioja, 1917. *In*: Blake JA, Hilbig B & Scott PV (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 4 vol. 1. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 97–127.

Bubko OV & Minichev YS. 1972. The nervous system of Oweniidae (Polychaeta). Zool Zh 51: 1288–1299 [en ruso].

Capa M, Parapar J & Hutchings P. 2012. Phylogenetic analyses of Oweniidae (Polychaeta) and taxonomic revision of Australian fauna reveals relationships and undocumented diversity within this enigmatic group of marine worms. Zool J Linn Soc 166: 236–278.

Capa M, Parapar J & Hutchings P. 2019. Oweniidae Rioja, 1917. *In*: Westheide W, Purschke G & Böggemann M (eds) Handbook of Zoology. Annelida Basal Groups and Pleistoannelida, Sedentaria I vol 1. De Gruyter, pp: 1–43.

Caullery M. 1944. Polychètes sédentaires de l´expédition du Siboga: Ariciidae, Spionidae, Chaetopteridae, Chlorhamidae, Opheliidae, Oweniidae, Sabellariidae, Sternapsidae, Amphictenidae, Ampharetidae, Terebellidae. Siboga Exped 24: 1–204.

Claparède É. 1868. Les annélides chétopodes du Golfe de Naples. Mem Soc Phys Hist nat Geneve 19: 313–584.

Colgan D, Hutchings PA & Braune M. 2006. A multigene framework for polychaete phylogenetic studies. Org Divers Evol 6: 220–235.

Cubit J & Williams S. 1983. The invertebrates of Galeta Reef (Caribbean Panama): A species list and bibliography. Atoll Res Bull 269: 1–45.

Dales RP. 1957. The feeding mechanism and structure of the gut of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. J Mar Biol Ass UK 36: 81–89.

Dales RP. 1958. Survival of anaerobic periods by two intertidal polychaetes, *Arenicola marina* (L.) and *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. J Mar Biol Ass UK 37: 521–529.

de León-González JA & Sánchez-Hernández V. 2012. *Galathowenia kirkegaardi* sp. nov. (Polychaeta:

Oweniidae) from the Gulf of Mexico. J Mar Biol Assoc U K 92: 1013–1017.
delle Chiaje S. 1844. Animali senza Vertebre del Regno di Napoli. Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore osservati vivi negli anni 1822–1830: 1. Molluschi Cefalopedi e Pteropedi; 2. Molluschi Gasteropedi; 3. Molluschi Acefali, Bracciopedi, Cirropedi, Crostacei, Anellosi. Batelli e Comp, Napoli.
Díaz-Díaz OF, Parapar J & Moreira J. 2018. A new species of genus *Owenia* delle Chiaje, 1844 (Annelida: Oweniidae) from the coast of Venezuela. Cah Biol Mar 59: 589–597.
Díaz-Díaz OF, Parapar J & Moreira J. 2020. Validation of *Owenia vieitezi* Díaz-Díaz, Parapar & Moreira, a polychaete from the coast of Venezuela (Annelida: Oweniidae). Zootaxa 4729(1): 145–146.
Ehlers E. 1901. Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes. Abh Math-Phys Kl 1901: 1–232.
Eeckhaut I, McHugh D, Mardulyn P, Tiedemann R, Monteyne D, Jangoux M & Milinkovitch MC. 2000. Myzostomida: a link between trochozoans and flatworms? Proc R Soc Lond B 267: 1383–1392.
Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep waters off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1–575.
Fauvel P. 1923. Polychètes errantes. Faune de France 5: 1–488.
Ford E & Hutchings P. 2005. An analysis of morphological characters of *Owenia* useful to distinguish species: description of three new species of *Owenia* (Oweniidae: Polychaeta) from Australian waters. Marine Ecology 26: 181–196.
Gardiner SL. 1978. Fine structure of the ciliated epidermis on the tentacles of *Owenia fusiformis* (Polychaeta, Oweniidae). Zoomorphologie 91: 37–48.
Gentil F, Dauvin JC & Menard F. 1990. Reproductive biology of the polychaete *Owenia fusiformis* Delle Chiaje in the Bay of Seine (eastern English Channel). J Exp Mar Biol Ecol 142: 13–24.
Gilson G. 1894a. Les glandes filières de l'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje. La Cellule 10: 297–332.
Gilson G. 1894b. The nephridial duct of *Owenia*. Anat Anz 10: 191–194.
Gilson G. 1895. On the septal organs of *Owenia*. Rep Br Ass Advmt Sci 65: 728–729.
Gilson G. 1896. Les organes septaux de l'*Owenia*. CR Sean Trois Congr Int Zool 3: 504–506.
Gilson G. 1897. Les valves septales de l'*Owenia*. La Cellule 12: 377–416.
Gilson G. 1898. Cellules musculo-glandulaires (paroi du corps et fonction excrétoire) de l'*Owenia*. La Cellule 14: 87–108.
Grube AE. 1846. Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. Zweiter Beitrag: *Corephorus elegans* Gr., *Ammochares ottonis* Gr., *Dasymallus caducus* Gr., *Scalis minax* Gr. Arch Naturgeseh 12: 161–171.
Häcker V. 1898. Die pelagischen Polychaeten und Achaetenlarven der Plankton-Expedition. Ergebn. Plankton-Exped 2: 1–50.
Halanych KM & Janosik AM. 2006. A review of molecular markers used for Annelid phylogenetics. Integr Comp Biol 46: 533–543.
Hartman O. 1944. Polychaetous Annelids. Allan Hancock Atl Exped Rep 3: 1–33.
Hartman O. 1945. The marine annelids of North Carolina. Bull Duke Univ Mar Stn 2: 1–54.
Hartman O. 1955. Endemism in the North Pacific Ocean, with emphasis on the distribution of marine annelids, and descriptions of new or little known forms. *In*: Hartman O (ed) Essays in the Natural Sciences in Honor of Captain Allan Hancock on the occasion of his birthday July 26, 1955. Univ South Calif Press, pp: 39–60.
Hartman O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Occ Pap Allan Hancock Fdn 28: 1–378.
Hartman O. 1969. Atlas of sedentariate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.
Hartman O & K Fauchald. 1971. Deep-water polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Allan Hancock Monogr Mar Biol 6: 1–327.
Hartmann-Schröder G. 1959. Sur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitr Neotrop Fauna 1: 69–183.
Helm C, Vöcking O, Kourtesis I & Hausen H. 2016. *Owenia fusiformis* – a basally branching annelid suitable for studying ancestral features of annelid neural development. BMC Evol Biol 16: 129.
Helm C, Beckers P, Bartolomaeus T, Drukewitz SH, Kourtesis I, Weigert A, Purscke G, Worsaae K, Struck TH & Bleidorn C. 2018. Convergent evolution of the ladder-like ventral nerve cord in Annelida. Front Zool 15: 36.
Hutchings PA. 2000. Family Oweniidae. *In*: Beesley PL, Ross GJB y Glasby CJ (eds) Polychaetes and allies: the Southern Synthesis. Fauna of Australia vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 173–176.
International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. International code of zoological nomenclature. 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature (The Natural History Museum): London. 306 pp.
Imajima M & Morita Y. 1987. Oweniidae (Annelida, Polychaeta) from Japan. Bull Natl Sci Mus Tokyo 13: 85–102.

Jirkov IA. 2001. Oweniidae Rioja, 1971. *In*: Jirkov IA (ed) Polychaeta of the Arctic Ocean. YanusK, pp: 222–235. [en ruso]

Jones ML, Gardiner SL, Petersen ME & Sterrer W. 1986. Class Polychaeta (bristle worms). *In*: Marine Fauna and Flora of Bermuda. Wiley, New York, pp: 232–258.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.

Kirkegaard JB. 1956. Benthic polychaeta from depths exceeding 6000 meters. Galathea Rep 2: 63–75.

Koh BS & Bhaud M. 2001. Description of *Owenia gomsoni* n. sp. (Oweniidae, Annelida Polychaeta) from the Yellow Sea and evidence that *Owenia fusiformis* is not a cosmopolitan species. Vie Milieu 51: 77–87.

Koh BS & Bhaud M. 2003. Identification of the new criteria for differentiating between populations of *Owenia fusiformis* (Annelida: Polychaeta) from different origins: rehabilitation of old species and erection of new species. Vie Milieu 53: 65–95.

Koh BS, Bhaud M & Jirkov IA 2003 Two new species of *Owenia* (Annelida: Polychaeta) in the northern part of the north Atlantic Ocean and remarks on previously erected species from the same area. Sarsia 88: 175–188.

Liwanow NA & Porfirjewa NA. 1967. Die Organisation der Pogonophoren und dere Beziehungen zu den Polychäten. Biol Zbl 86: 177–204.

Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandie, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. Öfvers K Vetensk Akad Förh Stockh 24: 127–235.

Martin D, Koh B-S, Bhaud M, Dutrieux E & Gil J. 2006. The genus *Owenia* (Annelida: Polychaeta) in the Persian Gulf, with description of *Owenia persica* sp. nov. Org Divers Evol 6, 15: 1–21.

McIntosh WC. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Rep Scient Results Voy Challenger, Zoology, 12 (34): 1–554.

McIntosh WC. 1915. A monograph of the British marine Annelids, vol. 3, part 1. Polychaeta, Opheliidae to Ammocharidae. Ray Society of London: London. 368 pp.

McIntosh WC. 1917. Notes from the Gatty Marine Laboratory, St. Andrews. No. 40. On the nervous system and other points in the structure of *Owenia* and *Myriochele*. Ann Mag Nat Hist 19: 233–265.

Meyer K & Bartolomaeus T. 1996. Ultrastructure and formation of the hooked setae in *Owenia fusiformis* delle Chiaje, 1842: implications for annelid phylogeny. Can J Zool 74: 2143–2153.

Milligan MR. 1984. Family Oweniidae Rioja, 1917. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico vol. 6. Barry A. Vittor Ass, pp: 46.1–46.12.

Müller J. 1851. Über die Jugendzustände einiger Seethiere. Ber. Bekanntm Verh Königl Preuss Akad Wiss Berlin 1851: 468–474.

Nilsen R & Holthe T. 1985. Arctic and Scandinavian Oweniidae (Polychaeta) with a description of *Myriochele fragilis* sp. n., and comments on the phylogeny of the family. Sarsia 70: 17–32.

Noffke A, Hertweck G, Kröncke I & Wehrmann A. 2009. Particle size selection and tube structure of the polychaete *Owenia fusiformis*. Estuar Coast Shelf Sci 81: 160–168.

Nowell ARM, Jumars PA, Self RFL & Southard JB. 1989. The effects of sediment transport and deposition on infauna: Results obtained in a specially designed flume. *In*: Lopez GR, Taghon GL y Levinton JS (eds) Ecology of marine deposit feeders. Springer-Verlag, pp: 247–268.

Oliver JS. 1984. Selection for asexual reproduction in an Antarctic polychaete worm. Mar Ecol Prog Ser 19: 3–38.

Parapar J. 2001. Revision of five species referred to *Myriochele* and *Galathowenia* (Polychaeta: Oweniidae) from the Antarctic Seas based upon type material. Proc Biol Soc Wash 114: 403–413.

Parapar J. 2003a. Oweniidae (Annelida: Polychaeta) from Icelandic waters, collected by the BIOICE project, with the description of *Myrioglobula islandica* n. sp. Sarsia 88: 274–290.

Parapar J. 2003b. Two new species of *Myriochele* (Polychaeta: Oweniidae) from the Bransfield Strait (Antarctica). Antarctic Science 15: 219–226.

Parapar J. 2003c. Resurrection of *Galathowenia australis* (Polychaeta, Oweniidae) based upon type material. Cah Biol Mar 44: 249–255.

Parapar J. 2006. The genera *Myriochele* and *Myrioglobula* (Polychaeta, Oweniidae) in Icelandic waters with the revision of type material of *Myriochele heeri* Malmgren, 1867, and the description of a new species. J Nat Hist 40: 523–547.

Parapar J & Moreira J. 2015. The Oweniidae (Annelida; Polychaeta) from Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia) with the description of two new species of *Owenia* Delle Chiaje, 1844. Zootaxa 4019: 604–620

Parry LA, Edgecombe GD, Eibye-Jacobsen D, & Vinther J. 2016. The impact of fossil data on annelid phylogeny inferred from discrete morphological characters. Proc R Soc B 283: 20161378.

Pettibone MH. 1982. Annelida. *In*: Parker SP (ed) Synopsis and classification of living organisms. McGraw Hill, New York, pp: 1–43.

Read G & Fauchald K. 2018. World Polychaeta database. *Owenia artifex* (Verrill, 1885). Consultado el 12 de julio de 2019 en World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetailsyid=334326

Rieger RM. 1986. Über den Ursprung der Bilateria: Die Bedeutung der Ultrastrukturforschung für ein neues Verstehen der Metazoenevolution. Verh Deut Zool Ges 79: 31–50.

Rioja E. 1917. Datos para el conocimiento de la fauna de Anélidos poliquetos del Cantábrico. Trab Mus Nac Madr 29: 1–111.

Rouse GW. 1999. Trochophore concepts: ciliary bands and the evolution of larvae in spiralian Metazoa. Biol J Linn Soc 66:411–464.

Rouse GW. 2000. Bias? What bias? Gain and loss of downstream larval-feeding in animals. Zool Scr 29: 213–236.

Rouse GW. 2001. Oweniidae Rioja, 1917. *In*: Rouse GW y Pleijel F (eds) Polychaetes. Oxford Univ Press, London, pp: 354.

Rouse GW & Fauchald. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Rousset V, Rouse GW, Siddall ME, Tillier A & Pleijel F. 2004. The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida) inferred from 18S rRNA, 28 S rRNA and morphological data. Cladistics 20: 518–533.

Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistics 23: 41–63.

Sene-Silva G. 2002. Phylogenetic relationships within Oweniidae Rioja (Polychaeta, Annelida). Rev Bras Zool 19: 999–1010.

Smart TI & von Dassow GV. 2009. Unusual development of the mitraria larva in the polychaete Owenia collaris. Biol Bull 217: 253–268.

Smith PR, Ruppert EE & Gardiner SL. 1987. A deuterostome-like nephridium in the mitraria larva of *Owenia fusiformis* (Polychaeta, Annelida). Biol Bull 172: 315–323.

Strathmann MF. 1987. Reproduction and development of marine invertebrates of the northern Pacific coast. University of Washington Press, Seattle, 138–195 pp.

Struck TH. 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. J Zool Syst Evol Res 49, 340–345.

Struck TH. 2019. Phylogeny. *In*: Westheide W, Purschke G y Böggemann M (eds) Handbook of Zoology. Annelida Basal Groups and Pleistoannelida, Sedentaria I vol 1. De Gruyter, pp: 37–68.

Struck TH, Nesnidal MP, Purschke G & Halanych KM. 2008. Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). Mol Phylogenet Evol 48: 628–645.

Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C, McHugh D & Halanych KM. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evol Biol 7: 57.

Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke Franziska A, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM. 2015. The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. *Current Biology* 25: 1993–1999.

Thomassin BA & Picard C. 1972. Etude de la microstructure des soies de polychètes Capitellidae et Oweniidae au microscope électronique à balaye: Un critère systématique précis. Mar Biol 12: 229–236.

Uschakov PV. 1955. Polychaete worms from the Far Eastern seas of the USSR. Dokl Akad Nauk SSSR 56. 445 pp. [en ruso].

Villalobos-Guerrero TF. 2009. Oweniidae Rioja, 1917. *En*: de León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo y V Solís-Weiss (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, pp: 391–402.

Watson AT. 1901. On the structure and habits of the Polychaeta of the family Ammocharidae. Zool J Linn Soc 28 :230–260.

Weigert A & Bleidorn C. 2016. Current status of annelid phylogeny. Org Divers Evol 1–18.

Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH. 2014. Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. Mol Biol Evol 31: 1391–1401.

Weigert A, Golombek A, Gerth M, Schwarz F, Struck TH & Bleidorn C. 2016. Evolution of mitochondrial gene order in Annelida. Mol Phylogenet Evol 94, Part A: 196–206.

Westheide W. 1997. The direction of evolution within the Polychaeta. J Nat Hist 31: 1–15.

Wilson DP. 1932. On the mitraria larva of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. Philos Trans R Soc Lond Series B 221: 231–334.

Zrzavý J, Xíha P, Piálek L & Janouškovec J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evol Biol 9: 189.

Tabla 1. Registros cuestionables de owénidos. Las especies cuyos registros en América tropical son cuestionables se indican en la tabla con notas cortas sobre la evaluación de su estatus en la región. Los nombres de las cuatro regiones serán abreviados siguiendo los mismos códigos establecidos para las claves; LT implica la localidad tipo.

Taxón	Registros	Comentarios
Galathowenia oculata (Zachs, 1923)	B, G	LT: Mar Blanco. Redescrita con material tipo, tiene una distribución en aguas boreales-árticas (Nielsen y Holthe 1985). Registrada como *Myriochele oculata* para el G (Milligan 1984) y como *G. oculata* para el B (Blake 2000). Los registros podrían representar otras especies.
Myriochele heeri Malmgren, 1867	B, P, C, G	LT: Groenlandia. Redescrita con material tipo, tiene una distribución geográfica restringida en los mares de la región Ártica hasta el canal de La Mancha (Parapar 2006). Los registros para el B (Blake 2000), P (Fauchald 1972), G (McIntosh 1885) y C (Jones *et al*. 1986) podrían representar a otras especies.
Owenia collaris Hartman, 1955	C	LT: Sur de California, EUA. Redescrita con material tipo, tiene una distribución restringida en el centro y sur de California (Blake 2000). El registro para el C (Cubit y Williams 1983) podría representar otra especie.
Owenia fusiformis delle Chiaje, 1844	P, C, G	LT: Nápoles, Italia. Considerada previamente cosmopolita, tiene una distribución restringida al mar Mediterráneo (Koh *et al*. 2003). Probablemente los 15 registros de *O. fusiformis* para América tropical se traten más bien de especies indescritas o que necesitan ser reinstauradas, *e. g*. el registro para Trinidad y Tobago (Gobin 1990) probablemente que pertenezca a *O. vieitezi*.

40. Paralacydoniidae Pettibone, 1963

Alexandra E. Rizzo

Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
aerizzo@hotmail.com

Introducción

Esta familia de pequeños gusanos cavadores está representada por un solo género, *Paralacydonia*, descrito por Fauvel (1913) que lo incluyó en la familia Phyllodocidae. Sin embargo, en la descripción de la especie-tipo, *Paralacydonia paradoxa*, Fauvel (1913) admitió la presencia de caracteres aberrantes para un filodócido, comentando que la especie es una forma intermedia entre esta familia y la de los néftidos; más tarde este género fue transferido a la subfamilia Lacydoniinae dentro de Phyllodocidae (Fauvel 1914, 1923). Después del establecimiento de la familia Lacydoniidae por Bergström (1914), algunos autores continuaron manteniendo a *Paralacydonia* y *Lacydonia* como miembros de esta familia (Hartman 1965, 1968, Day 1967, Gallardo 1967, Uschakov 1974, Amoureux 1976, Fauchald 1977, Gathof 1984). Otros autores, sin embargo, adoptaron la propuesta de Pettibone, que en 1963 elevó el género *Paralacydonia* a la familia Paralacydoniidae (Blake 1997, Fauchald & Rouse 1977, Redondo & San Martin 1997, Rizzo & Magalhães 2017), planteamiento que es retomado en el presente capítulo.

Según Pettibone (1963), los lacidónidos están más relacionados con las familias Phyllodocidae y Alciopidae, mientras que los paralacidónidos son más parecidos a Nephtyidae. Blake (1997) después de examinar numerosos especímenes de *P. paradoxa* también estuvo de acuerdo con la propuesta de Pettibone (1963) apoyando la retención de Paralacydoniidae como una familia separada. Para este autor, las similitudes de *P. paradoxa* con los néfitidos se observan claramente en la forma de los parápodos, que poseen largas láminas aplanadas pre y postsetales, y en el amplio espacio entre el noto y el neurópodo. *Lacydonia*, por otro lado, tiene un parápodo corto y puntiagudo y no presenta lamelas pre y postsetales. En opinión de Blake (1997), las especies de *Lacydonia* tienen más afinidades con los filodócidos y hesiónidos que con *Paralacydonia*.

La familia Paralacydoniidae actualmente contiene solo a la especie tipo *P. paradoxa* Fauvel, 1913, originalmente registrada en el Mediterráneo, pero con amplia distribución. *Paralacydonia mortenseni* Augener, 1924 de Nueva Zelanda fue considerada sinónimo de *P. weberi* Horst, 1923 de Indonesia por Augener (1927), sin embargo, Uschakov (1974) los considera a todos como la misma especie, ya que no presentan diferencias significativas. Según Fauvel (1932), en *P. paradoxa* hay setas simples en la parte inferior del neurópodo, mientras que en *P. weberi* estas setas están ausentes. Sin embargo, Uschakov (1972) encontró especímenes con y sin setas simples en el neurópodo. Además, no se encontró correlación entre la presencia y ausencia de estas setas con el tamaño de la muestra, la profundidad y la ubicación geográfica. En WoRMS (consultado en febrero/2020), *P. weberi* sigue siendo una especie válida, pero en ausencia de una revisión taxonómica, el único registro para Australia se remitió a *P. weberi* (Wilson, 2000). Blake (1997) propone un examen detallado del material tipo de las tres especies descritas para confirmar o rechazar los diversos sinónimos propuestos.

No existen estudios sobre aspectos biológicos relacionados con esta familia. *Paralacydonia paradoxa* es una especie euribática (7–5498 m) y ampliamente distribuida (Pacífico Oriental: California al sur de Ecuador; Indo-Pacífico: Japón, Mar Amarillo, Golfo de Tonkin, Nha Trang, Indonesia, Sudeste de Australia, Nueva Zelanda, Mozambique; Mediterráneo: Mónaco, San Antonio y Valencia, Marruecos; Atlántico occidental: Nueva Inglaterra, Massachusetts, Golfo de México y Brasil.

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Sistemática

Paralacydoniidae y Lacydoniidae tienen una superposición en su historia taxonómica. Ambas familias son actualmente reconocidas como familias separadas y distintas de Phyllodocidae, aunque en algún momento se habían incluidoen esta última familia (Fauvel, 1923). *Paralacydonia* fue aceptada como parte de Lacydoniidae, pero como una familia independiente de Phyllodocidae (por ejemplo, Day, 1967 y Fauchald, 1977). Sin embargo, debido a que son monotípicos, Rouse y Pleijel (2001) consideraron que el nombre era redundante y consideraron solo los géneros respectivos: *Paralacydonia* y *Lacydonia*.

Los análisis filogenéticos que incluyen datos morfológicos y moleculares coinciden en que los paralacidónidos y lacidónidos pertenecen al orden Phyllodocida (*e.g.* Rouse & Fauchald, 1997; Rouse & Pleijel, 2001; Struck *et al*., 2007; Böggemann, 2009). Paralacydoniidae se ha posicionado como el grupo hermano de Glyceriformia, porque comparten cuatro apéndices prostomiales, ausencia de cirro tentacular, primer segmento con neurópodos y neurosetas, y la presencia de espinígeros (Rouse & Fauchald, 1997). Sin embargo, los paralacidónidos se pueden distinguir de Glyceridae y Goniadidae por la ausencia de mandíbulas y ramas parapodiales mucho más desarrolladas. Los datos moleculares (18S y 28S rRNA) muestran a Paralacydonidae como el grupo hermano de Hesionidae (Struck & Halanych, 2010), mientras que otro estudio utilizando secuencias 18S, 16S y COI posiciona a *P. paradoxa* en el mismo clado con *Lacydonia* (Böggemann, 2009). Paralacydoniidae es ubicado en el clado de Glyceriformia, junto con Glyceridae, Goniadidae y Lacydoniidae, pero sin explicaciones que respalden esta relación (Read & Fauchald, 2019).

Morfología.

Cuerpo y coloración. Cuerpo blanquecino en los especímenes más pequeños, y amarillento en los más grandes cuando se conserva en etanol (Fig. 1A).

Prostomio y peristomio. Prostomio subcónico, más ancho que largo, en adultos (Fig. 1B). Un par de antenas ubicadas dorsalmente en la parte distal del prostomio, y un par de palpos cortos, posicionados ventralmente en el extremo del prostomio; ambos biarticulados. Antena mediana ausente. Com um par de órganos nucales como pequeñas protuberâncias, ubicadas lateralmente al prostomio. Un par de ojos pequeños, subdérmicos, pueden estar ubicados en la región dorsal entre el prostomio y el peristomio; en juveniles los ojos pueden ser vistos por transparencia. Peristomio ligeramente fusionado al prostomio, restringido ventralmente a la boca. Faringe muscular, cilíndrica, compuesta distalmente por aproximadamente 10 papilas cónicas blandas, todas del mismo tamaño (Fig. 1B). Sin mandíbulas, macrognatas o micrognatas.

Parápodos. Primer segmento sin setas y sin cirros. Segundo segmento unirrámeo, con neurópodo y neurosetas; segmentos siguientes birrámeos (Fig. 1C). Notópodo aproximadamente 1/3 más corto que el neurópodo. Noto- y neurópodos sostenidos por un acicula y conectados por una cresta ciliada. Parápodos más delgados y largos hacia la región posterior, compuestos de lamelas pre- y post-setales, ambas con una incisión en la porción media y dirigidas hacia la región interramal. Lamelas pre-setales más cortas que las lamelas post-setales.

Setas. De cuatro a 14 notosetas simples, capilares, con una hilera transversal de espinas diminutas (Fig. 1D). Com 6 a 19 neurosetas, predominantemente espinígeros, con articulación de tipo heterogonfo; pueden estar presentes una o dos neurosetas simples, marginalmente denticuladas, en posición inferior de los fascículos neuropodiales (Fig. 1E). Cirros dorsales y ventrales digitiformes, cirros ventrales casi tres veces más grandes que los cirros dorsales

Pigidio. Pigidio bulboso, ligeramente redondeado, con tres cirros anales delgados, que incluyen un par de cirros largos en posición lateral y un solo cirro anal corto en posición central (1/6 de la longitud de los cirros laterales) (Fig. 1F); cirro anal central, cuando está presente, se ubica por encima de los cirros laterales (generalmente ausente en especímenes adultos). Los especímenes juveniles tienen dos parches ocelares en el pigidio (Fig. 1G).

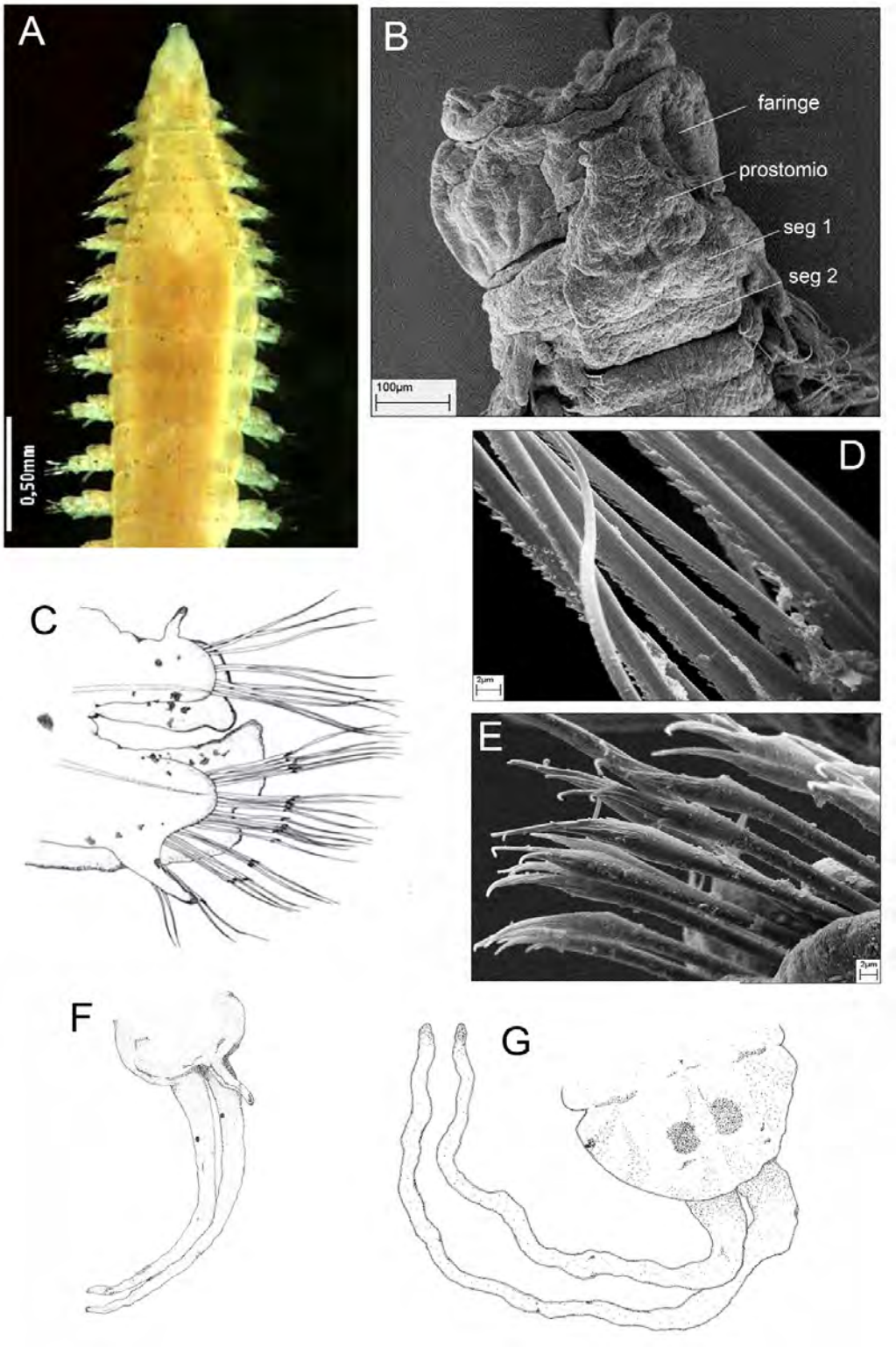


Figura 1. *Paralacydonia paradoxa*: A) Región anterior, VD, B) Prostomio, peristomio y faringe evertida, Segmento 1 (seg 1) y segmento 2 (seg 2), VD, C) Parápodo anterior (x 400), D) Setas simples, E) Espinígeros; F-G) Pigidio (x 400). Figuras extraídas de Rizzo & Magalhães (2017).

Paralacydonia **Fauvel, 1913**.....*Paralacydonia paradoxa* Fauvel, 1913 (Golfo de México)

Comentario

Hay registros de Fauchald (1972), de esta especie para aguas profundas del Pacífico Tropical Mexicano, desde Acapulco hasta el sur de la Península de Baja California. Catalogada dentro de la familia Lacydoniidae.

Agradecimientos

La primera edición de este capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La lectura cuidadosa por el Dr. Pablo Hernández Alcantara mejoró mucho la calidad final de esa contribución.

Referencias

Amoureux L. 1976. Annélides Polychètes récoltés par J. Stirn en 1969, sur les côtes marocaines du détroit de Gibraltar. Cuadernos de Ciencias Biológicas. Universidad de Granada 5: 5–33.

Augener H. 1924. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–16. XVIII. Polychaeta II. Polychaeten von Neuseeland. I. Errantia. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i Köbenhavn 75: 241–441.

Augener H. 1927. Die Polychaeten der Sammlung Thilenius von Neuseeland und Samoa. Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin 13: 338–363.

Bergström E. 1914. Zur systematik der polychaetenfamilie der Phyllodociden. Zool. Bidr. Upps., 3:37-224.

Blake JA. 1997. Introduction to the Polychaeta. In Blake J.A., Hilbig B. and Scott P.H. (eds) Oligochaeta and Polychaeta: Phyllodocida (Phyllodocidae to Paralacydoniidae). Volume 4. California, USA: Santa Barbara Museum of Natural History: 37–108.

Böggemann M. 2009. Polychaetes (Annelida) of the abyssal SE Atlantic. Organisms, Diversity and Evolution 9: 251–248.

Day JH. 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part I. Errantia. British Museum (Natural History), London 656: 1–458.

Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the eastern Pacific Ocean: Allan Hancock Monographs in Marine Biology 7: 1-575.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat. Hist. Mus. Los Angel. Cty Sci. Ser. 28: 188p.

Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. Zool. Scr. 26(2):71-138.

Fauvel P. 1913. Quatrième note préliminaire sur les Polychètes provenant des campagnées de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice, ou deposeées dans le Musée Océanographique de Monaco. Bulletin de l'Institut Océanographique 270: 1–80.

Fauvel P. 1914. Annélides polychètes non-pélagiques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice 1885–1910. Résultats des Campagnes Scientifiques accompliés par le Prince Albert I 46: 1–432.

Fauvel P. 1923. Polychètes errantes. Kraus Reprint (Reprinted in 1975), Nendeln, Liechtenstein.

Gallardo V. 1967. Polychaeta from the Bay of Nha Trang, South Viet Nam. In: Scientific results of marine investigations of the South China Sea and the Gulf of Thailand 1959-1961. University of California Press, La Jolla, California: 35-279.

Gathof JM. 1984. Family Lacydoniidae Bergström 1914. In Uebelacker JM & PG Johnson (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Volume 5. Mobile, AL: B.A. Vittor and Associates, Inc., chapter 34: 34-1–34-5.

Hartman O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Los Angeles, CA: University of Southern California Press.

Hartman O. 1968. Atlas of the errantiate polychaetous annelids from California. Los Angeles, CA: Allan Hancock Foundation; University of Southern California.

Hartman O & Barnard J. 1960. The benthic fauna of the deep basins off Southern California. Los Angeles, CA: University of Southern California Press.

Horst R. 1923. On three remarkable Annelida Polychaeta. Zool. Meded. 7:221-224.

Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England region. I. Aphroditidae through Trochochaetidae. Bulletin of the United States National Museum, 227: 1–356.

Read G & K Fauchald 2020. World Polychaeta database. Paralacydoniidae Pettibone, 1963. Accessed through: World Register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=129428 on 2020-02-17.

Redondo MS & San Martín G. 1997. Anélidos poliquetos de la costa comprendida entre el Cabo de San Antonio y el puerto de Valencia (Mediterráneo occidental). Publicaciones Especiales Instituto Español de Oceanografía 23: 225–233.

Rizzo AE & Magalhães WF. 2017. Family Paralacydoniidae Pettibone, 1963 *In*: W Westheide & G Purschke (eds), Handbook of Zoology Online, Annelida: Polychaetes, 7p.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zoologica Scripta, 26: 139–204.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford: Oxford University Press, 354 pp.

Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C, McHugh D & Halanych KM. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura BMC Evolutionary Biology 7:57

Struck TH & Halanych KM. 2010. Origins of holopelagic Typhloscolecidae and Lopadorhynchidae within Phyllodocidae (Phyllodocida, Annelida). Zoologica Scripta 39:269–275.

Uschakov PV. 1958. On the occurrence of rare species of polychaete worm (*Paralacydonia paradoxa* Fauvel of the family Phyllodocidae) from the Yellow Sea. Acta Zoologica Sinica 10, 416–419. [In Russian.]

Uschakov PV. 1972. Polychaetes of the suborder Phyllodociformia of the polar basin and northwestern part of the Pacific (Family Phyllodocidae, Alciopidae, Tomopteridae, Typhloscolecidae and Lacydoniidae). Fauna of the USSR. Volume 1. Trudy Instituta Zoologii, Akademiya Nauk SSSR. Leningrad 102, 1–272.

Uschakov PV. 1974. On the problem of classification of Polychaete worms and the primary type of parapodium. Trudy Instituta Zoologii, Akademiya Nauk SSSR. Leningrad 53, 210–228. [In Russian.]

Wilson RS. 2000. Family Paralacydoniidae. In Beesley P.L., Ross G.J.B. & Glasby C.J. (eds) Polychaetes and allies: the southern synthesis. Fauna of Australia. Volume 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. Melbourne, Australia: CSIRO Publishing, pp. 141–143.

41. Paraonidae Cerruti, 1909

Jesús Angel de León González[1] & Pablo Hernández Alcántara[2]

1) Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Biosistemática, jesus.deleongn@uanl.edu.mx
2) Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México

Introducción

Paraonidae comprende una familia de poliquetos exclusivamente marinos, de tamaño pequeño que rara vez exceden de 40 mm de longitud. Son especies exclusivamente excavadoras, y pueden encontrarse en todos los océanos del globo y en cualquier tipo de fondos blandos, desde la zona intermareal, con reportes de hasta 6,000 metros de profundidad (Aguirrezabalaga, 2012). Algunas de sus especies pueden llegar a ser dominantes en los ambientes que habitan. Estudios filogenéticos llevados a cabo por Langeneck *et al.* (2019) parecen sugerir que los paraonidos inicialmente habitaron aguas poco profundas para después irradiar hacia áreas de mayor profundidad. En el sustrato, los miembros de esta familia habitan las capas más superficiales del sedimento (Rouse & Pleijel 2001) donde construyen galerías que recubren con una fina capa de mucus y granos de arena (Aguirrezabalaga, 2012). Su estrategia alimenticia incluye especies depositívoras de subsuperficie o de superficie no selectivas (Fauchald & Jumars 1979). Son relativamente fáciles de reconocer cuando se revisa material fijado, ya que poseen branquias únicamente en la región anterior y su cuerpo tiende a tornarse en espiral con la fijación..

Actualmente, se reconocen 149 especies válidas en todo el mundo (Read & Fauchald 2019), de las cuales una quinta parte (31 especies) han sido identificadas en los últimos 10 años (Aguirrezabalaga & Gil 2009, Sardá *et al*. 2009, Cinar *et al*. 2011; de León-González & Díaz-Castañeda 2011, Cinar & Dagli 2013, Arriaga-Hernández *et al*. 2013, Zhou & Reuscher 2013, Erdogan-Dereli *et al*. 2017; Langeneck *et al*. 2017, 2018, López & Shikorski 2017, Magalhaes *et al*. 2018; Ribeiro *et al*. 2018; Erdoğan-Dereli & Çinar 2019; Quintanar-Retama *et al*. 2019).

Esta proliferación de nuevas especies en un periodo de tiempo tan breve permite suponer un número real de taxones mucho mayor. Es probable que a escala mundial gran parte de las especies existentes aún no se hayan descrito. La utilización de técnicas de biología molecular aplicadas a la taxonomía, junto a futuras investigaciones, contribuirán sin duda a mejorar el conocimiento de esta familia.

En el continente americano se han reportado 60 especies y dos subespecies pertenecientes a 5 géneros y 4 subgéneros (Aguado & López 2003, Arriaga-Hernández *et al*. 2013, Bone & Klein 2000, Calderón-Aguilera & Jorajuria 1986, Carrillo-Baltodano *et al*. 2018, Cubit & Williams 1983, Cuéllar-Mercado *et al*. 2019, Dean 1996 a-b, Dean 2012, Dean *et al*. 2012, de León-González *et al*. 2006, de León-González & Díaz-Castañeda 2011, Delgado-Blas 2001, Dexter 1976, Díaz-Castañeda & Harris 2004, Díaz-Díaz *et al*. 2009, 2014, 2016, Díaz-Díaz & Liñero-Arana 2006, Díaz-Castañeda & Valenzuela-Solano 2009, Díaz-Castañeda *et al*. 2014, Fernández-Rodríguez & Londoño-Mesa 2015, Fauchald 1972, 1973, Frontana-Uribe & Solís-Weiss 2011, Gaston 1984, Gillet 1986, Hartman 1957, 1963, Hartmann-Schröder 1959, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991, 1993, 1999, 2013, Hernández-Alcántara *et al*. 2003, 2008, 2014, Ibarzabal 1986, 1997, 2006, Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2006, López *et al*. 1997, Maurer & Williams 1988, Mc Lellan & Gaston 1994, Méndez 2006, 2007, Molina-Lara & Vargas-Zamora 1995, Pérez-Mendoza *et al*. 2003, Prado-Navarro *et al*. 2016, Renaud 1956, Reish 1968, Rivera & Rivera de Romero 2008, Rodríguez-Valencia 2004, Salazar-Vallejo 1990, Solís-Weiss *et al*. 2000, Suarez 1981, Tovar-Hernández *et al*. 2019, Vásquez-Montoya & Thomassim 1983, Villalobos-Guerrero & Molina 2014, Villamar 1983, 1989, 2006, 2013 y Yong & Yong 1982).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Sistemática

Paraonidae es una familia con una historia taxonómica compleja donde los cambios nomenclaturales han sido continuos. Desde su descubrimiento por Grube en 1873, numerosos han sido los estudios que han abordado aspectos sistemáticos de esta familia. Para comprenderla en su complejidad resultan fundamentales los trabajos de Strelzov (1973 / 1979) y Aguirrezabalaga (2012). En ambos estudios se realiza una exposición muy detallada de las diversas fases que ha seguido la taxonomía de Paraonidae, fases que se resumen en las siguientes líneas.

El primer período (años 1873-1893) se inicia con el trabajo de Grube (1873). En él se describió el primer género y especie, *Paraonis tenera*, que fue ubicada dentro de la familia Spionidae, lamentablemente, dicha descripción fue muy concisa y confusa por el uso de términos inadecuados, además de carecer de ilustraciones, lo que provocó cierta confusión posterior. A dicha publicación le seguiría la de Webster (1879) en la que se describió el género *Aricidea* con una única especie *Aricidea fragilis* que fue asignada a la familia Ariciidae. En el mismo periodo McIntosh (1879) y Tauber (1879) describieron *Scolelepis jeffreysii* (más tarde identificada como *Aricidea jeffreysii*) y *Aonides gracilis,* respectivamente que fueron enclavadas dentro de la familia Spionidae. En esta misma familia se incluyó también *Aonides fulgens*, especie descrita en aguas de Dinamarca por Levinsen (1884). Más tarde, Webster & Benedict (1887) describirían *Aricidea quadrilobata* y *A. nolani* (actualmente considerada un taxón indeterminable) que fueron incluidas en la familia Ariciidae (= Orbiniidae).

La segunda fase (1897-1909) supuso un gran avance en la identidad de Paraonidae. Tres fueron los trabajos más relevantes en estos años. En el primero de ellos, Mesnil (1897) modifica la ubicación taxonómica de las especies *Aonides gracilis* Tauber, 1879 y *Aonides fulgens* Levinsen, 1884, transfiriéndolas a un nuevo género, *Levinsenia*. Posteriormente, en Mesnil & Caullery (1898) los géneros *Levinsenia* y *Aricidea* son reunidos en la familia Levinséniens (Levinsenidae), si bien la especie *Paraonis tenera* Grube, 1873 no fue incluida en ella. Esto se corrigió en un trabajo posterior de Cerruti (1909). En él ya se considera *Paraonis tenera* dentro de la familia, además de describirse dos nuevas especies, *Paraonis neapolitana* y *P. paucibranchiata*, y redescribirse *Aricidea (Aricidea) jeffreysii*. En esta obra, Cerruti consideró a *Levinsenia* sinónimo de *Paraonis*, manteniendo el nombre más antiguo. De esta manera, debida a la regla de prioridad, Levinsenidae pasó a ser un sinónimo menor de Paraonidae. En Paraonidae quedaron incluidos entonces el género *Paraonis* con dos subgéneros: *Paraonis sensu stricto* y *Paraonides* Cerruti, 1909, así como el género *Aricidea* con otros dos subgéneros: *Aricidea sensu stricto* y *Cirrophorus*, género descrito un año antes por Ehlers (1908) pero ubicado en la familia Cirratulidae.

El tercer período (1913-1957) abarca una serie de trabajos que culminan con la publicación del estudio de Hartman (1957) en el que se realiza una revisión parcial de la familia y se describe el género *Aedicira*. Durante este tiempo se describieron algunas especies y fueron sinonimizadas otras más en base a dicho trabajo. A partir de esta obra y de otras posteriores de la misma autora, la clasificación de la familia Paraonidae se consolidó, estableciéndose siete géneros (*Aricidea, Aedicira, Aparaonis, Cirrophorus, Paradoneis, Paraonis* y *Paraonides*), si bien esta propuesta no fue aceptada de manera unánime por todos los autores posteriores.

El cuarto y último periodo (desde 1957 hasta la fecha actual) viene condicionado por la monografía mundial de Strelzov, publicada inicialmente en idioma ruso en el año 1973 y traducida posteriormente al inglés en 1979. En esta obra Strelzov sintetizó todo el conocimiento de cada especie descrita hasta ese momento. Se reconocen los géneros *Aricidea* (con los subgéneros *Aricidea sensu stricto*, *Acesta* Strelzov, 1973, *Allia* Strelzov, 1973, y *Aedicira*), *Cirrophorus* (con los subgéneros *Cirrophorus sensu stricto*, *Paradoneis* y *Paraonides*), *Paraonis*, *Paraonella* Strelzov, 1973, *Sabidius* Strelzov, 1973 y *Tauberia* Strelzov, 1973. También se llevó a cabo una revisión de la especie *Paraonis tenera*, incluyéndola en el género *Aricidea*, a diferencia del criterio seguido por Cerruti (1909). Strelzov designa *Aonides fulgens* Levinsen, 1884 como especie tipo de *Paraonis*, y *Aonides gracilis* como especie tipo de *Tauberia* (más tarde determinada como sinónimo menor de *Levinsenia*).

Posteriormente, en un dictamen de la Comisión Internacional de Nomenclatura

Zoológica, Levinsenidae Caullery & Mensil, 1898 es considerada sinónimo menor de Paraonidae Cerruti, 1909 (ICZN, 1979 Opinión 1139) estabilizándose el nombre de la familia, ya que el uso y aceptación de *Paraonis* y Paraonidae estaba muy extendido y ampliamente aceptado.

La primer cita de la familia Paraonidae en México y América tropical fue realizado por Hartman (1957), quien reporta *Aricidea nr suecica* para el Golfo de California "cerca de La Paz, B.C.S.", sin especificar una localidad determinada. Desde esa fecha, 60 especies de paraonidos se han reportado para la zona tropical de ambas costas de América, 45 especies para el Pacífico y 29 especies para el Atlántico.

Morfología

Forma general del cuerpo.- Los paraonidos son por lo general gusanos alargados, de pequeña talla que varían entre 10 y 40 mm de longitud y 1 a 3 mm de ancho, con la región torácica anterior generalmente robusta, aplanada dorsoventralmente y segmentos abdominales cilíndricos. El cuerpo está dividido en una región anterior cefálica que comprende el prostomio y un peristomio poco o nada notorio, una región torácica integrada por una región prebranquial compuesta por tres a siete segmentos y una región branquial con un variado número de segmentos, una región abdominal que va adelgazándose hacia la región posterior y un pigidio que porta un número variable de cirros anales.

Prostomio. Las especies de esta familia presentan un prostomio, usualmente cónico, seguido por un peristomio más o menos fusionado sin una división notoria. Carecen de palpos aunque pueden presentar un palpodio distal con función sensorial. Dorsalmente presentan un par de surcos que contienen los órganos nucales, visibles cuando están evertidos, en forma de una simple depresión lineal cuando están invaginados. Muchas especies poseen una antena media dorsal que puede adoptar diversos aspectos,(cortas, largas, cirriformes, moniliformes, con artejos cilíndricos, bifurcadas e incluso ramificadas), siendo un carácter de gran importancia taxonómica (Fig. 1A). Otras especies, sin embargo, carecen de antena (Fig. 1B). Por lo general, presentan un par de ojos pequeños. La abertura oral es ventral y se encuentra bajo el prostomio, marginalmente delimitada por el peristomio y el primer segmento setígero. La faringe es en forma de saco y rara vez se evidencia cuando los ejemplares están fijados.

Parapodios. Los parapodios son birrámeos, están poco desarrollados y portan numerosas setas. El notopodio posee un lóbulo presetal bajo, y un lóbulo postsetal alargado que presenta diferente grado de desarrollo a lo largo del cuerpo: reducido en la región prebranquial, muy desarrollado en la región branquial, disminuyendo de grosor a lo largo de la región postbranquial, para tornarse largo y delgado hacia el final del cuerpo; su forma es muy variable (cirriforme, filiforme, digitiforme, triangular, etc.). El neuropodio suele presentar un lóbulo postsetal semicircular y poco desarrollado, aunque en algunos géneros adopta un aspecto cirriforme más o menos desarrollado.

Branquias. Las branquias están limitadas a la región anterior, aparecen entre los setígeros 3-8, aunque normalmente lo hacen a partir del cuarto setígero. Su número y forma varían entre especies (Fig. 1 A,B), pudiendo cambiar con el tamaño y desarrollo de los ejemplares. Estas pueden ser delgadas, aplanadas, cilíndricas, filiformes y con cilios marginales; constituyendo un elemento de gran importancia taxonómica. varían entre especies (Fig. 1 A,B), pudiendo cambiar con el tamaño y desarrollo de los ejemplares. Estas pueden ser delgadas, aplanadas, cilíndricas, filiformes y con cilios marginales; constituyendo un elemento de gran importancia taxonómica.

Setas. La setación es definida por la región del cuerpo donde se ubican. En la región prebranquial las setas son capilares limbadas en ambas ramas, en la región branquial son del mismo tipo pero de mayor grosor y en la región postbranquial son capilares, delgadas y más largas. En los notopodios de los géneros *Cirrophorus* y *Paradoneis* estas setas capilares aparecen acompañadas a partir de los segmentos branquiales (excepcionalmente antes) por setas modificadas aciculares en forma de bayoneta o liriformes (Fig. 1 C). Algunas especies poseen también setas modificadas en forma de gancho o espina en los neuropodios de los últimos setígeros. En el resto de géneros, las setas modificadas aparecen junto a las capilares únicamente en la rama ventral de los segmentos medios y posteriores, y pueden ser liriformes, aciculares, aristadas, pilosas, pseudoarticuladas,

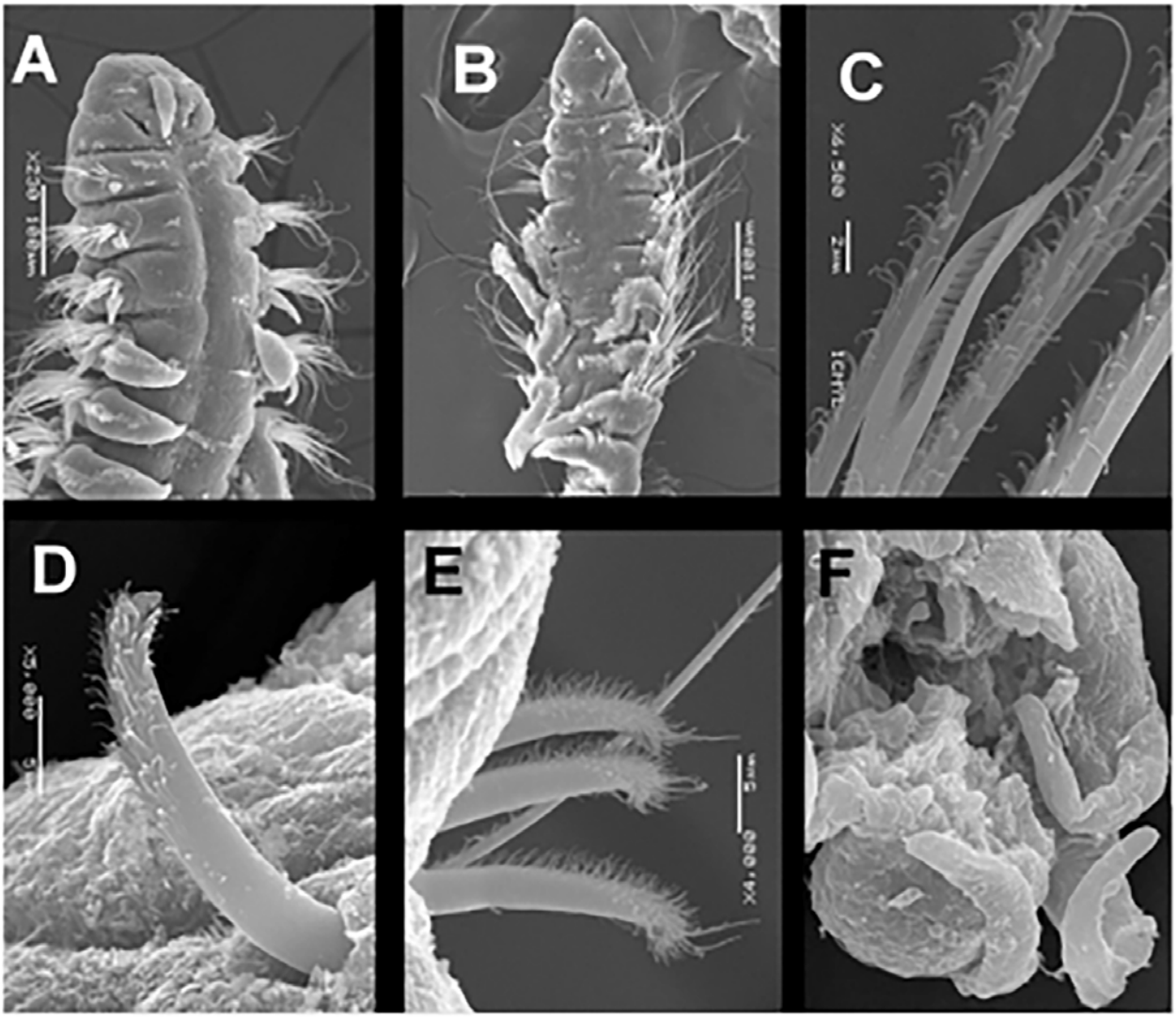


Figura 1. A) *Aricidea* (*Acmira*) *hirsuta*, extremo anterior, VD; B) *Paradoneis carmelitensis*, extremo anterior, VD; C) *Paradoneis lyra*, seta liriforme, detalle; D-E) *Aricidea* (*Acmira*) *hirsuta*, Seta modificada neuropodial; F) *Paradoneis strelzovi*, pigidio VV.

espinas curvadas (Fig. 1 D), espinas portadoras de estructuras accesorias (Fig. 1 E), etc.

Pigidio. El pigidio posee un ano terminal, y lleva de dos a ocho (normalmente tres) cirros anales cortos o largos (Fig. 1 F).

Nomenclatura de regiones biogeográficas

El nombre de las especies incluidas en las claves se encuentra seguido de una letra entre paréntesis, la cual refiere la región en la que ha sido registrada: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable, pues podría haber más de una especie bajo el mismo nombre.

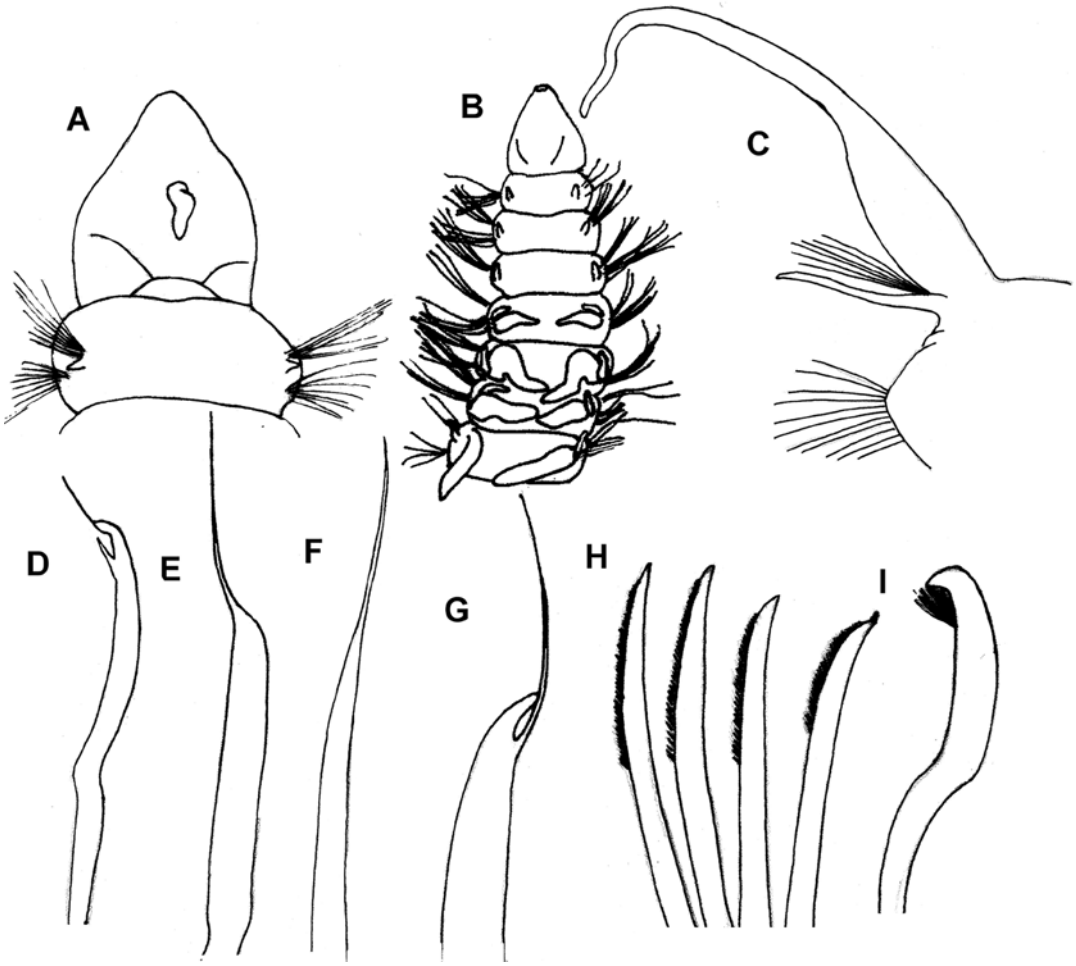


Figura 2. A) *Cirrophorus furcatus*, extremo anterior, VD; B) *Paradoneis carmelitensis*, extremo anterior, VD; C) *Aricidea* (*Aedicira*) *pacific*a, parapodio, VA; D) *Aricidea* (*Acmira*) *philbinae*, neuroseta posterior; E-F) *Aricidea* (*Strelzovia*) *claudiae*, neurosetas modificadas; G) *Aricidea* (*Aricidea*) *petacalcoensis*, neuroseta modificada; H) *Levinsenia brevibranquiata*, neurosetas modificadas; I) *Paraonis fulgens*, neuroseta modificada. A, B, H, I) de Strelzov, 1979; B) de Arriaga-Hernández *et al*., 2013; D) de Brown, 1976; E-F) de Laubier, 1967; G) de de León González *et al*., 2006.

Clave de géneros y subgéneros (Modificada de Aguirrezabalaga 2012)

1 Setas notopodiales modificadas, aciculares o liriformes presentes en los segmentos medios y posteriores **2**
– Setas notopodiales exclusivamente capilares; setas modificadas cuando presentes, únicamente en el neuropodio de los segmentos medios y posteriores **3**

2(1) Antena media presente (Fig. 2A) ..... *Cirrophorus* Ehlers, 1908
– Antena media ausente (Fig. 2B) ..... *Paradoneis* Hartman, 1965

3(1) Antena media presente …….. *Aricidea* Webster, 1879 ..... **4**
– Antena media ausente **7**

4(3) Setas modificadas neuropodiales ausentes (Fig. 2C) ..... *Aricidea* (*Aedicira*) Hartman, 1957
– Setas modificadas neuropodiales presentes **5**

5(4) Setas modificadas neuropodiales curvas, gruesas, con o sin filamento accesorio, diente o espina, con o sin membrana o cubierta (Fig. 2D) ..... *Aricidea* (*Acmira*) Hartley, 1981
– Setas modificadas neuropodiales de otro tipo **6**

6(5) Setas modificadas neuropodiales capilares, largas, que se adelgazan bruscamente formando una arista terminal larga y delgada (Fig. 2E-F), o capilares cortas y curvas, con o sin arista terminal .....*Aricidea* (*Strelzovia*) Aguirrezabalaga, 2011
– Setas modificadas neuropodiales pseudocompuestas o en forma de gancho curvado con una arista subterminal en el lado cóncavo (Fig 2G) ..... *Aricidea* (*Aricidea*) Webster, 1879

7(3) Setas modificadas neuropodiales presentes en los segmentos medios y posteriores **8**
– Setas modificadas neuropodiales ausentes ..... *Paraonides* Cerruti, 1909

8(7) Setas modificadas neuropodiales en forma de ganchos curvos (Fig. 2H); prostomio sin bandas ciliadas; órganos nucales en el margen posterior del prostomio, separado claramente del peristomio ..... *Levinsenia* Mesnil, 1897
– Setas modificadas neuropodiales de otra forma (Fig. 2I); prostomio con bandas ciliadas; órganos nucales en el margen posterior del peristomio, el cual está unido al prostomio .... *Paraonis* Grube, 1873.

Clave de las especies
Aricidea **(***Aedicira***) Hartman, 1957**

1 Antena media inserta en la parte media del prostomio, larga, cirriforme, se extiende hasta el setígero 4; prostomio truncado anteriormente (Fig. 3A); más de 66 pares de branquias largas, con un par de bandas ciliadas apreciables en vista dorsal y ventral, parte distal lisa ..... *Aricidea* (*Aedicira*) *pacifica* Hartman, 1944 (B, P)
– Antena media corta, de longitud menor que la mitad del prostomio **2**

2(1) Prostomio cónico; antena media con la parte proximal delgada, engrosándose en la parte media y terminando en una estructura papiliforme (Fig. 3B); 23-24 pares de branquias foliosas, planas; lóbulos notopodiales de segmentos branquiales cortos, anchos en la parte proximal, adelgazándose hacia la parte distal; lóbulos notopodiales cirriformes en parapodios postbranquiales ..... *Aricidea* (*Aedicira*) *alisetosa* Fauchald, 1972 (B, P)
– Prostomio redondeado; antena media cirriforme (Fig. 3C); 13 pares de branquias cilíndricas; lóbulos notopodiales de parapodios pre- y branquiales cortos, cirriformes; lóbulos notopodiales postbranquiales alargados, cuatro veces más largos que los de las regiones anteriores ..... *Aricidea* (*Aedicira*) *longicirrata* Fauchald, 1972 (P)

Aricidea (Acmira) **Hartley, 1981**

1 Antena media corta, se extiende como máximo hasta el setígero 2 ..... **2**
– Antena media más larga, se extiende hasta el setígero 3 o más larga **8**

2(1) Setas modificadas neuropodiales con cubierta distal **3**
– Setas modificadas neuropodiales sin cubierta distal **5**

3(2) Setas modificadas neuropodiales con una arista terminal y cubierta subdistal (Fig. 3D); alrededor de 30 pares de branquias ..... *Aricidea* (*Acmira*) *rubra* Hartman, 1963 (P)
– Setas modificadas neuropodiales sin arista distal **4**

4(3) Setas modificadas neuropodiales con el extremo distal liso (Fig. 3E); antena media alcanza el margen anterior del setígero 1 (Fig. 3F) ..... *Aricidea* (*Acmira*) *cerrutii* Laubier, 1966 (P, C, G)
– Setas modificadas neuropodiales con el extremo distal piloso (Fig. 3G); antena media corta, no rebasa el margen posterior del prostomio (Fig. 3H) ..... *Aricidea* (*Acmira*) *cerrutii pacifica* Imajima, 1973 (P)

5(2) Setas modificadas neuropodiales bidentadas, con una arista terminal inserta entre los dientes (Fig. 3I); antena media distalmente bifurcada, ocasionalmente digitiforme (Fig. 3J) ..... *Aricidea* (*Acmira*) *taylori* Pettibone, 1965 (C, G)
– Setas modificadas neuropodiales unidentadas, sin arista terminal; antena media de otra forma **6**

6(5) Setas modificadas neuropodiales distalmente lisas **7**
– Setas modificadas neuropodiales distal y subdistalmente pilosas (Fig. 3K); branquias desde el setigero 4 al 10-18 (Fig. 3L)... *Aricidea* (*Acmira*) *hirsuta* Arriaga Hernández *et al*., 2013 (G)

7(6) Prostomio cónico, distalmente redondeado; antena media corta, digitiforme, inserta en la parte media del prostomio, llegando como máximo hasta el setígero 1 (Fig. 4A); branquias desde el setígero 4 al 33 ..... *Aricidea* (*Acmira*) *simplex* Day, 1963 (B, P, C. G)
– Prostomio con tres lóbulos distales; antena media delgada, inserta en la parte medio anterior del prostomio, extendiéndose hasta el setígero 2 (Fig. 4B); branquias desde el setígero 4 al 21-23 ..... *Aricidea* (*Acmira*) *trilobata* Imajima, 1973[1] (G,Q)

8(1) Antena media se extiende hasta el setígero 3 ..... **9**
– Antena media más larga, rebasa el setígero 3 ..... **11**

9(8) Setas modificadas neuropodiales con una cubierta subdistal **10**
– Setas modificadas neuropodiales sin cubierta, pilosas distal y subdistalmente (Fig. 4C); lóbulos noto- y neuropodiales presentes ..... *Aricidea* (*Acmira*) *finitima* Strelzov, 1973 (G)

10(9) Antena media bifurcada (Fig. 4D); branquias desde el setígero 4 al 19; lóbulo neuropodial ausente; setas modificadas neuropodiales con una lámina delgada subdistal en el lado cóncavo que podría ser parte de una cubierta (Fig. 4E)..... *Aricidea* (*Acmira*) *philbinae* Brown, 1976 (C, G)
– Antena media bulbosa en la parte proximal, adelgázandose hacia la parte distal (Fig. 4F); branquias desde el setígero 4 al 28; lóbulo neuropodial presente; setas modificadas neuropodiales con cubierta completa (Fig. 4G) ..... *Aricidea* (*Acmira*) *catherinae* Laubier, 1967 (B, P, C, G)

11(8) Setas modificadas neuropodiales con cubierta subdistal, lisas, arista distal presente (Fig. 4H) ..... *Aricidea* (*Acmira*) *lopezi* Berkeley & Berkeley, 1956[2] (B, P, C, G)
– Setas modificadas neuropodiales sin cubierta, distal y subdistalmente pilosas, arista distal presente o ausente **12**

12(11) Antena media larga, se extiende hasta el setígero 3-13; setas modificadas neuropodiales con una arista distal (Fig. 4I) ..... *Aricidea* (*Acmira*) *assimilis* Tebble, 1959[3] (B, P)
– Antena media moderadamente larga, se extiende hasta el setígero 4-5; setas modificadas neuropodiales sin arista distal (Fig 4J) ..... *Aricidea* (*Acmira*) *horikoshii* Imajima, 1973 (B)

Comentarios

1) *Aricidea* (*Acmira*) *trilobata* es una especie descrita para Japón y reportada posteriormente para California, fue reportada para el alto golfo de México por Gaston (1984) como Aricidea (Allia) cf trilobata, la especie se mantiene como custionable.

2) *Aricidea* (*Acmira*) *lopezi* tiene su localidad tipo en Vancouver, por lo que su distribución en el Atlántico tropical es cuestionable.
3) *Aricidea* (*Acmira*) *assimilis* tiene su localidad tipo en el Mar Mediterráneo (Israel), por lo que su distribución en el Pacífico mexicano es cuestionable.

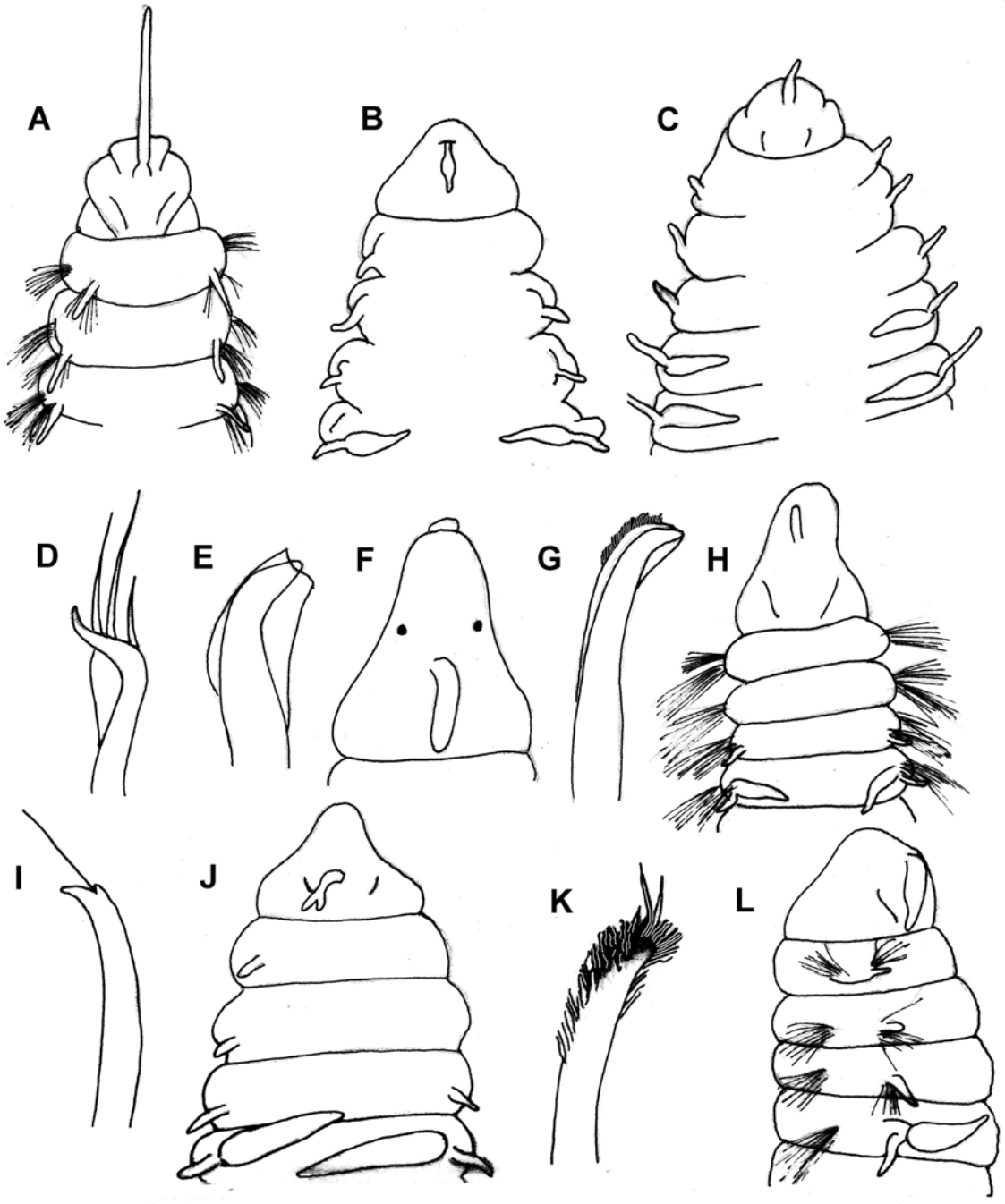


Figura 3. A) *Aricidea* (*Aedicira*) *pacifica*, extremo anterior, VD; B) *Aricidea* (*Aedicira*) *alisetosa*, extremo anterior, VD; C) *Aricidea* (*Aedicira*) *longicirrata*, extremo anterior, VD; D) *Aricidea* (*Acmira*) *rubra*, neuroseta modificada; E) *Aricidea* (*Acmira*) *cerrutii*, neuroseta modificada; F) Ibid, extremo anterior, VD; G) *Aricidea* (*Acmira*) *cerrutii pacifica*, neuroseta modificada; H) Ibid, extremo anterior, VD; I) *Aricidea* (*Acesta*) *taylori*, neuroseta modificada; J) Ibid, extremo anterior, VD; K) *Aricidea* (*Acmira*) *hirsuta*, neuroseta modificada; L)) Ibid, extremo anterior, VL. A) de Hartman, 1944; B-C) de Fauchald, 1972; D) de Hartman, 1963; E-F) de Laubier, 1966; G-H) de Imajima, 1973; I-J) de Pettibone, 1965; K-L) de Arriaga-Hernández *et al*., 2013.

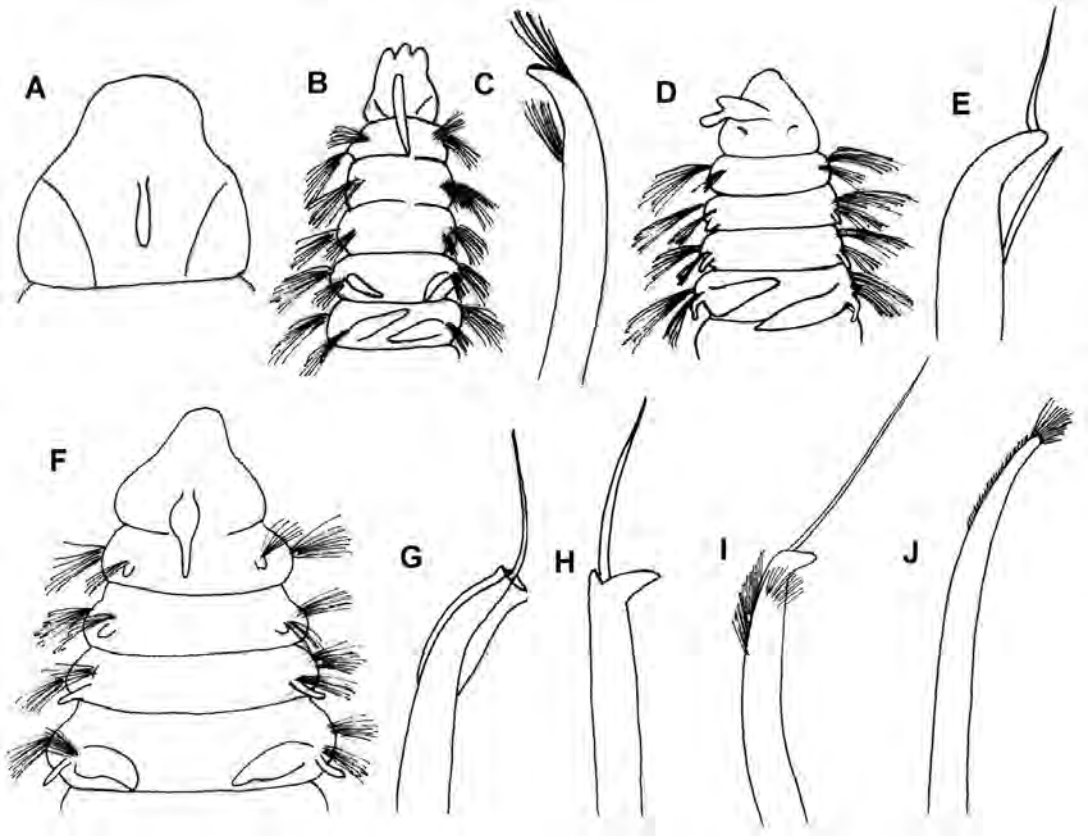


Figura 4. A) *Aricidea* (*Acmira*) *simplex*, prostomio, VD; B) *Aricidea* (*Acmira*) *trilobata*, extremo anterior, VD; C) *Aricidea* (*Acmira*) *finitima*, neuroseta modificada; D) *Aricidea* (*Acmira*) *philbinae*, extremo anterior, VD; E) Ibid, neuroseta modificada; F) *Aricidea* (*Acmira*) *catherinae*, extremo anterior, VD; G) Ibid, neuroseta modificada; H) *Aricidea* (*Acmira*) *lopezi*, neuroseta modificada; I) *Aricidea* (*Acmira*) *similis*, neuroseta modificada; J) *Aricidea* (*Acmira*) *horikoshii*, neuroseta modificada. A, C, I) de Strelzov, 1973; B, J) de Imajima, 1973; D-E) de Brown, 1976; F-G) de Laubier, 1967; H) de Berkeley & Berkeley, 1956.

Aricidea **(***Aricidea***) Webster, 1879**

1 Antena media pseudoarticulada, con la apariencia de ser segmentada **2**
– Antena media lisa **4**

2(1) Antena media inserta en la parte medio-posterior del prostomio, con dos a tres pseudoartejos, rebasa ligeramente el margen anterior del prostomio (Fig. 5A); branquias marginalmente lisas ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *minuta* Southward, 1956[1] B, P)
– Antena media inserta en la parte media del prostomio, se extiende hasta el setígero 2 o más larga **3**

3(2) Antena media con 3 a 6 pseudoartejos, se extiende hasta el setígero 3-5 (Fig. 5B); branquias con cilios en el lado dorsal y ventral; setas neuropodiales modificadas desde el setígero 22 en especímenes juveniles, y desde el setígero 40 en ejemplares adultos .... *Aricidea* (*Aricidea*) *wassi* Pettibone, 1965 (B, P, G)
– Antena media con 2 a 7 pseudoartejos, se extiende hasta el setígero 2 (Fig. 5C); branquias con una banda ciliada en la parte media dorsal; setas neuropodiales modificadas desde el setígero 20-30 ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *minima* Strelzov, 1973[2] (B, P)

4(1) Antena media cirriforme **5**
– Antena media de otro tipo **11**

5(4) Antena media no llega a la mitad del setígero 1 ..... **6**
– Antena media ligeramente más larga, se extiende hasta el setígero 2 o más larga **8**

6(5) Antena media inserta en la parte anterior del prostomio, se extiende hasta el borde posterior del mismo (Fig. 5D); 14-15 pares de branquias lisas, sin cilios marginales; setas neuropodiales modificadas desde el setígero 20-21, curvas, con la región distal pilosa (Fig. 5E) ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *similis* Fauchald, 1972 (B, P)
– Antena media inserta en la parte media del prostomio **7**

7(6) Prostomio cónico; antena media delgada, se extiende hasta el setígero 1 (Fig. 5F); branquias basalmente anchas, adelgazándose hacia la parte distal, con una banda ciliada ventral; setas neuropodiales modificadas desde el setígero 13, con una espina distal inserta en el lado cóncavo (Fig. 5G) ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *longicirrata* Hartmann-Schröder, 1965 (B, P)
– Prostomio trilobulado; antena media no llega al borde anterior del prostomio (Fig. 5H); branquias cilíndricas, delgadas, parte anterior papiliforme, marginalmente lisas; setas neuropodiales modificadas desde el setígero 30, aciculares, lisas (Fig. 5I) ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *crassicapitis* Fauchald, 1972 (B, P)

8(5) Antena media se extiende hasta el setígero 2-3 ..... **9**
– Antena media sobrepasa el setígero 4 ..... **10**

9(8) 15-16 pares de branquias; setas neuropodiales modificadas a partir del setígero 20-25, aciculares, curvas, con un diente secundario y una cubierta punteada que aparenta ser una espina apical (Fig. 5J) ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *rosea* (Reish, 1968) (P)
– 25-30 pares de branquias; setas neuropodiales modificadas en la región posterior, pseudocompuestas (Fig 5K), pilosas en la parte media ventral de la pseudoarticulación .... *Aricidea* (*Aricidea*) *fragilis* Webster, 1879 (B, P, C, G)

10(8) Antena media rebasa el setígero 4; 6-7 pares de branquias; setas neuropodiales modificadas aciculares, lisas (Fig. 5L), aparecen a partir de los segmentos postbranquiales (11-12) ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *neosuecica* Hartman, 1965 (B, P)
– Antena media larga y delgada, se extiende hasta el setígero 9 (Fig. 5M); 16 pares de branquias; setas neuropodiales modificadas aciculares, casi rectas, con una espina delgada inserta en el lado cóncavo (Fig. 5N) ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *sanmartini* Aguado & López, 2003 (P)

11(4) Prostomio cónico, tan largo como ancho; antena media simple, pequeña, parte media más gruesa que la base, adelgazándose abruptamente en la parte terminal, se extiende hasta la parte posterior del prostomio o hasta la mitad del setígero 1 (Fig. 5O); 11-13 pares de branquias; setas neuropodiales modificadas desde el setígero 28-35, son de 4 tipos: pseudoarticuladas, con el margen ligeramente piloso (Fig 5P); abruptamente adelgazadas hasta convertirse en un filamento capilar (Fig. 5Q); en forma de gancho con un filamento apical (Fig. 5R); y en forma de gancho lisa sin estructuras accesorias (Fig. 5S) ..... *Aricidea* (*Aricidea*) *pseudoarticulata* Hobson, 1972 (G)
– Prostomio más largo que ancho; antena media bifurcada, se extiende hasta el setígero 2 (Fig. 6A); 8-14 pares de branquias lisas; setas neuropodiales modificadas desde el setígero 21 de un solo tipo, aciculares con una arista delgada inserta en el lado cóncavo (Fig 6B) .... *Aricidea* (*Aricidea*) *petacalcoensis* de León González *et al*., 2006 (P)

Comentarios

1) *Aricidea* (*Aricidea*) *minuta* tiene su localidad tipo en el Reino Unido (Isla de Man), por lo que su distribución en el Pacífico mexicano es cuestionable.
2) *Aricidea* (*Aricidea*) *minima* tiene su localidad tipo en la Patagonia, por lo que su distribución en aguas tropicales es cuestionable.

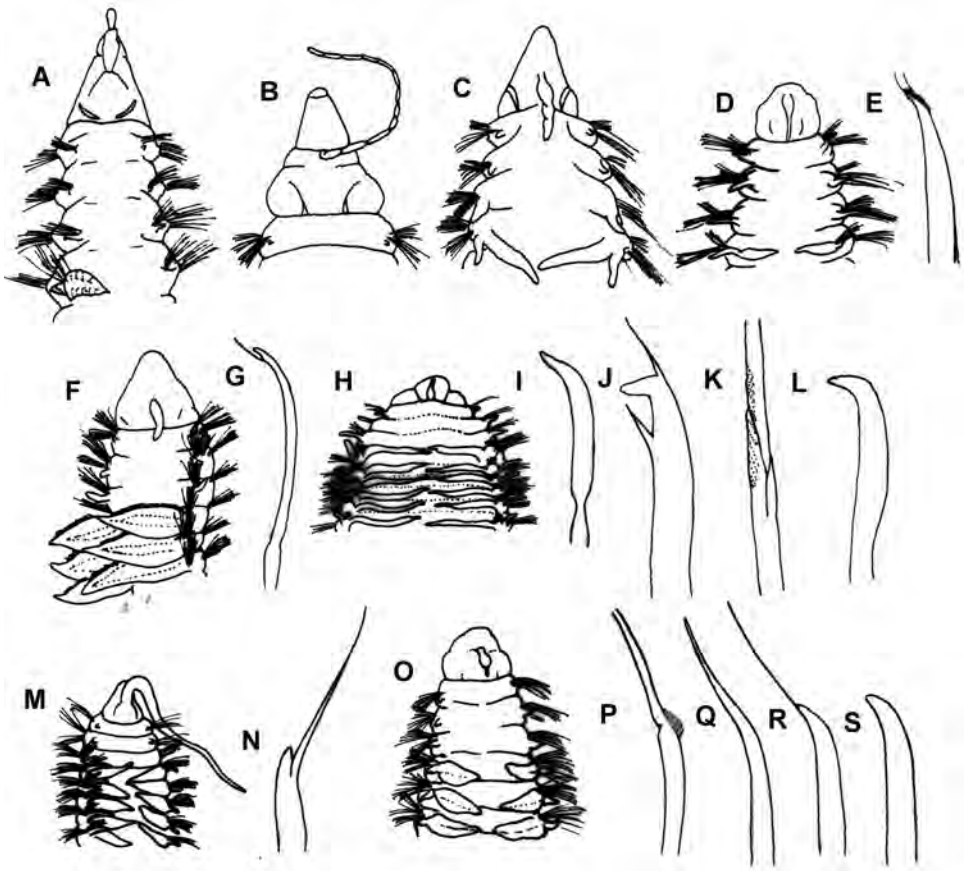


Figura 5. A) *Aricidea* (*Aricidea*) *minuta*, extremo anterior, VD; B) *Aricidea* (*Aricidea*) *wassi*, extremo anterior, VD; C) *Aricidea* (*Aricidea*) *minima*, extremo anterior, VD; D *Aricidea* (*Aricidea*) *similis*, extremo anterior, VD; E) Ibid, neuroseta modificada; F) *Aricidea* (*Aricidea*) *longicirrata*, extremo anterior, VD; G) Ibid, neuroseta modificada; H) *Aricidea* (*Aricidea*) *crassicapitis*, extremo anterior, VD; I) Ibid, neuroseta modificada; J) *Aricidea* (*Aricidea*) *rosea*, neuroseta modificada; K) *Aricidea* (*Aricidea*) *fragilis*, neuroseta modificada; L) *Aricidea* (*Aricidea*) *neosuecica*, neuroseta modificada; M) *Aricidea* (*Aricidea*) *sanmartini*, extremo anterior, VD; N) Ibid, neuroseta modificada; O) *Aricidea* (*Aricidea*) *pseudoarticulata*, extremo anterior, VD; P-S) Ibid, neurosetas modificadas. A-C) de Strelzov, 1973; D-E, H-I) de Fauchald, 1972; F-G) de Hartmann-Schröder, 1959; J) de Reish, 1968; K-L) de Hartman, 1957; M-N) de Aguado & López, 2003; O-S) de Hobson, 1972.

Aricidea **(***Strelzovia***) Aguirrezabalaga, 2011**

1 Antena media ausente (Fig. 6C); setas modificadas neuropodiales exclusivamente aciculares, sin espina terminal o estrechamiento distal ..... *Aricidea* (*Strelzovia*) *belgicae* (Fauvel, 1936)[1] (P)
– Antena media presente; sedas modificadas neuropodiales de otro tipo **2**

2(1) Antena media ramificada (Fig 6D) ..... *Aricidea* (*Strelzovia*) *ramosa* Annenkova, 1934[2] (B)
– Antena media simple **3**

3(2) Un tubérculo redondeado presente sobre la parte media dorsal del setígero 4 (Fig. 6E) .... *Aricidea* (*Strelzovia*) *claudiae* Lauvier, 1967 (G)
– Tubérculo dorsal ausente en el setígero 4 ..... **4**

4(3) Setas modificadas neuropodiales con una arista terminal (Fig 6F); lóbulo postsetal neuropodial en forma de tubérculo semiesférico presente hasta la región branquial .... *Aricidea* (*Strelzovia*) *suecica* Eliason, 1920[3] (B, P, C, G, Q)
– Setas modificadas neuropodiales adelgazándose gradualmente, sin arista distal, o, si existe como una constricción del mango **5**

5(4) Setas modificadas neuropodiales con y sin arista terminal **6**
– Setas modificadas neuropodiales todas con arista terminal **7**

6(5) Prostomio cónico (Fig. 6G); lóbulo postsetal notopodial simple; con tres tipos de setas neuropodiales modificadas: capilares simples que se adelgazan hasta terminar en un filamento delgado; en forma de gancho sin cubierta, piloso en el borde superior convexo (Fig. 6H); y gancho curvo con una arista distal, piloso en el borde superior convexo .... *Aricidea* (*Strelzovia*) *quadrilobata* Webster & Benedict, 1887 (B, P, G)
– Prostomio truncado con apariencia trilobulada (Fig. 6I; lóbulo postsetal neuropodial bifurcado; con tres tipos de setas neuropodiales modificadas: largas, simples, curvas, con terminación filiforme (Fig 6J); largas, aciculares con arista terminal y espinulación en el margen curvo (Fig. 6K); y aciculares curvas, sin arista terminal (Fig. 6L) .... *Aricidea* (*Strelzovia*) *antennata* Annenkova, 1934 (B, P)

7(5) Antena media larga, se extiende hasta el setígero 2 (Fig. 6M); lóbulo postsetal notopodial grueso en parapodios anteriores, delgado y filiforme en segmentos posteriores; lóbulo postsetal neuropodial ausente ..... *Aricidea* (*Strelzovia*) *alisdairi* Hasan, 1960[4] (G)
– Antena media corta, no sobrepasa el borde posterior del prostomio (Fig. 6N); lóbulo postsetal notopodial digitiforme y corto en parapodios anteriores, cirriforme en la región branquial y postbranquial; lóbulo postsetal neuropodial papiliforme desde el setígero 1, ausente a partir de segmentos branquiales medios ..... *Aricidea* (*Strelzovia*) *hartleyi* Blake, 1996 (P)

Comentarios

1) *Aricidea* (*Strelzovia*) *belgicae* fue descrita para la Antártida por Fauvel (1936). En la descripción original se menciona la ausencia de antena, sin embargo, Monro (1939) revisando materiales cercanos a la localidad tipo, encontró ejemplares con antena media. Maurer & Williams (1988) la reportan para varias localidades de la costa del Pacífico oriental de Centro y Sudamérica, desde Costa Rica hasta la Antartida. Antes, esta especie fue reportada por Imajima (1973) para la costa de Japón como *Aedicira belgicae*. Posteriormente, Hartley (1984) y López (2008) publican sendas redescripciones de dicha especie a partir de material tipo y ejemplares próximos a la localidad tipo. En ambas publicaciones, caracterizan a *Aricidea belgicae* como una especie desprovista de antena, cuestionando todas las interpretaciones de aquellos autores que la refieren con antena.
2) *Aricidea* (*Strelzovia*) *ramosa* tiene su localidad tipo en el Océano Ártico (Siberia), y a pesar de que ha sido ampliamente registrada en California, el oeste de Baja California, y en el oeste del Océano Pacífico, es necesario revisar su distribución en el Pacífico mexicano.
3) *Aricidea* (*Strelzovia*) *suecica* tiene su localidad tipo en el Mar del Norte (Suecia), por lo que su distribución en América tropical es cuestionable.
4) *Aricidea* (*Strelzovia*) *alisdairi* tiene su localidad tipo en el Mar de Arabia (Karachi), por lo que su distribución en el Pacífico mexicano es cuestionable.

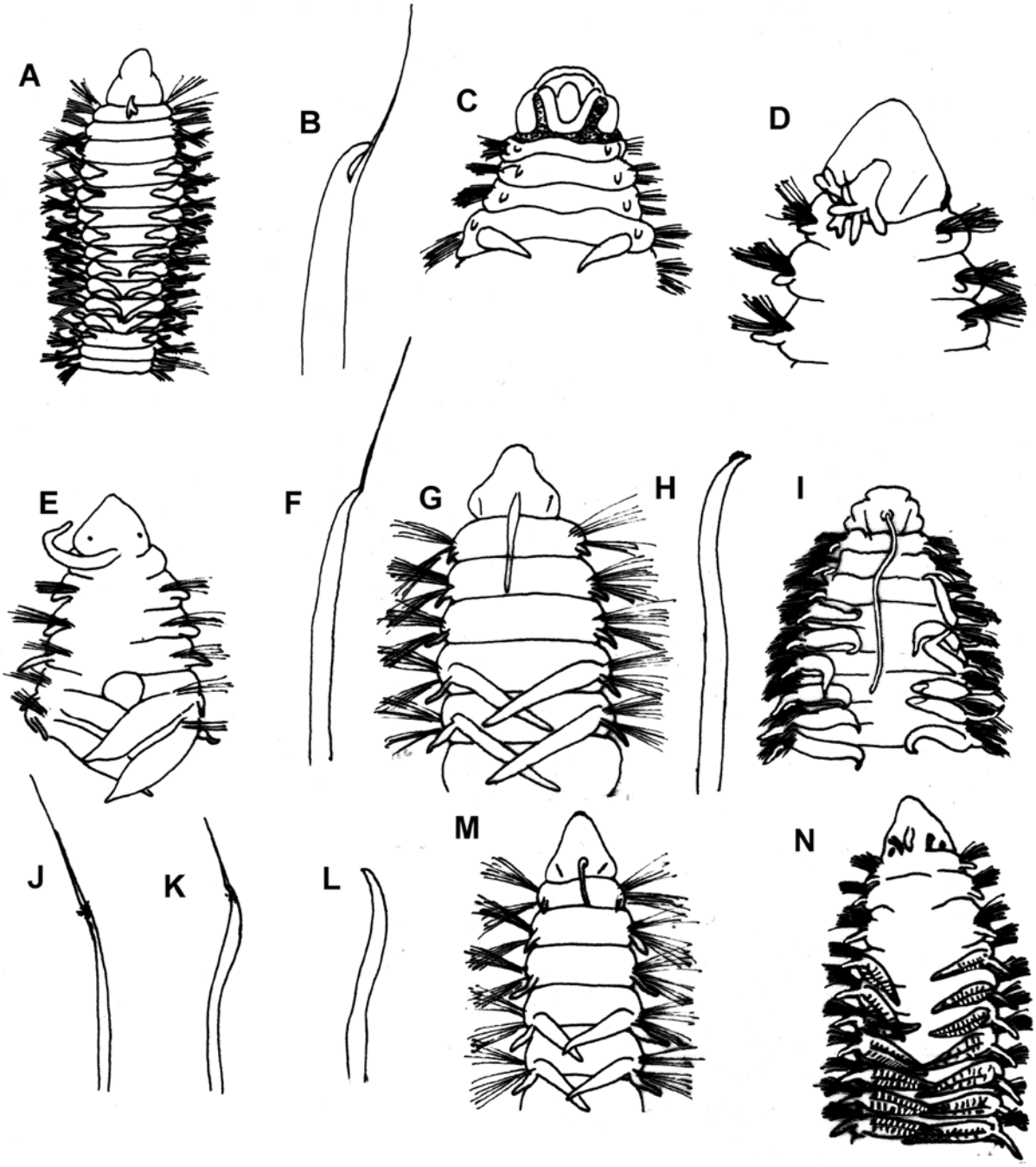


Figura 6. A) *Aricidea* (*Aricidea*) *petacalcoensis*, extremo anterior, VD; B) Ibid, neuroseta modificada; C) *Aricidea* (*Strelzovia*) *belgicae*, extremo anterior, VD; D) *Aricidea* (*Strelzovia*) *ramosa*, extremo anterior, VD; E) *Aricidea* (*Strelzovia*) *claudiae*, extremo anterior, VD; F) *Aricidea* (*Strelzovia*) *suecica*, neuroseta modificada, VD; G) *Aricidea* (*Strelzovia*) *quadrilobata*, extremo anterior, VD; H) Ibid, neuroseta modificada; I) *Aricidea* (*Strelzovia*) *antennata*, extremo anterior, VD; J-L) neurosetas modificadas; M) *Aricidea* (*Strelzovia*) *alisdari*, extremo anterior, VD; N) *Aricidea* (*Strelzovia*) *hartleyi*, extremo anterior, VD. A-B) de de León-González *et al*., 2006; C) de Fauvel, 1936; D) de Strelzov, 1973; E) de Laubier, 1967; F-H, N) de Gaston, 1984; I-L) de Imajima, 1973; N) de Blake, 1996.

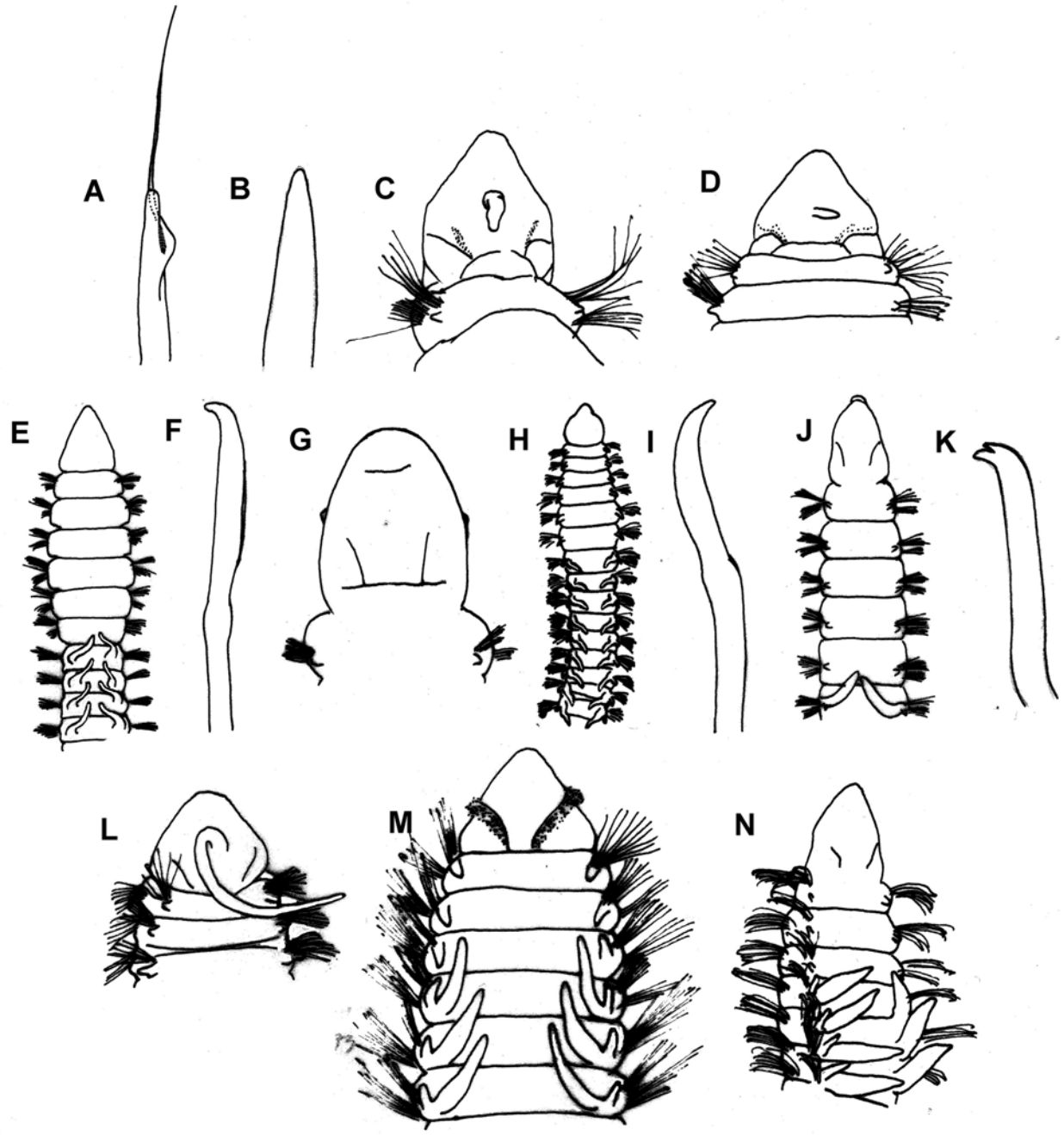


Figura 7. A) *Cirrophorus branchiatus*, seta modificada; B) *Cirrophorus aciculatus*, seta modificada; C) *Cirrophorus americanus*, extremo anterior, VD; D) *Cirrophorus furcatus*, extremo anterior, VD; E) *Levinsenia oculata*, extremo anterior, VD; F) Ibid, seta modificada; G) *Levinsenia oligobranchiata*, extremo anterior, VD; H) *Levinsenia gracilis*, extremo anterior, VD, I) Ibid, seta modificada; J) *Levinsenia reducta*, extremo anterior, VD; K) Ibid, seta modificada; L) *Paradoneis abranchiata*, extremo anterior, VD; M) *Paradoneis strelzovi*, extremo anterior, VD; N) *Paradoneis eliasoni*, extremo anterior, VD. A, C-D, G, L) de Strelzov, 1973; B, E-F, H-I) de Hartman, 1957; J-K) de Gaston, 1984; M) de de León-González & Díaz-Castañeda, 2011; N) de Aguirrezabalaga & Gil, 2009.

Cirrophorus **Ehlers, 1908**

1) Notosetas modificadas aciculares **2**
– Notosetas modificadas liriformes a partir de setígero 2-3 ..... **3**

2(1) Notosetas modificadas aciculares con una larga espina subterminal (Fig. 7A); alrededor de 25 pares de branquias ..... *Cirrophorus branchiatus* Ehlers, 1908 (B, P, G)
– Notosetas modificadas aciculares sin espina subterminal (fig. 7B); alrededor de 15 pares de branquias ..... *Cirrophorus aciculatus* (Hartman, 1957) (C)

3(1) Prostomio cónico, alargado; antena media digitiforme, se extiende hasta el margen anterior del setígero 1 (Fig. 7C); lóbulos notopodiales postbranquiales similares en longitud a los de la región branquial ..... *Cirrophorus americanus* Strelzov, 1973 (C, G)
– Prostomio cónico, corto; antena media cirriforme, muy pequeña (Fig. 7D); lóbulos notopodiales postbranquiales más cortos que los de la región branquial .... *Cirrophorus furcatus* (Hartman, 1957) (B, P, G)

Levinsenia **Mesnil, 1897**

1) Setas modificadas con cubierta a partir del setígero 16 .....**2**
– Setas modificadas sin cubierta a partir del setígero 15-16 (Fig. 7F); prostomio triangular (Fig. 7E) ..... *Levinsenia oculata* (Hartman, 1957) (P)

2(1) Lóbulos notopodiales de la región branquial posterior y de los setígeros postbranquiales inconspicuos; prostomio casi oval, con un par de estructuras laterales en forma de papilas (Fig 7G). ..... *Levinsenia oligobranchiata* (Strelzov, 1973) (B)
– Lóbulos notopodiales de la región branquial posterior y de los setígeros postbranquiales conspicuos **3**

3(2) Prostomio cónico, con palpodio (Fig. 7H); setas modificadas fuertemente curvadas con una cubierta pubescente a partir de los setígeros 20-26 (Fig. 7I); 4-7 (normalmente 5-6) setígeros prebranquiales; lóbulos notopodiales de la región branquial alargados .... *Levinsenia gracilis* (Tauber, 1879) (B, P, C, G)
– Prostomio cónico, alargado, con un pequeño palpodio (Fig. 7J); setas modificadas bidentadas (como ganchos) (Fig. 7K), dispuestas en hileras de 5 setas a partir de los setígeros 27-31; 6-7 setígeros prebranquiales; lóbulos notopodiales de la región branquial tuberculados .... *Levinsenia reducta* (Hartman, 1965) (C, G) (P)

Paradoneis **Hartman, 1965**

1 Branquias ausentes; prostomio cónico; antena media se extiende hasta el setígero 3 (Fig. 7L) ..... *Paradoneis abranchiata* Hartman, 1965 (P)
– Branquias presentes a partir del setígero 4 ..... **2**

2(1) Notopodios con setas modificadas liriformes; neuropodios con setas modificadas aciculares **3**
– Setas modificadas exclusivamente en los notopodios **4**

3(2) Prostomio cónico, tan largo como ancho; un par de órganos nucales gruesos (Fig. 7M); setas curvadas en forma de espina en los neuropodios 50-65; 6-7 pares de branquias .... *Paradoneis strelzovi* de León-González & Diaz-Castañeda, 2011 (B)
– Prostomio cónico, más largo que ancho; un par de órganos nucales pequeños (Fig 7N); setas aciculares en los 25-35 neuropodios posteriores; 6-12 pares de branquias ....*Paradoneis eliasoni* Mackie, 1991[1] (B)

4(2) Setas modificadas aciculares bifurcadas (con espina subterminal); algunas especies adicionalmente con setas liriformes **5**
– Todas las setas modificadas liriformes **7**

5(4) Setas aciculares en forma de bayoneta a partir de los setígeros 17-18 (Fig. 8B); setas liriformes en los notopodios a partir de los setígeros 3-10 (Fig. 8C); 17-18 pares de branquias; prostomio triangular, terminando en forma de cono (Fig 8A) .... *Paradoneis armata* Glémarec, 1966[2] (B, G)
– Únicamente con setas aciculares bifurcadas **6**

6(5) Prostomio triangular, redondeado anteriormente (Fig 8D); setas aciculares en forma de bayoneta a partir del setígero 2 (Fig 8E); 3-4 pares de branquias a partir del setígero 4 .... *Paradoneis perkinsi* (McLelland & Gaston, 1994) (C)
– Prostomio más largo que ancho, oval, sin órganos nucales evidentes (Fig. 8F); setas aciculares en forma de bayoneta a partir del setígero 6-9; a partir del setígero 12 una sola seta en forma de bayoneta, más robusta (Fig 8G); 10 pares de branquias a partir del setígero 5 .... *Paradoneis magdalenaensis* (de León-González, Hernández-Guevara & Rodríguez-Valencia, 2006) (B)

7(4) Setas liriformes de dos tipos: en la región branquial con la porción distal larga y delgados dientecillos internos (Fig. 8H); en la región postbranquial con la porción distal corta y robusta, y gruesos dientecillos internos (Fig. 8I) .... *Paradoneis mexicanensis* Quintanar-Retama, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2019 (G)
– Setas liriformes de un solo tipo **8**

8(7) Hasta 5 pares de branquias **9**
– Más de 7 pares de branquias **10**

9(8) 3 (ocasionalmente 4) pares de branquias (Fig. 8J); un par de manchas oculares subdermales rojizas ..... *Paradoneis perdidoensis* (McLelland & Gaston, 1994) (G)
– 4-5 pares de branquias (Fig. 8K); sin manchas oculares .... *Paradoneis yucatanensis* Quintanar-Retama, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2019 (G)

10(8) Lóbulos notopodiales prebranquiales grandes y gruesos (masivos); 15-17 pares de branquias; prostomio cónico, redondeado anteriormente (Fig. 8L) .... *Paradoneis forticirrata* (Strelzov, 1973)[3] (C, G)
– Lóbulos notopodiales prebranquiales cortos o cirriformes **11**

11(10) Setas liriformes en los setígeros 4 al 12-17; prostomio cónico con un palpodio en su extremo apical; ojos ausentes (Fig. 9 A ..... *Paradoneis carmelitensis* Arriaga-Hernández, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2013 (G)
– Setas liriformes hasta el final del cuerpo **12**

12(11) Branquias más largas que el ancho del segmento correspondiente; setas liriformesyra desde a partir del setígero 3; 11-17 pares de branquias .... *Paradoneis lyra guadalupensis* (Amoureux, 1985)[4] (C)

– Branquias más cortas que el ancho del segmento correspondiente; setas liriformes del setígero 1-2 al 6 ..... **13**

13(12) Lóbulos notopodiales prebranquiales muy cortos y anchos en su base (Figs. 9B-C); 12-15 pares de branquias .... *Paradoneis campechensis* Quintanar-Retama, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2019 (G)

– Lóbulos notopodiales prebranquiales cortos y digitiformes; hasta 12 pares de branquias; prostomio triangular, papila distal con filamentos terminales (Fig. 9D) .... *Paradoneis lyra* (Southern, 1914)[5] (P, C, G)

Comentarios

1) *Paradoneis eliasoni* tiene su localidad tipo en el Norte del Océano Atlántico, por lo que su distribución en el Pacífico mexicano debe ser revisada.
2) *Paradoneis armata* tiene su localidad tipo en el Reino Unido, por lo que su distribución en el Pacífico mexicano debe ser revisada.
3) *Paradoneis forticirrata* fue originalmente descrito de aguas profundas del Océano Pacífico, por lo que sus registros del Mar Caribe deben ser revisados.
4) *Paradoneis lyra guadalupensis* fue descrita sin esquemas (Amoureux 1985), por lo tanto, no se han incluido esquemas en este trabajo.
5) *Paradoneis lyra* fue originalmente descrito en aguas someras de Irlanda (Southern 1914) por lo que es necesario revisar sus registros en América Tropical.

Paraonides **Cerruti, 1909**

1 Prostomio cónico, más largo que ancho (Fig. 9E); 21-25 pares de branquias a partir del setígero 4 ..... *Paraonides platybranchiata* (Hartman, 1961) (P)

– Prostomio cónico, tan largo como ancho; 5 pares de branquias a partir del setígero 4 .... *Paraonides cedroensis* Fauchald, 1972[1] (B, P)

Comentarios

1) *Paraonides cedroensis* fue descrita para un solo ejemplar incompleto posteriormente para la zona profunda aledaña a Isla Cedros. No fue incluido ningún esquema por Fauchald (1972) y ese ha sido el único reporte hasta el momento, por lo cual no se ilustra en este trabajo.

Paraonis **Grube, 1873**

1 Branquias a partir del setígero 4; neurosetas de la región prebranquial y branquial únicamente capilares o limbadas **2**

– Branquias a partir del setígero 6; neurosetas de la región prebranquial y branquial aciculares o curvadas, además de capilares **3**

2(1) Prostomio cónico, tan largo como ancho (Fig. 9F); neurosetas modificadas postbranquiales curvadas y pilosas, sin arista; 20 pares de branquias .... *Paraonis pycnobranchiata* Fauchald, 1972 (P)

– Prostomio cónico, más largo que ancho, con una banda media transversal de cilios, la parte distal aparentemente retráctil, con ocho grupos de cilios (Fig. 9G); neurosetas modificadas postbranquiales limbadas con un dentículo en la parte basal; 15-19 pares de branquias .... *Paraonis pygoenigmatica* Jones, 1968 (G)

3(1) Prostomio redondeado anteriormente, más ancho que largo, órganos nucales circulares (Fig. 9H); 4-8 pares de branquias; neurosetas modificadas postbranquiales aciculares con espinas laterales (Fig. 9I), y en forma de gancho con espina terminal (Fig 9 J) .... *Paraonis amazonica* Ribeiro *et al*., 2018 (C)

– Prostomio cónico, más largo que ancho, con una banda media transversal de cilios, región anterior retráctil, sin cilios (Fig 9 K); 16-25 pares de branquias; neurosetas modificadas postbranquiales en forma de gancho con un borde subterminal (Fig. 9 L) .... *Paraonis fulgens* (Levinsen, 1884) (G)

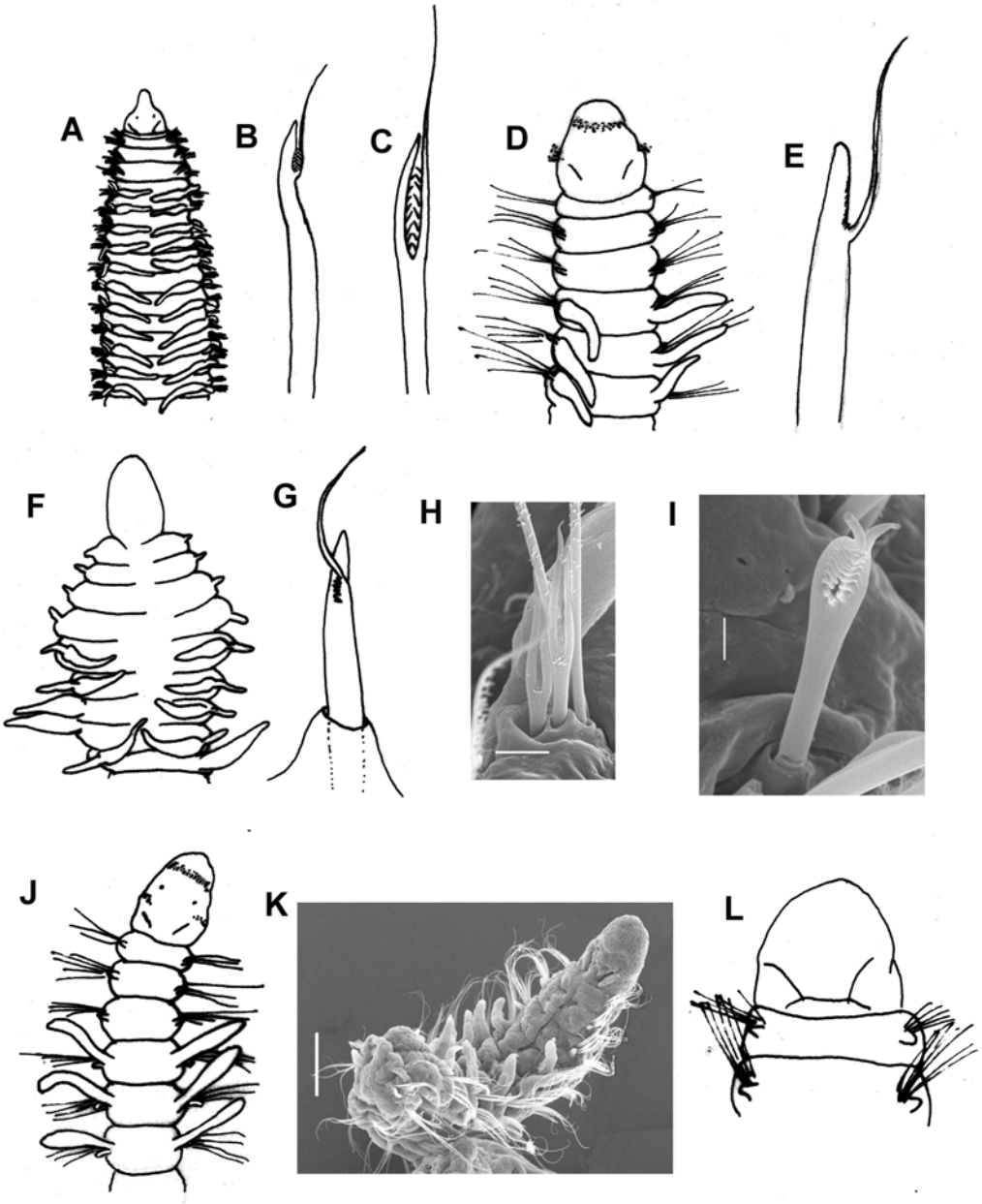


Figura 8. A) *Paradoneis armata*, extremo anterior, VD; B-C) Ibid, setas modificadas; D) *Paradoneis perkinsi*, extremo anterior, VD; E) Ibid, seta modificada; F) *Paradoneis magdalenaensis*, extremo anterior, VD; G) Ibid, seta modificada; H) *Paradoneis mexicanensis*, seta liriforme tipo 1; I) Ibid, seta liriforme tipo 2; J) *Paradoneis perdidoensis*, extremo anterior, VD; *Paradoneis yucatanensis*, extremo anterior, VD; *Paradoneis forticirrata*, extremo anterior, VD. A-C) de Glémarec, 1966; D-E, J) de McLelland & Gaston, 1994; F-G) de de León González *et al*., 2006; L) de Strelzov, 1973.

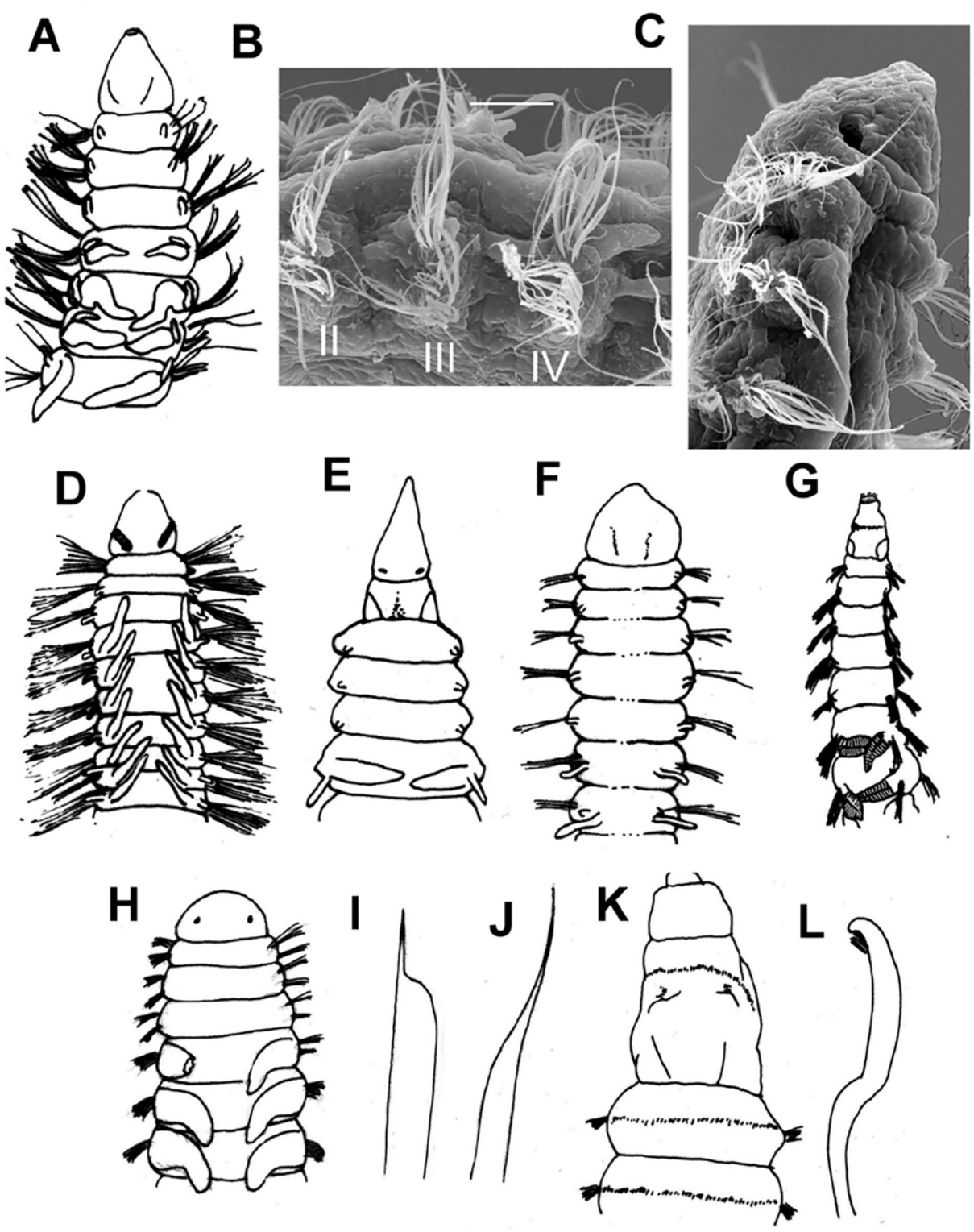


Figura 9. A) *Paradoneis carmelitensis*, extremo anterior, VD; B) *Paradoneis campechensis*, setígeros 2 a 4, VL; C) Ibid, extremo anterior, VDL; D) *Paradoneis lyra*, extremo anterior, VD; E) *Paraonides platybranchiata*, extremo anterior, VD; F) *Paraonis pycnobranchiata*, extremo anterior, VD; G) *Paraonis pygoenigmatica*, extremo anterior, VD; H) *Paraonis amazonica*, extremo anterior, VD; I-J) Ibid, Neurosetas modificadas; K) *Paraonis fulgens*, extremo anterior, VD; L) Ibid, neuroseta modificada. A) de Arriaga-Hernández *et al*., 2013; B-C) de Quintanar-Retama *et al*., 2019; D) de Southern, 1914; E) de Hartman, 1969; F) de Fauchald, 1972; G) de Jones, 1968; H-J) Ribeiro *et al*., 2018; K-L) de Strelzov, 1973.

Estudios futuros

Existen varias cuestiones de esta familia que deberán ser abordadas en un futuro próximo. Entre ellas, destacamos la separación de los subgéneros de *Aricidea* en géneros independientes o el establecimiento preciso de los límites morfológicos entre los mismos; ya que podemos observar traslape entre algunos de ellos.

Agradecimientos

Estamos muy agradecidos por la revisión exaustiva que realizaron Julián Martínez y Eduardo López, sus comentarios y sugerencias ayudaron a mejorar el manuscrito. Esta contribución se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Aguado MT & López E 2003 Paraonidae (Annelida: Polychaeta) del Parque Nacional de Coiba (Pacífico, Panamá), con la descripción de una nueva especie de *Aricidea* Webster, 1879. Rev Chil Hist Nat 76: 363–370.

Aguirrezabalaga F 2012 Familia *Paraonidae* Cerruti, 1909. En: *Annelida Polychaeta* III. Parapar J, Alós C, Núñez J, Moreira J, López E, Aguirrezabalaga F, Besteiro C & Martínez A. *Fauna Ibérica*, vol. 36. Ramos, MA. *et al*. (eds.). Mus Nac Cienc Nat. Cons Sup Investi Cient, pp. 160–272.

Aguirrezabalaga F & Gil J 2009 Paraonidae (Polychaeta) from the Capbreton Canyon (Bay of Biscay, NE Atlantic) with the description of eight new species. Sci Mar 73(4): 631–666.

Amoureux L 1985 Annélides benthiques récoltées à l'entrée de la lagune de la Manche-à-Eau, Guadeloupe (Antilles). Bull Mus Nat Hist Nat, Paris, 4e sér, sec A 7: 93–107.

Arriaga-Hernández S, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2013 Description and distribution of two new species of Paraonidae (Annelida: Polychaeta) from a lagoon-estuarine ecosystem in the Southern Gulf of Mexico. Zootaxa 3686(1):51–64.

Berkeley E & Berkeley C 1956 Notes on Polychaeta from east coast of Vancouver Island and from adjacent waters, with a description of a new species of *Aricidea*. J Fish res Bd Canada 13(4): 541–546.

Blake JA 1996 Family Paraonidae Cerruti, 1909. In: Blake JA, Hilbig B y Scott PH (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 2 vol. 6. Santa Barbara Mus Nat Hist pp: 27–70

Bone D & Klein E 2000 Temporal variations in a tropical soft-bottom community, Venezuela. J Coast Res 16: 278–286.

Brown B 1976 A new species of *Aricidea* (Polychaeta: Paraonidae) from Florida. Procc Biol Soc Wash 89: 433–438.

Calderon Aguilera LE & Jorajuria-Corbo A 1986 Nuevos registros de especies de poliquetos (Annelida: Polychaeta) para la Bahía de San Quintín, Baja California, México. Cienc Mar 12(3): 41–61.

Carrillo Baltodano A, Morales-Ramírez AV, Sibaja-Cordero JA & Cortés J 2018 New records of marine planktonic invertebrates from the Caribbean coast of Costa Rica. Rev Biol Trop 66(1): 66–82.

Cerruti A 1909 Contributo all'anatomia, biologia e sistematica delle Paraonidae (Levinsenidae) con partiolare riguardo alle specie del golf di Napoli. Mitt Zool Stat Neapel 19: 459–512, pls. 18–l9.

Çinar ME, Dagli E & Açik S 2011 Annelids (Polychaeta and Oligochaeta) from the Sea of Marmara, with descriptions of five new species. J Nat Hist 445(33–34): 2105–2143.

Çinar ME & Dagli E 2013 Polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the Aegean and Levantine coasts of Turkey, with descriptions of two new species. J Nat Hist 47 (13–14): 911–947.

Cubit J & Williams S 1983 The invertebrates of Galeta Reef (Caribbean Panama): A species list and bibliography. Atoll Res Bull 269: 1–45.

Cuéllar-Mercado DM, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2019 Composition, richness and taxonomic diversity of Polychaete assemblages from La Paz Bay and adjacent oceanic areas of the Southern Gulf of California. Reg Stud Mar Sci https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100576.

Dean H K 1996*a*. Polychaete worms (Annelida) collected in Golfo Dulce during the Victor Hensen Costa Rica expedition (1993 – 1994). Rev Biol Trop 44: 81–86.

Dean HK 1996*b*. Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev Biol Trop 44: 69–80.

Dean HK 2012 A literatura review of the Polycheta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.

Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortéz J 2012 Polychaetes (Annelida Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. Pac Sci 66(3): 347–386. doi:10.2984/66.3.8.

de León-González JA & Díaz-Castañeda V 2011 A new species of Paraonidae (Polychaeta: Paraonidae) from the western coast of Baja California, Mexico. Proc Biol Soc Wash 124: 40–44.

de León-González JA, Hernández-Guevara NA & Rodríguez-Valencia JA 2006 Paraonidae (Polychaeta) from western Mexico, with description of two new species. J Mar Biol Assoc UK 86: 253–262.

Delgado-Blas VH 2001 Distribución espacial y temporal de poliquetos (Polychaeta) bénticos de la plataforma

continental de Tamaulipas, Golfo de México. Rev Biol Trop 49(1): 141–147.

Dexter DM 1976. The sandy-beach fauna of Mexico. Southwest Natur, 20(4): 479–485.

Díaz-Díaz O, Liñero-Arana I, Cárdenas-Oliva A, Vanegas-Espinosa V & Díaz-Peréz Ó E 2009 Paraonidae Cerruti, 1909 (Annelida, Polychaeta) de la costa sur del Gran Caribe. Bol Cent Invest Biol 43: 437–461.

Díaz-Díaz O, Bone D & López A 2014. Polychaetes associated to calcareous sediments Venezuela: Scolecida. Pan-Amer J Aquat Sci 9(4): 301–311.

Díaz-Díaz OF, Bone D & López-Ordaz A 2016 Polychaetes associated to calcareous sediments, Venezuela: Canalipalpata. Pan-Amer J Aquat Sci 11(1): 26–38.

Díaz-Díaz O & Liñero-Arana I 2006 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) asociados a sustratos artificiales en tres localidades del Golfo de Cariaco, Venezuela. Saber, Univ Or Venezuela, 18: 3–10.

Díaz-Castañeda V, de León-González JA & Solana-Arellano E 2014 Biodiversity of polychaete assemblages in a highly productive lagoon located in Baja California Sur, Mexico. Proc Biol Soc Wash 127(2): 406–422.

Díaz-Castañeda V & Harris LH 2004 Biodiversity and structure of the polychaete fauna from soft bottoms of Bahia Todos Santos, Baja California, Mexico. Deep-Sea Res II 51: 827–847.

Díaz-Castañeda V & Valenzuela-Solano S 2009 Polychaete fauna in the vicinity of bluefin tuna sea-cages in Ensenada, Baja California, Mexico. Zoosymposia, 2: 505–526.

Ehlers E 1908 Die bodensässigen Anneliden aus den Sammlungen der deutschen Tiefsee-Expedition. 1–168. In: Chun C (ed) *Wissensch Ergeb Deut Tiefsee-Exped Damp Valdivia 1898–1899*. 16(1): 1–168, plates IXXIII.

Erdoğan-Dereli D, Çinar ME & Dağli E 2017 *Cirrophorus* species (Annelida: Polychaeta: Paraonidae) in the Sea of Marmara, with description of a new species. Zootaxa 4347: 137–150.

Erdoğan-Dereli D & Çinar ME 2019 The genus *Paradoneis* (Annelida: Paraonidae) from the Sea of Marmara, with descriptions of two new species. Zootaxa 4686: 465–496.

Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off western Mexico and adjacent areas in the eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1–575.

Fauchald 1973 Polychaetes from central American Sandy beaches. Bull South Calif Acad Sci, 72: 19–31.

Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanography and Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Fauvel P 1927 Polychètes Sédentaires. Addenda aux Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. En: Faune de France, vol. 16. Chevalier. Paris: 1–494.

Fauvel P 1936 Polychètes Expédition antarctique Belg., Result voyage de la Belge en 1897-1899, sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. 44pp.,

Fernández-Rodríguez V & Londoño-Mesa MH 2015. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) como indicadores biológicos de contaminación marina: casos en Colombia. Gest y Amb, 18(1): 189–204.

Frontana-Uribe SC & Solís-Weiss V 2011 First records of polychaetous annelids from Cenote Aerolito (sinkhole and anchialine cave) in Cozumel Island, Mexico. J Cave Kar Stud 73(1): 1–10.

Gaston G. R. 1984. Family Paraonidae Cerrutti, 1909. En: Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico, vol.1. Uebelacker, JM y Johnson, PG (eds.). Barry A. Vittor & Associates, Mobile, Alabama, 2.1–2.53.

Gillet P (1986) Contribution à létude des Annélides Polychètes des lagunes de la Manche-à-Eau et de Belle-Plaine (Guadeloupe). Description dún nouveau Capitellidae: *Scyphoproctus guadalupensis* n sp. Bull Mus Nat Hist Natur Paris, 4(8): 803–817.

Glémarec M 1966 Paraonidae de Bretagne. Description de *Paradoneis armata* nov. sp. Vie et Mielieu, Sér A: Biol Mar 17(2A); 1045–1052.

Grube AE 1873 Über ein paar neue Anneliden aus der Familie der Spiodeen. *Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur*, 50: 57–58.

Hartley JP 1984 Cosmopolitan polychaete species: the status of *Aricidea belgicae* (Fauvel, 1936) and notes on the identity of *A. suecica* Eliason, 1920 (Polychaeta: Paraonidae). pp. 7–20. In: Hutchings PA (ed.) Proc First Inter Polychaete Conf Sydney. Linean Society of New South Wales, Sydney, 483 pp.

Hartman O 1944 Polychaetous annelids Part VI. Paraonidae, Magelonidae, Longosomidae, Ctenodrilidae, and Sabellaridae. Allan Hancock Pac Exped 10: 311–389.

Hartman O 1957 Orbiniidae, Apistobranchidae, Paraonidae and Longosomidae. Allan Hancock Pac Exped 15(3): 211–393, pls. 20–44, 1 chart.

Hartman O 1963 Submarine Canyons of Southern California Part III. Systematics: Polychaeta. Allan Hancock Pac Exped 27(3): 1–93.

Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ South Calif Press, Los Angeles

Hartmann Schröder G 1959 Zur Okologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitrage zur Neotropischen Fauna, 1: 69–183.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1991 Ecological aspects of the polychaete populations associated with the red mangrove *Rhizophora mangle* at laguna de Términos, Southern part of the Gulf of Mexico. Ophelia Suppl 5: 451–462.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1993 New records of sedentariate polychaetous annelids from

the continental shelf of the gulf of California. Bull Mar Sci, 53(3): 1027–1041.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1999 Systematics and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. Oceánides 13: 25–38.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2013 Biodiversity and distribution of the Scolecida (Annelida: Polychaeta) on the continental shelf of the Gulf of California, Mexican Pacific. Cah Biol Mar 54: 49–61.

Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC & Solís-Weiss V 2003 Commented checklist of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific. Bull South Calif Acad Sci 102(1): 1–16.

Hernández-Alcántara P, Tovar Hernández MA & Solís-Weiss V 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described for the Mexican Pacific: an historical review and an updated checklist. Lat Amer J Aquat Res 36(1): 37–61. DOI: 10.3856 / vol36-issue1-fulltext-4.

Hernández-Alcantara P, Cortes-Solano JD, Medina-Cantú NM, Avilés-Díaz AL & Solís-Weiss V 2014 Polychaete diversity in the estuarine habitats of Términos Lagoon, southern Gulf of Mexico. Mem Mus Victoria, 61: 97–107.

Hobson HD 1972 Two new species and two new records of the family Paraonidae (Annelida: Polychaeta) from the northeastern Pacific Ocean. Proc Biol Soc Wash 85: 549–556.

Ibarzabal DR 1986 Lista de especies de poliquetos bentónicos cubanos. Rep Invest Inst Oceanol 45: 1–17.

Ibarzabal DR 1997 Estructua ecológia de una comunidad caribeña de poliquetos arrecifales. Avicennia 6 / 7: 85–102.

Ibarzabal DR 2006 Poliquetos del Archipiélago de Sabana-Camagüey, ecoregión norcentral de Cuba. Cocuyo 16: 11–14.

ICZN 1979 Opinion 1139 *Paraonis* Grube 1873 (Polychaeta, Paraonidae: designation of a type species under the plenary powers. Bull Zool Nom 36: 114–118.

Imajima M 1973 Paraonidae (Polychaeta) from Japan. Bull nat Sci Mus 16: 253–292.

Jones ML 1968 *Paraonis pygoenigmatica* new species, a new annelid from Massachusetts (Polychaeta: Paraonidae). Proc Biol Soc Wash 81: 323–334.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay AM 2015 Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497–520.

Langeneck J, Barbieri M, Maltagliati F & Castelli A 2017 A new species of *Cirrophorus* (Annelida: Paraonidae) from Mediterranean organically enriched coastal environments, with taxonomic notes on the family. J Mar Biol Assoc UK 97(5): 871–880.

Langeneck J, C Mazziotti, B Mikac, T Scirocco & Castelli A 2018 Aricidea fragilis (Annelida: Paraonidae) in the Mediterrranean Sea: overlooked native of alien species?. The European Zoological Journal, 85(1): 267–272.

Langeneck J, M Barbieri, F. Maltagliati & A Castelli 2019 Molecular phylogeny of Paraonidae (Annelida). Mol Phylogen Evol 136: 1–13.

Laubier L 1966 Sur la presence du genere *Cirrophorus* (Polychètes, Paraonidae) en Mediterranée. Bull Soc Zool Fr 90: 469–477.

Laubier L 1967 Sur quelques *Aricidea* (Polychètes, Paraonidae) de Banyuls-sur-Mer. Vie Mielieu 18(1A): 99–132

Levinsen GMR 1883 Systematisk-geografisk oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Videnskabelige Meddelelser fra den Dansk Naturhistorisk Forening i Kjøbenhavn, Pt. 2: 92–350.

Liñero-Arana I & Díaz-Díaz O 2006 Polychaeta (Annelida) associated with *Thalassia testudinum* in the northeastern coastal waters of Venezuela. Rev Biol Trop 54: 971–978.

López E 2008 Redescription of *Aricidea belgicae* (Fauvel, 1936), an Antartic Paraonidae (Annelida: Polychaeta), with reassessment of its taxonomic status based on new material. Proc Biol Soc Wash 121(3): 297–307.

López E & Sikorski A 2017 The Paraonidae (Annelida: Sedentaria) from Norway and adjacent seas, with two new species, four new records, and a redescription of *Paraonides nordica* Strelzov, 1968 based on type material. Zootaxa 4320: 41–67.

López E., G. San Martín, P. Cladera & M. Capa. 1997. La fauna de anélidos poliquetos del Parque Nacional de Coiba (Panamá). En: S. Castroviejo (ed.). Flor Faun Par Nac Coiba (Panamá). Panamá, pp. 57–73.

Maurer D & Williams S 1988 Deep-sea polychaetous Annelida from Central America to the Antarctic Peninsula and South Sandwich islands. Internationale Rev Ges Hydrobiol 73(5): 659–701.

Magalhães WF, Bailey-Brock JH & Barroso R 2018 A new species of *Paradoneis* Hartman, 1965 (Annelida: Paraonidae) from Hawaii with notes on its reproductive strategy. Mar Biodiv, 49(4): 1617–1625.

McIntosh WC 1879 On the Annelida obtained during the cruise of H.M.S. 'Valorous' to Davis Strait in 1875. Trans Linn Soc Lond Zool ser *2:* 499–511.

McLelland J A & Gaston JR 1994. Two new species of Cirrophorus (Polychaeta: Paraonidae) from the northern Gulf of Mexico. Proc Biol Soc Wash 107: 524–531.

Méndez N 2006 Deep-water polychaetes (Annelida) from the southeastern Gulf of California, Mexico. Rev Biol Trop 54(3): 773–785.

Méndez N 2007 Relationships between deep-water polychaete fauna and environmental factors in the southeastern Gulf of California, Mexico. Sci Mar 71(3): 605–622.

Mesnil F 1897 Études de morphologie externe chez les Annélides. II. Remarques complémentaires sur les Spionidiens. La famille nouvelle des Disomidiens. La

place des *Aonides* (sensu Tauber, Levinsen). Bull Scient Fr et Belg 30: 83–100.

Mesnil F & Caullery M 1898 Étude de morphologie externe chez les Annélides. IV. La famille nouvelle des Levinseniens. Révision des Ariciens. Affinités des deux familles. Les Apistobranchiens. Bull Biol Fr et Belg 31: 126–150, pl. 6.

Molina-Lara OA & Vargas-Zamora JA 1995 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del estero de Jaltepeque, El Salvador: una comparación 1959-1991. Rev Biol Trop 43(1–3): 195–205.

Monro CCA 1939 Polychaeta. B.A.N.Z.A.R.E. Rep, Ser B, 4(4): 87–156.

Pérez-Mendoza AY, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2003 bathymetric distribution and diversity of deep water polychaetous annelids in the Sigsbee Basin, northwestern gulf of Mexico. Hidrobiol 496: 361–370.

Pettibon MH 1965 Two new species of *Aricidea* (Polychaeta: Paraonidae) from Virginia and Florida, and redescription of *Aricidea fragilis* Webster. Proc Biol Soc Wash 78: 127–140.

Prado-Navarro A, Díaz-Castañeda V, Leija Tristán A & de León-González JA 2016 Composición y estructura de las comunidades de poliquetos (Annelida)asociadas a fondos blandos de la costa occidental de la península de Baja California, México. Rev Mex Biodiv 87(1): 74–85. http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.015

Quintanar-Retama O, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2019. Distribution patterns of three new species of *Paradoneis* (Annelida: Paraonidae) from the southern Gulf of Mexico, with a dichotomous key for the Grand Caribbean species. Mar Biodiv 49(6): 2851–2870.

Read G & Fauchald K (eds). 2019. World Polychaeta database. Paraonidae Cerruti, 1909. Accessed through: World Register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=903 on 2019-08-14.

Reish D.J. 1968. A biological survey of Bahía de los Angeles, Gulf of California, Mexico. II. Benthic polychaetous annelids. Trans San Diego Soc Nat Hist 15(7): 67–106.

Renaud JC 1956 A reporto n some polychaetous annelids from the Miami-Bimini area. Amer Mus Nov 1812: 1–40.

Ribeiro RP, Alves PR, de Almeida ZDS & Ruta C 2018 A new species of *Paraonis* and an annotated checklist of polychaetes from mangroves of the Brazilian Amazon Coast (Annelida, Paraonidae). ZooKeys 740: 1–34.

Rivera CG & Rivera de Romero MY 2008 Checklist of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from El Salvador, Eastern Pacific. Check List 4(1): 18–30.

Rodríguez-Valencia JA 2004 Respuesta de los poliquetos bentónicos a la variabilidad ambiental y condiciones El Niño en bahía Petacalco (Guerrero, México). Cienc Mar 30(4): 515–526.

Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford University Press, London, 354 pp.

Salazar-Vallejo SI 1990 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de fondos blandos de Isla Rasa, Golfo de California. Cienc Mar 16(4): 75–95.

Sardá R, Gil J, Taboada S & Gili JM 2009 Polychaeta species captured in sediment traps moored in northwestern Mediterranean submarine canyons. Zool J Linn Soc 155: 1–21.

Solís Weiss V, de León-González JA & González-Ortíz L 2000 Un análisis biogeográfico de los poliquetos (Annelida: Polycheta) del Golfo de Tehuantepec, México. Rev Peru Biol 7(1): 5–15.

Strelzov VE 1973 *Mnogoshchetinkovye chervy semeistva Paraonidae Cerruti, 1909 (Polychaeta, Sedentaria)*. Akademiya Nauk SSSR, Leningrad. pp. 1–169, plates I–IX. [En ruso].

Strelzov VE 1979 Polychaete worms of the family Paraonidae Cerruti, 1909 (Polychaeta, Sedentaria). English translation of the 1973 Russian edition, published by the Smithsonian Institution and U.S. National Science Foundation, Washington D.C., 212 pp. + plates I–IX.

Suárez AM 1981 Poliquetos bentósicos Cubanos II. Sedentaria. Rev Invest Mar 2: 3–47.

Tauber P 1879 Annulata Danica. En kritisk revision af de in Danmark fundne Annulata Chaetognatha, Gephyrea, Balanoglossi, Discophoreae, Oligochaeta, Gymnocopa og Polychaeta. Reitzel, Kobenhavn. 144 pp.

Tovar Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA 2019 Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. Rev Mex Biodiv, 90: 1–25.

Vásquez Montoya R & Thomassin B 1983 Contibución al conocimiento de los anélidos poliquetos de las praderas de *Thalassia testudinum* y *Halodule* sp. del sector de Punta Galeta (Panamá, Provincia de Colón). Ann Inst Cienc Mar Limnol, Univ Nac Autón Méx 10: 1–10.

Villalobos Guerrero TF & Molina-Acevedo IC 2014 Lista de especies y estado del conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta de Sinaloa, Golfo de California. Bol Inst Oceanogr Ven 53(1): 79–109.

Villamar F 1983 Poliquetos bentónicos del golfo de Guayaquíl. Acta Oceanogr Pac 2(2): 659–733.

Villamar F 1989 Estudio de los poliquetos bentónicos en el golfo de Guayaquil, exterior (Canal del Morro y Jambelí). Acta Oceanogr Pac 5(1): 34–40.

Villamar F 2006 Estudio taxonómico y distribución de los poliquetos bentónicos en la zona intermareal de las provincias de Esmeraldas y Manabí (Ecuador). Acta Oceanogr Pac 13(1): 169–197.

Villamar F 2013 Estudio de los poliquetos (gusanos marinos) en la zona intermareal y submareal de la bahía de manta (Ecuador), y su relación con algunos

factores ambientales, durante marzo y agosto del 2011. Acta Oceanogr Pac 18(1): 117–130.

Webster HE 1879 The Annelida Chaetopoda of the Virginia coast. Trans Alb Inst NY 9: 202–272

Webster HE & Benedict JE 1887 The Annelida Chaetopoda from Eastport, Maine. US Comm Fish Fisher. Rep US Comm Fish 1885 (Appendix D. 12): 707–755, 8 plates.

Young DK & Young MW 1982 Macrobenthic invertebrates in bare sand and seagrass (*Thalassia testudinum*) at Carrie Bow Cay, Belize. In: Rützler, K. & Macintyre, I.G. (eds.) The Atlanic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize; I. Structure and communities. Smith Contr Mar Sci pp. 115–126.

Zhou J & Reuscher MG 2013 Description of a new species of *Aricidea* (Polychaeta: Paraonidae) from Chinese Seas. Proc Biol Soc Wash 126(3): 276–283.

42. Pectinariidae de Quatrefages, 1865

Mario H. Londoño-Mesa

Grupo Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina
Instituto de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Colombia.
hernan.londono@udea.edu.co

Introducción

Los pectináridos son poliquetos exclusivamente marinos, que viven a poca profundidad, en fondos arenosos o areno-fangosos, aunque se tienen registros del mar profundo a 3000 m (Hartman 1959). Usan pequeñas partículas de arena, fragmentos de conchas y de corales, así como foraminíferos, para construir sus típicos tubos cónicos (Fig. 1A), los cuales están abiertos por ambos extremos y se ubican en el sedimento oblicuamente, con la región cefálica hacia abajo y el extremo posterior hacia la superficie del sedimento. Esta forma del tubo es exclusiva, por lo que se les llama también "gusanos cono de helado" o "gusanos trompeta" (Nishi *et al.* 2014). El nombre de la familia deriva de la palabra latina *Pecten*, o peine, que alude a la presencia de grandes setas cefálicas muy anchas llamadas paleas que, en conjunto, semejan un par de peines o peinetas, con las cuales cavan dentro del sedimento. Sin embargo, estos peines o setas cefálicas carecen de importancia taxonómica, debido a su invariable morfología dentro del grupo.

La morfología externa es compleja, en comparación con otras familias dentro del orden Terebellida (Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1986, Ampharetidae Malmgren, 1866, Terebellidae Johnston, 1846 y Trichobranchidae Malmgren, 1866) (Read & Fauchald 2020). Su cuerpo se divide en regiones discretas, con formas complejas y estructuras que se usan para la identificación de las especies. Es común encontrar diferentes tipos de setas, según sea la región del cuerpo. Generalmente, el extremo anterior es mucho más ancho que el extremo posterior. A este patrón obedece también la forma del tubo.

En cuanto a la anatomía interna de la familia, Hessle (1917) comenzó los estudios sobre la distribución de nefridios en *Pectinaria* Savigny *in* Lamarck, 1818 y *Petta* Malmgren, 1866, los únicos dos géneros válidos a la fecha de sus investigaciones. Luego, Fauvel (1959) hizo algunos aportes sobre la morfología y fisiología de la familia. Sin embargo, los estudios posteriores profundizaron sobre la estructura de los órganos internos. Así, Bartolomaeus (1998) realizó estudios sobre el desarrollo de los uncinos en *Pectinaria koreni* Malmgren, 1866, detallando el proceso de crecimiento y la generación de los dientes. Orrhage (2001) describió detalladamente la anatomía del sistema nervioso central y la morfología del extremo anterior en el suborden Terebellomorpha. Posteriormente, Zhadan & Tzetlin (2002) realizaron un estudio comparativo de la morfología del aparato alimentario. Finalmente, Zhadan & Tzetlin (2003) realizaron un estudio histológico y detallado de la membrana gular o diafragma a través de disecciones y observaciones con microscopía óptica y electrónica.

Los pectináridos son solitarios, y usan los tentáculos bucales para seleccionar las partículas del fondo, llevarlas a la boca y alimentarse de ellas o del material de algas y microorganismos que las rodean (Jumars *et al.* 2015). Durante esta selección, producen corrientes que obligan a las partículas más grandes pasar entre el tubo y el gusano, haciendo que salgan a la superficie sin ser ingeridas, por el orificio mas estrecho del tubo. Por lo tanto, contribuyen a la dinámica del suelo marino a través de la remoción de material particulado. Algunas especies construyen cámaras en forma de "U", usando los tentáculos y las paleas. Los organismos se ubican a un lado de esta cámara, y el otro lado se comunica con la superficie del suelo, a través de un estrecho canal. En estas cámaras seleccionan las partículas alimenticias y respiran gracias al constante movimiento del agua dentro de ella (Rouse & Pleijel 2001).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Las especies tienen reproducción sexual. No se ha observado reproducción asexual. Los organismos son hermafroditas y liberan sus huevos inmaduros a la columna de agua, a través de los mixonefridios. El ovocito, una vez fecundado, es liberado a la columna de agua, para luego transformarse en una larva plantónica. Luego de dos semanas, la larva se asienta en el sedimento para comenzar a construir su primer tubo.

El origen de los miembros de Pectinariidae se remonta a un período similar al de otros poliquetos tubícolas, como serpúlidos y sabélidos; el primer tubo de un pectinárido con apariencia moderna fue encontrado en el Cretácico Tardío (84 Ma) de Colombia. Esto sugiere que la familia apareció en el Neotrópico, durante el Mesozoico tardío (Vinn & Luque 2013).

Sistemática

La familia Pectinariidae fue inicialmente considerada como Amphictenidae Grube, 1850. Sin embargo, este último no debe tener prioridad sobre Pectinariidae, debido a que Lamarck (1818) estableció *Pectinaria* como género y *Pectinaria* y *Amphictene* como subgéneros (ICZN, 1982).

Quizá uno de los problemas más importantes dentro de la familia ha sido la comprensión del nivel jerárquico de los géneros. Inicialmente, sólo el género *Pectinaria* Lamarck, 1818 fue considerado válido, y los otros cuatro géneros, *Amphictene* Savigny *in* Lamarck, 1818, *Cistenides* Malmgren, 1866, *Lagis* Malmgren, 1866 y *Petta* Malmgren, 1866 eran considerados subgéneros. No obstante, reorganizaciones posteriores (Nilsson 1928, Long 1973, Wolf 1984) los consideraron como géneros válidos, re-estructurando la sistemática de la familia. Por lo tanto, Read & Fauchald (2020) reconocen estas cinco familias, y presentan 65 especies válidas. Para América Tropical se han registrado 13 especies, distribuidas en los cinco géneros válidos.

Han sido varios los trabajos de importancia taxonómica sobre la familia. Hartman (1941) describió algunas especies del Pacífico Oriental e hizo una lista de los caracteres más importantes de todas las especies entonces conocidas, incluyendo una clave taxonómica. Luego, Long (1973) y Wolf (1984) describieron algunas especies encontradas en el Gran Caribe y en el primer trabajo, hay una comparación y propuesta para estandarizar la morfología teniendo en cuenta la morfología del opérculo, las setas y uncinos pectiniformes.

Hutchings & Peart (2002) hicieron una revisión detallada de los cinco géneros, considerando 52 especies válidas; lograron estandarizar su morfología, dando límites precisos a estos taxones; además, describieron algunas especies de Australia. Tal vez, los primeros estudios moleculares hechos para la familia fueron realizados por Jolly *et al.* (2005, 2006). Usando COI de *Pectinaria koreni* hicieron estudios biogeográficos y filogeográficos para el Atlántico francés; concluyeron que puede haber especies crípticas bajo este nombre.

Sin embargo, numerosos estudios sobre la familia fueron realizados en la década del 2010 principalmente para el Pacífico occidental: Nishi *et al.* (2014) redescribieron cuatro especies de Japón; Wong & Hutchings (2015) describieron dos nuevas especies para Isla Lizard, Australia; Zhang *et al.* (2015) describieron una nueva especie del género *Amphictene* para China; Choi *et al.* (2017) describieron una nueva especie del género *Lagis* para Corea; Zhang & Qiu (2017) describieron una nueva especie del género *Pectinaria* para China y ofrecieron una clave taxonómica para la región; Zhang *et al.* (2019) hicieron la revisión el género *Petta*, describieron dos nuevas especies para Australia, e hicieron comentarios para la filogenia de la familia, y Zhang & Hutchings (2019) hicieron la revisión de la familia para Australia. Adicionalmente, para el Atlántico occidental, Nogueira *et al.* (2019) hicieron la revisión de la familia para el suroeste de Brasil.

Finalmente, García-Garza & de León-González (2014) describieron *Amphictene helenae* como nueva especie para el Golfo de México, y redescribieron *A. guatemalensis* basándose en material tipo, para el Pacífico guatemalteco.

Morfología

El cuerpo es grueso hacia el extremo anterior y se adelgaza cónicamente hacia el extremo posterior (Fig. 1B–C). Las especies poseen un número constante de segmentos, lo que indica un

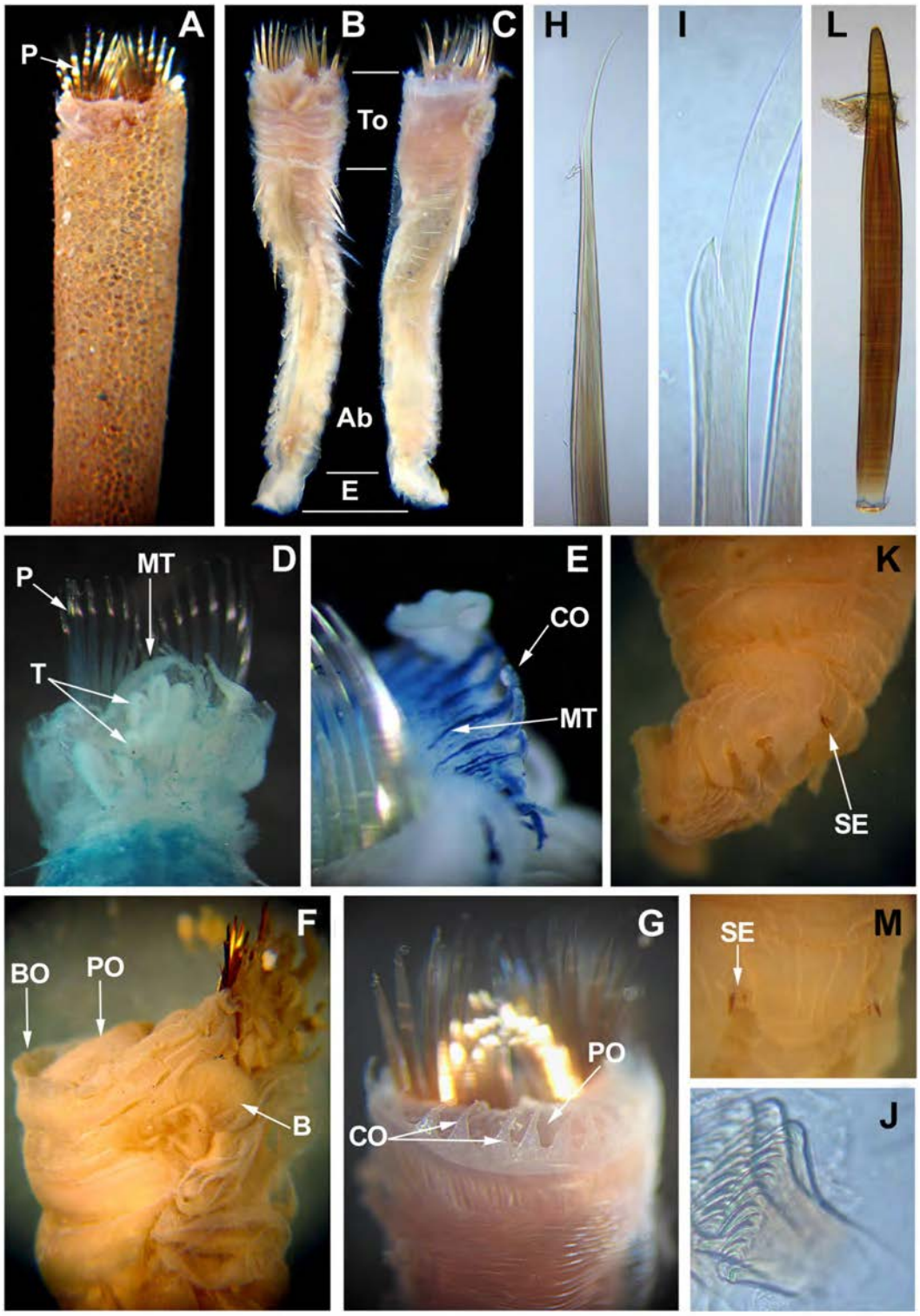


Figura 1. *Cistenides brevicoma*: A) organismo dentro del tubo; B) mismo, VV; C) mismo, VD; *Petta*: D) extremo anterior, VV; *Cistenides*: E) extremo anterior, VL; F) extremo anterior, VL; G) extremo anterior, VD; *Pectinaria regalis*: H) notoseta lisa; I) notoseta con diente medial; J) uncinos pectiniformes; K) escafo vista lateral; L) seta escafal. Abreviaturas: A= abdomen; B= branquia; BO= borde opercular; CO= cirros operculares; E= escafo; MT= membrana tentacular; P= Paleas; PO= placa opercular; SE= setas escafales, T= tentáculos; To= tórax; VD= vista dorsal; VL= vista lateral; VV= vista ventral.

crecimiento definido. Por lo general, el tegumento es liso, tan delgado que es transparente, y muy delicado, y carece de estructuras glandulares conspicuas. La segmentación es imperceptible dorsalmente; sin embargo, ventralmente está demarcada por los escudos ventrales. De esta forma, el cuerpo se divide en extremo anterior, tórax, cuerpo o abdomen, y región posterior o escafo. La longitud de los organismos cuando adultos, puede variar desde 1 cm hasta 8 cm., presentando un tubo del mismo tamaño del organismo, con un diámetro de 1.2 cm en su extremo más ancho. El tórax tiene tres segmentos, mientras que el cuerpo puede tener hasta 17 segmentos.

Extremo anterior: El prostomio está fusionado con el peristomio. Los labios son poco visibles. Los tentáculos son ventrales, cortos, lisos, numerosos, acanalados y sin ser retráctiles (Fig. 1D). La membrana tentacular, denominada comúnmente como velo cefálico, es ancha con borde liso (Fig. 1D) o cirrado (Fig. 1E), se localiza detrás de los tentáculos. Dorsal al velo cefálico se presentan dos grupos laterales de setas transformadas en paleas gruesas (Fig. 1A–E), que pueden presentar desde un color blanco hasta ámbar. Estas paleas emergen desde una superficie plana, llamada opérculo o placa opercular, que ayuda a que el organismo se refugie dentro del tubo. El opérculo puede presentar un borde liso (Borde Opercular, BO; Fig. 1F) o con cirros (Cirros Operculares, CO; Fig. 1G). Esto es muy importante al momento de diferenciar el género *Amphictene* de los demás géneros, pues éste tiene el borde con cirros.

Cuerpo: Se divide en dos regiones: tórax y abdomen. Generalmente, se le llama tórax a la región del cuerpo comprendida entre el segmento 1 y 6, y abdomen al resto del cuerpo (Figs. 1B–C). Tienen dos pares de branquias en el tórax, un par en el segmento 2 y el otro en el 3 (Fig. 1F); son laterales, y con una estructura lamelar. Los parápodos son birrámeos, iniciando los notópodos en el segmento 4. Por lo tanto, los segmentos branquiales son aquetos.

Setas: Son simples y pueden ser lisas, serradas o con un diente subdistal (Fig. 1H–I). Los neurópodos inician en el segmento 7, luego de un segmento 6 aqueto. Las neurosetas son uncinos pectiniformes (con una o dos hileras de dientes en el plano longitudinal) o aviculares (con una o varias líneas de dientes en el plano transversal) (Fig. 1J). Los neurópodos continúan hasta el penúltimo segmento antes del escafo. El último segmento corporal es aqueto.

Región posterior o escafo: Es fácilmente reconocible, pues el escafo se presenta como una estructura que comienza cuando la región abdominal del cuerpo llega a su menor grosor, con un segmento aqueto (Fig. 1B–C). Es cóncavo dorsalmente y, por lo general, se presenta doblado hacia el lado ventral (Fig. 1K). Su base puede presentar dos grupos laterales de setas aciculares gruesas hacia el lado dorsal (Fig. 1K–M), denominadas setas escafales que se dirigen posteriormente. El borde del escafo es liso o crenulado (con muescas pequeñas), y distalmente puede presentar un cirro anal.

Clave taxonómica

Para compilar las especies de pectináridos de América tropical fueron de gran ayuda las listas previas de Salazar-Vallejo (1996), Salazar-Vallejo & Londoño–Mesa (2004) y Hernández-Alcántara *et al.* (2003).

Nomenclatura de regiones biogeográficas

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una letra entre paréntesis, la cual refiere la región en la que ha sido registrada: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable, pues podría haber más de una especie bajo el mismo nombre.

Clave para géneros y especies
(Modificada de Londoño-Mesa 2009)

1 Velo cefálico sin cirros; escafo no diferenciado del abdomen ….. *Petta* Malmgren, 1866 .... *P. pellucida* Ehlers, 1887 (G, C)
– Velo cefálico con cirros; escafo separado del abdomen..... **2**

2(1) Borde opercular dorsal con cirros ….. *Amphictene* Savigny *in* Lamarck, 1818 ..... **3**
– Borde opercular dorsal sin cirros..... **5**

3(2) Escafo con cirros; uncinos con 2 hileras verticales de dientes, última línea horizontal con 3 dientes **4**
– Escafo sin cirro; uncinos con 4–5 hileras verticales de dientes..... ..... *A. guatemalensis* (Nilsson, 1928) (P)

4(3) Escafo con un cirro ..... *A. auricoma* (Müller, 1776)[1] (B, P, Q)
– Escafo con cinco cirros..... *A. helenae* García-Garza & de León-González, 2014 (G)

5 (2) Velo cefálico unido a la membrana tentacular ….. *Lagis* Malmgren, 1866..... ..... *L. tenera* Hartmann-Schröder, 1959 (P)
– Velo cefálico libre **6**

6(5) Uncinos con dientes en una sola hilera vertical ….. *Cistenides* Malmgren, 1866 ….. setas escafales distalmente curvas ..... *C. brevicoma* (Johnson, 1901) (B, P)
– Uncinos con dientes en dos hileras verticales..... *Pectinaria* Lamarck, 1818 … **7**

7(6) Uncinos con 5 dientes en cada hilera vertical..... *P. californiensis* Hartman, 1941 (P)
– Uncinos con 7 o más dientes en cada hilera vertical (Fig. 1J) **8**

8(7) Escafo con márgenes crenulados..... **9**
– Escafo con márgenes lisos..... **10**

9(8) Uncinos con 7 dientes en cada hilera vertical..... *P. hartmanae* Reish, 1968 (B, P)
– Uncinos con 10–12 dientes en cada hilera vertical; setas escafales rectas (Fig. 1L); notosetas lisas, sin diente medial (Fig. 1H) ..... *P. regalis* Verrill, 1901 (C, B, P, Q)

10(8) Con 17 pares de notópodos..... *P. belgica* (Pallas, 1776)[2] (C, B, P, Q)
– Con 16 pares de notópodos **11**

11(10) Alrededor de 60 cirros en el velo cefálico ..... *P. chilensis* (Nilsson, 1928)[3] (G, Q)
– Con 12–38 cirros en el velo cefálico; algunas notosetas con diente medial (Fig. 1I)..... **12**

12(11) Con 7–9 setas escafales..... *P. meredithi* Long, 1973 (C)
– Con 14–26 setas escafales ..... *P. gouldii* (Verrill, 1874) (C)

Comentarios

1) Descrita para Dinamarca.
2) Descrita para Suecia.
3) Descrita para el Pacífico Suroriental (Chile).

Agradecimientos

A María Elena García-Garza y Jesús Ángel de León-González por la invitación a mejorar la contribución del 2009. Dos revisores anónimos ayudaron a mejorar esta versión final.

Referencias

Bartolomaeus T. 1998. Chaetogenesis in polychaetous Annelida – Significance for annelid systematics and the position of the Pogonophora. Zoology 100(1997/1998): 348–364.

Choi HK, Jung TW & Yoong SM. 2017. A new species of *Lagis* (Annelida: Polychaeta: Pectinariidae) from Korean waters. Zootaxa 4227 (2): 279–286.

Ehlers E. 1887. Reports on the results of dredging under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877–78), and in the Caribbean Sea (1878–79), in the United States Coast Survey Steamer "Blake", Lieutenant-Commander C.D. Sigsbee, U.S.N., Commanding. Preliminary report on the worms. Bull Mus Comp Zool 15: 237–253.

Fauvel P. 1959. Classe des annélides polychètes Annelida, Polychaeta (Grube 1851). Traite de Zool 5(1): 12–196.

García-Garza ME & de León-González JA. 2014. A new species of *Amphictene* (Annelida, Pectinariidae) from the Gulf of Mexico, with a redescription. ZooKeys 367: 1–9.

Hartman O. 1941. Polychaetous annelids. Part IV. Pectinariidae. Allan Hancock Pac Exped 7: 325–345.

Hartman O. 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World. Parts 1 and 2. Allan Hancock Found Occ Paper 23: 1–628.

Hartmann-Schröder G. 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebiets von El Salvador. Beitr Neotrop Fauna 1-2: 69–183.

Hessle C. 1917. Zur Kenntnis der Terebellomorphen Polychaeten. Zool Bidrag fran Uppsala 5: 39–258.

Hutchings P & Peart R. 2002. A review of the genera of Pectinariidae (Polychaeta) together with a description of the Australian fauna. Rec Aust Mus 54: 99–127.

ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1982. Opinion 1225. *Pectinaria* Lamarck, 1818, *Nereis cylindraria belgica* Pallas, 1766 and *Lagis koreni* Malmgren, 1866 (Polychaeta): Conserved. Bull Zool Nom 39(3): 186–191.

Johnson HP. 1901. The Polychaeta of the Puget Sound regions. Proc Boston Soc Nat Hist 29: 381–437.

Jolly MT, Jollivet D, Gentil F, Thiébauts E & Viard F. 2005. Sharp genetic break between Atlantic and English Channel populations of the polychaete *Pectinaria koreni*, along the North coast of France. Heredity 94: 23–32.

Jolly MT, Viard F, Gentil F, Thiébauts E & Jollivet D. 2006. Comparative phylogeography of two coastal polychaete tubeworms in the Northeast Atlantic supports shared history and vicariant events. Mol Ecol 15: 1841–1855.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of Worms Emended: An Update of Polychaete Feeding Guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497–520.

Lamarck JB. 1818 Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Tome 5. Paris: Deterville / Verdière, 612 pp.

Londoño-Mesa MH. 2009. 35 Pectinariidae de Quatrefages, 1866. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. De León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (Eds). Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, Vol. II, pp; 737-408.

Long CD. 1973. Pectinariidae (Polychaeta) from Caribbean and associated waters. Bull Mar Sci 23: 857–874.

Malmgren AJ. 1866. Nordiska Hafs. Annulater. Öfversigt af Kongliga. Vet Akad Hand Stockholm 22: 355–410.

Müller OF. 1776. Zoologicae Danicae Prodromus, seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characters, nomina et synonyma imprimis popularium. Havniae: (Copenhagen) xxxii, 282 pp.

Nilsson D. 1928. Neue und alte Amphicteniden. Göteborgs Kunge. Vet Vitt Sam Hand (Ser 4) 33: 1–96.

Nishi E, Matsuo K, Kazama-Wakabayashi M, Mori A, Tomioka S, Kajihara H, Hamaguchi, M Kajihara N & Hutchings P. 2014. Partial revision of Japanese Pectinariidae (Annelida: Polychaeta), including redescriptions of poorly known species. Zootaxa 3895 (3): 433–445.

Nogueira JMM, Ribeiro WM, Carrerette O & Hutchings P. 2019. Pectinariidae (Annelida, Terebelliformia) from off southeastern Brazil, southwestern Atlantic. Zootaxa 4571 (4): 489–509.

Orrhage L. 2001. On the anatomy of the central nervous system and the morphological value of the anterior end appendage of Ampharetidae, Pectinariidae and Terebellidae (Polychaeta). Acta Zool 82: 57–71.

Pallas PS. 1776. Miscellanea zoological quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur, i-xii, 1–224 pp.

Reish DJ. 1968. A biological study of Bahia de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II Benthic polychaetous annelids. Trans San Diego Soc Nat Hist 15: 67–106.

Rouse G & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford: Oxford University Press. London, 354 pp.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol México Ser Zool 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol México Ser Zool 75(1): 9–97.

Verrill AE. 1874. Report on the dredging in the region of Georges Banks, in 1872. Trans Conn Acad Arts Sci 3: 1–57.

Verrill AE. 1901. Additions to the Turbellaria, Nemertina, and Annelida of the Bermudas, with revision of some New England genera and species. Trans Conn Acad Arts Sci 10: 595–671.

Vinn O & Luque J. 2013. First record of a pectinariid-like (Polychaeta, Annelida) agglutinated worm tube from the Late Cretaceous of Colombia. Cret Res 41: 107–110.

Wolf PS. 1984. Chapter 50. Family Pectinariidae Quatrefages, 1865. *In*: Uebelacker JM y PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Vol. 7. Barry A. Vittor & Associates Inc., Mobile, Alabama, pp: 1–10.

Wong E & Hutchings P. 2015. New records of Pectinariidae (Polychaeta) from Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia and the description of two new species. Zootaxa 4019 (1): 733–744.

Zhadan AE & Tzetlin AB. 2002. Comparative morphology of the feeding apparatus in the Terebellida (Annelida: Polychaeta). Cah Biol Mar 43: 149–164.

Zhadan AE & Tzetlin AB. 2003. Comparative study of the diaphragm (gular membrane) in Terebelliformia (Polychaeta, Annelida). Hydrobiologia 496: 269–278.

Zhang J & Hutchings P. 2019. A revision of Australian Pectinariidae (Polychaeta), with new species and new records. Zootaxa 4611(1): 1–70.

Zhang J, Hutchings P & Kupriyanova E. 2019. A revision of the genus *Petta* Malmgren, 1866 (Annelida: Pectinariidae), with two new species from deep waters of southeastern Australia, and comments on phylogeny of the family. Zootaxa 4614 (2): 303–330.

Zhang J & Qiu J-W. 2017. A new species of *Pectinaria* (Annelida, Pectinariidae), with a key to pectinariids from the South China Sea. ZooKeys 683: 139–150.

Zhang J, Zhang Y & Qiu J-W. 2015. A new species of *Amphictene* (Annelida, Pectinariidae) from the northern South China Sea. ZooKeys 545: 27–36.

43. Phyllodocidae Örsted, 1843

Tulio F. Villalobos-Guerrero[1, 2], Isabel C. Molina-Acevedo[1], Aideé Egremy-Valdez[3] & Andrea Glockner-Fagetti[4]

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
tulio1786@msn.com
2) Universidad de Kagoshima, Japón
3) Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México
4) Universidad Victoria de Wellington, Nueva Zelanda

Introducción

Phyllodocidae, como nombre de una familia de anélidos, se basa en *Phyllodoce* Savigny *in* Lamarck, 1818, un nombre inspirado en una ninfa marina de cabello dorado, Filódoce, hija de Nereo y Doris en la mitología griega. Uschakov (1972) consideró que la traducción griega del nombre sería "asemejando hojas" y que describe apropiadamente su apariencia, ya que los cirros dorsales aplanados y con forma de hoja son muy característicos de la familia; sin embargo, aunque el prefijo phyllo- (es decir, hoja) lo sugiere, la traducción es cuestionable porque el sufijo griego clásico para indicar semejanza es –oide(s). Los filodócidos también pueden reconocerse por su cuerpo alargado y delgado, con pigmentación muy llamativa, tanto por la coloración, como por los patrones a lo largo del cuerpo. Algunas especies poseen líneas longitudinales o transversas que se repiten en cada segmento y resultan en combinaciones únicas con colores como gris, verde, amarillo, rojo, marrón o negro.

La familia tiene una distribución geográfica y batimétrica mundial. Aunque la mayoría de las especies descritas habitan a menos de 200 m de profundidad, algunas se han encontrado hasta a los 8,100 m como *Sige dogieli* (Uschakov, 1953) (Pleijel 2001). La gran mayoría de los filodócidos son de vida libre y se encuentran casi exclusivamente en el bentos, aunque unas cuantas especies son estuarinas y muy pocas dulceacuícolas (Wilson 2000). Residen en zonas rocosas, en sedimentos, o fondos mixtos, entre la vegetación o en colonias de balanos y bivalvos. Una de las características más notables de los filodócidos es la secreción de grandes cantidades de moco (Blake 1994). Este es excretado por las glándulas asociadas a los cirros parapodiales. Facilita el deslizamiento del gusano sobre el sustrato y protege el delicado integumento de las lesiones; asimismo, debido a sus propiedades de cementación, fortalece la cubierta delgada de su refugio sobre estructuras rígidas o de los orificios temporales en donde viven enterrados en el sedimento (Uschakov 1972).

La longitud de los filodócidos varía considerablemente, desde 1-2 mm hasta casi un metro, aunque el promedio es de 50-100 mm; lo mismo ocurre con el número de segmentos, varían desde unos pocos hasta cerca de 1,300 como en *Eulalia myriacycla* (Schmarda, 1861), pero el promedio es de 50–100 segmentos (Uschakov 1972, Wilson 2000). Son carnívoros y carroñeros, e incluso caníbales; suelen emboscar o perseguir a sus presas atrapándolas rápidamente con la faringe larga y eversible (Khlebovich 1959, Wilson 2000, Jumars *et al.* 2015). Recientemente se demostró que *E. viridis* (Linnaeus, 1767) tiene filotoxinas asociadas a las secreciones mucosas del sistema digestivo (Cuevas *et al.* 2018). Estas toxinas son aplicadas con la faringe para inmovilizar a las presas y para suavizar el tejido que permitirá la extracción por succión. Los filodócidos también son huéspedes de muchos animales marinos parásitos, entre ellos, cilióforos (*Vorticella*, *Scyphidia*), mesozoarios (ortonéctidos), copépodos (Phyllocolidae), nemátodos (*Contracaecum*), e incluso cercozoos enquistados (*Haplosporidium*) (Uschakov 1972). Recientemente se ha descubierto que los filodócidos también pueden presentar hábitos ectoparásitos en ctenóforos (San Martín *et al.* 2020) o endoparásitos en gusanos escamosos (Jimi *et al.* 2020).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Hay pocas observaciones directas sobre la reproducción de los filodócidos. Son dioicos, generalmente la liberación de los gametos y fertilización ocurre en la columna de agua. Muchos forman enjambres reproductivos pero sólo algunas especies muestran cambios morfológicos como los asociados a la epitoquia en neréididos o sílidos, como el remplazo de setas por capilares. Otras especies no presentan un comportamiento de enjambre durante la reproducción, sino que los embriones son protegidos por los progenitores (Salazar-Vallejo 1996a, Wilson 2000). *Notophyllum foliosum* (Sars, 1835) fija al cuerpo masas gelatinosas de huevos, mientras que algunas especies de *Eulalia* Savigny, 1822 y *Phyllodoce* Savigny *in* Lamarck, 1818 adhieren las masas gelatinosas con unos 150,000 huevos, a algas u otros objetos en el lecho marino (Uschakov 1972). Las larvas son mayormente planctotróficas, aunque el desarrollo lecitotrófico puede ocurrir en *Eteone barbata* Malmgren, 1865; la vida pelágica de las larvas dura desde una semana hasta dos meses (Wilson 2000, Pleijel & Rouse 2006).

La síntesis más reciente de la familia en América tropical indica que se han registrado 74 especies como se consigna en la edición previa (Glockner-Fagetti & Egremy-Valdez 2009). Después de realizar una re-evaluación e incorporar los trabajos con nuevos registros en la última década, incluyendo otros estudios un poco más sureños al límite austral del Pacífico Oriental Tropical, 102 especies han sido encontradas hasta el momento en América tropical (agosto 2019); aunque los registros de 26 especies son considerados cuestionables para el golfo de México y el mar Caribe, 23 para el Pacífico oriental tropical, y dos para el occidente de la península de Baja California.

Sistemática

Linnaeus (1767) describió a los primeros miembros con los nombres *Nereis viridis* (actualmente *Eulalia*) y *N. maculata* (ahora en *Phyllodoce*). Otros naturalistas del siglo XVIII, tales como Otto F. Müller, Peter S. Pallas, Otto Fabricius y Johann F. Gmelin, también clasificaron estos y otros gusanos similares en *Nereis* Linnaeus, 1758 al ser el único que no tenía los atributos de los otros géneros de Linnaeus (*Aphrodita, Serpula*). No obstante, Jules-César Savigny (*in* Lamarck 1818, 1822) separó esas especies de *Nereis*, y propuso dentro de los neréididos, un grupo mayor de común denominación en aquel entonces, los primeros géneros de filodócidos: *Eteone, Eulalia* y *Phyllodoce*. de Blainville (1828) descubrió que el nombre *Phyllodoce* ya había sido utilizado para un grupo de gusanos escamosos, *Phyllodoce* Ranzani 1817, y lo reemplazó con su nuevo género *Nereiphylla*; sin embargo, la combinación con el nombre de Savigny ha prevalecido en uso hasta la actualidad. No obstante, dado que precedía al uso generalizado, Pleijel (1991b) propuso que se mantuviera el homónimo menor, como *nomen protectum*, y que al mayor se le considerase *nomen oblitum*. La Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica suprimió la combinación con el nombre de Ranzani (ICZN 1992).

El naturalista danés Anders S. Örsted, también conocido entre los poliquetólogos con las variantes Ørsted y Oersted, fue el primero en reunir a los filodócidos en un grupo llamado "Phyllodoceae" aunque dentro de los neréididos (Örsted 1843), ahí añadió a cuatro géneros, incluyendo aquel que dio la raíz al nombre. Al haber indicado el número gramatical del grupo como plural y haber incluido al género tipo, se le atribuye a Örsted (1843) la autoría de la familia (ICZN 1999, art. 11.7.1.1). Sin embargo, Grube (1850) fue el primero en reconocer a los filodócidos en una familia independiente como la reconocemos ahora; mientras que Malmgren (1867) fue quien utilizó correctamente el sufijo moderno para la familia Phyllodocidae, aunque no se había estabilizado la nomenclatura para las familias.

Los estudios sistemáticos de los filodócidos más completos se han llevado a cabo en cuatro grandes obras: Gravier (1896), Bergström (1914), Uschakov (1972, 1974) y Pleijel (1991a). El primer autor aclaró en detalle las características anatómicas comparativas de Phyllodocidae. El segundo publicó una monografía sobre Phyllodocidae con una clasificación detallada a nivel subfamilia y género, pero este trabajo fue rechazado por autores posteriores. El tercero realizó una revisión completa de la biología, anatomía y morfología de los filodócidos, aunque estuvo dirigido a los océanos Ártico y Pacífico noroccidental; esta fue publicada en ruso (1972), pero después fue traducida al inglés (1974). Por otra parte, la obra de Pleijel (1991a) provee una actualización de las diagnosis genéricas y una lista

de todas las especies considerado el estatus taxonómico, además de que se limitó a la familia en su concepción moderna, al evitar considerar las varias subfamilias o familias holopelágicas de los otros autores.

La clasificación de los grupos dentro de Phyllodocidae ha sido inestable. Tradicionalmente, solo las formas bénticas se han denominado filodócidos, y son los únicos que se abordan en este capítulo, pero varias familias de pelágicos también se han considerado miembros de Phyllodocidae. Tal es el caso de Alciopidae Ehlers, 1864, Iospilidae Bergström, 1914, Lopadorrhynchidae Claparède, 1870, Pontodoridae Bergström, 1914, Typhloscolecidae Uljanin, 1878 y Tomopteridae Grube, 1850. Los estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos (Rouse & Fauchald 1997, Pleijel 2001) y moleculares (Halanych *et al.* 2007) sugieren que los alciópidos son derivados de los filodócidos bénticos, y lo mismo sucede para los lopadorrínquidos y tifloscolécidos (Struck & Halanych 2010). El resto de las familias no han sido tratadas con detalle en estudios filogenéticos, por lo que sus relaciones dentro o fuera de Phyllodocidae aún son inciertas.

Por otra parte, Pleijel (1991a), Eibye-Jacobsen (1993), Orrhage & Eibye-Jacobsen (1998), Kato & Pleijel (2003) han realizado una serie de análisis filogenéticos sobre los filodócidos bénticos pero los resultados han sido divergentes, especialmente con respecto a las relaciones basales y a la monofilia de las subfamilias Eteoninae Bergström, 1914, Notophyllinae Pleijel, 1991a y Phyllodocinae Örsted, 1843. El estudio filogenético más reciente ha demostrado que ninguna de las tres subfamilias actuales sería monofilética (Eklöf *et al.* 2007). Sin embargo, al igual que los filodócidos pelágicos, las relaciones basales dentro de los miembros bénticos necesitan investigaciones filogenéticas adicionales.

También se han realizado revisiones sistemáticas de algunos géneros de filodócidos. Wilson (1988) revisó parcialmente *Eteone* y lo dividió en *Eteone*, *Hypereteone* Bergström, 1914 y *Mysta* Malmgren, 1865 dependiendo de la presencia de papilas en la faringe y en la forma de los cirros anales; no obstante, esta separación no es aceptada porque *Eteone* se volvería parafilético (Pleijel 1991a, Eibye-Jacobsen 1993). Pleijel (1990) realizó la revisión de *Sige* Malmgren, 1865 y consideró a *Vitiazia* Uschakov, 1953 como su sinónimo menor. Pleijel (1993b) revisó a *Phyllodoce*, que fue dividido en tres subgéneros según la presencia y tipo de papilas en la faringe. Esta propuesta fue seguida posteriormente (*e.g.*, Hartmann-Schröder 1996, Salazar-Vallejo 1996a); pero ya se había sugerido que la distribución de las papilas no conforma las definiciones subgenéricas (Blake 1994), ahora en desuso (Pleijel & Wilson 2003, Nygren & Pleijel 2015). Eibye-Jacobsen (1991a) revisó a *Eumida* Malmgren, 1865, en donde *Pirakia* Bergström, 1914 y *Vitiaziphyllum* Uschakov, 1972 resultaron sinónimos menores; mientras que *Sige* devino un grupo hermano. Kato & Pleijel (2002, 2003) revisaron *Notophyllum* Örsted, 1843 y *Paranaitis* Southern, 1914 (Kato & Pleijel 2003); ahí proporcionaron redescripciones de especies y sinonimizaron, transfirieron y describieron algunas otras. Por otra parte, *Steggoa* Bergström, 1914 y todas las especies ahí asignadas fueron transferidas a *Eulalia* (Pleijel 1987). Mientras que *Genetyllis* Malmgren, 1865 fue sinonimizado con *Nereiphylla,* porque el carácter que los distinguía (forma de los cirros tentaculares) es inconsistente (Pleijel 1987, 1991a). Otros estudios relevantes que también han provisto información a nivel genérico son Hartmann-Schröder (1963), Banse (1973), Pleijel (1987, 1988, 1993a, b), Blake (1988), Pleijel & Dales (1991), Eibye-Jacobsen (1993), Kato & Pleijel (2001, 2003) y Pleijel & Wilson (2003).

Diversos estudios sobre filodócidos se han realizado en América tropical, aunque la mayoría han sido dispersos. Entre los trabajos más relevantes sobre el Pacífico oriental tropical y la costa de California están Hartman (1936, 1968), McCammon & Montagne (1979) y Blake (1992, 1994); mientras que para el golfo de México y Caribe se tiene a Perkins (1984), Gathof (1984), y Eibye-Jacobsen (1992). Asimismo, en México, el estudio de Phyllodocidae ha sido escaso. Treadwell (1937) describió por primera ocasión un filodócido en las costas mexicanas: *Anaitides minuta* (= *Phyllodoce sensu* Pleijel 1991a) cerca de la bahía de La Paz, Baja California Sur. Otros estudios que describen o registran especies incluyen Rioja (1941, 1947, 1958, 1962), Fauvel (1943), Treadwell (1941), Hartman (1944, 1956), Berkeley & Berkeley (1958), Fauchald (1972), Uschakov (1972), Kudenov (1973, 1975, 1979), Salazar-Vallejo (1996a), entre otros. Dos de estos trabajos ameritan una mención distintiva: (1) Fauchald (1972) registró seis especies para las aguas profundas del Pacífico mexicano,

cinco de ellas resultaron nuevas; y (2) Salazar-Vallejo (1996a) realizó el primer esfuerzo taxonómico dirigido a los filodócidos del Caribe mexicano, 15 especies fueron caracterizadas, algunas de ellas redescritas con material tipo, mientras que claves de identificación para géneros y especies para el Gran Caribe fueron propuestas.

En Phyllodocidae, excluyendo los fósiles y miembros pelágicos, se han propuesto 71 géneros y 625 especies a lo largo de su historia taxonómica; no obstante, la familia contiene actualmente 21 géneros válidos y alrededor de 455 especies válidas. Los cinco géneros más ricos en especies son *Phyllodoce* con 122, *Eulalia* con 76, *Eteone* con 35, *Eumida* con 34 y *Nereiphylla* con 26. El número de especies válidas descritas sugiere un incremento lineal en el descubrimiento de nuevas especies en el mundo. En América tropical, 52 especies son válidas en 11 géneros: *Phyllodoce* con 18 especies, *Eulalia* con 12, *Eumida* con cinco, *Sige* con cuatro, *Pterocirrus* Claparède, 1868 y *Eteone* Savigny, 1822 con tres, *Nereiphylla* con dos, y *Austrophyllum* Bergström, 1914, *Hesionura* Hartmann-Schröder, 1958, *Notophyllum* Örsted, 1843 y *Protomystides* Czerniavsky, 1882 con una.

Morfología

Los caracteres principales para distinguir géneros y especies de filodócidos son el número de pares de cirros tentaculares y su ubicación, el grado de fusión o separación de los primeros segmentos, la presencia de una antena media en el prostomio, y la morfología de la faringe. La morfología parapodial también es útil, como la presencia de notoacículas y setas en los parápodos o la forma y tamaño de los cirros. De no estar evaginada la faringe es necesario realizar una disección para determinar el tipo y arreglo de las papilas. Los cirros tentaculares pueden perderse, pero sus cicatrices son claramente visibles. Si la observación de ejemplares vivos o frescos es posible, el color y los patrones de pigmentación serán caracteres útiles en la identificación a nivel de especie. La pigmentación en ejemplares preservados también puede ser de utilidad, incluyendo los casos en los que la pigmentación cambie por el fijador o durante la preservación.

Prostomio. Generalmente es más largo que ancho y puede ser oval, trapezoide, pentagonal, cordiforme o triangular (Fig. 1A–O). Tiene varios apéndices sensoriales. En la región anterior, presenta dos pares de apéndices, el par más dorsal son las antenas laterales, mientras que el más ventral a los palpos; en ocasiones estos apéndices están sostenidos en una protuberancia anterior bien delineada (Fig. 1A). Las antenas laterales y palpos (Fig. 1A) son cortos, no superan el largo del prostomio, son similares en forma y tamaño, aunque alguno de los pares también puede ser un poco más largo. El dorso del prostomio ocasionalmente presenta una antena media impar (Fig. 1I), que puede reducirse a una papila ubicada frecuentemente hacia el margen nucal (conocida previamente como papila nucal), cercana al primer segmento (Orrhage & Eibye-Jacobsen 1998) (Fig. 1A). La antena media puede ser ancha basal- o medialmente como en *Austrophyllum*, *Nereiphylla*, *Notophyllum,* entre otros (Pleijel 1991a).

Igualmente, puede faltar la antena media como en *Hesionura*, *Mystides* Théel, 1879 y *Protomystides*. Sólo hay un par de ojos superficiales en el prostomio (Fig. 1A), o pueden ser subdérmicos en *Eteone* y *Mysta*; los ojos desaparecen en algunos filodócidos de aguas profundas (Pleijel 1991a). El par de órganos nucales están en la región dorso-lateral del prostomio y tiene diferentes formas; pueden ser hendiduras laterales simples como en *Eteone*, *Eulalia* y *Pseudomystides* Bergström, 1914, depresiones eversibles como en *Paranaitis* y *Phyllodoce*, una protuberancia dorso-lateral con forma de cojinete como en *Eumida*, *Sige* y *Pterocirrus* (Fig. 1E), almohadillas laterales como en *Chaetoparia* Malmgren, 1867 y *Nereiphylla*, o pueden ser alargadas y lobuladas en *Notophyllum* (Eklöf *et al*. 2007). Los miembros de *Phyllodoce* tienen una incisión dorsal en la parte posterior del prostomio, mientras que en algunos *Paranaitis* hay una incisión anterodorsal en el segmento 1; ambos son únicos entre los filodócidos.

Faringe. Es un tubo muscular fuerte y eversible desprovisto de mandíbulas, a menudo cubierto por papilas. En *Phyllodoce, Paranaitis* y *Austrophyllum* puede diferenciarse en una parte proximal y una distal (Fig. 1J). Las papilas pueden estar dispersas en la superficie como en *Eulalia*, *Pterocirrus* y *Pseudomystides*, o arregladas en hileras longitudinales como en *Austrophyllum, Mysta*, *Notophyllum*, algunos *Phyllodoce* (Fig. 1J) y *Paranaitis*. Asimismo, las papilas pueden ser

escasas y dispersas como en *Eumida* y *Sige*, o puede haber algunos tubérculos distales (Fig. 1K) en *Phyllodoce*. Las papilas pueden ser cónicas, redondeadas o filiformes (*Pterocirrus*); por lo general son largas (macropapilas), aunque en *Eumida* y algunos *Sige* hay micropapilas; en *Eteone* no están bien definidas (Pleijel 1991a, Eklöf *et al*. 2007).

Primeros segmentos. Los primeros segmentos que se encuentran inmediatamente detrás del prostomio, también llamados segmentos tentaculares, llevan dos, tres o cuatro pares de cirros tentaculares desde el primer hasta el tercer segmento (Fig. 1A-O). Estos segmentos están cefalizados y pueden estar fusionados dorsalmente, y presentar setas (Fig. 1A, C). En *Eteone*, el primer segmento está fusionado al prostomio (Fig. 1A), y los cirros tentaculares aparecen entonces en el segundo segmento. El arreglo del número de cirros tentaculares, la fusión de sus segmentos y la presencia de setas han sido sintetizados en una fórmula tentacular propuesta por Bergström (1914) y modificada en diferentes ocasiones (*e.g.*, Uschakov 1972, Pleijel 1991a, Blake 1994). La simbología de la fórmula tentacular es aquí readaptada con dos consideraciones:

Primero lo macro:
- "S", setígero
- "A", aqueto (segmento sin setas)
- "/", posición de los cirros en el parapodio, numerador es dorsal, denominador ventral
- "+", distinción entre segmentos

Seguido de los detalles:
- "1", cirro tentacular normal
- "L", cirro tentacular lamelado
- "0", sin cirro tentacular
- "D", cirro dorsal
- "V", cirro ventral
- "( )", segmento 1 se reduce dorsalmente y se fusiona parcialmente con segmento 2

Por ejemplo, la fórmula tentacular de *Phyllodoce cuspidata* McCammon & Montagne, 1979 es $(A^{1}/_{0} + A^{1}/_{1}) + S^{1}/_{V}$. Esto indica que la especie tiene tres segmentos tentaculares, el primero y el segundo están fusionados parcialmente; el primero y el segundo son aquetos y tienen cirro tentacular, pero el segundo segmento presenta dos cirros tentaculares normales (uno dorsal y un ventral); finalmente, el tercer segmento presenta setas, un cirro tentacular normal y un cirro ventral normal.

Parapodios. Pueden ser unirrámeos (Fig. 2A-C, E-N), sesquirrámeos, o birrámeos (Fig. 2D). Los birrámeos, que por lo general se encuentran entre los segmentos 12–30, tienen un neuropodio desarrollado y un notopodio reducido provisto de una acícula situada en el cirróforo dorsal acompañado por unas pocas setas capilares (*e.g.*, *Austrophyllum*, *Notophyllum*) (Fig. 2D). Los sesquirrámeos son similares a los birrámeos aunque carecen de notosetas. Los unirrámeos son la condición más común entre los filodócidos y carecen de notoacículas y notosetas. Los cirros dorsales son muy importantes para la identificación de géneros y especies, pero son dehiscentes. Presentan diferentes formas: cordiforme con puntas redondas (*Austrophyllum, Nereiphylla*), cordiformes con puntas aguzadas (*Sige, Pterocirrus, Eumida*, algunos *Eulalia*), ligeramente rectangulares (*Phyllodoce*), ovoides (*Mystides, Protomystides*, *Pseudomystides*), cilíndricos y alargados (*Hesionura*, *Galapagomystides* Blake, 1985), más anchos que largos y con margen redondeado (*Notophyllum*), o asimétricos con margen redondeado (*Eteone, Mysta*) (Fig. 2A-C, E-N). Los cirros dorsales tienen cirróforos evidentes (Fig. 2D), mientras que en los ventrales son generalmente menos visibles y más pequeños (Fig. 2E). Los lóbulos setales pueden tener la porción dorsal y ventral del mismo tamaño y forma (Fig. 2E, H), o tener la porción dorsal más larga como en *Sige*, algunos *Phyllodoce* (Pleijel 1990, Eklöf *et al*. 2007) y muy pocos *Pterocirrus* (Villalobos-Guerrero, obs. pers.) (Fig. 2E). Los cirros están orientados horizontalmente en la mayoría de filodócidos, en el resto están en posición oblicua. No hay branquias en los filodócidos.

Setas. En algunas especies las setas aparecen a partir del segundo segmento. La mayoría de los géneros carece de notosetas, con la excepción de *Austrophyllum*, *Notophyllum* y algunas especies de *Phyllodoce* que presentan pocas setas capilares (Pleijel 1991a, 2001). Las neurosetas son compuestas con la lámina aguzada (espinígeros). La ornamentación distal de los manubrios de los espinígeros tiene formas peculiares y pueden llegar a ser diagnósticos para especies (Eibye-Jacobsen 1991b) (Fig. 2O-R).

Pigidio. Presenta un par de cirros que varían en tamaño, grosor y forma (ovoide, digitiforme o cilíndrica). Ocasionalmente hay una pequeña papila ventral entre ellos (*e.g.*, *Hesionura*, *Nereiphylla*, *Eulalia*, *Eumida*).

Pigmentación. La mayoría de los colores se desvanecen rápidamente durante la preservación, pero en vida suele ser importante para la identificación (Uschakov 1972, Wilson 2000, Pleijel 2001). El patrón de coloración a veces se refleja en los nombres de algunas especies: *Eulalia quinquelineata* Treadwell, 1901 tiene cinco líneas negras que recorren el cuerpo, *Eumida sanguinea* (Örsted, 1843) es rojiza, *Eteone picta* Quatrefages, 1866 tiene numerosos puntos transversales en cada segmento, entre otros. La variación en colores en ocasiones es el resultado de la madurez de los gametos, y puede diferir en machos y hembras. En comparación con los adultos, los juveniles pueden estar menos pigmentados. Los filodócidos que viven en aguas someras tienen una coloración más brillante y vistosa que las especies abisales, que son generalmente beige claro o amarillo.

Claves

La distribución de las especies en la costa occidental de Baja California (México) se indica con una "**B**", las del Pacífico oriental tropical (desde el golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular) con una "**P**", las del golfo de México se indican con una "**G**", y las del mar Caribe hasta el norte de Brasil se indican con una "**C**". Los registros cuestionables, indicados con una "**Q**" van junto a la región respectiva, los argumentos para considerar que son cuestionables pueden consultarse en la Tabla 1. En algunos casos se incluyen notas al pie de la clave, indicadas con un exponente, que explican alguna perspectiva taxonómica particular.

Clave para géneros de Phyllodocidae

1 Primeros segmentos con 2–3 pares de cirros tentaculares **2**
– Primeros segmentos con cuatro pares de cirros tentaculares **4**

2(1) Primer segmento visible con dos pares de cirros tentaculares ..... *Eteone* Savigny, 1822[1]
– Primer segmento visible con un par de cirros tentaculares, siguiente segmento con dos pares **3**
3(2) Prostomio redondo, cirros tentaculares con forma de botella (Fig. 1B); cirros dorsales y ventrales ovoides, los dorsales ligeramente mayores ..... *Mystides* Théel, 1879[2]
– Prostomio alargado, cirros tentaculares aguzados (Fig. 1C); cirros dorsales y ventrales cilíndricos, los ventrales mayores … *Hesionura* Hartmann-Schröder, 1959 .... *H. fragilis* Hartmann-Schröder, 1958[3] (C)

4(1) Parapodios birrámeos o sesquirrámeos en segmentos medios y posteriores **5**
– Parapodios unirrámeos en todo el cuerpo **7**

5(4) Prostomio con antena media corta, con forma de papila nucal .... *Phyllodoce* Savigny *in* Lamarck, 1818[4] (*partim*)
– Prostomio con antena media alargada, con forma ahusada (Fig. 1M, O) **6**

6(5) Órgano nucal sin proyecciones lobuladas (Fig. 1O); faringe divida en dos regiones, distalmente con seis hileras de papilas; segmentos tentaculares completamente desarrollados y separados entre sí; ojos pequeños … *Austrophyllum* Bergström, 1914 .... *A. exsilium* Fauchald, 1972[5] (B, P)
– Órgano nucal con proyecciones lobuladas (Fig. 1M); faringe no divida en regiones, lateralmente con una hilera de papilas; primer segmento tentacular no visible dorsalmente; ojos grandes … *Notophyllum* Örsted, 1843 *N. tectum* (Chamberlin, 1919)[6] (B)

7(4) Prostomio con antena media alargada, con forma ahusada y situada centralmente **8**
– Prostomio con antena media corta, con forma de papila nucal y situada posteriormente, o sin ella **12**

8(7) Segmento 2 con cirro tentacular ventral folioso, muy aplanado y expandido ventralmente ..... *Pterocirrus* Claparède, 1868
– Segmento 2 con cirro tentacular ventral cilíndrico, poco expandido y ligeramente aplanado **9**

9(8) Neuropodios con lóbulo superior muy largo, extendiéndose marcadamente más allá del lóbulo setígero (Fig. 2E) ..... *Sige* Malmgren, 1865
– Neuropodios sin lóbulo superior, o prolongándose ligeramente del lóbulo setígero **10**

10(9) Segmento 1 con dorso completamente notorio (visible) ..... *Eulalia* Savigny, 1822
– Segmento 1 con dorso parcial o completamente reducido **11**

11(10) Prostomio sin protuberancia anterior; cirros ventrales muy largos, orientados casi en ángulo recto a la acícula ..... *Clavadoce* Hartman, 1936
– Prostomio con protuberancia anterior, bien delimitada; cirros ventrales cortos, orientados en la misma dirección que la acícula ..... *Eumida* Malmgren, 1865

12(7) Prostomio con antena media corta, con forma de papila nucal (Fig. 1J, L) **13**
–Prostomio sin antena media (Fig. 1N) **14**

13(12) Segmentos 1 y 2 forman un collar proyectado anteriormente, cubre la parte posterodorsal del prostomio; prostomio con una incisión dorsal en la parte anterior, o sin ella … *Paranaitis* Southern, 1914 ..... *P. gardineri* Perkins, 1984[7] (G)
– Segmentos 1 y 2 completamente desarrollados, no forman un collar; prostomio con una incisión dorsal en la parte posterior ..... *Phyllodoce* Savigny *in* Lamarck, 1818 (*partim*)

14(12) Prostomio sin protuberancia frontal; segmento 1 fusionado dorsalmente al segmento 2 ..... *Nereiphylla* de Blainville, 1828
– Prostomio con protuberancia frontal, bien delimitada, sosteniendo los apéndices; segmento 1 completamente separado del segmento 2 … *Protomystides* Czerniavsky, 1882 ..... *P. lanceolata* Hartmann-Schröder, 1962[8] (P)

Comentarios

1) Wilson (1988) consideró válidos a *Mysta* e *Hypereteone*. Pleijel (1991a) rechazó esos géneros porque al reconocerles *Eteone* sería parafilético. Eibye-Jacobsen (1993) también validó las sinonimias. Es necesaria una re-evaluación detallada de los tres géneros.
2) Cuestionable para América tropical. *Mystides elongata* Southern, 1914 fue considerada erróneamente en *Mystides* por Glockner-Fagetti & Egremy-Valdez (2009); la especie pertenece a *Hesionura* (Blake 1988, Pleijel 1991a, 1993a, Alós 2004).
3) Única especie del género actualmente válida en América tropical.
4) Un prostomio sin antena media es típico entre los *Phyllodoce*, pero los parapodios birrámeos es una condición rara; solo tres especies en el mundo los presentan, aunque ninguna es tropical: *Phyllodoce armigera* (Blake, 1988), *P. bulbosa* Wesenberg-Lund, 1962, y *P. basalis* (Hartmann-Schröder, 1965).
5) Única especie del género actualmente válida en América tropical. *Eulalia nigrimaculata* Moore, 1909 fue reconocida erróneamente como *Austrophyllum* por Glockner-Fagetti & Egremy-Valdez (2009); la especie pertenece a *Clavadoce* (Pleijel 1991a, Blake 1994, Wilson & Greaves 2016).

6) Única especie del género actualmente válida en América tropical. La especie fue transferida a *Notophyllum* (Kato & Pleijel 2002). Los cirros tentaculares ventrales aplanados, en lugar de inflados, son una característica única de la especie entre los miembros del género.
7) Única especie del género actualmente válida en América tropical. *Paranaitis gardineri* Perkins, 1984 se diferencia de *P. speciosa* por carecer de antena media y de *P. polynoides* por presentar cirros dorsales más pequeños, no cubriendo el dorso.
8) Única especie del género actualmente válida en América tropical. *Protomystides papillosa* Blake, 1985 fue transferida a *Eulalia* (Pleijel 1991a, Blake 2006).

Clave para especies de Phyllodocidae

Eteone Savigny, 1822

1 Prostomio más largo que ancho, subcónico **2**
– Prostomio más ancho que largo, o de igual tamaño, cuadrangular **3**

2(1) Prostomio sin antena media; antenas y palpos más largos que el margen anterior del prostomio; segmentos anteriores con cirros ventrales foliosos .... *E. aestuarina* Hartmann-Schröder, 1959 (P)
– Prostomio con antena media en forma de papila nucal; antenas y palpos tan largos como el margen anterior del prostomio; segmentos anteriores con cirros ventrales no expandidos ..... *E. dilatae* Hartman, 1936 (B)

3(1) Pigidio con cirros digitiformes; prostomio sin ojos; segmentos medios y posteriores con cirros ventrales redondeados ..... *E. balboensis* Hartman, 1936 (B)
– Pigidio con cirros cónicos; prostomio con ojos; segmentos medios y posteriores con cirros ventrales cónicos ..... *E. heteropoda* Hartman, 1951 (C, G)

Eulalia Savigny, 1822

1 Prostomio sin ojos **2**
– Prostomio con ojos **3**

2(1) Cirros ventrales rebasan notoriamente al lóbulo setígero; manubrio setal con numerosos dientes similares, cortos, delgados ..... *E. lapsus* Pleijel, 1991a (B, P)
– Cirros ventrales más cortos que el lóbulo setígero; manubrio setal con un sólo diente apical y dientes laterales menores ..... *E. papillosa* (Blake, 1985) (P)

3(2) Parapodios medios con cirros dorsales ovales, romos **4**
– Parapodios medios con cirros dorsales lanceolados o con forma de lágrima, aguzados ... **5**

4(3) Antena media muy corta, a veces diminuta, no alcanza el margen anterior del prostomio; cirros ventrales menores que el lóbulo setígero; segmento 2 con cirros tentaculares dorsales cortos, alcanzan segmentos 3–4 .... *E. confusa* (Hartmann-Schröder, 1962)[1] (C, Q; P)
– Antena media larga, alcanza margen anterior del prostomio; cirros ventrales rebasan al lóbulo setígero; segmento 2 con cirros tentaculares dorsales medianos, alcanzan segmentos 6–7 ..... *E. levicornuta* Moore, 1909 (B)

5(3) Cirróforos de cirros dorsales medios y posteriores muy prolongados, casi 2 veces la longitud del lóbulo setígero; segmento 2 con cirros tentaculares dorsales largos, alcanzan segmento 11 ..... *E. peruana* (Hartmann-Schröder, 1960)[2] (P)

– Cirróforos de cirros dorsales medios y posteriores reducidos, más cortos que la longitud del lóbulo setígero; segmento 2 con cirros tentaculares dorsales medianos, alcanzan segmentos 6-9 ..... **6**

6(5) Antena media ubicada muy cerca del borde posterior del prostomio .... *E. mexicana* Fauchald, 1972 (P)

– Antena media ubicada entre la mitad posterior o anterior del prostomio **7**

7(6) Dorso sin patrones de pigmentación; cirros dorsales medios muy estrechos, tres veces más largos que anchos; antena media más larga que las laterales .... *E. magalaensis* Kinberg, 1865 (P)

– Dorso con patrones de pigmentación definidos, formando líneas o manchas; cirros dorsales medios anchos, casi tan largos como anchos, o casi dos veces más largos; antena media tan larga como las laterales, o más corta **8**

8(7) Cirros anales ovales, romos; setas comienzan desde segmento 4; dorso con cinco líneas longitudinales oscuras ..... *E. myriacycla* (Schmarda, 1861)[3] (C; G; P, Q)

– Cirros anales subulados, aguzados; setas comienzan desde segmento 2 o 3; dorso sin cinco líneas longitudinales **9**

9(8) Cirros dorsales medios asimétricos, con forma de lágrima, margen inferior notoriamente más largo que el dorsal **10**

– Cirros dorsales medios simétricos, lanceolados, márgenes superior e inferior de longitud similar, o el inferior mayor **11**

10(9) Dorso con dos bandas transversas oscuras, delgadas, dispuestas en los márgenes anterior y posterior del segmento; faringe sólo papilada en el dorso, macropapilas; ápice de cirros dorsales medios oblicuos a la neuroacícula .... *E. personata* Gravier, 1907 (P)

– Dorso con una banda transversal oscura, muy gruesa, cubriendo el segmento; faringe densamente cubierta por micropapilas; ápice de cirros dorsales medios perpendiculares a la neuroacícula ..... *E. negra* (Hartmann-Schröder, 1962) (P)

11(9) Antena media no alcanza el margen anterior del prostomio, menor que las laterales; faringe con 12 papilas distales ..... *E. hutchinsonensis* (Perkins, 1984)[4] (C)

– Antena media alcanza o rebasa el margen anterior del prostomio, tan larga como las laterales; faringe con 18–20 papilas distales **12**

12(11) Dorso con una banda transversa marrón en cada segmento .... *E. aviculiseta* Hartman, 1936[5] (B)

– Dorso con tres bandas longitudinales marrón o verde oscuro .... *E. gracilior* (Chamberlin, 1919)[6] (B, P)

Comentarios

1) *Protomystides confusa* fue transferida a *Eulalia* por la presencia, antes inadvertida, de una antena media (Pleijel 1991a).

2) *Steggoa peruana* fue transferida a *Eulalia* (Pleijel 1987).

3) Originalmente descrita como *Notophyllum myriacyclum* Schmarda, 1861, fue transferida a *Eulalia* por Augener (1925). Desde entonces, la especie se ha tratado indistintamente como *E. myriacyclum* o *E. myriacycla*. Debido a que *Eulalia* es un nombre de género femenino, la declinación correcta del epíteto específico es *myriacycla*.
4) Transferida a *Eulalia* por Eibye-Jacobsen (1991a).
5) Redescrita por Pleijel *et al.* (2012).
6) Redescubierta y transferida a *Eulalia* por Pleijel *et al.* (2012).

Eumida **Malmgren, 1865**[1,2]

1 Prostomio sin ojos; cirros dorsales alargados, cirriformes (profundidades mayores a 1,800 m) ..... *E. alvini* Eibye-Jacobsen, 1991a (C)
– Prostomio con ojos; cirros dorsales ovales, cordados o lanceolados (fondos a menos de 1,800 m) **2**

2(1) Cirros dorsales marcadamente ovales, romos ..... *E. muriatica* Eibye-Jacobsen, 1992 (C)
– Cirros dorsales cordados o lanceolados, aguzados **3**

3(2) Cirros dorsales lanceolados, más largos que anchos ..... *E. uschakovi* Kudenov, 1979 (P)
– Cirros dorsales cordados, más anchos que largos, o de igual tamaño **4**

4(3) Segmentos posteriores con neuropodios muy alargados, tan largos como el cirro dorsal, divididos en dos lóbulos prominentes, el dorsal mayor; cirros dorsales ligeramente más largos que anchos ..... *E. tubiformis* Moore, 1909 (B)
– Segmentos posteriores con neuropodios reducidos, menores que el cirro dorsal, divididos en dos lóbulos redondeados de tamaño similar; cirros dorsales más largos que anchos o más anchos que largos **5**

5(4) Prostomio con antenas laterales tan largas como los palpos; faringe sin papilas en la mayor parte de su longitud ..... *E. longicornuta* (Moore, 1906) (B)
– Prostomio con antenas laterales dos veces más largas que los palpos; faringe con papilas dispuestas en hileras longitudinales ..... *E. papillosa sensu* Ehlers (1887) (G)[3]

Comentarios

1) Pleijel (1991a, 1993a) consideró a *Eumida* y *Pirakia* Bergström, 1914 como válidos; casi al mismo tiempo, Eibye-Jacobsen (1991a, 1993) consideró a *Pirakia* como sinónimo menor de *Eumida*.
2) Fauchald (1977) registro *Eumida bifoliata* para el Pacífico de Panamá, y basado en *Sige bifoliata* (Moore, 1909) descrita de California, es diferente de *Sige* por presentar neuropodios con lóbulo superior redondeado. Es probable que corresponda a una especie no descrita (Eibye-Jacobsen 1991a), pero porque la caracterización es breve y poco ilustrada se descartó para la clave.
3) Considerada en *Paranaitis* (Hartman 1959, Uschakov 1972), aunque no hay certeza de su posición genérica (Pleijel 1991a, Kato & Pleijel 2003). El holotipo fue revisado por Kato & Pleijel (2003), y contrario a lo descrito originalmente, la especie presenta una cicatriz de una antena media; por tanto, los autores sugieren que podría pertenecer a *Eumida*. Dicha propuesta es seguida aquí tentativamente. De ser la especie transferida a *Eumida*, devendría un homónimo secundario menor de *E. papillosa* Verrill, 1873, y un nuevo nombre de reemplazo debería ser propuesto.

Nereiphylla **de Blainville, 1828**

1 Segmentos anteriores con cirros dorsales ovoides o reniformes **2**
– Segmentos anteriores con cirros dorsales cordiformes (Fig. 2J) **4**

2(1) Ojos ocupan tres cuartos del prostomio; segmentos anteriores con cirros dorsales reniformes, con una mancha circular oscura y otras manchas menores, cirróforos bien desarrollados ..... *N. magnaoculata* (Treadwell, 1901)[1] (C)

– Ojos ocupan casi mitad del prostomio; segmentos anteriores con cirros dorsales ovoides, moteados, cirróforos poco desarrollados o ausentes **3**

3(2) Prostomio oval o pentagonal; segmento 2 y 3 con cirros tentaculares dorsales muy largos, alcanzan segmentos 11–12; cirros parapodiales con manchas rojizas .... *N. mimica* Eibye-Jacobsen, 1992 (C)

– Prostomio triangular o cordiforme; segmento 2 y 3 con cirros tentaculares dorsales cortos, alcanzan segmentos 5–6; cirros parapodiales sin manchas .... *Nereiphylla* sp. A Gathof 1984[2] (G)

4(1) Tercer cirro tentacular dorsal alcanza segmento 14; segmentos medios con cirro dorsal grande, expandido; cirros dorsales rebasan notoriamente al lóbulo setígero; pigidio con una papila pequeña ..... *N. castanea* (von Marenzeller, 1879)[3] (G, Q; P, Q)

– Tercer cirro tentacular dorsal alcanza segmento 9; segmentos medios con cirro dorsal corto; cirros dorsales tan largos como el lóbulo setígero, o ligeramente menores; pigidio sin papila ..... *Nereiphylla* sp. A Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández 2014[4] (P)

Comentarios

1) Eibye-Jacobsen (1992) revisó el holotipo para compararlo con su nueva especie *N. mimica*; aunque, Salazar-Vallejo (1996a) realizó la redescripción, y proporcionó más caracteres para distinguirla.

2) Eibye-Jacobsen (1992) revisó el ejemplar de *Genetyllis* sp. A de Gathof (1984) y lo transfirió a *Nereiphylla*; la separó de *N. castanea* y *N. magnaoculata*, y detalló las diferencias con *N. mimica*. Es una especie no descrita.

3) Caracteres basados en Imajima (2003) para ejemplares de Japón.

4) Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández (2014) consideraron diferentes esta especie y su similar *N. castanea* por los caracteres mencionados en la clave. Los registros de *N. castanea* en el golfo de California probablemente pertenecen a esta especie no descrita.

Phyllodoce **Savigny *in* Lamarck, 1818**[1]

1 Antenas laterales notoriamente menores que la longitud del prostomio **2**

– Antenas laterales tan largas como la longitud del prostomio, o ligeramente mayores **18**

2(1) Segmentos medios con cirros ventrales delgados, cónicos, afilándose gradualmente .. **3**

– Segmentos medios con cirros ventrales robustos, ovales, reniformes, cordiformes o lanceolados **4**

3(2) Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales largos, alcanzan segmentos 10–12; faringe con anillo proximal cubierto de papilas en toda la superficie; faringe con anillo distal ligeramente mayor que el proximal, hileras longitudinales con 5–6 cojinetes robustos; segmentos 2 y 3 con márgenes bien delimitados .. *P. hartmanae* Blake & Walton, 1977 (B)

– Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales cortos, alcanzan segmento 5; faringe con anillo proximal sin papilas en el dorso; faringe con anillo distal casi dos veces menor que el proximal, hileras longitudinales con alrededor de 10 cojinetes; segmentos 2 y 3 fusionados ventralmente ..... *P. pseudoseriata* Hartmann-Schröder, 1959 (P)

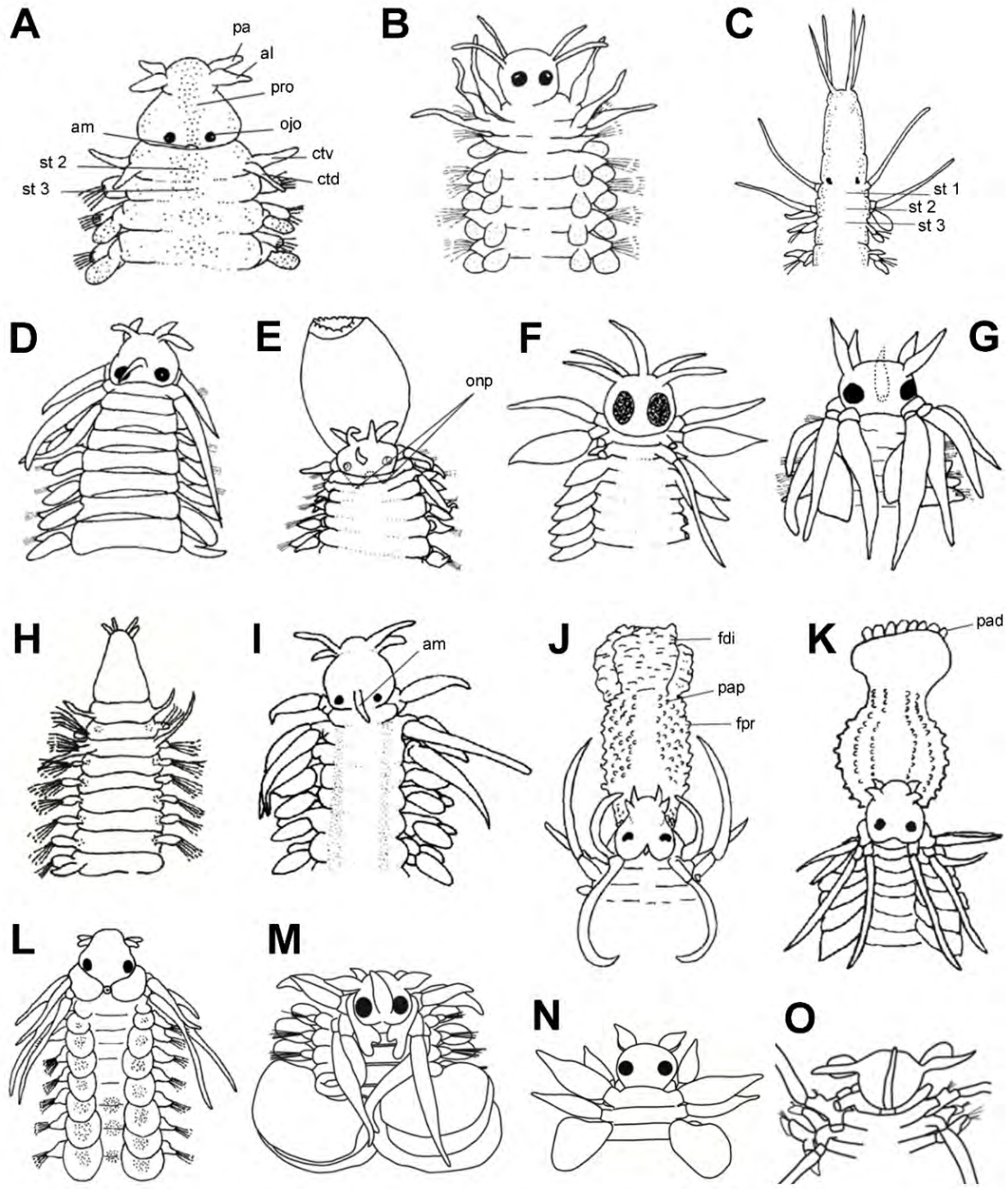


Figura 1. Región anterior de filodócidos en vista dorsal. A) *Eteone californica*; B) *Mystides borealis*; C) *Hesionura coineaui*; D) *Eumida sanguinea*; E) *Sige parvicirrus*; F) *Pterocirrus macroceros*; G) *Clavadoce nigrimaculata*; H) *Protomystides* sp.; I) *Eulalia bilineata*; J) *Phyllodoce panamensis*; K) *Phyllodoce* sp.; L) *Paranaitis polynoides*; M) *Notophyllum foliosum*; N) *Nereiphylla rubiginosa*; O) *Austrophyllum exsilium*. Abreviaturas: al, antena lateral; am, antena media; ctd, cirro tentacular dorsal; ctv, cirro tentacular ventral; fdi, anillo distal de la faringe; fpr, anillo proximal de la faringe; onp, órganos nucales como protuberancias; pa, palpo; pap, papila; pro, prostomio; pad, papila distal; st #, segmento número. Modificados de A–B, G, L: Blake (1994); C: Banse & Hobson (1974); D: Eibye-Jacobsen (1991a); E: Perkins (1984); F, H: Uschakov (1974); I: Pleijel (1990); J: Monro (1933); K: Salazar-Vallejo *et al*. (1989); M–N: Pleijel & Dales (1991); O: Fauchald (1972).

4(2) Prostomio oval, más largo que ancho, regiones anterior y posterior con amplitud similar **5**

– Prostomio cordiforme, tan largo como ancho, o más ancho que largo, región posterior más amplia que la anterior **10**

5(4) Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales muy largos, dos veces más largos que los del segmento 3 ..... *P. longicirris* Grube & Örsted *in* Grube, 1858 (P)

– Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales cortos, hasta 1.5 veces más largos que los del segmento 3 ..... **6**

6(5) Segmentos medios con cirros dorsales lanceolados, puntiagudos, estrechos, 2.5 veces más largos que anchos (aguas profundas mayores a 1,000 m) .... *P. dubia* (Fauchald, 1972) (P)

– Segmentos medios con cirros dorsales ovales, cordiformes o reniformes, romos, relativamente amplios, hasta 1.7 veces más largos que anchos (aguas someras) **7**

7(6) Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales cortos, mitad de la longitud de los del segmento 3; faringe con anillo proximal cubierto de papilas esféricas; lámina setal con dientes basales robustos ..... *P. latifrons* Hartmann-Schröder, 1960 (P)

– Segmento 2 y 3 con cirros tentaculares dorsales de longitud similar, o mayores los del segmento 2; faringe con anillo proximal cubierto de papilas aplanadas antero-posteriormente; lámina setal con dientes basales delgados **8**

8(7) Ojos en la mitad del prostomio; segmentos medios con cirróforos dorsales robustos y prolongados, distalmente expandidos, con forma de abanico, favoreciendo la forma reniforme del cirrostilo; faringe con anillo proximal papilado excepto regiones medio-dorsal, medio-ventral y laterales; ..... *P. panamensis* Treadwell, 1917[2] (C, Q; P)

– Ojos en el tercio basal del prostomio; segmentos medios con cirróforos dorsales estrechos y prolongados, truncados, sujetando un cirrostilo con forma cordiforme o casi oval; faringe con anillo proximal papilado excepto regiones medio-dorsal y/o medio-ventral **9**

9(8) Dorso con patrón de pigmentación casi simulando un tablero de ajedrez, prostomio con un antifaz en forma de "H"; faringe con anillo proximal cubierto por 24 hileras de papilas en toda la superficie, excepto un espacio dorsal libre con forma de "V"; cirrostilo de los cirros dorsales cordiforme, tan largo como ancho, asimétrico; prostomio sin papila nucal; cirros anales ovales, punta roma ..... *P. multiseriata* Rioja, 1941 (B, P)

– Dorso y prostomio sin patrón de pigmentación; faringe con anillo proximal cubierto por numerosas papilas en los costados dispuestas aleatoriamente; cirrostilo de los cirros dorsales casi ovales, notoriamente más largo que ancho, simétrico; prostomio con papila nucal; cirros anales subulados, puntiagudos ..... *P. tortugae* Treadwell, 1917 (C)

10(4) Faringe con anillo proximal totalmente papilado, sin arreglo regular .... *P. digueti* Fauvel, 1943 (B, P)

– Faringe con anillo proximal papilado excepto regiones medio-dorsal y medio ventral .. **11**

11(10) Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales menores que los del segmento 3 (la mitad de la longitud); faringe con anillo proximal cubierto por ocho o más hileras de papilas por costado, esféricas, dispuestas oblicuamente **12**

– Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales más largos que aquellos del segmento 3; faringe con anillo proximal cubierto por seis hileras de papilas por costado, aplanadas antero-posteriormente, dispuestas longitudinalmente **13**

12(11) Ejemplares preservados con cuerpo violáceo; faringe con anillo proximal cubierto por ocho hileras de papilas por costado, dos veces más largo que el distal; segmentos medios con cirrostilo de los cirros dorsales simétricos, reniformes, muy cortos, más anchos que largos; cirros ventrales sin un tubérculo pronunciado detrás de su base .... *P. nicoyensis* Treadwell, 1928 (P)

– Ejemplares preservados con cuerpo verde amarillento; faringe con anillo proximal cubierto por 11 hileras de papilas por costado, tan largo como el distal; segmentos medios con cirrostilo de los cirros dorsales asimétricos, ovales, más largos que anchos; cirros ventrales con un tubérculo pronunciado sito detrás de su base .... *P. tuberculosa* Kudenov, 1975[3] (P)

13(11) Prostomio sin antena media; faringe con anillo proximal cubierto por papilas cónicas; segmentos medios con cirros ventrales romos ..... *P. minuta* (Treadwell, 1937) (P)

– Prostomio con antena media en forma de papila nucal; faringe con anillo proximal cubierto por papilas redondas, aplanadas antero-posteriormente; segmentos medios con cirros ventrales distalmente aguzados **14**

14(13) Ojos en la mitad del prostomio; segmentos medios con cirrostilos de cirros dorsales auriculares, cirróforos muy amplios, tres veces el ancho del lóbulo setígero; faringe con anillo distal tan largo como el proximal, este último con papilas aplanadas antero-posteriormente y cónicas pequeñas; prostomio sin órganos nucales laterales; setas presentes desde el segmento 3 ..... *P. cuspidata* McCammon & Montagne, 1979 (B)

– Ojos cerca del margen posterior del prostomio; segmentos medios con cirrostilos de cirros dorsales ovalados o lanceolados, cirróforos estrechos, tan anchos como el lóbulo setígero, o ligeramente más anchos; faringe con anillo distal tres o más veces más largo que el proximal, este último sólo con papilas aplanadas antero-posteriormente; prostomio con órganos nucales laterales; setas presentes desde el segmento 4 ..... **15**

15(14) Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales que alcanzan segmentos 14-16; faringe con anillo distal seis veces más largo que el proximal; faringe con anillo proximal sin papilas medio-dorsales ..... *P. erythrophylla* (Schmarda, 1861) (C; G; P, Q)

– Segmento 2 con cirros tentaculares dorsales que alcanzan segmentos 8-12; faringe con anillo distal 3-4 veces más largo que el proximal; faringe con anillo proximal usualmente con una hilera de papilas medio-dorsales **16**

16(15) Ejemplares preservados grisáceos; segmentos anteriores con cirrostilos de cirros dorsales rectangulares, muy amplios; faringe con anillo distal tres veces más largo que el proximal ..... *P. cortezi* (Kudenov, 1975) (P)

– Ejemplares preservados parduscos o verduscos; segmentos anteriores con cirrostilos de cirros dorsales lanceolados u ovales; faringe con anillo distal cuatro veces más largo que el proximal **17**

17(16) Segmentos medios con cirros ventrales distalmente redondos, rebasan notoriamente al lóbulo setígero; faringe con 19–20 papilas terminales; ejemplares vivos con dorso pardo violáceo, hembras con ovocitos azul brillante .... *P. medipapillata* (Moore, 1909) (B; P, Q)

– Segmentos medios con cirros ventrales con ápice dirigido ventralmente, tan largos como el lóbulo setígero, o ligeramente menores; faringe con 16–18 papilas terminales; ejemplares vivos con dorso verde olivo, hembras con ovocitos amarillentos .... *P. cf. medipapillata*[4] (P)

18(1) Ojos grandes, tan largos como la mitad del prostomio; cirros tentaculares ventrales muy largos, tres veces más largos que el prostomio .... *P. macrophthalma* Grube & Örsted *in* Grube, 1858 (P)

– Ojos pequeños o medianos, tan largos como un cuarto del prostomio, o menores; cirros tentaculares ventrales medianos, hasta 1.5 veces más largo que el prostomio **19**

19(18) Cirros dorsales romos; segmento 2 con cirros tentaculares dorsales que alcanzan los segmentos 6–7; antenas laterales tan largas como los palpos; cuerpo verdusco en vida, segmentos anteriores con una banda transversa dorsal ancha, pardusca .... *P. puntarenae* Grube & Örsted *in* Grube, 1858 (P)

– Cirros dorsales aguzados; segmento 2 con cirros tentaculares dorsales que alcanzan los segmentos 9–10; antenas laterales más largas que los palpos; cuerpo pardo amarillento en vida, sin patrones de pigmentación **20**

20(19) Cirros dorsales lanceolados; prostomio trapezoidal .... *P. callaona* Grube & Kröyer *in* Grube, 1858 (P)

– Cirros dorsales cordiformes; prostomio oval ..... *P. flavescens* Örsted *in* Grube, 1858 (P)

Comentarios

1) *Phyllodoce flavescens* Örsted *in* Grube, 1858 (Puntarenas, Costa Rica), *P. macrophthalma* Grube & Örsted *in* Grube, 1858 (El Realejo, Nicaragua), *P. longicirris* Grube & Örsted *in* Grube, 1858 (El Realejo, Nicaragua) y *P. puntarenae* Grube & Örsted *in* Grube, 1858 (Puntarenas, Costa Rica) han sido declaradas como *nomina dubia* (ver Wesenberg-Lund 1962, Pleijel 1991a), y proponemos lo mismo para *P. callaona* Grube & Kröyer *in* Grube, 1858 (Callao, Perú). Sólo se conocen por sus descripciones originales que son breves e incompletas, y no existe material tipo, salvo para *P. flavescens* cuyo lectotipo son ilustraciones de Örsted. Las incluimos en la clave siguiendo la literatura disponible, ya que es probable que alguna pueda ser reconocida utilizando topotipos, así como las descripciones originales e ilustraciones disponibles en Wolff & Petersen (1991). Por otra parte, *P. parvula* Gravier, 1907 es considerada *incertae sedis* (Pleijel 1991a), aunque su morfología siguiere similitudes con *Nereiphylla*; mientras que *P. heterocirrus* (Chamberlin, 1919) y *P. varia* Treadwell, 1928 son consideradas *species inquirenda*, siendo indispensable la revisión del material tipo y topotipos para evaluar su validez y definir su morfología. Estas tres últimas especies fueron excluidas de la clave.

2) Pleijel (1993b) revisó los tipos de *Anaitides compsa* Chamberlin, 1919 (Pacífico panameño) y *A. carloensis* Kudenov, 1975 (golfo de California), y las sinonimizó con *P. panamensis*. No brindó argumentos ni información de la morfología. Si se comparan las descripciones originales de las especies, incluyendo los comentarios superficiales del holotipo de *P. panamensis* (Eibye-Jacobsen 1992, Salazar-Vallejo 1996a), las dos primeras parecieran más similares entre sí (aunque presentan diferencias) pero diferentes de *P. panamensis* por la forma del prostomio, el tamaño del cirro tentacular más largo, y el color y patrones de pigmentación. Los caracteres en la clave son la sumatoria de las tres especies, pero es indispensable una re-evaluación de la validez de los nombres y delimitación de la morfología. Es remoto que los registros de la especie para el Caribe pertenezcan a esta especie.

3) Redescubierta recientemente de forma masiva en una playa arenosa de Mazatlán (golfo de California) durante la luna llena de marzo del 2020, posiblemente asociado a un evento de reproducción (Tovar-Hernández & Ortíz-Arellano 2020).

4) Es posible que se trate de una especie no descrita del golfo de California, sólo se conoce como esclerobionte de sustratos artificiales (Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández 2014).

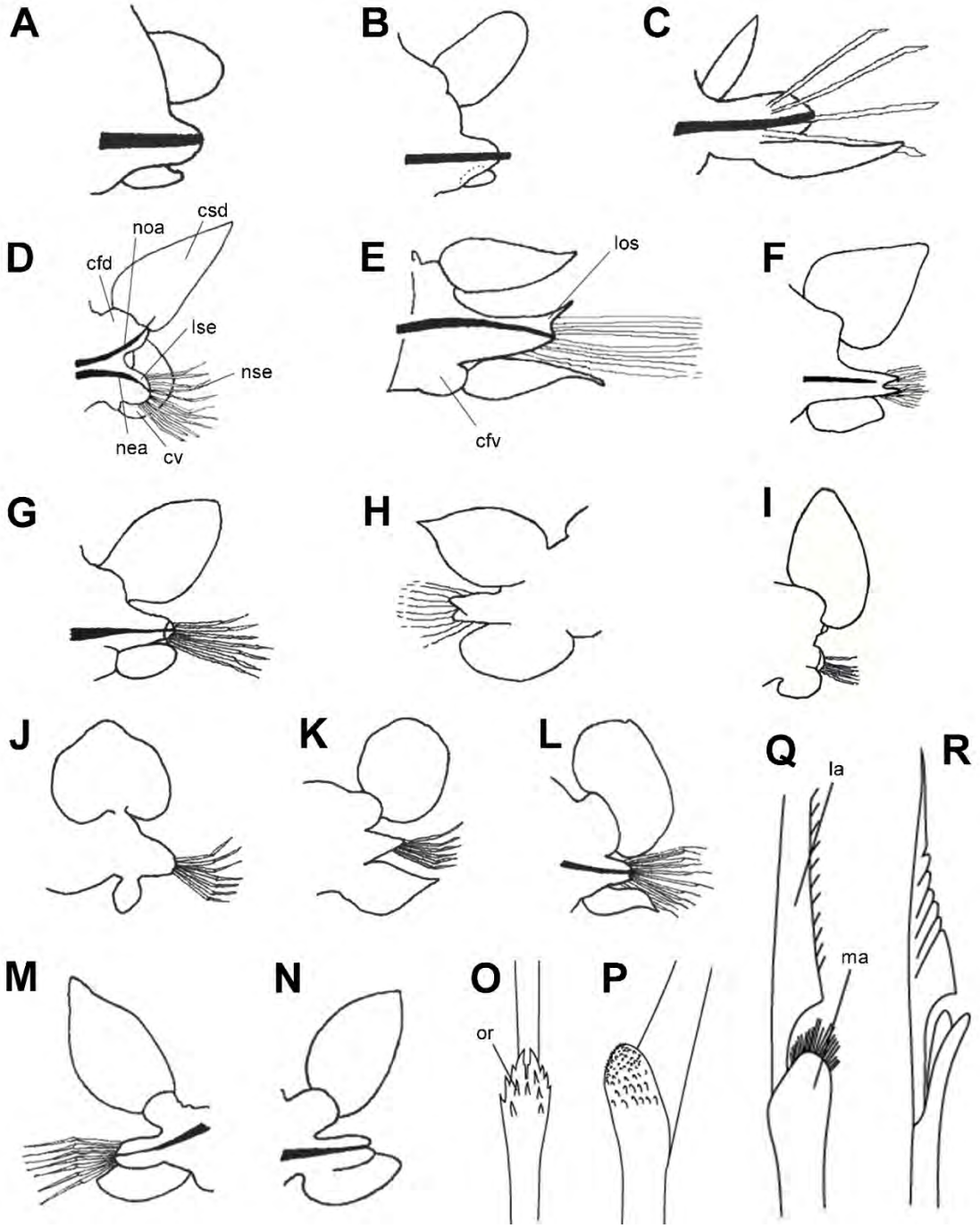


Figura 2. Parapodios de segmentos medios en vista anterior o posterior. A) *Eteone californica*; B) *Eteone balboensis*; C) *Hesionura coineaui*; D) *Austrophyllum exsilium*; E) *Sige brunnea*; F) *Eumida punctifera*; G) *Eulalia bilineata*; H) *E. myriacycla*; I) *Nereiphylla fragilis*; J) *N. castanea*; K) *Phyllodoce longipes*; L) *P. groenlandica*; M) *P. madeirensis*; N) *P. tortugae*. Setas de segmentos medios: O) *Austrophyllum exsilium*; P) *Eteone balboensis*; Q) *Phyllodoce tuberculosa*; R) *Hesionura elongata*. Abreviaturas: cfd, cirróforo dorsal; csd, cirrostilo dorsal; noa, notoacícula; lse, lóbulo setal; nea, neuroacícula; cv, cirro ventral; neurosetas; cfv, cirróforo ventral; los, lóbulo superior; la, lámina; ma, manubrio; or, ornamentación. Modificados de A: Hartman (1936); B, E: Blake (1994); C–D, O: Fauchald (1972); F, L: Bergström (1914); G: Fauvel (1923); H–K: Salazar-Vallejo (1996); M: Banse & Hobson (1974); N: Treadwell (1917); P: Wilson (1988); Q: Kudenov (1975); R: Pleijel & Dales (1991).

Pterocirrus **Claparède, 1868**

1 Prostomio con antena media posterior; cirros dorsales y ventrales alargados, delgados, aguzados; setas desde el segundo segmento; sin ojos, con manchas oculares (aguas profundas, 3,200–5,500 m) ..... *P. imajimai* Uschakov, 1972 (B)
– Prostomio con antena media anterior; cirros dorsales y ventrales foliosos; setas desde el cuarto segmento; ojos bien desarrollados (aguas someras, 0–20 m) **2**

2(1) Dorso pardo oscuro, sin patrones de pigmentación; antena media tan larga como el prostomio ..... *P. foliosus* (Treadwell, 1924)[1] (C)
– Dorso con bandas transversas pardo claras en todo el cuerpo, excepto segmentos 4 y 5, sin bandas ni pigmentación; antena media dos veces más larga que el prostomio .... *P. burtoni* Pleijel, Aguado & Rouse, 2012[2] (B, P)

Comentarios

1) Descrita originalmente como *Eulalia foliosa* para Barbados. Eibye-Jacobsen (1992) redescribió la especie y la asignó a *Pterocirrus*. Salazar-Vallejo (1996b) restringió su presencia al Caribe.
2) Común como esclerobionte (Pleijel *et al*. 2012, Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández 2014). Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández (2014) registraron *Pterocirrus* por primera ocasión para el Pacífico oriental tropical.

Sige **Malmgren, 1865**

1 Prostomio sin ojos; cirro dorsal cordiforme ..... *S. brunnea* Fauchald, 1972[1] (P)
– Prostomio con ojos; cirro dorsal alargado **2**

2(1) Prostomio ligeramente más ancho que largo; ojos grandes, tres veces mayores que base de antena media; segmentos 2 y 3 con cirros tentaculares que alcanzan segmentos 9–10 ..... *S. belizensis* Eibye-Jacobsen, 1992 (C)
– Prostomio dos veces más ancho que largo; ojos pequeños, ligeramente mayores que base de antena media (Fig. 1E); segmentos 2 y 3 con cirros tentaculares que alcanzan segmento 7 ..... *S. parvicirrus* (Perkins, 1984)[2] (C)

Comentarios

1) Originalmente descrita como *Pirakia brunnea* pero el género es sinónimo menor; la especie fue transferida a *Sige* (Pleijel 1991a).
2) Es probable que se haya descrito con juveniles; una redescripción complementaria basada en ejemplares adultos es necesaria (Pleijel 1990).

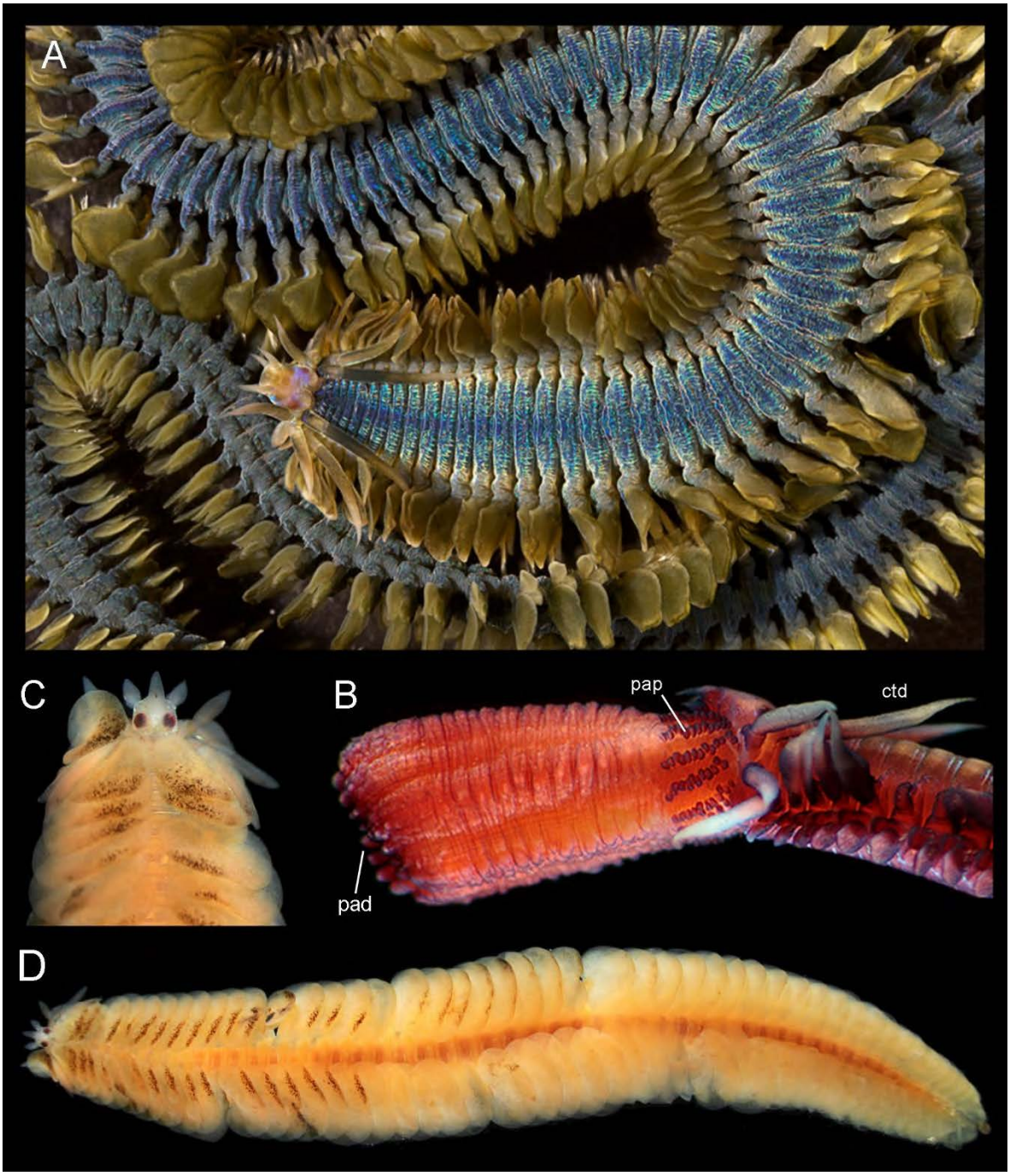


Figura 3. A) *Phyllodoce medipapillata* del sur de California, en vivo, vista dorsal; B) *P cf. medipapillata* de Sinaloa, México, teñido con Shirlastain, vista lateral; *Notophyllum tectum* del sur de California, en vivo, C) región anterior en vista dorsal y D) cuerpo completo en vista dorsal. Abreviaturas: ctd, cirro tentacular dorsal; pap, papilas; pad, papilas distales. Originales de A), C)–D) Greg W. Rouse; B) Tulio F. Villalobos-Guerrero.

Agradecimientos

La revisión cuidadosa de este capítulo por Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR) y Oscar Díaz-Díaz (FAUNAMAR Ltda.) mejoró notablemente la calidad de la versión final del escrito. Verônica Maria de Oliveira (Universidade Federal do Paraná) y Sergio I. Salazar-Vallejo amablemente proporcionaron referencias indispensables de sus bibliotecas para el desarrollo del capítulo. Agradecemos a Greg W. Rouse (Scripps Institution

of Oceanography, UC San Diego) por haber concedido sus finas fotografías de filodócidos vivos del sur de California. TFVG desea reconocer el Apoyo para Estancias Posdoctorales en el Extranjero (513943) por parte del CONACYT.

Referencias

Alós C 2004 Familia Phyllodocidae Örsted, 1843. Fauna Ibérica 25: 105–209.

Augener H 1925 Über westindische und einige andere Polychaeten-Typen von Grube (Oersted), Krøyer, Mörch und Schmarda. Publ Univ Zool Mus, København 39: 1–47.

Báez DP & Ardila NE 2003 Poliquetos (Annelida, Polychaeta) del Mar Caribe Colombiano. Biota Colomb 4: 89–109.

Banse K 1972 On some species of Phyllodocidae, Syllidae, Nephtyidae, Goniadidae, Apistobranchidae, and Spionidae (Polychaeta) from the Northeast Pacific Ocean. Pac Sci 26(2): 191–222.

Banse K 1973 The ventral parapodial cirrus of the benthic Phyllodocidae (Polychaeta) with special reference to *Clavodoce* Hartman and *Bergstroemia* Banse. J Nat Hist 7: 683–689.

Banse K & KD Hobson 1974 Benthic errantiate polychaetes of British Columbia and Washington. Bull Fish Res Bd Can 185: 1–111.

Bergström E 1914 Zur Systematik der Polychaetenfamilie der Phyllodociden. Zool Bidr Uppsala 3: 37–224.

Berkeley E & Berkeley C 1958 Some notes on a collection of Polychaeta from the northeast Pacific south of latitude 32º N. Can J Zool 36: 399–407.

Blake JA 1988 New species and records of Phyllodocidae (Polychaeta) from Georges Bank and other areas of the Western North Atlantic. Sarsia 73: 245–257.

Blake JA 1992 New species of Benthic Phyllodocidae (Polychaeta) from off California. Proc Biol Soc Wash 105: 693–708.

Blake JA 1994 Family Phyllodocidae Savigny 1818. *In*: Blake JA & Hilbig B (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 2 vol 4 Santa Barbara Mus Nat Hist Calif, pp: 115–186.

Blake JA 2006 *Eulalia papillosa* (Blake, 1985). *In*: Desbruyères D, Segonzac M & Bright M (eds) Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna. 2a ed, Denisia 18, pp: 215.

Chamberlin RV 1919 The Annelida Polychaeta of the Albatross tropical Pacific expedition 1891-1905. Mem Mus Comp Zool Harvard Coll 48: 1–514.

Christmas JY & Langley W 1973 Estuarine invertebrates, Mississippi. *In:* Christmas JY (ed) Cooperative Gulf of Mexico estuarine inventory and study. Mississippi Gulf Coast Research Laboratory, Ocean Springs, pp: 255–319.

Cubit J & Williams S 1983 The invertebrates of Galeta Reef (Caribbean Panama): A species list and bibliography. Atoll Res Bull 269: 1–45.

Cuevas N, Martins M, Rodrigo AP, Martins C & Costa PM 2018 Explorations on the ecological role of toxin secretion and delivery in jawless predatory Polychaeta. Nature Sci Rep 8: 7635.

Dean HK 1996 Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev Biol Trop 44(3): 69–80.

de Blainville HMD 1828 Vers. Dict Sci Nat 57: 365–625.

Díaz-Díaz O, Bone D & López-Ordaz A 2017 Phyllodocida (Annelida, Aciculata) de fondos blandos del golfo de Venezuela. Saber Univ Oriente 29: 587–598.

Ehlers E 1887 Report on the Annelids. Reports on the results of dredging, under the direction of L.F. Pourtalès, during the years 1868-1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean Sea, in the U.S. Coast Survey Steamer "Blake". Mem Mus Comp Zool, Harvard 15: 1–335.

Eibye-Jacobsen D 1991a A revision of *Eumida* Malmgren, 1865 (Polychaeta: Phyllodocidae). Steenstrupia 17: 81–140.

Eibye-Jacobsen D 1991b Observations on setal morphology in Phyllodocidae (Polychaeta: Annelida), with some taxonomic considerations. Bull Mar Sci 48(2): 530–543.

Eibye-Jacobsen D 1992 Phyllodocids (Annelida: Polychaeta) of Belize, with the description of three new species. Proc Biol Soc Wash 105: 589–613.

Eibye-Jacobsen D 1993 On the phylogeny of the Phyllodocidae (Polychaeta Annelida): an alternative. Z Zool Syst Evolut-Forsch 31: 174–197.

Eklöf J, Pleijel F & Sundberg P 2007 Phylogeny of benthic Phyllodocidae (Polychaeta) based on morphological and molecular data. Mol Phyl Evol 45: 561–271.

Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1–575.

Fauchald K 1977 Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. Smithson Contr Zool 221: 1–81.

Fauchald K, Granados-Barba A & Solís-Weiss V 2009 Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico. *In*: Felder DL & Camp DK (eds) Gulf of Mexico – Origins, waters, and biota. Biodiversity. Texas A&M Press, College Station, Texas, pp: 751–788.

Fauvel P 1923 Polychètes Errantes. Faune France Paris 5: 1–488.

Fauvel P 1943 Annélides polychètes de Californie recueillies par L. Diguet Mem Mus Natl Hist Nat Nouv Ser 18(1): 1–32.

Fauvel P 1953 Annélides Polychètes de la Croisière du "Président Théodore Tissier" aux Antilles (1951). Bull Inst Océanogr 1033: 1–23.

Gathof JM 1984 Family Phyllodocidae Williams, 1851. 19.1–19.42. *In* Uebelacker JM & PG Johnson (eds)

Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor Mobile.
Glockner-Fagetti A & Egremy-Valdez A 2009 Phyllodocidae Örsted, 1843. *In*: de León-González, JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical, tomo I, pp: 409–423.
Gobin JF 1990 A checklist of marine polychaetous annelids (Polychaeta) for the Gulf of Paria, Trinidad, West Indies. Caribb Mar Stud 1: 37–47.
Gobin JF 2010 Free-living marine polychaetes (Annelida) inhabiting hard-bottom substrates in Trinidad and Tobago, West Indies. Rev Biol Trop 58: 147–157.
Granados-Barba A & Solís-Weiss V 2010 Poliquetos. *In*: Villalobos-Zapata GJ & Mendoza-Vega J (eds) La biodiversidad de Campeche: Estudio de estado. CONABIO, UACam, ECOSUR, Gobierno del Estado de Campeche. México, D.F., pp: 300–306.
Gravier C 1896 Recherches sur les Phyllodociens. Bull Scient Fr Belg 29: 298–389.
Gravier MC 1907 Sur les annélides polychètes rapportés par M. Le Dr. Rivet, de Payta (Pérou). Bull Mus Nat Hist Nat, Paris 13: 525–530.
Grube AE. 1850. Die Familien der Anneliden. Arch Naturgesch 16: 249–364.
Halanych KM, Cox LN & Struck TH 2007 A brief review of holopelagic annelids. Integr Comp Biol 47(6): 872–879.
Hartman O 1936 A review of the Phyllodocidae (Annelida: Polychaeta) of the coast of California, with descriptions of nine new species. Univ Calif Publ Zool 41: 117–132.
Hartman O 1944 Polychaetous annelids. Allan Hancock Atlan Exped Rep 3: 1–33.
Hartman O 1951 Literature of the polychaetous annelids. Los Angeles, 290 pp.
Hartman O 1956 Polychaetous annelids erected by Treadwell, 1891 to 1948, together with a brief chronology. Bull Am Mus Nat Hist 109(2): 239–310.
Hartman O 1959 Catalogue of the polychaetous annelids of the world. Allan Hancock Found Occ Pap 23: 1–628.
Hartman O 1968 Atlas of the errantiate polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, Los Angeles, 828 pp.
Hartmann-Schröder G 1959 Zur Ökologie der Polycheten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitr neotrop Fauna 1: 69–183.
Hartmann-Schröder G 1960 Zur Polychaeten-Fauna von Peru. Beitr neotrop Fauna 2: 1–44.
Hartmann-Schröder G 1963 Revision der Gattung *Mystides* Théel (Phyllodocidae; Polychaeta Errantia). Mit Bemerkungen zur Systematik der Gattungen *Eteonides* Hartmann-Schröder und *Protomystides* Czerniavsky und mit Beschreibungen zweier neuer Arten aus dem Mittelmeer und einer neuren Art aus Chile. Zool Anz 171: 204–243.
Hartmann-Schröder G 1996 Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. 2nd ed. Tierw Deustschl 58: 1–648.
Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1991 New records of errantiate polychaetous annelids from the Gulf of California. Bull Mar Sci 48: 251–260.
Ibarzábal DR 1986 Lista de especies de poliquetos bentónicos cubanos. Rep Invest Inst Oceanol 45: 1–17.
Imajima M 2003 Polychaetous annelids from Sagami Bay and Sagami Sea collected by the Emperor Showa of Japan and deposited at the Showa Memorial Institute, National Science Museum, Tokyo, 2). Orders included within the Phyllodocida, Amphinomida, Spintherida and Eunicida. Bull Nat Sci Mus Tokyo Monogr 23: 1–221.
ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature) 1992 Opinion 1692. *Phyllodoce* Lamarck, 1818 and *Polyodontes* de Blainville, 1828 (Annelida, Polychaeta): conserved. Bull Zool Nomencl 49(3): 249.
Jimi N, Kimura T, Ogawa A & Kajihara H 2020 Alien worm in worm: a new genus of endoparasitic polychaete (Phyllodocidae, Annelida) from scale worms (Aphroditidae and Polynoidae, Annelida). Syst Biodivers Efirst: 1–9.
Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.
Kato T & Pleijel F 2002 A revision of *Notophyllum* Örsted, 1843 (Phyllodocidae, Polychaeta). J Nat Hist 36(10): 1135–1178.
Kato T & Pleijel F 2003 A revision of *Paranaitis* Southern, 1914 (Polychaeta: Phyllodocidae). Zool J Linn Soc 138(4): 379–429.
Khlebovich VV 1959 A New case of predation in the Polychaeta. Priroda 9: 118.
Kudenov JD 1973 Annelida (Polychaetes). *In*: RC Brusca (ed) A handbook to the common intertidal invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona Press, Tucson, pp: 76–131.
Kudenov JD 1975 Errant polychaetes from the Gulf of California. J Nat Hist 9: 65–91.
Kudenov JD 1979 New species and records of Polychaetous Annelids from the *Tetraclita* (Cirripedia: Crustacea) zone of the northern Gulf of California. Bull So Calif Acad Sci 78(2): 116–121.
Lamarck JBPA 1818 Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une Introduction offrant la Détermination des caractères essentiels de l'Animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie, Paris, Déterville & Verdière Libraire, 612 pp.
Linnaeus C 1767 Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Ed. 12. 1.

Regnum Animale. 1 & 2. Holmiae, Laurentii Salvii. Holmiae [Stockholm], 1327 pp.

Malmgren AJ 1867 Annulata Polychaeta Spetsbergiæ, Grœnlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslæ, 127 pp.

McCammon JA & Montagne DE 1979 Some species of the genus *Phyllodoce* (Polychaeta) from Southern California. Zool J Linn Soc 66: 353–368.

Monro CCA 1933 The Polychaeta Errantia collected by Dr C. Crossland at Colón, in the Panama Region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. St. George. Proc Zool Soc Lon 1933: 1–96.

Moore JP 1909 Polychaetous annelids from Monterey Bay and San Diego Bay, California. Proc Acad Nat Sci Phila 61: 235–295.

Mountford NK 1991 Redescription of *Phyllodoce erithrophylla* (Schmarda, 1861) and *P. madeirensis* Langerhans, 1880 (Polychaeta: Phyllodocidae), with comments on some related taxa. Ophelia Suppl 5: 157–168.

Nygren A & Pleijel F 2011 From one to ten in a single stroke – resolving the European *Eumida sanguinea* (Phyllodocidae, Annelida) species complex. Mol Phylog Evol 58(1): 132–141.

Nygren A & Pleijel F 2015 Ringmaskar: Havsborstmaskar, Annelida: Polychaeta. [ArtDatabanken, SLU, Uppsala]. ArtDatabanken. Sveriges lantbruks-universitet, 360 pp.

Oliveira VM, Eibye-Jacobsen D & Lana PC 2015 Description of three new species of *Eumida* Malmgren, 1865 (Phyllodocidae, Annelida) from Southern and Southeastern Brazil. Zootaxa 3957 (4): 425–440.

Oliveira VM, Eibye-Jacobsen D & Lana PC 2016 Six new species of *Hesionura* (Phyllodocidae, Annelida) and redescription of *H. laubieri* (Hartmann-Schröder, 1963) from southern and south-eastern Brazil. J Mar Biol Ass UK 98: 191–214.

Orrhage L & D Eibye-Jacobsen 1998 On the anatomy of the central nervous system of Phyllodocidae (Polychaeta) and the phylogeny of phyllodocid genera: a new alternative. Acta Zool 79: 215–234.

Örsted AS 1843 Annulatorum danicorum conspectus. Auctore A.S. Örsted. Fasc. I. Maricolæ. (Quæstio ab universitate Hafniensi ad solvendum proposita et proemio ornata).

Perkins TH 1984 New species of Phyllodocidae and Hesionidae (Polychaeta), principally from Florida. Proc Biol Soc Wash 97: 555–582.

Perkins TH & T Savage 1975 A bibliography and checklist of polychaetous annelids of Florida, the Gulf of Mexico, and the Caribbean region. Fla Mar Res Publ 14: 1–62.

Pettibone MH 1963 Marine polychaete worms of the New England Region, 1. Aphroditidae through Trochochaetidae. Bull US Nat Mus 227: 1–356.

Pleijel F 1987 Three new phyllodocid species (Polychaeta) from the Trondheimsfjord in Norway, including some notes concerning the validity of the genus *Steggoa*. Zool Scripta 16: 25–31.

Pleijel F 1988 *Phyllodoce* (Polychaeta, Phyllodocidae) from Northern Europe. Zool Scripta 17(2): 141–153.

Pleijel F 1990 A revision of the genus *Sige* Malmgren (Polychaeta: Phyllodocidae). Zool J Linn Soc 98: 161–184.

Pleijel F 1991a Phylogeny and classification of the Phyllodocidae. Zool Scripta 20: 225–261.

Pleijel F 1991b *Phyllodoce* Lamarck, 1818 and *Polyodontes* de Blainville, 1828 (Annelida, Polychaeta): proposed conservation. Case 2765. Bull Zool Nom 48(2): 100–102.

Pleijel F 1993a Polychaeta Phyllodocidae. Mar Invert Scandinavia 8: 1–159.

Pleijel F 1993b Phylogeny of *Phyllodoce* (Polychaeta, Phyllodocidae). Zool J Linn Soc 108(4): 287–299.

Pleijel F 2001 Phyllodocidae. *In:* Rouse WG & Pleijel F (eds) Polychaetes. Oxford University Press, New York, pp: 132–135.

Pleijel F & Dales RP 1991 Polychaetes: British Phyllodocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans: keys and notes for the identification of the species. Synop Brit Fauna (n ser) 45: 1–202.

Pleijel F & Rouse WG 2006 Phyllodocida. *In:* Jamieson BGM (ed) Reproductive biology and phylogeny of Annelida, Vol. 4, Science Publishers, Enfeld, New Hampshire, pp: 431–495.

Pleijel F & Wilson RS 2003 Phyllodocidae (Polychaeta)—A DELTA database of genera, and Australian-New Zealand species. *In*: Wilson RS, Hutchings PA & Glasby CJ (eds) Phyllodocidae (Polychaeta). CSIRO Publishing, Melbourne.

Pleijel F, Aguado MT & Rouse GW 2012 New and lesser known species of Chrysopetalidae, Phyllodocidae and Syllidae from south California (Phyllodocida, Aciculata, Annelida). Zootaxa (3506): 1–25.

Reish DJ 1963 A quantitative study of the benthic polychaetous annelids of Bahia de San Quintin, Baja California. Pac Nat 3(14): 399–436.

Reish DJ 1968 A biological survey of Bahía de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II. Benthic polychaetous annelids. Trans San Diego Soc Nat Hist 15(7): 67–106.

Rioja E 1941 Estudios anelidológicos 3. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. An Inst Biol, UNAM 12: 669–746.

Rioja E 1947 Estudios anelidológicos 17. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortes. An Inst Biol, UNAM 18(1): 197–224.

Rioja E 1958 Estudios anelidológicos 22. Datos para el conocimiento de la fauna de anélidos poliquetos de las costas orientales de Mexico. An Inst Biol, UNAM 29: 219–301.

Rioja E 1962 Estudios anelidológicos 26. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacifico de Mexico. An Inst Biol, UNAM 33: 131–229.

Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Rullier F 1974 Quelques annélides polychètes de Cuba recueillies dans des éponges. Trav Mus Hist Nat Grigore Antipa 14: 9–77.

Salazar-Vallejo SI 1996a Filodócidos (Polychaeta: Phyllodocidae) del Caribe mexicano con claves para identificar las especies del Gran Caribe. Rev Biol Trop 44: 107–122.

Salazar-Vallejo SI 1996b Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, UNAM Ser Zool 67: 11–50.

Salazar-Vallejo SI, JA de León-González & H Salaices-Polanco 1989 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. Libros Univ UABCS La Paz, 212.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, UNAM 75(1): 9–97.

San Martín G & Gómez-Esteban C 1992 Anélidos poliquetos procedentes de la I expedición Cubano-Española a la Isla de la Juventud y archipiélago de los Canarreos. IV. Familias Hesionidae, Pilargidae, Glyceridae y Phyllodocidae. Rev Inv Mar 13: 103–109.

San Martín G, Álvarez-Campos P, Kondo Y, Núñez J, Fernández-Álamo MA, Pleijel F, Goetz FE, Nygren A & Osborn K 2020 New symbiotic association in marine annelids: ectoparasites of comb jellies. Zool J Linn Soc. Efirst: 1–23.

Savigny JC 1822 Système des Annélides, principalement de celles des cotes de l'Egypte et de la Syrie, offrant les caractères tant distinctifs que naturelles des ordres, familles et genres, avec la description des espèces. Description de l'Egypte. Nat Hist Paris, Panckouche 21: 325–472.

Schmarda LK 1861 Neue Wirbellose thiere Beobachtet und Gesammelt auf einer Reise um Die Erde 1853 Bis 1857. Turbellarien Rotatorien und Anneliden Leipzing 1: 1–164.

Southern R 1914 Archiannelida and Polychaeta. R Irish Acad Dublin Proc 31(47): 1–160.

Struck TH & Halanych KM 2010 Origins of holopelagic Typhloscolecidae and Lopadorhynchidae within Phyllodocidae (Phyllodocida, Annelida). Zool Scr 39: 269–275.

Tovar-Hernández MA & Ortíz-Arellano MA 2020 A bloom of the green worm *Phyllodoce tuberculosa* Kudenov, 1975 in a beach of the Southern Gulf of California, Mexico (Annelida, Errantia, Phyllodocidae). J Nat Hist 54(19–20): 1243–1256.

Treadwell AL 1901 The polychaetous annelids of Porto Rico. Bull US Fish Comm 2: 181–210.

Treadwell AL 1917 Polychaetous annelids from Florida, Porto Rico, Bermuda, and the Bahamas. Carnegie Inst Wash 11: 257–268.

Treadwell AL 1924 Polychaetous annelids collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918. Univ Iowa Stud Nat Hist 10(4): 3–23.

Treadwell AL 1928 A new polychaetous annelid of the genus *Phyllodoce* from the west coast of Costa Rica. Proc US Nat Mus 2757(74): 5924–5928.

Treadwell AL 1937 The Templeton Crocker Expedition, 8. Polychaetous Annelids from the West Coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. Zoologica NY Zool Soc 22(9): 139–160.

Treadwell, AL 1941 Polychaetous annelids from the New England region, Porto Rico and Brazil. Amer Mus Novit 1138: 1–4.

Uschakov PV 1972 [Fauna of the USSR. Polychaetes. Vol. 1. Polychaetes of the suborder Phyllodociformia of the Polar Basin and the northwestern part of the Pacific (Families Phyllodocidae, Alciopidae, Tomopteridae, Typhloscolecidae, and Lacydoniidae)]. Akademiya Nauk SSSR 102: 1–272. [1974, traducción al inglés de la publicación original en ruso de 1972].

Villalobos-Guerrero TF & Tovar-Hernández MA 2014 Poliquetos errantes (Polychaeta: Errantia) esclerobiontes del puerto de Mazatlán, Sinaloa (México). Bol Inv Mar Cost 43(1): 43–87.

Wesenberg-Lund E 1962 Reports of the Lund University Chile Expedition 1948–49. 43. Polychaeta Errantia. Acta Univ Lund (Avd. 2) 57(12): 1–137.

Wilson RS 1988 A review of *Eteone* Savigny, 1820, *Mysta* Malmgren, 1865 and *Hypereteone* Bergström, 1914 (Polychaeta: Phyllodocidae). Mem Mus Victoria 49: 385–431.

Wilson RS 2000. Family Phyllodocidae. *In:* Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaetes and allies: the Southern Synthesis. Fauna of Australia vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 193–197.

Wilson RS & Greaves E 2016 *Clavadoce* (Annelida: Phyllodocidae) from Australia. Zootaxa 4061(1): 61–67.

Young DK & Young MW 1982 Macrobenthic invertebrates in bare sand and seagrass (*Thalassia testudinum*) at Carrie Bow Cay, Belize. *In*: Rützler K & Macintyre IG (eds) The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize; I. Structure and communities. Smithsonian Contributions to Marine Science, pp: 115–126.

Tabla 1. Registros cuestionables de filodócidos. Las especies cuyos registros en América tropical son cuestionables se indican en la tabla con notas cortas sobre la evaluación de su estatus en la región. Los nombres de las cuatro regiones serán abreviados siguiendo los mismos códigos establecidos para las claves; LT implica la localidad tipo. Se indicará "no aplica" (NA) en el caso de que no existan registros en América tropical, pero que fueron considerados en la contribución anterior (Glockner-Fagetti & Egremy-Valdez 2009).

Taxón	Registros	Comentarios
Clavadoce nigrimaculata (Moore, 1909)	P	LT: Bahía de Monterey, California, EUA. Redescrita con material tipo, presente desde Canadá occidental al centro de California (Blake 1994). Posiblemente los registros para el Pacífico oriental tropical pertenezcan a otra especie.
Eteone californica Hartman, 1936	P	LT: San Francisco, California, EUA. Redescrita con material tipo, y restringida al Pacífico templado, desde Alaska al centro de California (Wilson 1988, Blake 1994). El registro en el Pacífico oriental tropical (Rioja 1941) podría pertenecer a otra especie.
Eteone dilatae Hartman, 1936	P	LT: San Francisco, California, EUA. Redescrita con material tipo, presente solo en California (Wilson 1988, Blake 1994) y noroccidente de Baja California (Reish 1963). Los registros en el Pacífico oriental tropical (Reish 1968, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999) podrían pertenecer a otra especie.
Eteone foliosa de Quatrefages, 1866	C	LT: St. Vaast, Francia. Redescrita con material tipo, y restringida al Atlántico europeo; posible sinónimo mayor de *E. lactea* Claparède, 1868 (Wilson 1988, Pleijel 1991a). De acuerdo con Wilson (1988), los registros en el Atlántico de Norteamérica, como *E. lactea*, son cuestionables.
Eteone lactea Claparède, 1868	C	LT: Nápoles, Italia. Sinónimo menor de *Eteone foliosa* de Quatrefages, 1866; aunque es necesaria la comparación de material procedente de la localidad tipo para confirmarlo (Wilson 1988). Los registros en el Caribe (Christmas & Langley 1973, Gobin 1990, 2010) no incluyen caracteres críticos ni ilustraciones que permitan su comparación con otras especies.
Eteone lighti Hartman, 1936	P	LT: San Francisco, California, EUA. Redescrita con material tipo, presente solo en el norte de California (Blake 1994). El registro en el Pacífico oriental tropical (Dean 1996) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones que permitan su comparación con otras especies.
Eteone longa (Fabricius, 1780)	G	LT: Groenlandia. Redescrita con material tipo de otras especies de la región, presente solo en las aguas frías del Ártico (Wilson 1988). Fue incluida para el Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), pero nunca ha sido encontrada en la región. El único registro para el golfo de México (Granados-Barba & Solís-Weiss 2010) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones.
Eteone pacifica Hartman, 1936	B	LT: Friday Harbor, Washington, EUA. Redescrita con material tipo (Banse 1972), y distribuida desde Washington hasta el norte de California (Wilson 1988, Blake 1994). El registro en el occidente de Baja California (Reish 1963) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones.
Eulalia bilineata (Johnston, 1840)	B, C, G, P	LT: Bahía Berwick, Reino Unido. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Fue descrita brevemente y sin ilustraciones, o bien, caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Es un complejo de especies. Harris *in* SCAMIT (2017) ha encontrado ocho especies identificadas erróneamente como *E. bilineata* desde Columbia Británica hasta el norte de México; la mayoría no estaban descritas, mientras que otras correspondieron a *E. californiensis* (Hartman, 1936), *E. gracilior* y *Eumida longicornuta*. Es probable que los múltiples registros en América tropical se traten de otras especies conocidas o no descritas.
Eulalia viridis (Linnaeus, 1767)	C	LT: Océano Ártico. Es un complejo de especies, fue redescrita con material topotipo (Bonse *et al.* 1996). El único registro de la especie para el Caribe, específicamente para Belice (Young & Young 1982), es quizá *E. myriacycla* (Eibye-Jacobsen 1992).

Taxón	Registros	Comentarios
Eumida minuta (Grube, 1880)	NA	LT: Florianópolis, Brasil. Redescrita con material tipo; se conoce solo para la localidad tipo (Eibye-Jacobsen 1991a). Fue incluida en los registros del Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996b), pero nunca ha sido encontrada en la región.
Eumida punctifera (Grube, 1860)	G	LT: Cherso, Croacia. Redescrita con material tipo y no tipo (Eibye-Jacobsen 1991a). Se distribuye solo en el Adriático y parte del Atlántico europeo (Eibye-Jacobsen 1991a, Pleijel 1993a). El registro en el golfo de México (Rullier 1974) incluye pocos caracteres críticos y carece de ilustraciones.
Eumida sanguinea (Örsted, 1843)	C, G, P	LT: Dinamarca. Redescrita con material tipo y topotipos, es un complejo de especies (Eibye-Jacobsen 1991a). En Europa está compuesto por lo menos por unas 10 especies; su distribución está restringida al Mar del Norte y sur de Inglaterra (Nygren & Pleijel 2011). En América, Oliveira *et al.* (2015) describieron una especie nueva del complejo *E. sanguinea* para Brasil. Es posible que los múltiples registros en el Pacífico oriental tropical, golfo de México y mar Caribe también constituyan otras especies.
Hesionura coineaui (Laubier, 1962)	C, G	LT: Mediterráneo francés. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Descrita apropiadamente, pero caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros para el golfo de México y mar Caribe (e.g., Gathof 1984, Eibye-Jacobsen 1992), posiblemente corresponden a una especie no descrita.
Hesionura elongata (Southern, 1914)	C	LT: Irlanda. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Descrita apropiadamente, pero caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros para el Caribe (Rullier 1974, Young & Young 1982) no incluyen caracteres críticos ni ilustraciones.
Hesionura laubieri (Hartmann-Schröder, 1963)	C	LT: Valparaíso, Chile. Redescrita recientemente utilizando material tipo y no tipos; su distribución fue restringida al centro sur de Brasil y Chile (Oliveira *et al.* 2016).
Mystides borealis Théel, 1868	G	LT: Mar de Kara, Rusia. Requiere una revisión para delimitar su morfología. El material tipo está perdido pero la descripción original es apropiada; hay diferencias entre esta especie y el registro del golfo de México por Gathof (1984), este último podría corresponder a una especie no descrita (Eibye-Jacobsen 1992).
Nereiphylla castanea (von Marenzeller, 1879)	C, G, P	LT: Japón. Caracterizada en detalle utilizando material cercano a la localidad tipo (Imajima 2003). Algunos de los numerosos registros en el Pacífico oriental tropical podrían corresponder a *Nereiphylla* sp. A en Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández (2014), mientras que aquellos del golfo de México y mar Caribe, a otra no descrita.
Nereiphylla fragilis (Webster, 1879)	C, G	LT: Virginia, EUA. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Descrita apropiadamente, pero caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros en el golfo de México y mar Caribe (Gathof 1984, San Martín & Gómez Esteban 1992, Salazar-Vallejo 1996b) posiblemente corresponden a otra especie.
Nereiphylla cf. *paretti*	C, G	Aunque Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) sugieren que la especie fue registrada en el Pacífico oriental tropical, solo hay registros para el golfo de México y mar Caribe (Hartman 1951, Báez & Ardila 2003), los cuales son dudosos. La especie nominal, *Nereiphylla paretti* de Blainville, 1828, fue descrita de Francia, pero requiere una revisión para delimitar su morfología. No fue descrita pero sí se ilustró con dos figuras. Ha sido caracterizada utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo.

Taxón	Registros	Comentarios
Paranaitis polynoides (Moore, 1909)	C, G, P	LT: Bahía Monterey, California, EUA. Redescrita recientemente utilizando material tipo y no tipos; su distribución fue restringida desde el Pacífico de Canadá hasta el centro de California (Kato & Pleijel 2003). Los registros para el P (Fauchald 1972, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999) son cuestionables; aquel del G (Gathof 1984) es *P. gardineri* Perkins, 1984 (Kato & Pleijel 2003), mientras que el del C (Díaz-Díaz *et al.* 2017) posiblemente corresponda a una especie no descrita.
Paranaitis speciosa (Webster, 1879)	C, G	LT: Nueva Jersey, EUA. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Redescrita haciendo una mezcla de caracteres de ejemplares tipo y lejanos a la localidad original (Kato & Pleijel 2003). Los registros para el golfo de México y mar Caribe (*e.g.*, Gathof 1984, Ibarzábal 1986, San Martín & Gómez Esteban 1992), posiblemente corresponden a otra especie.
Phyllodoce arenae Webster, 1879	C, G	LT: Nueva Jersey, EUA. Requiere una revisión para delimitar su morfología. El material tipo está perdido (Pleijel 1991a), así que es necesario el uso de topotipos para redescribir la especie. Hasta que esto ocurra, los registros en el C y G (*e.g.*, Gathof 1984, Gobin 1990, Ibarzábal 2006, Granados-Barba & Solís-Weiss 2010) son cuestionables.
Phyllodoce erythrophylla (Schmarda, 1861)	P	LT: Jamaica. Redescrita utilizando material tipo y material adicional (Mountford 1991); su distribución fue restringida al Caribe (Eibye-Jacobsen 1992). El registro de la especie para el golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones.
Phyllodoce ferruginea Moore, 1909	P	LT: Bahía Monterey, California, EUA. Esta especie se transfirió a *Nereiphylla* (Pleijel 1991a, Blake 1994). Blake (1994) la sinonimizó con *N. castanea*, pero es necesaria una comparación detallada con el material de Japón (localidad tipo). El registro para el Pacífico oriental tropical (e.g., Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones.
Phyllodoce fristedti Bergström, 1914	P	LT: Sri Lanka. Descrita adecuadamente con ilustraciones. El registro para el Pacífico oriental tropical (e.g., Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones.
Phyllodoce groenlandica Örsted, 1842	B, C, P, G	LT: Groenlandia. Redescrita utilizando materiales topotipos; su distribución fue restringida al Ártico (Pleijel 1988, 1992). Es probable que los registros en América tropical pertenezcan a otras especies.
Phyllodoce hawaiia (Hartman, 1966)	P	LT: Hawái. Descrita adecuadamente con ilustraciones. El registro para el Pacífico oriental tropical (Sartí-Martínez & Solís-Weiss 1998) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones.
Phyllodoce lamelligera (Pallas, 1788)	P	LT: Océano Índico y mares Mediterráneo y del Norte. Designada como *nomen dubium* por Pleijel (1991a). El registro para el Pacífico oriental tropical (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991) es cuestionable.
Phyllodoce longipes Kinberg, 1865	B, C, G, P	LT: Valparaíso, Chile. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Redescrita haciendo una mezcla de caracteres de ejemplares tipo y lejanos a la localidad original (Pleijel 1988). Los registros para América tropical (*e.g.*, Gathof 1984, Sartí-Martínez & Solís-Weiss 1987) y sur de California posiblemente correspondan a por lo menos otras dos especies.
Phyllodoce madeirensis Langerhans, 1880	C, G, P	LT: Madeira, islas Canarias. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Redescrita haciendo una mezcla de caracteres de ejemplares topotipos y lejanos a la localidad tipo (Rioja 1918, Mountford 1991, Alós 2004). Es probable que algunos de los registros para el Pacífico oriental tropical correspondan a *P.* cf. *medipapillata* Villalobos-Guerrero & Tovar Hernández (2014); mientras que algunos del golfo de México y mar Caribe a *P. erythrophylla* (Eibye-Jacobsen 1992).
Phyllodoce mucosa Ørsted, 1843	C, G, P	LT: Dinamarca. Redescrita utilizando materiales topotipos; su distribución fue restringida al mar del Norte y otras costas del Reino Unido (Pleijel 1988, 1993b).

Taxón	Registros	Comentarios
Phyllodoce papillosa Uschakov & Wu, 1959	B	LT: Mar Amarillo. Redescrita utilizando materiales topotipos, y su distribución fue restringida a la localidad tipo (Uschakov 1972). El registro para el sur de California (*e.g.*, McCammon & Montagne 1979) fue referido a *P. longipes* (Blake 1994); aunque esta especie requiere una revisión para delimitar su morfología.
Phyllodoce patagonica (Kinberg, 1865)	P	LT: Tierra del Fuego, Argentina. La especie ha sido caracterizada para la región de la localidad tipo en varias ocasiones, y su distribución se restringe a la Patagonia, Georgia del Sur y la península Antártica (ver Hartman 1964). Monro (1928) la registró para el Pacífico de Panamá, luego mencionó que se equivocó, que más bien pertenece a *P. madeirensis*; aunque esta especie también tiene problemas taxonómicos.
Phyllodoce pettiboneae Blake, 1988	B	LT: Massachusetts, EUA. Descrita adecuadamente con ilustraciones. Blake (1994) sugiere que su especie también se encuentra en las costas del sur de California; sin embargo, sus ejemplares tienen pigmentación diferente a los de la localidad tipo. Posiblemente pertenezca a otra especie.
Phyllodoce williamsii (Hartman, 1936)	P	LT: San Francisco, California, EUA. La especie tiene una distribución restringida al norte y centro de California (Blake 1994). Los registros para el Pacífico oriental tropical (*e.g.*, Reish 1968, Van Der Heiden & Hendrickx 1982) posiblemente pertenezcan a otra especie.
Protomystides bidentata (Langerhans, 1879)	G	LT: Madeira, islas Canarias. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Fue descrita muy brevemente, o bien, caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registro en el G (Gathof 1984) posiblemente corresponda a otra especie.
Pterocirrus macroceros (Grube, 1860)	C, G	LT: Adriático. Requiere una revisión para delimitar su morfología. Fue descrita brevemente y con pocas ilustraciones, y caracterizada más tarde utilizando ejemplares lejanos a la localidad tipo. Registros en el C y G (*e.g.,* Fauvel 1953, Gathof 1984, Fauchald *et al.* 2009) posiblemente correspondan a otra especie.
Pterocirrus orientalis (Imajima & Hartman, 1964)	C	LT: Japón. Registro de Fauchald (1977) para el Atlántico de Panamá, como *Sige orientalis*, correspondería con *Pterocirrus foliosus* (Eibye-Jacobsen 1992), y posiblemente también lo sea el de Cubit & Williams (1983) para la misma localidad.
Sige bifoliata (Moore, 1909)	P	LT: Bahía Monterey, California, EUA. Redescrita utilizando material tipo (Pleijel 1991a) y no tipos (Blake 1994); se distribuye sólo en el norte y centro de California. Fauchald (1977) la registró como *Eumida bifoliata* para el Pacífico de Panamá, pero es dudoso ya que los parapodios son distalmente redondeados (aguzados en *Sige*), al igual que los cirros ventrales (Pleijel 1990).
Sige californiensis Chamberlin, 1919	B	LT: Playa Laguna, California, EUA. Descrita brevemente y sin ilustraciones; actualmente es considerada *nomen dubium* (Pleijel *et al.* 2012). Es probable que pertenezca a *Pterocirrus* (Pleijel 1990, 1991a, Pleijel *et al.* 2012).

44. Pilargidae de Saint-Joseph, 1899

Sergio I. Salazar-Vallejo[1] & Alexandra E. Rizzo[2]

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com
2) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil

Introducción

La familia se basa en *Pilargis* de Saint-Joseph, 1899, pero se desconoce cómo se generó el nombre para el género tipo de la familia. En el trabajo en el que se presentó, que incluyó muchas observaciones hechas sobre poliquetos vivos, el grupo fue insertado entre los sílidos y los cirratúlidos, que son muy móviles o provistos de abundantes cirros y branquias ciliados. Las raíces potenciales del nombre del género, en caso de basarse en palabras del latín, podrían incluir una de dos opciones (Blanquez-Fraile 1974). Por un lado, tendríamos *pila* o *pilae* que en sentido figurado se refiere a todo objeto redondo, como una alusión a las grandes verrugas redondeadas en la especie tipo (*Pilargis verrucosa* de Saint-Joseph, 1899). La otra posibilidad sería *pilare* que implica quitar el pelo o depilar, como una posible indicación a la falta de cilios en el cuerpo del material examinado de *Pilargis*. El sufijo es también inexplicable, aunque semeja *argilla* que es la palabra del latín para arcilla y quizá se refiera a la pigmentación corporal, blanco-arcillosa, luego de ser preservados.

Los pilárgidos son poliquetos que se pueden presentar en todos los mares y en profundidades diferentes. Sin embargo, no son frecuentes o abundantes y eso explica nuestro limitado conocimiento sobre aspectos de su ecología o biología de la reproducción (Wolf 1984). En vida pueden ser iridiscentes o muy coloridos, pero la preservación afecta a los pigmentos (Hartman 1947). El cuerpo de los adultos puede alcanzar hasta varios centímetros de longitud y contar con varias centenas de segmentos.

Los representantes de esta familia viven en fondos arenosos o lodosos y como grupo, tienen amplia distribución geográfica y batimétrica. Por ejemplo, Paterson & Glover (2000) describieron una especie (*Sigambra magnuncus*) recolectada en sedimentos a 4000–5085 m de profundidad. Algunas especies de *Loandalia* Monro, 1936, como *L. fauveli* (Berkeley & Berkeley, 1941) construyen tubos transparentes, delicados, más o menos anulados que parecen ajustarse bien al cuerpo del animal (Parker 2006).

Day (1967) consideró que los pilárgidos con apéndices cefálicos bien desarrollados viven sobre el sedimento mientras que los que carecen de dichos apéndices, son excavadores. Los pilárgidos son considerados carnívoros u omnívoros (Day 1967, Fauchald & Jumars 1979), aunque algunos pueden ser detritívoros (Pearson 1970). Como carecen de mandíbulas, la captura de los materiales alimenticios debe realizarse por la eversión de la faringe y las papilas de la misma facilitarán su ingestión. Se han documentado algunos pilárgidos simbiontes con otros poliquetos como *Ancistrosyllis commensalis* Gardiner, 1976 que vive con capitélidos, o como *Pilargis pacifica* Ushakov, 1955, que vive en tubos de *Chaetopterus cautus* von Marenzeller, 1879, indicada como *P. berkeleyae* por Britayev (1993). Es posible que haya otras interacciones en el grupo, especialmente si se considera que muchos géneros presentan ganchos curvos dorsales que podrían funcionar para la fijación sobre el cuerpo de otros invertebrados (Blake 1994).

Se conoce muy poco sobre la reproducción de los pilárgidos. Son animales gonocóricos (Pettibone 1982) y las pocas larvas conocidas son plánctica s (Cazaux 1970, Bhaud 1973, Blake 1975, Achari 1975).

Sistemática

La familia Pilargidae fue revisada en dos ocasiones. Hartman (1947) sintetizó la información disponible y asimiló en esta familia a los Otopsidae Ditlevsen, 1917, basada en *Otopsis* Ditlevsen, 1917, y a

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Kinephoridae Ehlers, 1920, basada en *Kinephorus* Ehlers, 1920, un sinónimo menor de *Synelmis* Chamberlin, 1919. Consideró que había dos patrones corporales más o menos discontinuos que podrían separarse como familias independientes y separó los 5 géneros reconocidos dependiendo de la forma del cuerpo, el desarrollo del tegumento y la presencia de espinas o ganchos dorsales. Así, agrupó *Ancistrosyllis* McIntosh, 1879, *Cabira* Webster, 1879 y *Pilargis* por un lado, y por el otro a *Loandalia* Monro, 1936 y a *Talehsapia* Fauvel, 1932. Pettibone (1966) hizo la segunda revisión y reconoció a *Otopsis* Ditlevsen, 1917, que Hartman había considerado con afinidades dudosas y a los géneros *Synelmis* Chamberlin, 1919 y *Sigambra* Müller, 1858, con lo que el número de géneros llegó a ocho, pero no reconoció a los géneros *Ancistargis* Jones, 1961 porque la antena media puede estar reducida y *Glyphohesione* Friedrich, 1950 fue considerado como sinónimo menor de *Synelmis*. Consideramos que tuvo razón en lo primero, pero reconocemos a *Glyphohesione*.

Con estos antecedentes, se redefinió la familia junto con la propuesta de dos subfamilias: Pilarginae de Saint-Joseph, 1899 (= Sigambrinae Salazar-Vallejo, 1987) y Kynephorinae Ehlers, 1920 (= Synelminae Salazar-Vallejo, 1987). Dichas propuestas surgieron por el desconocimiento del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999) y en particular del principio de coordinación del grupo familia (Cap. 8, Arts. 35–41). De cualquier manera, esas propuestas incentivaron el estudio del grupo. Así, un estudio se orientó hacia el interior de la familia para validar esas proposiciones usando cladística e incorporando el uso de la forma del cerebro como carácter taxonómico (Fitzhugh & Wolf 1990). Una de las conclusiones fue que la forma de los lóbulos posteriores del cerebro podría usarse para separar géneros afines; un enfoque parecido separaría varias especies del néftido *Nephtys* en géneros independientes (*cf*. Lovell 1997:361, Fig. 7), pero no se ha utilizado en otras familias de poliquetos. La razón principal es que cuando no es transparente la pared corporal, se dificulta la observación de dichos lóbulos por lo que sería un atributo impráctico. De cualquier manera, el énfasis en la forma de los lóbulos mencionados promovió el restablecimiento de *Glyphohesione* (Licher 1994), pero las conclusiones se dispararon hasta proponer una sinonimia entre pilárgidos y hesiónidos. En ese mismo sentido, se revisaron las afinidades internas y la posible relación con los hesiónidos (Licher 1994, Licher & Westheide 1994).

En términos generales, esos trabajos no invalidaron las subfamilias propuestas y permiten mejorar la definición de las mismas; de hecho, a pesar de que se haya argumentado otra cosa, los cladogramas presentados en esas publicaciones indican cierta coincidencia con las propuestas originales; las discrepancias pueden explicarse por la consideración o inclusión de varios caracteres y por un equívoco de codificación en el trabajo más reciente (Salazar-Vallejo & Harris 2006). Por otra parte, en esos estudios no se reconoce la inclusión de los Antonbruunidae en los Pilargidae, que había sido propuesta originalmente (Salazar-Vallejo 1987). Por otro lado, la propuesta de Misra (1999:144) de una nueva familia, Talehsapiidae, para contener a *Talehsapia* y a *Hermundura* (antes *Loandalia*) debido a que presentan cuerpo cilíndrico y carecen de apéndices anteriores (palpos, antenas y cirros tentaculares), no parece ser razonable. La reducción del tamaño relativo de los apéndices es variable entre las especies de varios géneros de pilárgidos. Además, estos dos géneros afines tienen bien desarrollados los palpos. Por estas razones, no parece razonable separarlos en una familia independiente dado que comparten varios atributos con el resto de los miembros de la familia, aunque las setas espinulosas tienen los filamentos verticilados, en lugar de arreglados en una o dos hileras y por ello quizá puedan separarse como subfamilia; es obvio que hace falta una evaluación de las afinidades filogenéticas de los géneros de la familia. Como está en la actualidad, Pilargidae contiene dos subfamilias con 13 géneros (Mandal *et al*. 2007) y unas 100 especies descritas.

Morfología

Cuerpo. El cuerpo no muestra regiones distintivas y a menudo el extremo anterior es muy reducido, mientras que el extremo posterior puede ser muy simple o estar modificado como una placa anal (Fig. 3C, E, G, I, K, M, O, S). En general, el cuerpo puede ser cilíndrico como en *Cabira* Webster, 1879, o *Synelmis* o ligeramente hichado en los primeros setígeros como en *Hermundura* (Fig. 3F, L, N), o claramente deprimido como en *Ancistrosyllis* McIntosh, 1879, *Pilargis* o *Sigambra* (Fig. 1A, 4J, L).

Tegumento. El tegumento presenta dos patrones básicos; puede ser profusamente papilado como en algunas especies de *Ancistrosyllis* (Fig. 1G, L, N, P, R) o *Pilargis* (Fig. 4H, J) o liso e iridiscente como en *Synelmis* (Fig. 5E, G, I, K, O). Las papilas son más frecuentes y mejor desarrolladas en el extremo anterior y en los parápodos.

Prostomio y peristomio. El prostomio tiene básicamente un par de palpos y pueden ser simples o biarticulados, frecuentemente libres, aunque a veces se percibe mejor la separación en vista ventral (Figs. 1G, H, 2H); raramente están fusionados totalmente a lo largo de su longitud, como en algunas especies de *Litocorsa* Pearson, 1970 (Fig. 2K, M). Los palpos tienden a modificarse, de ser filiformes en algunas especies de *Sigambra* (Fig. 4R) a unos rebordes bajos, biarticulados, con una proyección distal o palpostilo, que puede ser diminuto en varios géneros (Figs. 1G, H, J, L, R, 3H, P, 4P, R, T, 5E, I, K).

Las antenas se ubican en la superficie dorsal y pueden ser hasta tres, aunque hay algunos grupos en que no se presentan. Las antenas exhiben una reducción semejante a la de los palpos, desde los filiformes en algunas especies de *Glyphohesione* (Fig. 2D, F) o *Sigambra* (Fig. 4L, N, P, R, T), a unos rebordes digitados en algunas especies de *Ancistrosyllis* (Fig. 1E, G, J, L, N, P, R), *Otopsis* (Fig. 4A) o *Pilargis* (Fig. 4F, H, J), hasta estructuras papiliformes en *Cabira* (Fig. 2A, B). Durante la ontogenia de *Sigambra,* se ha mostrado que los palpos y antenas surgen como proyecciones diminutas que aumentan de tamaño progresivamente (Achari 1975), de modo que los juveniles de las especies de *Sigambra* parecen tener una fase similar a la forma adulta de los miembros de *Ancistrosyllis.*

Los ojos pueden ser del tipo de copa invertida de pigmento sobre la superficie del prostomio (Figs. 2H, 5E, G, I, K, O, Q) o reducirse a manchas de pigmentación variable ubicadas sobre el cerebro (Figs. 1G, 2F, 3F, H, L, N). Los órganos nucales no han sido documentados ampliamente y merecen estudiarse mejor; los que se han detectado se ubican por detrás del margen posterior del prostomio como depresiones ciliadas y a menudo pigmentadas, como en algunas especies de *Glyphohesione* (Fig. 2F) o *Sigambra.* En general, el peristomio porta dos pares de cirros tentaculares, aunque no se presentan en las especies de *Loandalia* (Fig. 3), por lo que está reducido a la región inmediata a la boca.

Faringe. La faringe es variable y eversible. La mayoría de los géneros presentan papilas marginales redondeadas (Figs. 2A, 3A, L, 5C) y carecen de dentículos o mandíbulas, pero se han documentado algunas estructuras duras arregladas en hileras más o menos longitudinales hacia la base de la faringe en *Cabira* (Fig. 2A) o en otro arreglo en *Talehsapia* Fauvel, 1932, que parecen formar mandíbulas verdaderas (Salazar-Vallejo *et al.* 2001).

Parápodos. El primer setígero, que podría ser el primer segmento de no haber fusión ontogenética, lleva setas y un parápodo reducido. Las reducciones implican que el parápodo es unirrámeo, o que carece de alguno de los cirros asociados. Los parápodos birrámeos se presentan en casi todo el cuerpo, pero su inicio, así como las modificaciones en cirros o setas, tiene relevancia taxonómica. Por ejemplo, algunas especies en *Sigambra* carecen de cirro ventral en el setígero 2, mientras que en *Ancistrosyllis,* el setígero en donde empiezan los cirros ventrales es diagnóstico. La modificación del notópodo y la falta de ganchos notopodiales son una reducción secundaria que, en forma progresiva, se comparte entre *Otopsis*, *Pilargis*, y *Antonbruunia* Hartman & Boss, 1965. En *Otopsis* hay cirro dorsal, notacícula y las setas se han modificado en espinas capitadas; en *Pilargis* hay cirro dorsal, notacícula y faltan las notosetas, y en *Antonbruunia*, especializado para vivir en la cavidad palial de algunos bivalvos, el parápodo es ventrolateral, presenta cirro dorsal, pero faltan acículas y notosetas.

Las notosetas incluyen 0–2 capilares finos y ganchos curvos (Figs. 1B, D, F, I, K, M, O, Q, S, 2C, 4U, 5B), o espinas aciculares (Figs. 2I, L, P, 3B, 5F, H, N, P, R), que se presentan encima de los cirros dorsales, si es que se presentan, con la excepción de las especies de *Glyphohesione* (Fig. 2E, G), que las llevan debajo del notocirro. La distribución de estas setas modificadas a lo largo del cuerpo tiene importancia taxonómica. Los géneros que presentan espinas aciculares son *Glyphohesione, Hermundura, Litocorsa, Synelmis* y *Talehsapia.* Por lo contrario, los géneros provistos de ganchos dorsales son *Ancistrosyllis, Cabira,* y *Sigambra.* En *Pseudexogone,* las espinas aciculares son curvas y bidentadas y en *Otopsis* y *Pilargis,* no hay espinas

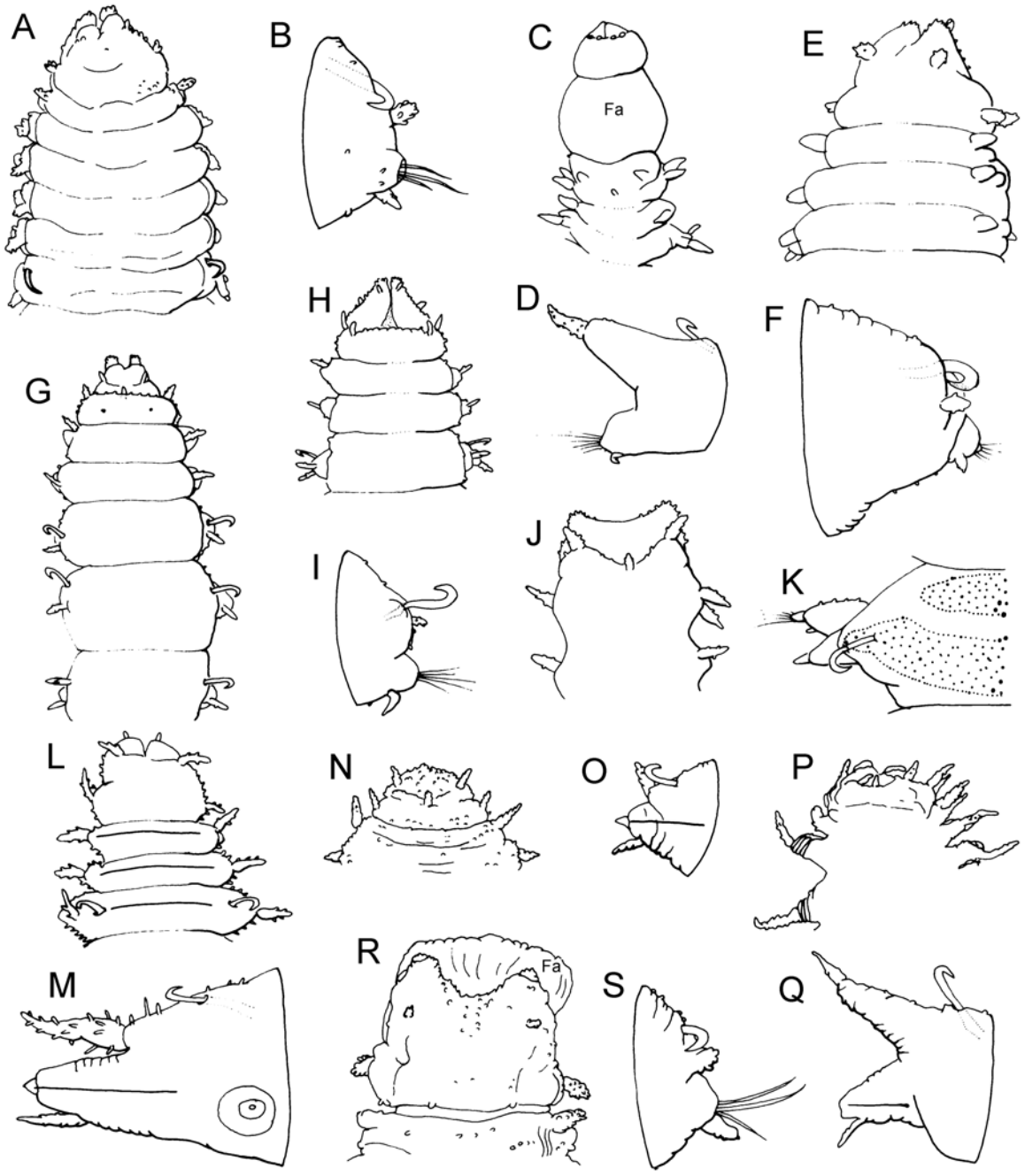


Figura 1. *Ancistrosyllis carolinensis*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo medio; *A. commensalis*: C) Extremo anterior, VD; D) Parápodo medio; *A. hamata*: E) Extremo anterior, VD; F) Parápodo medio; *A. hartmanae*: G) Extremo anterior, VD; H) Mismo, VV; I) Parápodo medio; *A. jonesi*: J) Extremo anterior, VD; K) Parápodo medio, vista superior (ciegos entéricos sombreados); *A. papillosa*: L) Extremo anterior, VD; M) Parápodo medio; *A.* sp A: N) Extremo anterior, VD; O) Parápodo medio; *A.* sp B: P) Extremo anterior, VD; Q) Parápodo medio; *A.* sp C: R) Extremo anterior, VD; S) Parápodo medio (Abreviatura: Fa = Faringe).

o ganchos. Las neurosetas son más variadas; los capilares son espinulosos, o curvas serradas, así como algunas setas modificadas que pueden ser furcadas, o incluso espinas aciculares y aristadas como en algunas especies de *Litocorsa* (Fig. 2J). También los hesiónidos tienen notoespinas emergentes, pero se ubican por detrás del cirro dorsal.

En *Hermundura* (antes *Loandalia*), y quizá sólo en los machos, hay hipertrofia de los nefridióporos (Fig. 3M). En el margen basal, ventral de los parápodos hay una proyección digitada o cirriforme, que había sido considerada branquia y se usó para separar dos géneros afines (*Loandalia* y *Parandalia* Emerson & Fauchald, 1971), pero que se mostró era un lóbulo nefridial por lo que esos géneros fueron sinónimos entre sí (Salazar-Vallejo 1998).

Pigidio. El extremo posterior del cuerpo tiene dos variantes básicas. Los pilárginos tienen un par de cirros anales laterales y el ano es terminal o termino-dorsal, mientras que en algunos kinefórinos se presenta una placa anal. La placa consiste en una proyección foliosa ventral con 2–3 cirros anales variables, y el ano se ubica en la base o hacia el centro de la placa anal (Fig. 3C, E, G, I, K, M, O, S).

Como ya se anotó, el estudio del desarrollo temprano (Achari 1975) muestra que *Ancistrosyllis* y *Sigambra* están muy estrechamente relacionados, ya que las formas tempranas del segundo muestran la reducción de parápodos y apéndices corporales típicos del primero, con lo que los apéndices alargados devienen un atributo derivado. Además, la poslarva, al reclutarse con 16 setígeros. tiene notoganchos desde el setígero 4, igual que en los adultos. Achari (1975:238) identificó sus materiales como *S. tentaculata* (Treadwell, 1941), aunque parecen estar más cercanos a *S. setosa* Fauchald, 1972, pero difícilmente se trataría de la misma especie.

Las especies incluidas en la clave siguiente se basan en las dos listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño 2004), así como algunas revisiones recientes. En la región del Pacífico oriental es especialmente relevante la publicación de Dean (1999) ya que documentó 13 especies para el litoral de Costa Rica. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

Los taxa no registrados se marcan con un asterisco y, cuando ha sido necesario, se han agregado algunos comentarios al pie de las claves correspondientes. Cuando por las características ambientales de la localidad tipo, los registros sean cuestionables para nuestra región, se indicarán como tales (Cuest.). La secuencia es alfabética para las claves de cada género con más de una especie luego de la correspondiente a los géneros; si el género tiene una única especie, aparecerá en la sección de los géneros. Las ilustraciones están redibujadas de la descripción original o de alguna redescripción ulterior. Para los pies de figura, las vistas se abrevian así: **VD** para una vista dorsal, **VL** para una vista lateral y **VV** denota una vista ventral.

Clave para subfamilias y géneros[1]

1 Cuerpo papilado, raramente liso; ganchos (raramente espinas) presentes en notópodos, raramente en neurópodos o ausentes; con diverticulos entéricos .... Pilarginae de Saint-Joseph, 1899 ..... **2**
– Cuerpo liso, no papilado; con espinas notopodiales; sin diverticulos entéricos .... Kynephorinae Ehlers, 1920 ..... **8**

2(1) Parápodos con ganchos notopodiales; palpos biarticulados **3**
– Parápodos sin ganchos notopodiales (Fig. 4F, H, J) **6**

3(2) Parápodos bien desarrollados **4**
– Parápodos botoniformes, poco desarrollados (Fig. 2C) ..... *Cabira* Webster, 1879[2] … ganchos desde los setígeros 7–9 (Fig. 2C) ..... *C. incerta* Webster, 1879 (G, C; P Q)

4(3) Notópodos medianos con ganchos curvos que emergen sobre el cirro dorsal **5**
– Notopodos medianos con espinas que emergen bajo el cirro dorsal (Fig. 2E, G) .... *Glyphohesione* Friedrich, 1950

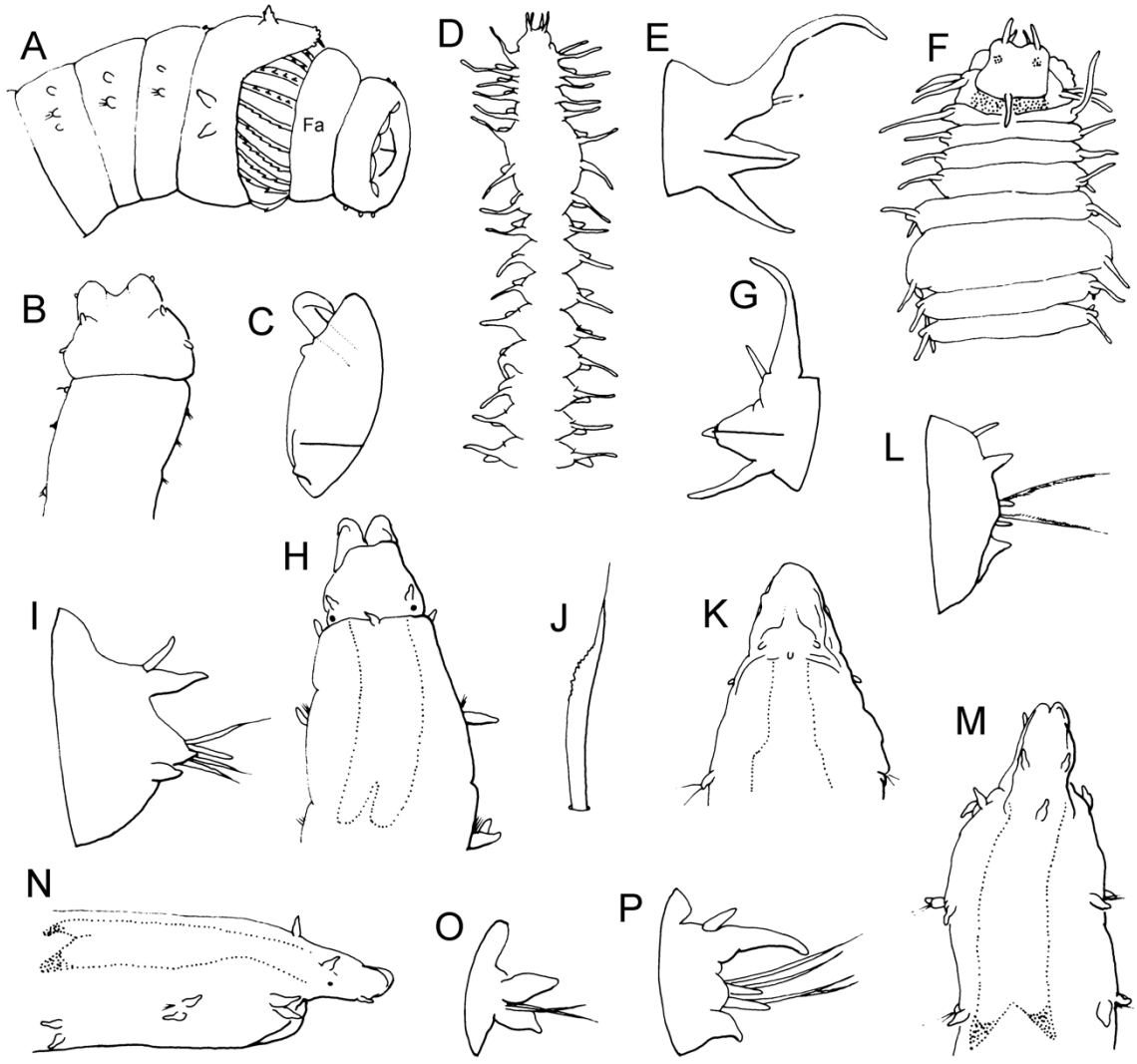


Figura 2. *Cabira incerta*: A) Extremo anterior, VL; B) Mismo, VD; C) Parápodo anterior; *Glyphohesione longocirrata*: D) Región anterior, VD; E) Parápodo medio; *G. nicoyensis*: F) Extremo anterior, VD; G) Parápodo medio; *Litocorsa acuminata*: H) Extremo anterior, VD; I) Parápodo medio; J) Neuroseta; *L. antennata*: K) Extremo anterior, VD; L) Parápodo posterior; *L. ewingi*: M) Extremo anterior, VD; N) Mismo, VL; O) Parápodo anterior; P) Parápodo posterior (Abreviatura: Fa = Faringe).

5(4) Cirros tentaculares reducidos, no más largos que la mitad de la anchura del segmento; antenas cortas, generalmente menores que los palpos (Fig. 1) ... *Ancistrosyllis* McIntosh, 1879[3]
– Cirros tentaculares largos, por lo menos tan largos como la mitad de la anchura del segmento; antenas largas, generalmente mayores que los palpos (Figs. 4L, N, P, R, T, 5A, C) .... *Sigambra* Müller, 1858

6(2) Prostomio con dos antenas; palpos biarticulados ..... *Pilargis* de Saint-Joseph, 1899
– Prostomio con tres antenas; palpos simples; sin grandes espinas neuropodiales; con ganchos neuropodiales ..... *Antonbruunia* Hartman & Boss, 1971*

8(1) Neurópodos medianos y posteriores sin neuroespinas **9**
– Neurópodos medianos y posteriores con neuroespinas (Fig. 2I, L, P) ..... *Litocorsa* Pearson, 1970

9(8) Con cirros tentaculares; con tres antenas (Fig. 5E, G, I, K, Q) **10**
– Sin cirros tentaculares ni antenas (Fig. 3A, D, F, H, N, J, L, P) **11**

10(9) Palpos biarticulados; parápodos con notoespinas rectas, unidentadas (Fig. 5F, H, J, L, N, P, R) ..... *Synelmis* Chamberlin, 1919
– Palpos simples; parápodos con notoespinas curvas, bidentadas .. *Pseudexogone* Augener, 1922*

11(9) Palpos totalmente fusionados ..... *Talehsapia* Fauvel, 1932*
– Palpos cortos, libres, biarticulados (Fig. 3D, F, N, P, L) ..... *Hermundura* Müller, 1858[4]

1) *Pilargis mirasetis* Fauchald, 1972 es considerado un nautiliniélino, en los crisopetálidos. Ver Fig. 4C, y consultar ese capítulo (cf. Miura & Hashimoto (1996)).
2) *Paracabira* Britayev & Saphronova, 1981, con especie tipo y única *Loandalia capensis* Day, 1963, cabe en la definición de *Cabira*, de modo que la especie puede ubicarse en ese género tal y como fue propuesto por Pettibone (1966) y confirmado recientemente (Mandal *et al.* 2007).
3) Incluye *Ancistargis* Jones, 1961 y *Sigatargis* Misra, 1999, con *S. commensalis* Misra, 1999 como especie tipo. Este género no puede separarse de *Ancistrosyllis* por lo que la nueva combinación sería un homónimo menor de *A. commensalis* Gardiner, 1976 y debe proponerse un nuevo nombre para ella.
4) Sinónimo mayor de *Loandalia* Monro, 1936 y de *Parandalia* Emerson & Fauchald, 1971, según Glasby y Hocknull (2010).

Claves para especies

Ancistrosyllis McIntosh, 1879[5]

1 Cirro ventral desde el setígero 1 ..... **2**
– Cirro ventral desde el setígero 2; notoganchos desde el setígero 6; sin antena media (Fig. 1A, B) ..... *A. carolinensis* Gardiner, 1976 (G, C)
– Cirro ventral desde el setígero 3 ..... **6**

2(1) Notoganchos desde el setígero 3 ..... **3**
– Notoganchos desde el setígero 4–7 ..... **4**

3(2) Antena media diminuta (Fig. 1N); lóbulo neurosetal más corto que el cirro ventral (Fig. 1O) ..... *A.* sp A Wolf, 1984 (G, C)
– Antena media ausente (Fig. 5A); lóbulo neurosetal muy largo, el cirro ventral no alcanza su punta (Fig. 5B) ..... *A. verrucosa* (Fauchald, 1972) (P)

4(2) Cirro dorsal del setígero 1 mucho más largo que los siguientes; parápodos con cirros dorsales ligeramente más largos que los ventrales; notoganchos desde el setígero 4–6 .... *A. groenlandica* McIntosh, 1879 (G, C, P Q en todas)
– Cirro dorsal del setígero 1 de longitud similar a la de los siguientes; notoganchos desde el setígero 6 ..... **5**

5(4) Palpostilo muy corto; dorso ligeramente papilado (Fig. 1C), algunas papilas grandes .... *A. commensalis* Gardiner, 1976 (G, C)
– Palpostilo masivo (Fig. 1P) ..... *A.* sp B Wolf, 1984 (G, C)

6(1) Notoganchos desde el setígero 3 ..... **7**
– Notoganchos desde el setígero 4–7 ..... **8**

7(6) Dorso con surcos transversos (Fig. 1L); antenas laterales largas ..... *A. papillosa* (Jones, 1962) (G, C)
– Dorso sin surcos transversos; antenas laterales cortas (Fig. 1G) ..... *A. hartmanae* Pettibone, 1966 (G, C; P Q)

8(6) Antenas laterales bien desarrolladas **9**
– Antenas laterales rudimentarias; notoganchos desde el setígero 6 ..... *A.* sp C Wolf, 1984 (G, C)

9(8) Cirros parapodiales cortos, ovoides (Fig. 1F); notoganchos desde los setígeros 4–7 ..... *A. hamata* (Hartman, 1960) (B, P)
– Cirros parapodiales largos, cirriformes (Fig. 1K); notoganchos desde el setígero 6 ..... *A. jonesi* Pettibone, 1966 (G, C)

5) *Ancistrosyllis longicirrata* Berkeley & Berkeley, 1961 fue descrita como una forma pelágica, pero no pertenece al género ni a la familia; Pettibone (1966:200, 1967:4) demostró que esta especie es un sinónimo menor del polinoido holopelágico *Podarmus ploa* Chamberlin, 1919.

Glyphohesione **Friedrich, 1950**

1 Cirros dorsales y tentaculares tan largos como la anchura corporal (Fig. 2D); notoespinas emergentes desde el setígero 10–15 ..... *G. longocirrata* Licher, 1994 (G, C)
– Cirros dorsales y tentaculares menores que la anchura corporal **2**

2(1) Notoespinas emergentes desde el setígero 5–8; primer cirro dorsal más largo que los siguientes ..... *G. klatti* Friedrich, 1950 (G, C; P Q en todas)
– Notoespinas emergentes desde el setígero 7–10; cuerpo no marcadamente hinchado (Fig. 2F); excepto el setígero 6 que es más largo que el resto ..... *G. nicoyensis* Dean, 1998 (P)

Hermundura **Müller, 1858**

1 Parápodos todos birrámeos; con 5 o menos neurosetas; una notoseta; placa anal redondeada con glándulas pigmentadas (Fig. 3K) ..... *H. gracilis* (Hartmann-Schröder, 1959) (P)
– Parápodos anteriores unirrámeos, posteriores birrámeos **2**

2(1) Notacícula emergente desde el setígero 2; placa anal deprimida, cirros subiguales (Fig. 3C) ..... *H. americana* (Hartman, 1947) (G, C Q; P)
– Notacícula emergente desde setígeros posteriores **3**

3(2) Palpostilos enteros, redondeados **4**
– Palpostilos hendidos, divergentes **7**

4(3) Notacícula emergente desde setígeros previos al 8 ..... **5**
– Notacícula emergente desde el setígero 10–13; placa anal con cirros laterales mayores que el medio (Fig. 3O) ..... *H. salazarvallejoi* (de León-González, 1991) (P)

5(4) Notacículas emergentes desde el setígero 7, con núcleo no diferenciable, frágiles **6**
– Notacículas emergentes desde el setígero 8, con núcleo distinto de la corteza; placa anal globosa con cirros subiguales (Fig. 3I) ..... *H. fauveli* (Berkeley & Berkeley, 1941)[6] (G, C Q)

6(5) Neurópodos medianos con 5–6 neurosetas en una serie (machos sin papilas gonopodiales); placa anal deprimida con cirros subiguales (Fig. 3S) ..... *H. vivianneae* (Salazar-Vallejo & Reyes-Barragán, 1990) (G, C)
– Neurópodos medianos con 6–12 neurosetas en 2–3 series; machos con lóbulos gonopodiales ..... *H. tricuspis* Müller, 1858 (G, C; P Q)

7(3) Notacícula emergente desde el setígero 6; placa anal con cirros laterales largos, medio reducido o ausente (Fig. 3E) ..... *H. bennei* (Solís-Weiss, 1983) (P)
– Notacícula emergente desde el setígero 7; placa anal corta, tan larga como los últimos dos setígeros **8**

8(7) Cirros anales laterales mayores que el medio, tan largos como la anchura de la placa anal (Fig. 3M) ..... *H. riojai* (Salazar-Vallejo, 1987) (P)
– Cirros anales laterales 2–3 veces más largos que la anchura de la placa anal (Fig. 3G) ..... *H. evelinae* (de León-González, 1991) (P)

6) Incluye a *Parandalia ocularis* Emerson & Fauchald, 1971 según Parker (2006).

Litocorsa **Pearson, 1970**

1 Neuroespinas aristadas (Fig. 2J), con diente subdistal grande; notoespinas desde el setígero 5; neuroespinas desde el setígero 18; ojos posteriores a las antenas laterales (Fig. 2H); palpos libres por completo ..... *L. acuminata* (Wolf, 1986) (G, C)
– Neuroespinas lisas, enteras, no denticuladas; palpos hendidos o fusionados **2**

2(1) Palpos hendidos anteriormente (Fig. 2M); prostomio a menudo marcadamente más angosto que el peristomio; lóbulos cerebrales llegan al setígero 2, márgenes posteriores oscuros (Fig. 2M, N); ojos laterales, sitos debajo de las antenas laterales ..... *L. ewingi* (Wolf, 1986) (G, Caribe; P Q)
– Palpos fusionados anteriormente (Fig. 2K); sin ojos; notoespinas emergentes desde el setígero 6–8 ..... *L. antennata* Wolf, 1986 (G, C)

Pilargis **de Saint-Joseph, 1899**[7]

(Modificada de Salazar-Vallejo & Harris 2006)

1 Verrugas dorsales presentes en todo el cuerpo, no arregladas en bandas (Fig. 4H); cirros dorsales mucho mayores que los ventrales (Fig. 4I) ..... *P. cholae* Salazar-Vallejo & Harris, 2006 (G, C)
– Verrugas dorsales restringidas a la región anterior y a los parápodos **2**

2(1) Verrugas de tamaño medio (Fig. 4J); cirróforo dorsal menor que el cirrostilo (Fig. 4K); glándulas notopodiales no visibles ..... *P. wolfi* Salazar-Vallejo & Harris, 2006 (G, C)
– Verrugas pequeñas **3**

3(2) Primer cirro dorsal tan largo como los siguientes; cirróforo dorsal menor que el cirrostilo (Fig. 4E); glándulas notopodiales no visibles ..... *P. angeli* Salazar-Vallejo & Harris, 2006 (P)
– Primer cirro dorsal mayor que los siguientes (Fig. 4F); cirróforo dorsal tan largo como el cirrostilo o menor (Fig. 4G); glándulas notopodiales abundantes, especialmente en el cirróforo ..... *P. berkeleyae* Monro, 1933 (G, C Q; B, P)

7) *Pilargis pacifica* Uschakov, 1955 fue descrita para el Mar de Japón. Los registros para la región, especialmente para el Gran Caribe, son cuestionables.

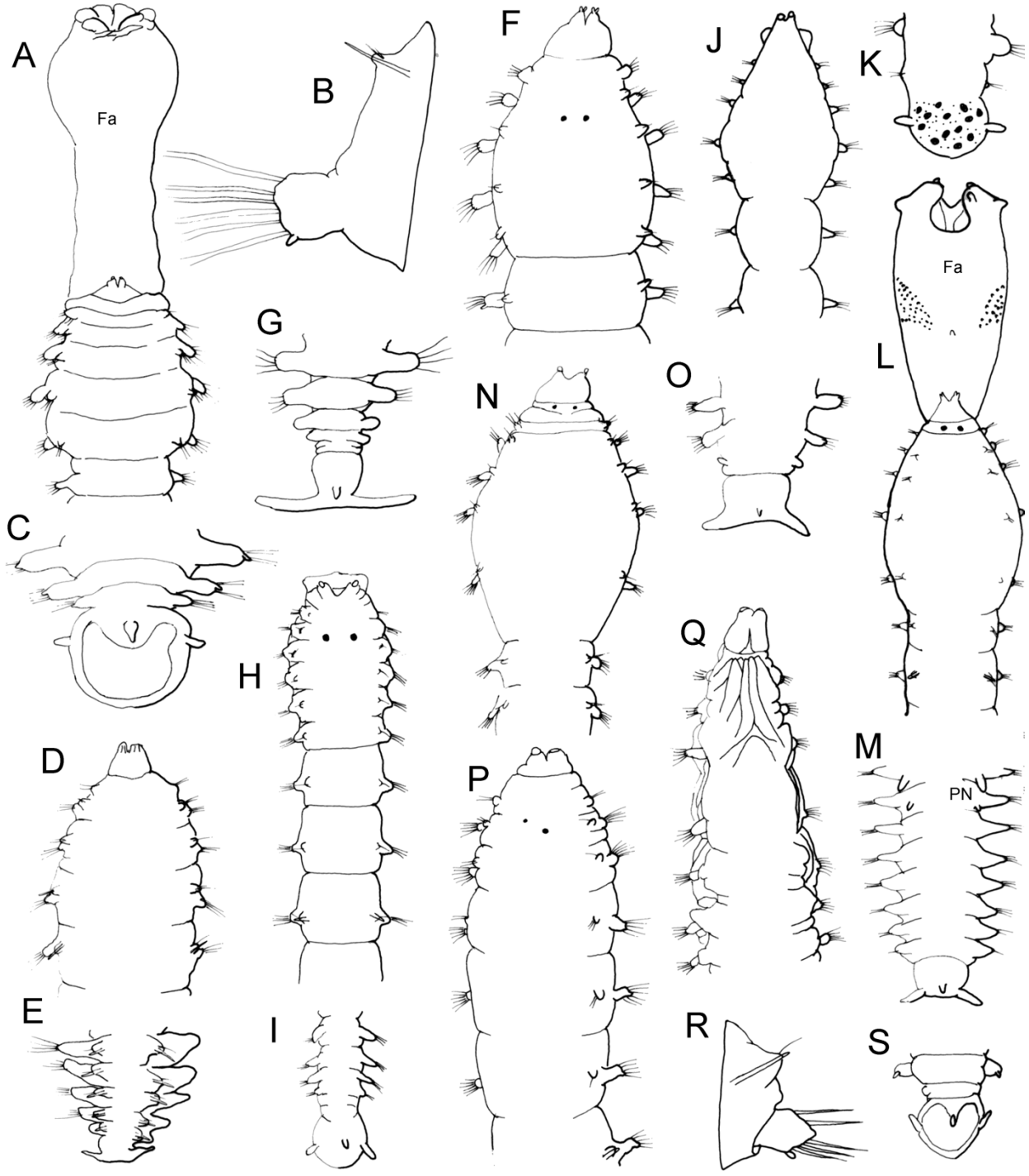


Figura 3. *Hermundura americana*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo anterior; C) Extremo posterior, VV; *H. bennei*: D) Extremo anterior, VD; E) Extremo posterior, VD; *H. evelinae*: F) Extremo anterior, VD; G) Extremo posterior, VV; *H. fauveli*: H) Extremo anterior, VD; I) Extremo posterior, VV; *H. gracilis*: J) Extremo anterior, VD; K) Extremo posterior, VD; *H. riojai*: L) Extremo anterior, VD; M) Extremo posterior, VV; *H. salazarvallejoi*: N) Extremo anterior, VD; O) Extremo posterior, VV; *H. tricuspis*: P) Extremo anterior, VD; *H. vivianneae*: Q) Extremo anterior, VD; R) Parápodo medio; S) Extremo posterior, VV (Abreviaturas: Fa = Faringe, PN = Papila nefridial).

Sigambra **Müller, 1858**
(Modificada de Salazar-Vallejo *et al*. 2019)

1 Cirros dorsales mayores que los ventrales **2**
– Cirros dorsales y ventrales subiguales; notoganchos desde el setígero 6 (1.5 mm de largo) .....
.....*S. ocellata* (Hartmann-Schröder, 1959)[8] (P)

2(1) Setígero 2 sin cirro ventral **3**
– Setígero 2 con cirro ventral; faringe con 8 papilas marginales **13**

3(2) Faringe con 8 papilas marginales; notoganchos desde los setígeros 15–17 (5–18 mm de largo); notopodos mediano y posteriores con 1 capilar; antena media larga, alcanza el setígero 7 (Fig. 4T) ..... *S. vargasi* Dean, 1999 (P)
– Faringe con 13–16 papilas marginales **4**

4(3) Notoganchos desde setígeros anteriores (3–22) **5**
– Notoganchos desde setígeros medianos (30–40); antena media dos veces más larga que las laterales, o mayor **12**
– Notoganchos desde setígeros posteriores (42–66), o posteriores (14 mm de largo); antena media tan larga como las laterales, apenas alcanza el setígero 1 (Fig. 4P) .....
..... *S. rugosa* Fauchald, 1972 (P)

5(4) Segmento tentacular casi dos veces más ancho que largo **6**
– Segmento tentacular 4 veces más ancho que largo **7**

6(5) Margen anterior del segmento tentacular con lóbulos redondos, proyectados, externos a las antenas laterales ..... *Sigambra* sp. indet. (Brazil (AER)
– Margen anterior del segmento tentacular liso, sin lóbulos proyectados; notoganchos desde el setígero 3–4 (14 mm de largo); antenas de tamaño similar (Fig. 5R); cirros dorsales de segmentos medios 5 veces más largos que anchos (Fig. 5Q) ..... *S. setosa* Fauchald, 1972 (P)

7(5) Notópodos medios y posteriores con capilares **8**
– Notópodos sin capilares **11**

8(7) Antena media corta, alcanza el setígero 3–4 (Fig. 4N); notoganchos desde el setígero 4 (15 mm de largo); antena media poco más larga que las laterales; primer cirro dorsal poco más largo que los tentaculares ..... *S. tentaculata sensu* Blake, 1994 (B)
– Antena media mediana, alcanza los setígeros 5–7, dos veces más larga que las laterales **9**
– Antena media larga, alcanza los setígeros 9–12; dorsal hooks from chaetigers 11–15 (40 mm long); lateral antennae without lateral depressions ..... *S. bassi sensu* Blake, 1994 (B)

9(8) Antena media alcanza el setígero 7–8 (Fig. 4L); notoganchos desde el setígero 12–18 (24 mm de largo) ..... *S. bassi* (Hartman, 1947)[9] (G, C)
– Antena media alcanza el setígero 5–6; notoganchos desde el setígero 4–5 ..... **10**

10(9) Todos los parápodos con cirros ventrales más cortos que los lóbulos neuropodiales; cirros dorsales basalmente hinchados ..... *S. tentaculata* (Treadwell, 1941) (G)
– Parápodos medios y posteriores con cirros ventrales largos, alcanza la punta de los lóbulos neuropodiales; cirros dorsales aguzados, no ensanchados basalmente .....
..... *S. diazi* Salazar-Vallejo, Rizzo, de León-González & Brauko, 2019 (C)

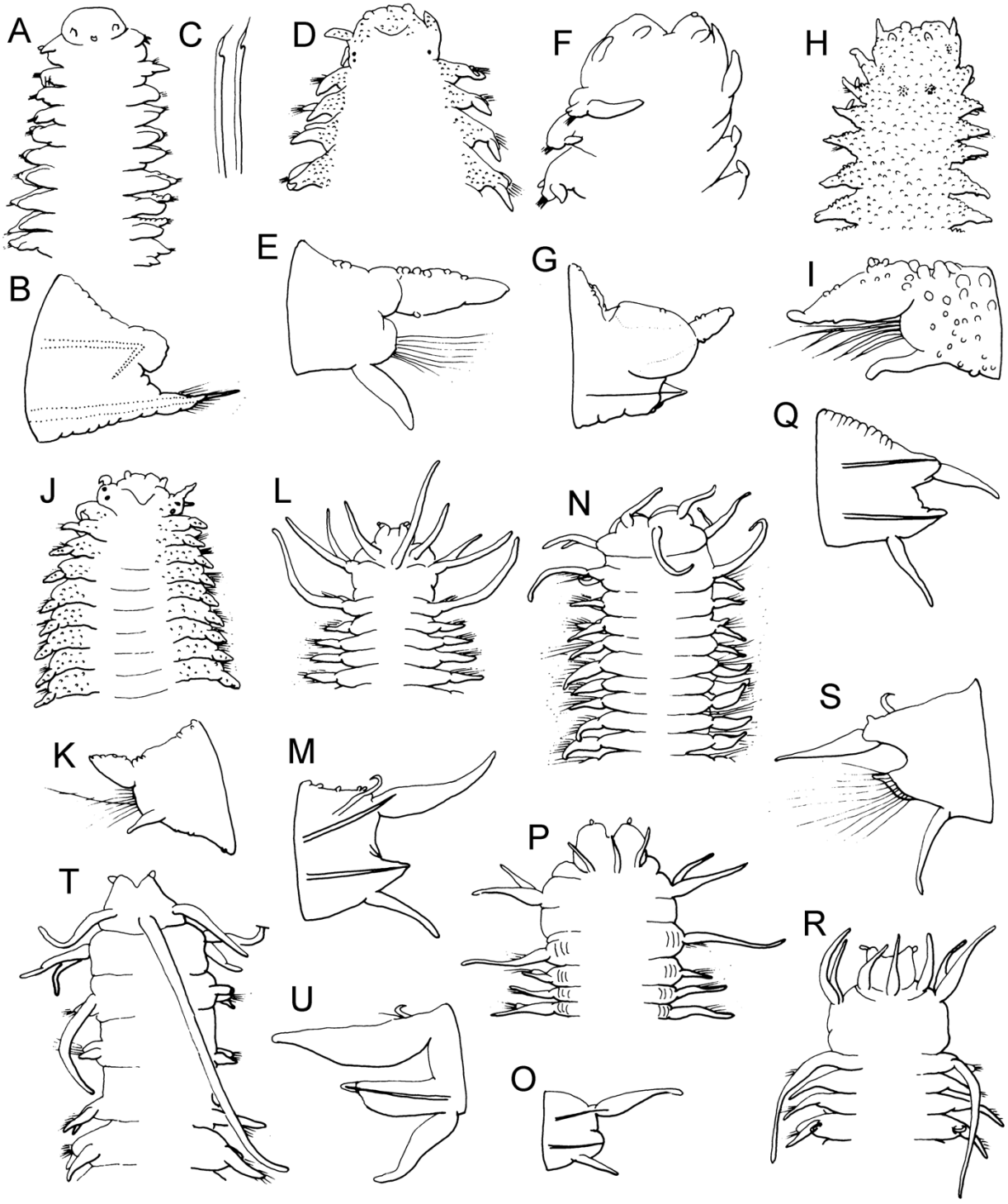


Figura 4. *Otopsis mirasetis*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo medio; C) Neurosetas; *Pilargis angeli*: D) Extremo anterior, VD; E) Parápodo anterior; *P. berkeleyae*: F) Extremo anterior, VD; G) Parápodo medio; *P. cholae*: H) Extremo anterior, VD; I) Parápodo anterior; *P. wolfi*: J) Extremo anterior, VD; K) Parápodo anterior; *Sigambra bassi*: L) Extremo anterior, VD; M) Parápodo medio; *S. grubei*: N) Extremo anterior, VD; O) Parápodo anterior; *S. rugosa*: P) Extremo anterior, VD; Q) Parápodo medio; *S. setosa*: R) Extremo anterior; VD, S) Parápodo anterior; *S. vargasi*: T) Extremo anterior, VD; U) Parápodo medio.

11(7) Antena media alcanza los setígeros 3–4; región posterior con 4–6 setígeros sin ganchos; papilas corporales grandes ..... *S. grubii* Müller, 1858 (C)
– Antena media alcanza los setígeros 2–3; región posterior con 2 setígeros sin ganchos; papilas corporales chicas ..... *S. hernandezi* Salazar-Vallejo, Rizzo, de León-González & Brauko, 2019 (G, C)

12(4) Antena media poco más larga que las laterales; cuerpo sin constricción en setígero 4; notoganchos desde los setígeros 30–39 (15–24 mm de largo); setígeros posteriores sin notosetas capilares ..... *S. olivai* Salazar-Vallejo, Rizzo, de León-González & Brauko, 2019 (C)
– Antena media dos veces más larga que las laterales; cuerpo con constricción en setígero 4; notoganchos desde el setígero 30–40 (16–24 mm de largo); setígeros posteriores con una notoseta capilar ..... *S. constricta* (Southern, 1921) (P Q)

13(2) Antena media poco más larga que las laterales; notoganchos desde los setígeros 23–30 (45–70 mm de largo); segmento tentacular 4–5 veces más ancho que largo (Fig. 5C) ..... *S. wassi* Pettibone, 1966 (G)
– Antena media dos veces más larga que las laterales; notoganchos desde el setígero 26–28 ..... *S. ligneroi* Salazar-Vallejo, Rizzo, de León-González & Brauko, 2019 (C)

8) Licher y Westheide (1997:10), indicaron que carecía de cirro ventral en el setígero 2, pero sin examinar el material tipo.
9) La combinación *Ancistrosyllis bassi* Hartman, 1945 es un *nomen nudum*. La descripción posterior mezcló organismos del Atlántico y del Pacífico; hay diferencias suficientes como para ser reconocidas como especies distintas.

Synelmis **Chamberlin, 1919**[10]

(Modificada de Salazar-Vallejo 2003)

1 Antenas laterales sitas anteriormente, cerca de la base de los palpos; antena media corta, la mitad de la longitud del prostomio (Fig. 5E) ..... *S. amoureuxi* Salazar-Vallejo, 2003 (G, C)
– Antenas laterales sitas en la región media del prostomio **2**

2(1) Notoespinas desde el setígero 5–8; con dos ojos o sin ellos **3**
– Notoespinas desde el setígero 8–16; con dos ojos o sin ellos **4**
– Notoespinas desde el setígero 17–22; ojos en una hilera, cada una con 3–5 ojos (Fig. 5O); setígeros medios y posteriores con cirros dorsales menores y más gruesos que los ventrales (Fig. 5P) ..... *S. sotoi* Salazar-Vallejo, 2003 (G, C)

3(2) Setígeros medianos con cirros cirriformes (Fig. 5N); sin ojos (Fig. 5M) ..... *S. levinae* Salazar-Vallejo, 2003 (P)
– Setígeros medianos con cirros fusiformes (Fig. 5R); con dos ojos (Fig. 5Q) ..... *S.* cf *albini* Wolf, 1984 (G, C)

4(2) Setígeros medianos con cirros dorsal y ventral más anchos que el lóbulo setal (Fig. 5J); notoespinas desde el setígero 9–11; con dos pares de ojos fusionados (Fig. 5I) ..... *S. gorgonensis* (Monro, 1933) (P)
– Setígeros medianos con cirros delgados o gruesos, no marcadamente más anchos que el lóbulo setal **5**

5(4) Lóbulo setal bien desarrollado; con dos ojos; sin glándulas laterales en los lóbulos setales 6
– Lóbulo setal reducido, setas emergen de la pared corporal (Fig. 5H); ojos laterales, anteriores a las antenas laterales (Fig. 5G) o ausentes; antena media más larga que las laterales ..... *S. emiliae* Salazar-Vallejo, 2003 (P)

6(5) Todas las antenas fusiformes (Fig. 5K); notoespinas desde el setígero 10–16 .....
..... *S. harrisae* Salazar-Vallejo, 2003 (P)
– Todas las antenas cirriformes; notoespinas desde el setígero 10–11 .....
..... *S. albini* (Langerhans, 1881) (G, C, P Q en todas)

10) Ver Glasby y Marks (2013) para una tabla con atributos de todas las especies.

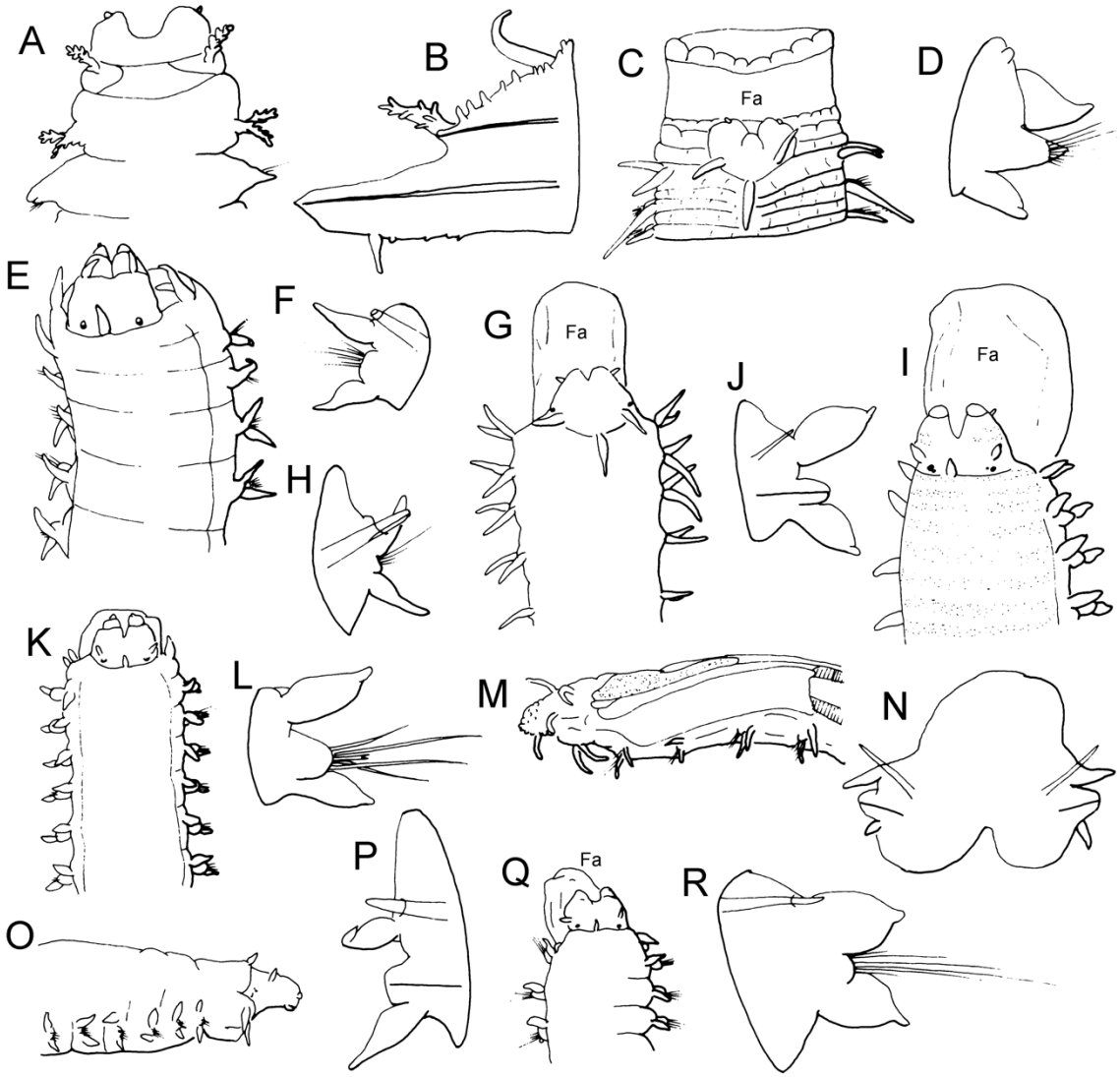


Figura 5. *Ancistrosyllis verrucosa*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo posterior; *Sigambra wassi*: C) Extremo anterior, VD; D) Parápodo anterior; *Synelmis amoureuxi*: E) Extremo anterior, VD; F) Parápodo medio; *S. emiliae*: G) Extremo anterior, VD; H) Parápodo medio; *S. gorgonensis*: I) Extremo anterior, VD; J) Parápodo medio; *S. harrisae*: K) Extremo anterior, VD; L) Parápodo posterior; *S. levinae*: M) Extremo anterior, VL; N) Corte transversal de la región media; *S. sotoi*: O) Extremo anterior, VD; P) Parápodo medio; *S.* cf. *albini*: Q) Extremo anterior, VD; R) Parápodo medio (Abreviatura: Fa = Faringe).

Estudios futuros

Hay varios detalles enigmáticos entre los géneros de pilárgidos. Por ejemplo, no se han hallado ejemplares con ovocitos entre las especies de *Litocorsa* y es posible que algunas sean juveniles de especies de *Synelmis*. De la misma manera, no se han delimitado bien las diferencias entre las

especies de *Hermundura* (*olim Loandalia*) y es posible que las simpátricas representen distintas etapas de desarrollo, por lo que harán falta mayores esfuerzos de muestreo, así como estudios moleculares, por lo menos para secuenciar su COI, y determinar si se trata de una o varias especies. También son enigmáticos los procesos de alimentación y de reproducción en casi todas las especies.

Agradecimientos

La lectura cuidadosa de la primera edición de este capítulo por María Ana Tovar y Harlan K. Dean mejoró la calidad de la redacción y recomendaron mejoras significativas. Chris Glasby proporcionó algunas referencias importantes. Esa contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Achari GPK 1975 Studies on new or little known polychaetes from the Indian Seas, 4. On a new record of *Sigambra tentaculata* (Treadwell) (Pilargidae), from the Southwest coast of India along with observations on its early larval stages. J Mar Biol Ass India 17:238–241.

Bhaud M 1973 *Ancistrosyllis groenlandica*, Pilargidae, nouvelle espèce d'annélide polychète benthique a larve planctonique. Vie Milieu 23 (2a):263–272.

Blake JA 1975 The larval development of Polychaeta from the Northern California coast, 3. Eighteen species of Errantia. Ophelia 14:23–84.

Blake JA 1994 Family Pilargidae Saint Joseph, 1899; pp 271–294 *In* Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. JA Blake & B Hilbig (eds), Vol 4. Oligochaeta and Polychaeta: Phyllodocida. Santa Barbara Mus Nat Hist, Santa Barbara.

Blanquez-Fraile A 1974 Diccionario Manual Latino-Español y Español-Latino. Sopena, Barcelona, 671 pp.

Britayev TA 1993 *Pilargis berkeleyae* (Polychaeta, Pilargidae) kak kommensal tubikol'noi polikhety *Chaetopterus cautus* (Chaetopteridae). Zool Zh 72:147–151.

Cazaux C 1970 Rechercher sur l´ecologie et le développement larvaire des polychètes de la région d´Arcachon. Thèse Fac Sci, Univ Bordeaux, 355 pp.

Day JH 1967 A monograph on the Polychaeta of Southern Africa, Part I. Errantia. London: Brit Mus (Nat Hist) 656, 458 pp.

Dean HK 1999 The Pilargidae (Annelida: Polychaeta) of the Pacific coast of Costa Rica. Rev Biol Trop 46, Suppl 6:47-62.

Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17:193–284.

Fitzhugh K & Wolf PS 1990 Gross morphology of the brain of pilargid polychaetes: Taxonomic and systematic implications. Amer Mus Novit 2992:1–16.

Glasby CJ y Hocknull SA 2010 New records and a new species of *Hermundura* Müller, 1858, the senior synonym of *Loandalia* Monro, 1936 (Annelida: Phyllodocida: Pilargidae) from northern Australia and New Guinea. Beagle 26:57–67.

Glasby CJ y Marks S 2013 Revision of the genus *Synelmis* Chamberlin, 1919 (Annelida: Phyllodocida: Pilargidae) in Australia. Zootaxa 3646:561–574.

Hartman O 1947 Polychaetous Annelids, 8. Pilargiidae. Allan Hancock Pac Exped 10:483–523.

Hartman O 1968 Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, Los Angeles, 828 pp.

ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature) 1999 International Code of Zoological Nomenclature, 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature (The Natural History Museum), London, 306 pp (www.iczn.org/iczn/index.jsp).

Licher F 1994 Resurrection of *Glyphohesione* Friedrich 1950, with redescription of *G. klatti* Friedrich 1950 and description of *G. longocirrata* (Polychaeta: Hesionidae). Proc Biol Soc Wash 107:600–608.

Licher F & Westheide W 1994 The phylogenetic position of the Pilargidae with a cladistic analysis of the taxon – facts and ideas. *In* Dauvin J-C, Laubier L & Reish DJ (eds), Actes de la 4ème Conférence Internationale des Polychètes. Mém Mus Natl Hist Nat, Paris 162:223-235.

Licher F & Westheide W 1997 Review of the genus *Sigambra* (Polychaeta: Hesionidae), redescription of *S. bassi* (Hartman 1947), and descriptions of two new species from Thailand and China. Steenstrupia 23:1–20.

Lovell LL 1997 A review of six species of *Nephtys* (Cuvier, 1817) (Nephtyidae: Polychaeta) described from the Eastern Pacific. Bull Mar Sci 60:350–363.

Mandal S, Harkantra SN & Salazar-Vallejo SI 2007 *Cabira rangarajani* n. sp. (Polychaeta: Pilargidae) from the Goa Coast, central west coast of India. Zootaxa 1446:21–29.

Misra A 1999(1998) Polychaete (sic); pp 125–225 *In* State Fauna Series 3, Fauna of West Bengal, Part 10. Zoological Survey of India, Calcutta, 489 pp.

Miura T & Hashimoto J 1996 Nautiliniellid polychaetes living in the mantle cavity of bivalve mollusks from cold seeps and hidrotermal vents around Japan. Publ Seto Mar Biol Lab 37:257–274.

Moreira J & Parapar J 2002 Redescription of *Sigambra tentaculata* and re-establishment of *S. parva* (Polychaeta, Pilargidae) based upon type material. Cah Biol Mar 43:99–109.

Parker T 2006 Misdiagnosis of *Parandalia ocularis* (Polychaeta: Pilargidae). http://www.annelida.net/parandal.html

Paterson GLJ & Glover AG 2000 A new species of *Sigambra* (Polychaeta, Pilargidae) from the abyssal plains of the NE Atlantic. Bull Nat Hist Mus, Lond (Zool) 66:167–170.

Pearson TH 1970 *Litocorsa stremma* a new genus and species of pilargid (Polychaeta: Annelida) from the west coast of Scotland, with notes on two other pilargid species. J Nat Hist 4:69–77.

Pettibone MH 1966 Revision of the Pilargidae (Annelida: Polychaeta) including descriptions of new species, and redescription of the pelagic *Podarmus ploa* Chamberlin (Polynoidae). Proc US Natl Mus 118(3525):155–207.

Pettibone MH 1967 Type-specimens of polychaetes described by Edith and Cyril Berkeley (1923–64). Proc US Natl Mus 119(3553):1–23.

Pettibone MH 1982 Annelida; pp 1–43 *In* Parker SP (Ed.), Synopsis and Classification of Living Organisms. McGraw Hill, New York.

Salazar-Vallejo SI 1987 (1986) Pilargidae (Annelida: Polychaeta) de México: Lista de especies, nueva especie y Biogeografía. Cah Biol Mar 27:193–209.

Salazar-Vallejo SI 1990 Redescriptions of *Sigambra grubii* Müller 1858, and *Hermundura tricuspis* Müller 1858, from Brazil and designation of neotypes (Polychaeta: Pilargidae). J Nat Hist 24:507–517.

Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67:11–50.

Salazar-Vallejo SI 1998 SEM and histological evidence of enlarged nephridial papillae in *Loandalia* Monro (Polychaeta: Pilargidae). Bull So Calif Acad Sci 97:110–114.

Salazar-Vallejo SI 2003 Revision of *Synelmis* Chamberlin, 1919 (Polychaeta: Pilargidae). Zoosystema 25:17–42.

Salazar-Vallejo SI & LH Harris 2006 Revision of *Pilargis* de Saint-Joseph, 1899 (Annelida, Polychaeta, Pilargidae). J Nat Hist 40:119–159.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75:9–97.

Salazar-Vallejo SI, Nishi E & Anguspanich S 2001 Rediscovery of *Talehsapia annandalei* (Polychaeta: Pilargidae) in Songkhla Lagoon, Thailand. Pac Sci 55:267–273.

Salazar-Vallejo SI, Rizzo AE, de León-González JA & Brauko KM. 2019. Four new Caribbean *Sigambra* species (Annelida, Pilargidae), and clarifications of three other *Sigambra* species. ZooKeys 893:21–50.

Wolf PS 1984 Family Pilargidae Saint Joseph, 1899; pp 29.1–29.41 *In* Uebelacker JM & Johnson PG (eds). Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor, Mobile, 7 vols.

45. Polynoidae Kinberg, 1856, incluyendo Iphionidae Kinberg, 1856

Patricia Salazar-Silva

Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas
salazarsilva01@yahoo.com

Introducción

Los polinoidos al igual que otros escamosos se caracterizan por llevar a lo largo del dorso dos hileras de élitros, estructuras parecidas a escamas, un par en cada segmento. A diferencia de las otras familias de escamosos los polinoidos se distinguen por sus neurosetas simples; prostomio bilobulado y élitros alternados con cirros dorsales que se mantienen presentes hacia la región posterior. El cuerpo de los polinoidos puede ser corto con pocos segmentos, o bien, largo y cilíndrico, con numerosos segmentos.

Los polinoidos son un grupo cosmopolita, se ha diversificado en diferentes ambientes; muchas de las especies son de zonas intermareales, habitando entre rocas, rizomas de pastos marinos y algas; se han encontrado en fondos batiales y abisales, por ejemplo en huesos de ballena (Pettibone 1993a), paneles de madera (Pettibone 1985a), ambientes extremos como fosas frías de metano y ventilas hidrotermales (Pettibone 1984). Además, la familia cuenta con algunas especies pelágicas y batipelágicas (Pettibone 1976). La mayoría de los polinoidos son organismos de vida libre, pero muchos de ellos viven asociados a diversos invertebrados manteniendo cierto grado de asociación simbiótica, principalmente del tipo comensalismo. Se estima que de todos los poliquetos simbiontes los polinoidos representan el 45% de las asociaciones; asimismo, de todos los polinoidos el 25% han sido registrados como simbiontes (Martin & Britayev 1998, 2018, Serpetti *et al*. 2017, De Assis 2019).

Entre los hospederos de los polinoidos simbiontes, los cnidarios son hospederos habituales, entre ellos los corales gorgonáceos (Pettibone 1991a), corales negros del orden Antipatharia (Pettibone 1991b, De Assis 2019), otros invertebrados hospederos son los equinodermos (Pettibone 1993b); bivalvos (Pettibone 1986a, Lindgren *et al*. 2019), esponjas (Bonifácio & Menot, 2019) e inclusive otros poliquetos como los quetoptéridos y terebélidos (Petersen & Britayev 1997).

Polynoidae Kinberg, 1856 es de las familias más ricas en géneros y especies. Hutchings (2000) estimó unas 730 especies descritas correspondientes a 160 géneros, mientras que Wehe (2006) estimó 805 especies correspondientes a 165 géneros. Bonifácio & Menot (2019) estimaron unas 900 especies correspondientes a 167 géneros y 18 subfamilias, 13 de ellas restringidas a profundidades batiales, hadales, e inclusive hábitats extremos. Exclusivas de fosas hidrotermales se han registrado unas 140 especies de aproximadamente 60 géneros (Zhang *et al*. 2018).

Salazar-Vallejo (1996) registró para el Gran Caribe (GC) 58 especies correspondientes a 28 géneros, mientras que para el Pacífico oriental tropical (POT) se han registrado 71 especies de 31 géneros (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Salazar-Silva 2009).

Muchos de los polinoidos registrados para el Gran Caribe y el Pacífico oriental tropical se han registrado de zonas litorales y un número muy similar de especies del bentos profundo. Las especies litorales han sido recolectadas por expediciones importantes de fines del siglo XIX (Ehlers 1887) y de la mitad del siglo XX (Hoagland 1919, Treadwell 1928, Monro 1939).

Los registros recientes provienen de expediciones a las ventilas hidrotermales de las cuencas de Guaymas, Galápagos y del golfo de México (Pettibone 1989), cuevas sumergidas de Bahamas (Pettibone 1985a), del golfo de California e islas Galápagos (Pettibone 1984, 1985b–d), en la

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

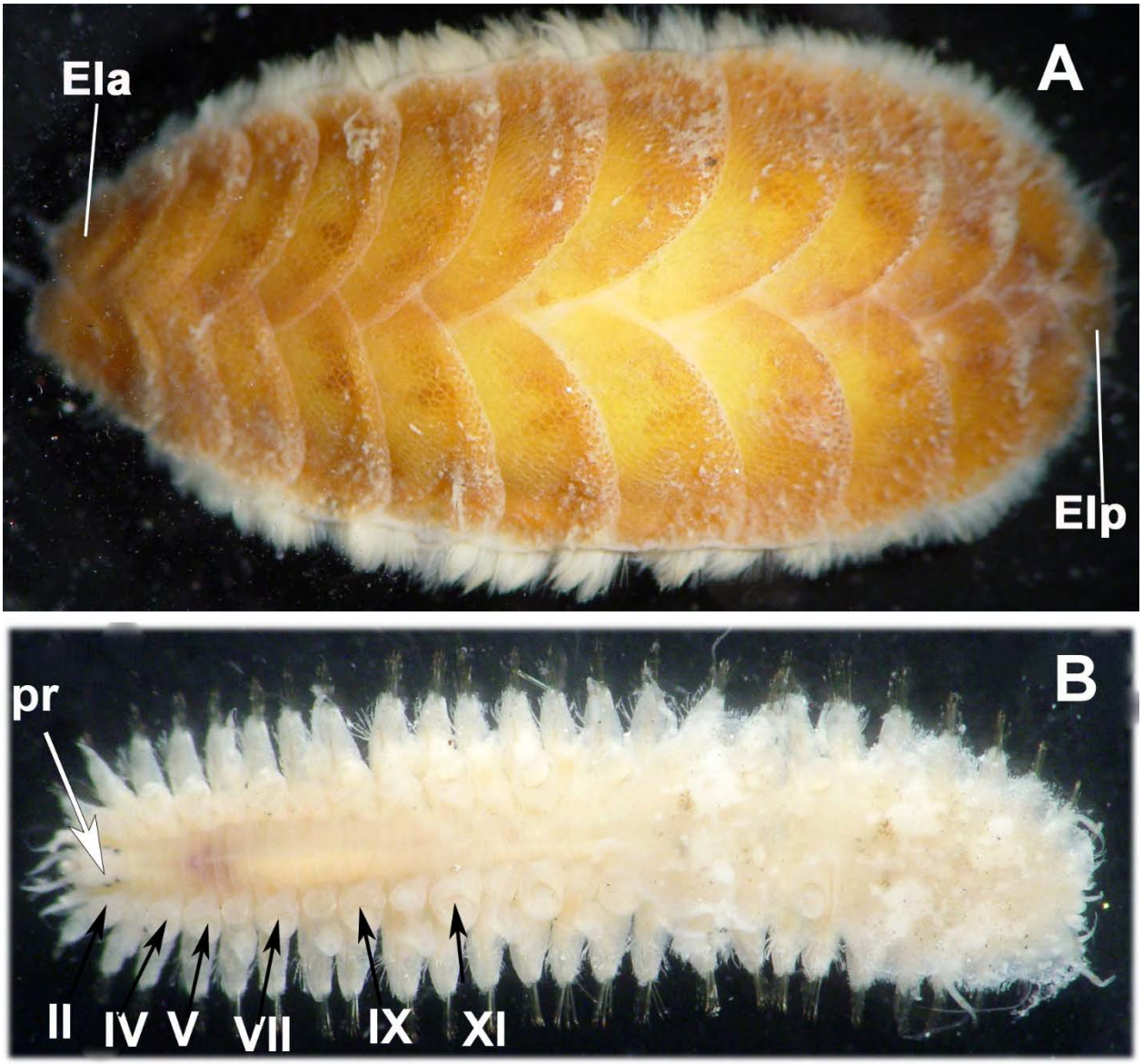


Figura 1. A) *Iphione ovata* (Iphionidae), B) *Lepidonopsis humilis* (Polynoidae), muestra el número de segmentos que llevan los elitróforos. Abreviaturas: Ela= élitro anterior; Elp= élitro posterior; pr= prostomio.

zona de la fractura Clarión-Clipperton (Bonifácio & Menot 2018) y en la fosa de metano frente a Costa Rica (Lindgren *et al*. 2019).

Sistemática

En el esquema de clasificación de Fauchald (1977), Polynoidae fue ubicado en el orden Phyllodocidae Dales, 1962 y en el suborden Aphroditiformia. La sistemática de los escamosos ha sido evaluada en varios estudios, algunos principalmente para el suborden Aphroditiformia y muy pocos específicamente para toda la familia Polynoidae. Se han empleado tanto caracteres morfológicos como en combinación con datos moleculares. En los trabajos disponibles se ha avanzado en las relaciones filogenéticas de la familia Polynoidae con los otros grupos de escamosos, así como dentro de la familia, que a continuación se detallan.

Desde la propuesta filogenética con base a datos morfológicos de Rouse & Fauchald (1997), Polynoidae formó un grupo monofilético con Acoetidae Kinberg, 1856, Aphroditidae Malmgren, 1867, Eulepethidae Chamberlin, 1919 y

Sigalionidae Kinberg, 1856, con los Pholoidae Kinberg, 1858 como grupo hermano. La monofilia de este grupo fue respaldada con los estudios de Pleijel & Dahlgren (1998). En la clasificación de Pleijel (2001) Polynoidae, junto con Acoetidae, Aphroditidae y Eulepethidae formaron el grupo Aphroditoidea, todos ellos con setas simples, e indicaron a Sigalionidae como su grupo hermano. La monofilia de este grupo fue rechazada por Wiklund *et al.* (2005) y Struck *et al.* (2005), quienes consideraron que la presencia de setas simples son características convergentes.

Dentro de Polynoidae, las subfamilias del mar profundo sin antenas forman un clado bien soportado y constituyen un grupo monofilético. En los trabajos recientes de Gonzalez *et al*. (2018) y Zhang *et al.* (2018), Aphroditiformia es monofilético y la presencia de élitros son un rasgo apomorfico. Polynoidae resultó formar un clado monofilético bien soportado dentro de Aphroditiformia. Los polinoidos de aguas someras caen en uno de dos grupos, monofiléticos o parafiléticos, Polynoinae Kinberg, 1856 y Lepidonotinae Willey, 1902 son monofiléticas, mientras que Lepidastheniinae Pettibone, 1989 es parafilética (Gonzalez *et al*. 2018, Zhang *et al.* 2018). La posición filogenética de varios géneros aún no está resuelta, *Harmothoe* es polifilético, a menos que otros géneros sean tratados como sinónimos de este género (*e.g.*, *Antarctinoe, Bylgides, Eunoe, Gattyana, Malmgreniella, Meleanis, Neopolynoe, Polyeunoa*).

Gonzalez *et al*. (2018) y Zhang *et al*. (2018) sugirieron que Branchinotogluminae debiera ser tratado como un sinónimo de Branchipolynoinae Pettibone 1984 y Lepidonotopodinae debiera ser sinónimo de Macellicephalinae.

Bonifácio & Menot (2019), con base en su análisis filogenético, concluyeron que no se justifica que Polynoidae tenga tantas subfamilias debido a que además de incluir pocos géneros no son monofiléticos y por ello sinonimizaron 10 subfamilias con Macellicephalinae: Bathyedithinae, Bathymacellinae, Branchinotogluminae, Branchiplicatinae, Branchipolynoinae, Lepidonotopodinae, Macellicephaloidinae, Macelloidinae, Polaruschakovinae y Vampiropolynoinae, todas ellas del mar profundo y sin antenas laterales. Además, dentro de Polynoidae, las familias del mar profundo sin la antena media o las laterales forman un clado bien soportado y constituyen un grupo monofilético, al cual, Bonifácio & Menot (2018), llamaron Anantennata.

Iphioninae Kinberg, 1856 se consideraba anteriormente como una subfamilia de Polynoidae, pero fueron elevados a rango de familia, como Iphionidae Kinberg, 1856 (Fig. 1A), por Norlinder *et al.* (2012), constituyendo la sexta familia de Aproditiformia. Filogenéticamente están más relacionados a Acoetidae, que constituye su grupo hermano, mientras que las relaciones entre Acoetidae, Aphroditidae y Eulepethidae son inciertas. La monofilia de Iphionidae esta soportada por la presencia de notosetas plumosas (en inglés "feathered"), élitros con areola y ausencia de la antena media (Gonzalez *et al*. 2018, McCowin & Rouse 2018).

La familia Iphionidae consiste de cuatro géneros y 13 especies. *Iphione* Kinberg, 1856 es un género de aguas someras (0–400 m), con numerosos registros y ocho especies, algunas de amplia distribución (Fig. 1A); otros tres géneros son de ventilas hidrotermales (2,616 m): *Iphionella* McIntosh, 1885, *Thermiphione* Hartmann–Schröder 1992 e *Iphionides* Hartmann–Schröder 1992, los primeros dos con dos especies cada una y la última con una especie (McCowin & Rouse 2018).

Morfología

La morfología de los polinoidos es diversa con caracteres bien definidos, pero que requieren de una examinación cuidadosa. El cuerpo consiste de tres regiones: prostomio, tronco y pigidio.

Forma del cuerpo: puede ser corto o, en las formas largas, con numerosos segmentos y con crecimiento continuo, por lo que el número de segmentos es variable (*e.g.*, *Lepidasthenia* Malmgren, 1867, *Lepidametria* Webster, 1879). En las formas de cuerpo corto el número de segmentos es constante y, en combinación con otros caracteres, puede ser usado para distinguir géneros (*e.g.*, *Harmothoe* Kinberg, 1856, *Lepidonotus* Leach, 1816, *Thormora* Baird, 1865, *Halosydna* Kinberg, 1856).

Prostomio: Es bilobulado, en la mayoría de las especies los dos lóbulos se ven separados en la parte anterior por la inserción de las antenas (Fig.

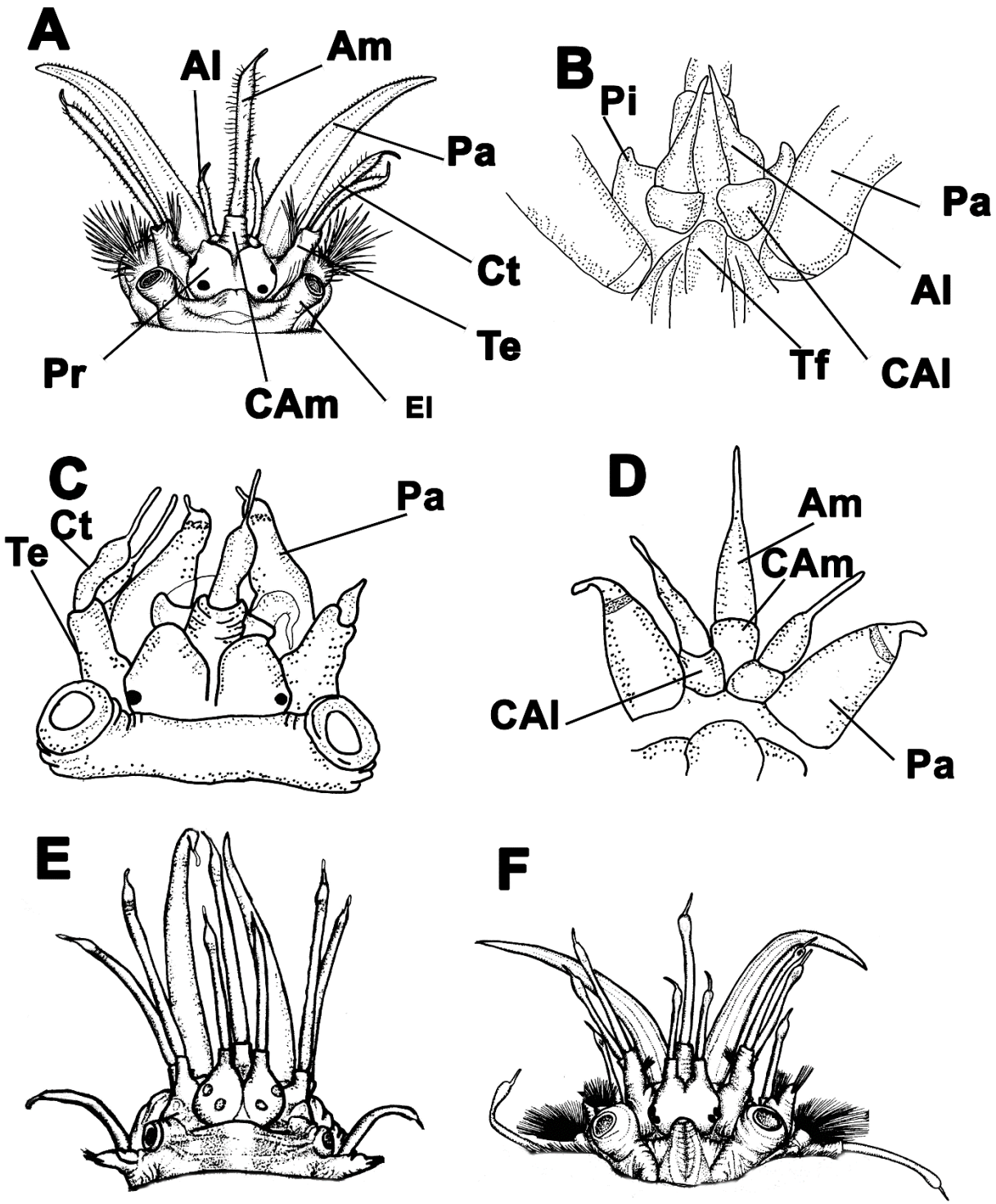


Figura 2. Polynoidae, sección anterior: A–B) Morfología del prostomio, vista dorsal y ventral, respectivamente, B) ceratóforos de antenas laterales ventrales, C–D) ceratóforos ventrales largos de antenas laterales, vista dorsal y ventral, respectivamente, E–F) ceratóforos de antenas laterales terminales, vista dorsal. Abreviaturas: Al= antenas laterales; Am= antena media; Cal= ceratóforo de antena lateral; CAm= ceratóforo de antena media; Ct= cirro tentacular; El= elitróforo; Pa= palpos; Pi= picos del prostomio; Pr= prostomio; Te= tentaculóforos; Tf= tubérculo facial. Redibujado de A–B, E–F: Imajima (1997); C–D: Hanley (1989).

2A). El prostomio puede ser dorsalmente abultado o aplanado. En algunas especies de ventilas hidrotermales los dos lóbulos parecieran estar fusionados constituyendo un sólo lóbulo.

Ojos: Cuando están presentes son dos pares, sésiles, un par generalmente localizado en la parte posterior del prostomio y un segundo par en la parte media del prostomio; pueden ser visibles dorsolateralmente o dorsoventralmente?; su tamaño es variable, en algunas especies son prominentes y abultados, en otras pueden ser pequeños. Muchas de las especies de aguas profundas carecen de ojos.

Antenas: La mayoría de las especies llevan hasta tres antenas, una antena media y dos laterales (Fig. 2A–F). La antena media, cuando está presente, puede tener papilas en la superficie (Fig. 2A), o estar lisa (Fig. 2C, E–F); se inserta a una estructura basal o ceratóforo; la inserción puede ser frontal (Fig. 2A–F), entre los lóbulos del prostomio o dorsalmente. El ceratóforo puede ser grueso, en el mismo plano de las antenas laterales (Fig. 2E–F) o por arriba de estas (Fig. 2A–C). Las antenas laterales, cuando se presentan, pueden ser lisas o con papilas.

Inserción de antenas: Los ceratóforos pueden ser cortos, largos y gruesos. La inserción se ha descrito como ventral cuando se insertan ventralmente al prostomio (Fig. 2A), o terminal cuando se insertan en el borde anterior del prostomio. En algunas especies se ven como continuaciones de los lóbulos del prostomio (Fig. 2E–F), en otras se ven en un plano abajo del prostomio en apariencia ventral, por ello algunos autores hacen referencia a una inserción termino-ventral, lo cual es sólo aparente porque una cuidadosa examinación puede revelar una inserción de los ceratóforos que sea terminal, o bien ventral (Fig. 2C), un carácter que es importante para un estudio filogenético.

Filamentos prostomiales: Algunas especies carecen de antenas laterales pero pueden presentar filamentos prostomiales, éstos son apéndices filiformes que emergen del borde anterior de cada lóbulo del prostomio. Estos apéndices sólo se han descrito para especies de grandes profundidades como las de ventilas hidrotermales.

Picos prostomiales: Los picos prostomiales son proyecciones aguzadas, en el borde anterior de cada lóbulo del prostomio (Fig. 2A–B).

Palpos: Son apéndices ventrales al prostomio, proyectados hacia el frente del prostomio y pueden ser papilados o lisos (Fig. 2A).

Tubérculo facial: Es un reborde sobre la boca, que puede ser sólo como una elevación alargada (Fig. 2B), o como un lóbulo abultado o incluso puede estar ausente. Es un carácter de importancia para separar a las especies.

Faringe: Es eversible (Fig. 4F–G); en el borde distal lleva una hilera de papilas y dos pares de maxilas esclerotizadas con bordes lisos. El arreglo de las papilas faríngeas de las especies de aguas someras es simétrico, tanto dorsal como ventralmente. La mayoría de las especies presentan 9 a 11 pares de papilas y este número suele ser constante dentro de los géneros. En algunas especies de grandes profundidades las papilas no son pareadas ni su arreglo es simétrico y las maxilas diferenciadas, algunas dentadas.

Segmento tentacular: Es el primer segmento del cuerpo, generalmente fusionado al prostomio y no es visible dorsalmente. El segmento tentacular lleva un par de tentaculóforos, cada uno de ellos generalmente ventrolaterales al prostomio, excepto en algunas especies de grandes profundidades que son laterales y fusionadas al prostomio; cada tentaculóforo lleva un par de cirros tentaculares (Fig. 2A). En algunas especies los tentaculóforos llevan setas (Fig. 2A) y la punta de la acícula se proyecta hacia fuera.

Cirros dorsales: Los cirros dorsales son apéndices dorsales al notópodo que pueden ser lisos o papilados, distalmente atenuados en punta, o con una expansión globular subdistal, o constreñidos en una punta filiforme. Los cirros se insertan a un cirróforo que puede ser corto o alargado (Fig. 2B–D).

Élitros: Los élitros son apéndices laminares redondeados, delgados o carnosos, similares a escamas; alargados en segmentos medios y posteriores; los del primer par generalmente son

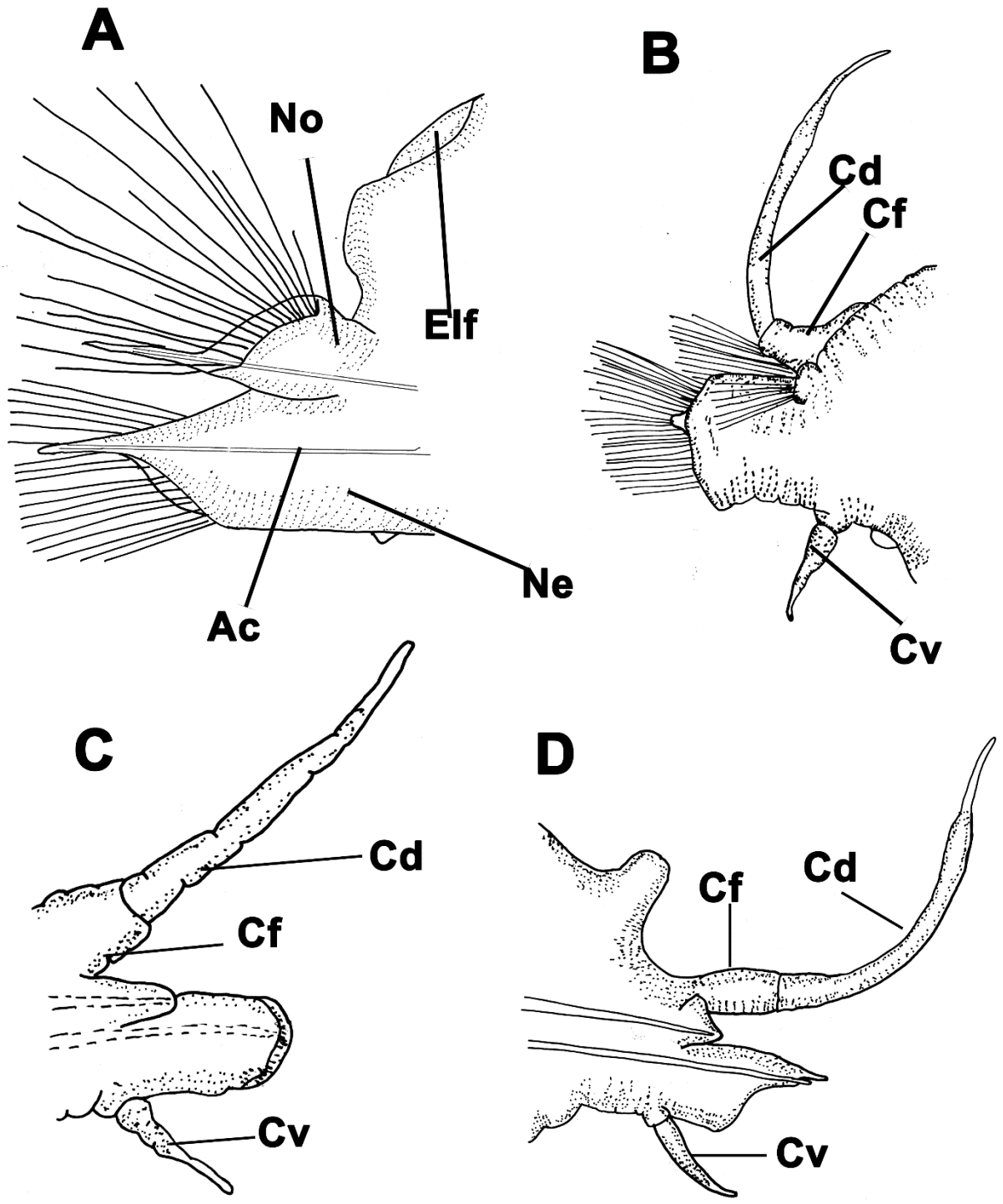


Figura 3. Parápodos de segmento medio: A) Morfología de un parápodo, notópodo largo, neurópodo con lóbulo presetal y postsetal diferenciados, el presetal proyectado, B) parápodo con el notópodo corto, neurópodo con lóbulo presetal y postsetal no diferenciados, C) parápodo con el notópodo reducido, el neurópodo (setas no dibujadas) con lóbulo presetal y postsetal diferenciados, D) parápodo (setas no dibujadas) con notópodo corto, nerurópodo con el lóbulo presetal proyectado corto. Abreviaturas: Ac= acícula; Cd= cirro dorsal; Cf= cirróforo; Cv= cirro ventral; Elf= elitróforo; No= notópodo; Ne= neurópodo. Redibujadas de A: Pettibone (1997), B–C: Imajima (1997), D: Hanley & Burke (1991).

casi circulares y de menor tamaño; pueden estar reducidos, dejando parcial o totalmente descubierto el dorso, o bien, estar traslapados entre sí cubriendo totalmente el dorso.

Los primeros 12 pares de élitros se insertan en los siguientes segmentos: 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21 y 23. Alternados entre estos hay segmentos que presentan un cirro dorsal excepto el par 4 y 5 que son contiguos. En segmentos posteriores al par 23, la inserción varia y se pueden alternar con dos, tres cirros dorsales o hacerse irregular y variable de un lado y otro del cuerpo. El número de élitros y su inserción es constante en algunos géneros, por lo que es importante para su separación. Cuando los élitros se han desprendido su inserción puede determinarse por la presencia del elitróforo (Figs. 1B, 3A), sitio donde se inserta el élitro.

Ornamentación de los élitros: Es variable y es importante para separar especies afines, por lo que debe examinarse el borde y la superficie. El borde puede ser liso o con papilas filiformes formando un fleco (Fig. 5C–E). La superficie puede ser lisa o con papilas filiformes o digitiformes; con tubérculos diminutos (microtubérculos) dándoles apariencia granular bajo el microscopio; o prominentes (macrotubérculos) visibles con poco aumento (Fig. 5A–F). Los micro y macrotubérculos pueden ser duros y esclerotizados (Fig. 5A–D), o suaves y no esclerotizados (Fig. 5E–F). La distribución de los tubérculos en élitros medios y posteriores es importante y pueden describirse como marginales si están alrededor del margen (Fig. 5D), submarginales si forman un parche dentro de la mitad posterior del élitro o dispersos si se distribuyen uniformemente en la mitad posterior (Fig. 5B, E).

Tubérculos dorsales: Cuando están presentes, son un reborde sobre la parte dorsal de los parápodos (Fig. 3D) que llevan cirros dorsales en lugar de élitros; pueden ser elevados como los elitróforos o poco pronunciados.

Parápodos: Siempre son birrámeos (Fig. 3A–D). Cada rama está soportada por una acícula. El notópodo puede ser de tamaño similar al neurópodo (Fig. 3A), más corto (Fig. 3B, D), más largo, o reducido como una protuberancia sin setas (Fig. 3C). En algunas especies de ventilas hidrotermales pueden presentar una bráctea. El neurópodo puede lucir truncado (Fig. 3B) o diferenciado en un lóbulo presetal y uno postsetal (Fig. 3A, C–D). Asimismo la acícula puede emerger de los lóbulos proyectándose como un lóbulo acicular corto o largo (Fig. 3A, D), algunas veces proyectándose fuera del organismo, o no proyectarse fuera (Fig. 3C). Las características anteriores son importantes para distinguir a los géneros.

Notosetas: Cuando están presentes son simples, todas agrupadas en un haz; pueden ser de uno o dos tipos: ser mucho más gruesas que las neurosetas, o tan gruesas como estas. Generalmente en los primeros dos parápodos las notosetas son más gruesas; su observación debe hacerse en segmentos medios y posteriores. Hay diversos tipos de notosetas: capilares espinosas (Fig. 4I), gruesas curvadas (Fig. 4J), con bolsas semilunares que son procesos espinosos distanciados (Fig. 4K), aserradas atenuadas en punta capilar (Fig. 4L) y lanceoladas lisas (Fig. 4M). En las especies del mar profundo pueden ser notosetas diferenciadas.

Neurosetas: Siempre están presentes y son simples (Fig. 4A–H). La región superior de las neurosetas puede ser larga (Fig. 4A–B) o corta (Fig. 4E); su superficie puede tener hileras de espinas largas o pueden ser casi lisas con las hileras muy cortas (Fig. 4H); en algunas especies son casi rectas o ligeramente curvadas; sus puntas pueden ser enteras (Fig. 4B, H) o bidentadas, distinguiéndose un diente principal y un diente accesorio (Fig. 4A, C–G). Sólo en algunos géneros se han descrito diferencias entre las neurosetas supraciculares y las subaciculares, lo cual debe ser examinado. En las especies del mar profundo las neurosetas pueden ser largas y frágiles.

Cirros ventrales: Son apéndices presentes en la parte ventral de los neurópodos (Fig. 3B), generalmente se insertan en la parte media del neurópodo, sólo en muy pocas especies se insertan próximas a la parte distal del neurópodo.

Papilas nefridiales: Son apéndices en la parte ventral, un par por cada segmento, pueden ser diminutos o expandidas en ejemplares que han expulsado sus óvulos. Algunas especies de ventilas hidrotermales presentan uno o dos pares de papilas prominentes y largas, por lo que constituyen un rasgo de dimorfismo sexual (Wu &

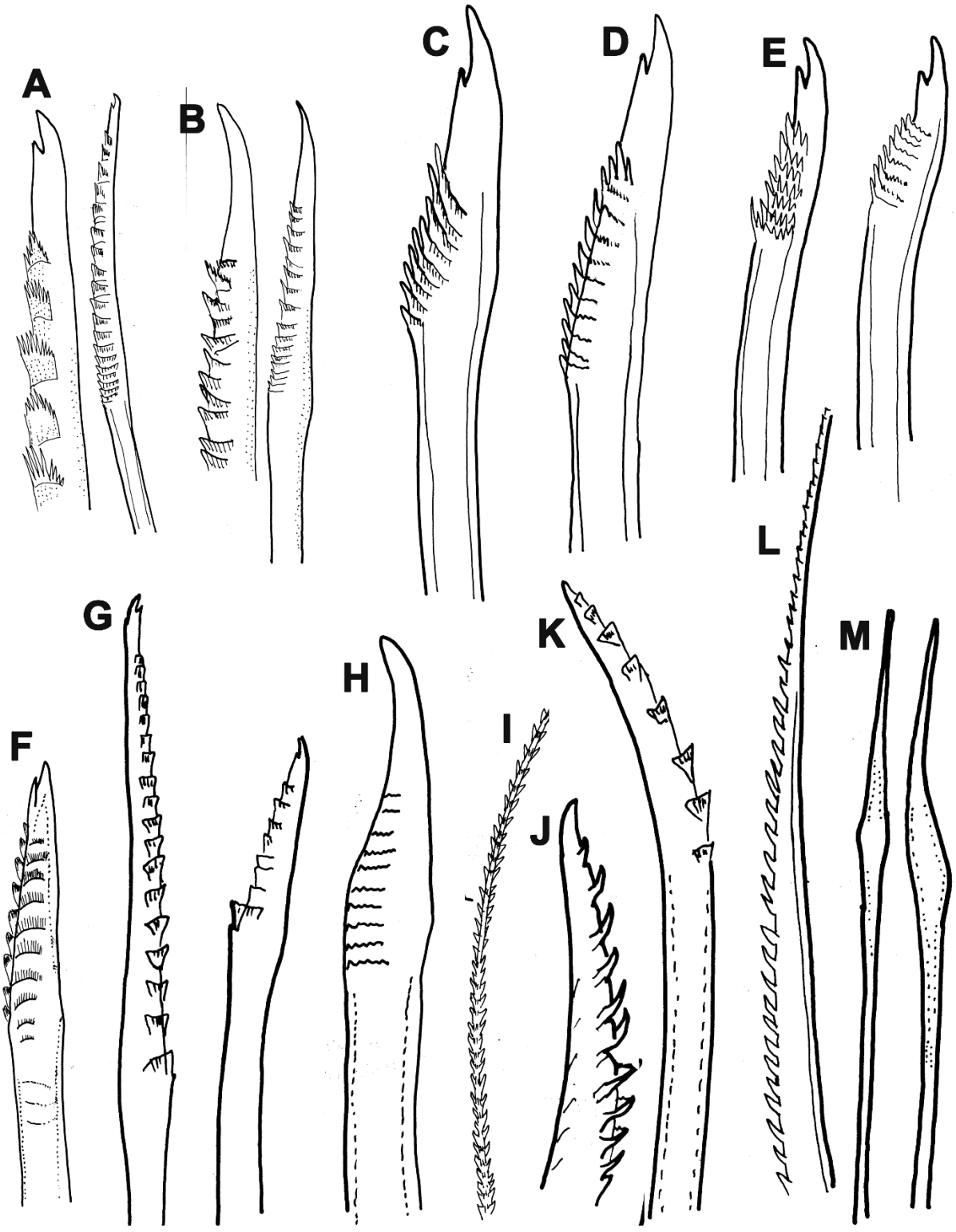


Figura 4. Neurosetas y notosetas: A) Neurosetas con región espinosa larga punta bidentada, B) neurosetas con región espinosa larga, punta entera, C) neurosetas con región espinosa larga, D–E) neurosetas con región espinosa corta, punta bidentada, F) neurosetas con región espinosa larga, punta furcada, G) neurosetas con bolsa semilunar, H) neurosetas ensanchadas basalmente, superficie con hileras de espinas cortas en su superficie, I) notoseta capilar espinosa, J) punta de una notoseta corta, curvada, K) notosetas con bolsas semilunar, L) notosetas aserrada, atenuadas en punta capilar, M) notosetas lanceoladas lisas.

Xu 2018); estas papilas largas se presentan en los géneros: *Bathykurila* Pettibone 1976, *Branchinotogluma* Pettibone, 1985, *Lepidonotopodium* Pettibone, 1983, *Thermopolynoe* Miura, 1994.

Branquias: En algunas especies litorales pueden presentarse como filamentos digitiformes cortos y gruesos; son importantes para la separación de géneros (*e.g.*, *Chaetacanthus* Seidler, 1924), pero están presentes principalmente en especies de ventilas hidrotermales y pueden ser extensiones laminares plegadas como en las especies de *Branchiplicatus* Pettibone, 1985, o filamentos largos simples o arborescentes, como en las especies de *Branchipolynoe* Pettibone, 1984.

Pigidio: Se encuentra en la parte posterior del organismo, lleva un par de cirros pigidiales, generalmente de la misma forma que los cirros dorsales. En esta zona se localiza el ano, el cual puede ser dorsal, sobre los dos últimos segmentos, o terminal.

Claves de identificación

En el presente trabajo se incluye una clave para un total de 136 especies, unas 32 especies más que en la primera versión de este capítulo (Salazar-Silva 2009). Las especies están organizadas en subfamilias y géneros. Los géneros que tienen una sola especie registrada se han incluido en la clave a subfamilias.

Para cada especie incluida en las claves se indica su registro en cuatro grandes regiones: Mar Caribe (**C**), golfo de México (**G**), Pacífico oriental tropical (**P**) y costa occidental de Baja California (**B**). Los registros cuestionables de una especie son indicados con una (**Q**). Al final de cada clave se incluyen algunos comentarios particulares, señalados con un superíndice después del nombre de las especies.

Clave para los géneros y especies de Iphionidae Kinberg, 1856[1]
(modificada de Pettibone 1986b)

1 Lóbulos del prostomio profundamente separados; sin los filamentos de antenas laterales; con más de 13 pares de élitros **2**
– Lóbulos del prostomio no profundamente separados; con los filamentos de antenas laterales, desarrollados; con 13 pares de élitros ..... *Iphione* Kinberg, 1856 … **3**

2(1) Sin ojos; 14 pares de élitros, palpos sin papilas, tubérculos dorsales alargados … ……. *Thermiphione* Hartmann-Schröder 1992 …… neurosetas de dos tipos, algunas supra-aciculares capilares bipinadas, las restantes gruesas espinulosas .... *T. risensis* (Pettibone, 1986) [2] (P)
– Con ojos; hasta 20 pares de élitros; tubérculos dorsales pequeños … *Iphionides* Hartmann-Schröder, 1977 … borde de los élitros sin áreas poligonales esclerotizadas, en su lugar pequeñas papilas ..... *I. glabra* Hartmann-Schröder, 1977[3] (C)

3(1) Élitros con papilas marginales espinosas, formando un fleco; notosetas mucho más largas que las neurosetas ..... *I. muricata* Savigny, 1822[4] (P, Q)
– Élitros sin papilas marginales espinosas, formando fleco; notosetas sólo alcanzan la punta de las neurosetas ..... *I. ovata* Kinberg, 1856[5] (P, Q)

Comentarios
1) La familia fue recientemente resucitada por Norlinder *et al.* (2012).
2) Descrita como *Iphionella risensis* de ventilas hidrotermales, (Nayarit, Pacífico oriental tropical).
3) Descrita de bahía Siboney, Cuba, intermareal.
4) Descrita de Mauritius, Ile de France, océano Índico. Registrada para la bahía de La Paz, golfo de California, el registro es cuestionable.
5) Descrita de Honolulu y Hawaii, con varios registros en el Pacífico oriental tropical.

Clave para las subfamilias de Polynoidae Kinberg, 1856

1 Sin antenas laterales, si presentan, como filamentos en el borde anterior del prostomio .... Macellicephalinae Hartmann-Schröder, 1971[1]
– Con antenas laterales, insertadas en ceratóforos (Fig. 2A–F) **2**

2(1) Ceratóforos de las antenas laterales terminales (Fig. 2E–F) **3**
– Ceratóforos de las antenas laterales ventrales (Fig. 2A–D) **6**

3(2) Antena media mediodorsal, segmento tentacular no fusionado al prostomio … ……. Admetellinae Uschakov, 1977[2] …….. procesos laminares como escamas en la base de las antenas laterales ..... *Admetella* McIntosh, 1885
– Antena media frontal; segmento tentacular fusionado al prostomio **4**

4(3) Neurópodo sin lóbulo presetal y postsetal diferenciados (Fig. 3B) .... Lepidonotinae Willey, 1902
– Neurópodo con lóbulos presetal y postsetal, distinguibles..... **5**

5(4) Lóbulo presetal del neurópodo sin la acícula proyectada formando un lóbulo acicular (Fig. 3C) ..... Lepidastheniinae Pettibone, 1989
– Lóbulo presetal del neurópodo con la acícula proyectada formando un prominente lóbulo acicular largo (Fig. 3A) ..... Eulagiscinae Pettibone, 1997

6(2) Neurópodos con lóbulo presetal atenuado, acícula proyectada formando un lóbulo acicular corto (Fig. 3D) ..... Polynoinae Kinberg, 1856
– Neurópodos con lóbulo presetal redondeado, acícula no proyectada formando un lóbulo acicular … Arctonoinae Hanley, 1989 … élitros de segmentos medios insertados en los segmentos 21, 23, 26, 28, 29, 31, 33, élitros posteriores en un arreglo irregular; cirros cortos, gruesos; ceratóforos de antenas laterales abombados, largos (Fig. 2C) .... *Arctonoe* Chamberlin, 1920

Comentarios
1) Se distribuye en el mar profundo (más de 400 m), incluyendo ventilas hidrotermales y trincheras.
2) Especies batipelágicas.

Claves para las especies de la subfamilia Admetellinae Uschakov, 1977

Admetella **McIntosh, 1885**

1 Notópodos con setas; procesos antenales en la base de las antenas laterales .... *A. longipedata* (McIntosh, 1885)[1] (G, Q; P, Q)
– Notópodos sin setas; procesos antenales en la base de la antena media **2**

2(1) Notópodo corto; procesos antenales no fusionados .... *A. hastigerens* Chamberlin, 1919[2] (P)
– Notópodo largo; procesos antenales fusionados ..... *A. dolichopus* Chamberlin, 1919[3] (P)

Comentarios
1) Descrita de la isla Príncipe Edwards, costa oriental de Canadá, a 1,375 m, con registros en Florida (golfo de México) y Baja California Sur.
2) Descrita de isla Coiba, Panamá (6°36'N, 81°45'O), a 1,063 m, la sinonimia con *A. longipedata* es cuestionable por ello se mantiene separada.
3) Descrita de islas Marías, Nayarit, la sinonimia con *A. longipedata* es cuestionable por ello se mantiene separada.

Claves para las especies de la subfamilia Arctonoinae Hanley, 1989

Arctonoe **Chamberlin, 1920**

1 Élitros cubriendo el dorso, traslapándose mediodorsalmente, superficie con pigmentación parda; tubérculo facial alargado ..... *A. pulchra* (Johnson, 1897)[1] (P)
– Élitros no cubren el dorso, no se traslapan mediodorsalmente, superficie sin pigmentación; tubérculo facial abultado ..... *A. fragilis* (Baird, 1863)[2] (B)

Comentarios
1) Descrita como *Polynoe pulchra* de Laguna Beach, California, con registros para Baja California Sur; simbionte del gasterópodo *Megathura crenulata* (Sowerby I, 1825).
2) Descrita como *Lepidonotus fragilis* de isla Vancouver, con registros en la costa occidental de Baja California.

Claves para los géneros y especies de la subfamilia Eulagiscinae Pettibone, 1997
(emendada por Bonifácio & Menot 2019)

1 Segmento dos con un lóbulo nucal largo y delgado sobre el prostomio … *Alentia* Malmgren, 1865 … lóbulos abultados más anchos que largos; élitros delgados, con algunos microtubérculos diminutos; neurosetas con dos dientes distales pequeños .... *Alentia* cf. *gelatinosa* Sars, 1835[1] (C)
– Segmento dos sin lóbulo nucal sobre el prostomio **2**

2(1) Un par de áreas oculares grandes; ceratóforo de antena media prominente; ceratóforos de antenas laterales subterminales, ventralmente sin lamelas en los laterales de cada segmento ……. *Bathymoorea* Pettibone, 1997 …….. tubérculos dorsales alargados; notosetas menos abundantes que las neurosetas ... *B. lucasi* Bonifácio & Menot, 2019[2] (P)
– Dos pares de ojos pequeños; ceratóforo de antena media no prominente; ceratóforo de antenas laterales terminales; ventralmente un par de lamelas en los laterales de cada segmento ……. *Kristianides* Salazar-Silva, 2020 … tubérculos dorsales inconspicuos; notosetas más abundantes que las neurosetas ..... *K. cilindricum* Salazar-Silva, 2020[3] (G)

Comentarios
1) Los registros en la región son cuestionables, el ejemplar utilizado en la clave es una forma similar a la especie, difiere en la punta de las neurosetas.
2) Descrita de la zona de fractura Clarión-Clipperton, en el Pacífico oriental.
3) Descrita de Alabama, Mississippi Sound.

Claves para los géneros y especies de la subfamilia Lepidastheniinae Pettibone, 1989

1 Élitros presentes hasta segmentos posteriores **2**
– Élitros presentes hasta segmentos medios ..... *Benhamipolynoe* Pettibone, 1970

2(1) Notópodo corto; con notosetas en algunos parápodos anteriores; neurosetas con puntas bidentadas, diente principal curvo (Fig. 4C); élitros alternados con un cirro dorsal después del segmento 23; palpos papilados ..... *Lepidametria* Webster, 1879
– Notópodo reducido; sin notosetas en parápodos anteriores; neurosetas con punta bifurcada, diente principal recto (Fig. 4F), élitros alternados con dos cirros dorsales después del segmento 23; palpos no papilados ..... *Lepidasthenia* Malmgren, 1867

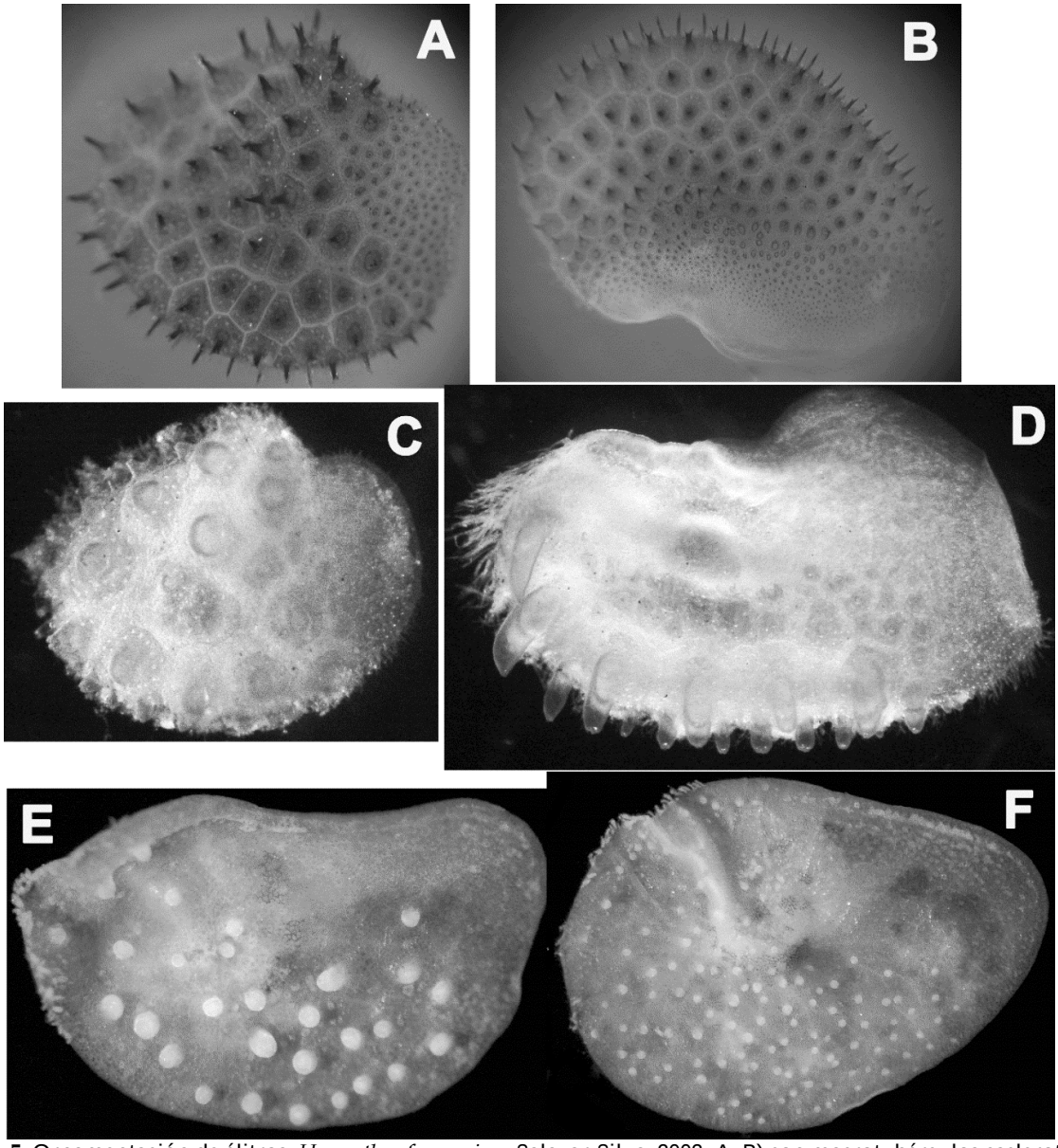


Figura 5. Ornamentación de élitros: *Harmothoe fuscaspinae* Salazar-Silva, 2003: A–B) con macrotubérculos esclerotizados distribuidos en toda la superficie; *Harmothoe longidentis* Salazar-Silva, 2003: C–D) macrotubérculos esclerotizados, marginales en élitros medios; *Halosydna olgae* Salazar Silva, 2013: E–F) macrotubérculos no esclrerotizados, dispersos en toda la superficie de élitros medios.

Benhamipolynoe **Pettibone, 1970**

1 Con 10 pares de élitros; cirros dorsales desde el segmento 24; élitros con inervaciones en la superficie y micropapilas dispersas ..... *B. cairnsi* Pettibone, 1989b[1] (P, Q)

– Con 17 pares de élitros; cirros dorsales desde el segmento 33; élitros lisos, sin inervaciones ..... *B. antipathicola* (Benham, 1927)[2] (C, Q)

Comentarios

1) Descrita de Australia, registrada en la lista de especies del Pacífico oriental tropical, pero la localidad es imprecisa.

2) Descrita como *Lepidasthenia antipathicola* de Nueva Zelanda, con registros en la Florida y en Brasil, ambos cuestionables.

Lepidametria **Webster, 1879**

1 Neurosetas supra-aciculares de segmentos medios mucho más gruesas y obscuras que las subaciculares; con tubérculo facial pequeño; sin lóbulo nucal sobre el prostomio .... *L. gigas* (Johnson, 1897)[1] (P)
– Neurosetas supra-aciculares de segmentos medios no más gruesas que las subaciculares; sin tubérculo facial; segmento dos con un lóbulo nucal pequeño .... *L. commensalis* Webster, 1880[2] (C)

Comentarios
1) Descrita como *Polynoe gigas* de San Pedro California, con registros en Costa Rica y en Galápagos.
2) Descrita de Virginia y registrada en Florida, norte del golfo de México.

Lepidasthenia **Malmgren, 1867**

1 Segmento dos con el borde anterior lobulado ..... *L. digueti* Gravier, 1905[1] (P)
– Segmento dos con el borde anterior no lobulado **2**

2(1) Neurópodo con el lóbulo presetal más largo que el lóbulo postsetal **3**
– Neurópodo con el lóbulo presetal y postsetal de similar tamaño (Fig. 3C) **4**

3(2) Neurópodos sin tubérculos ventrales ..... *L. curta* Chamberlin, 1919[2] (P)
– Neurópodos con tubérculos ventrales ..... *L. rufa* Treadwell, 1928[3] (C)

4(2) Segmento dos proyectado sobre el prostomio como un pequeño lóbulo **5**
– Segmento dos no proyectado sobre el prostomio **6**

5(4) Tubérculo facial aguzado, prominente; ceratóforos de antenas laterales gruesas .... *L. picta* Treadwell, 1928[4] (P)
– Tubérculo facial redondeado, pequeño; ceratóforos de antenas laterales delgados .... *L. varia* Treadwell, 1917[5] (C)

6(4) Tubérculo facial grueso; neurosetas con un diente secundario grueso, hileras de espinas no extendiéndose hasta el diente secundario ..... *L. virens* (Blanchard, 1849)[5] (P)
– Tubérculo facial incipiente; neurosetas con un diente secundario delgado .... *L. ornata* Treadwell, 1937[6] (P).

Comentarios
1) Descrita de La Paz, Baja California Sur.
2) Descrita de la isla María Cleofas, Nayarit (21°15'N, 106°23'O).
3) Descrita de la isla de Saba, Antillas Holandesas.
4) Descrita de las islas Galápagos, con registros en Costa Rica.
5) Descrita de Calbuco, Chile, con registros en islas Galápagos. Las características de la clave corresponden a *L. virens* registrada de Galápagos y Panamá, caracterizada por Hartman (1939).
6) Descrita de Cabo Pulmo, Baja California Sur, con registros en Costa Rica. La sinonimia de Hartman (1956) con *L. virens* es cuestionable.

Claves para los géneros y especies de la subfamilia Lepidonotinae Willey, 1902

1 Notosetas de dos tipos, espinosas y lanceoladas lisas (Fig. 4M) ..... *Thormora* Baird, 1865
– Notosetas de un tipo, espinosas, sin notosetas lanceoladas **2**

2(1) Con filamentos branquiales dorsolaterales a los parápodos ... *Chaetacantus* Seidler, 1924
– Sin filamentos branquiales sobre los parápodos **3**

3(2) Con élitros después del segmento 23; más de 12 pares de élitros en el cuerpo; más de 26 segmentos; notosetas atenuadas en punta larga (Fig. 4L); neurosetas con región superior larga (Fig. 4C) **4**
– Sin élitros después del segmento 23; hasta 12 pares de élitros en el cuerpo, hasta 26 segmentos; notosetas en otra forma; neurosetas con región superior corta (Fig. 4E) **5**

4(3) Élitros 14 y 15, 16 y 17 contiguos, no separados por un cirro dorsal; hasta 18 pares de élitros; hasta 38 segmentos; neurópodo con un lóbulo redondeado sobre la punta de la acícula ..... *Halosydna* Kinberg, 1856
– Élitros 14 y 15, 16 y 17 no contiguos, separados por un cirro dorsal; hasta 20 pares de élitros; más de 36 segmentos; neurópodo sin lóbulo redondeado sobre la punta de la acícula ..... *Halosydnella* Hartman, 1938

5(3) Dorso con tubérculos globulares; notosetas diminutas; élitros reducidos, no cubren el dorso … *Hermenia* Grube, 1856 … neurosetas gruesas, punta roma, con un diente accesorio separado del principal; élitros medios y posteriores diminutos fuertemente adheridos ..... *H. verruculosa* Grube, 1856[1] (C)
– Dorso sin tubérculos globulares; notosetas largas, de tipo capilares espinosas (Fig. 4I) o gruesas (Fig. 4J); élitros cubren al menos parcialmente el dorso **6**

6(5) Sin papilas distales en los neurópodos ..... *Lepidonotus* Leach, 1816
– Con papilas distales en los neurópodos ..... *Lepidonopsis* Pettibone, 1977

Comentarios
1) Descrita de islas Vírgenes, Antillas; con amplio registro en el Caribe incluyendo Quintana Roo.

Chaetacanthus Seidler, 1924

1 Élitros de segmentos medios con macrotubérculos esclerotizados formando una parche ámbar de apariencia vítrea; primer par de élitros con macrotubérculos globulares formando una hilera en forma de J; microtubérculos globulares, algunos cónicos **2**
– Élitros con macrotubérculos en otro arreglo, no esclerotizados, pero con apariencia verrucosa; microtubérculos sólo globulares **3**

2(1) Macrotubérculos del parche aplanados; macrotubérculos fusiformes del margen externo distalmente con punta aguda, microtubérculos cónicos del margen interno con pequeños picos ..... *C. brasiliensis* (de Quatrefages, 1866)[1] (C)
– Macrotubérculos del parche abombados; macrotubérculos fusiformes del margen externo delgados, distalmente sin punta aguda; microtubérculos cónicos del margen interno con proyecciones gruesas ..... *C. ornatus* Salazar-Silva & López-Sánchez & Salazar-Vallejo, 2020[2] (P)

3(1) Macrotubérculos semiesféricos distaltmente, algunos con pedúnculo en su base; numerosos en la mitad posterior del élitro; microtubérculos con diminutas espinas ..... *C. pilosus* (Treadwell, 1937) (P)
– Macrotubérculos esféricos, escasos, principalmente cercanos a la cicatriz elitral; microtubérculos globulares con gruesos picos ..... *C. harrisae* Salazar-Silva, López-Sánchez & Salazar-Vallejo, 2020[3] (P)

Comentarios

1) Salazar-Silva *et al*. (2020) transfirió a *Lepidonotus brasiliensis* (de Quatrefages, 1866) al género *Chaetacanthus*, confirmando a *C. brasiliensis* como el sinónimo mayor de *C. magnificus*.
2) Descrita de Puerto Escondido, Oaxaca.
3) Descrita de la isla Pacora, Panamá.

Halosydna **Kinberg, 1856**

1 Neurosetas con punta entera en segmentos medios y posteriores **2**
– Neurosetas bidentadas en segmentos medios y posteriores (Fig. 4C) **4**

2(1) Primeros dos pares de élitros con tubérculos cortos, subcónicos; élitros medios y posteriores con tubérculos cónicos cortos y algunos planos circulares .... *H. latior* Chamberlin, 1919[1] (P)
– Primeros dos pares de élitros con macrotubérculos; élitros medios y posteriores sin macrotubérculos **3**

3(2) Papilas marginales en todos los élitros, largas y abundantes; tubérculos prominentes, lisos, sobre los dos primeros pares de élitros ..... *H. tuberculifer* Chamberlin, 1919 (B)
– Papilas marginales en élitros anteriores, cortas y escasas; tubérculos delgados, rugosos sobre los dos primeros pares de élitros, prominentes sobre el elitróforo .... *H. brevisetosa* Kinberg, 1856[2] (P)

4(1) Élitros con papilas en el margen **5**
– Élitros sin papilas en el margen **9**

5(4) Élitros con tubérculos vesiculares, no esclerotizados **6**
– Élitros sin tubérculos vesiculares **8**

6(5) Macrotubérculos del primer par de élitros vesiculares, ovoides, prominentes y largos; sin tubérculos esclerotizados ..... *H. salazarvallejoi* Salazar-Silva, 2013[3] (P)
– Macrotubérculos del primer par de élitros vesiculares, hemisféricos, no prominentes, cortos; algunos tubérculos esclerotizados presentes **7**

7(6) Papilas en el margen de todos los élitros; macrotubérculos cónico-truncos esclerotizados en el primer par de élitros; algunos macrotubérculos vesiculares en élitros posteriores ..... *H. leius* (Chamberlin, 1919a) (P)
– Papilas en el margen de élitros anteriores; macrotubérculos vesiculares en el primer par de élitros; macrotubérculos vesiculares en élitros posteriores .... *H. olgae* Salazar-Silva, 2013[4] (P)

8(5) Élitros de segmentos anteriores con macrotubérculos esclerotizados, cónicos, con papilas marginales en los primeros pares de élitros; élitros medios sólo con microtubérculos ..... *H. johnsoni (*Darboux, 1899)[5] (P)
– Élitros de segmentos anteriores con macrotubérculos no esclerotizados, distalmente romos, cortos, con papilas marginales hasta segmentos medios; élitros medios con microtubérculos y macrotubérculos ..... *H. parva* Kinberg, 1856[6] (P)

9(4) Élitros con tubérculos vesiculares **10**
– Élitros sin tubérculos vesiculares **11**

10(9) Primer par de élitros con microtubérculos esclerotizados; élitros posteriores sin microtubérculos esclerotizados; con algunos tubérculos como vesículas, no esclerotizados ..... *H. leucohyba* Schmarda, 1861 (C)
– Primer par de élitros sin microtubérculos esclerotizados; con macrotubérculos ovoides largos y vesiculares en élitros medios y posteriores ..... *H. silvamariae* Salazar-Silva, 2013[7] (B)
11(9) Élitros con macrotubérculos **12**
– Élitros sin macrotubérculos **13**

12(11) Élitros anteriores con macrotubérculos gruesos, ovoides, semiesféricos y rugosos, numerosos y contiguos; élitros medios y posteriores sin tubérculos gruesos ..... *H. glabra* Hartman, 1939 (P)
– Élitros anteriores con un tipo de tubérculos, cónicos y cortos, escasos y dispersos; élitros medios y posteriores con algunos túberculos gruesos ..... *H. fuscomarmorata* (Grube, 1876)[8] (P)

13(11) Élitros medios y posteriores con escasos microtubérculos formando un parche en la parte anterior ..... *H. hartmanae* Kudenov, 1975 (P)
– Élitros medios y posteriores con abundantes microtubérculos en la parte posterior **14**

14(13) Microtubérculos abundantes, dispersos en la mitad posterior de los élitros ..... *H. nesiotes* (Chamberlin, 1919) (B)
– Microtubérculos escasos, alrededor del margen posterior ..... *H. riojaenriquei* Salazar-Silva, 2013[9] (P)

Comentarios
1) Descrita de Laguna Beach, con varios registros en el golfo de California.
2) Descrita del Sausalito, California. El registro para Acapulco, Guerrero, es cuestionable.
3) Descrita de la laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur.
4) Descrita de Ensenada, Baja California.
5) Descrita de Monterey Bay, California; con amplio registro en el golfo de California; el registro para Acapulco, Guerrero, es cuestionable.
6) Descrita de Perú, con registros en Galápagos.
7) Descrita de laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur.
8) Descrita de Perú; el registro para La Paz, Baja California Sur, es cuestionable.
9) Descrita de Mazatlán, Sinaloa, con varios registros en el Pacífico mexicano.

Halosydnella Hartman, 1938

1 Segmento dos brevemente proyectado sobre el prostomio; élitros con microtubérculos marginales, cónico-truncos ..... *H. brasiliensis* (Kinberg, 1856)[1] (C)
– Segmento dos no proyectado sobre el prostomio; élitros lisos sin microtubérculos, con inervaciones ..... *H. fuscamaculata* (Treadwell, 1924)[2] (C)

Comentarios
1) Descrita de Brasil como *Halosydna brasiliensis*; la sinonimia con *H. australis* de Argentina es cuestionable y se mantienen aquí separadas.
2) Descrita de Barbados como *Halosydna fuscomaculata*.

Lepidonotus **Leach, 1816**

1 Neurosetas bidentadas (Fig. 4E) **2**
– Neurosetas con punta entera **3**

2(1) Neurosetas con diente secundario conspicuo; élitros con fimbria corta y microtubérculos cónico-truncos; palpos papilados ..... *L. caeruleus* Kinberg, 1856[1] (C)
– Neurosetas con diente secundario diminuto; élitros con fimbria larga y microtubérculos cilíndricos; palpos lisos ..... *L. variabilis* Webster, 1879 (G, C)

3(1) Élitros con microtubérculos, pero carece de macrotubérculos **4**
– Élitros con microtubérculos y macrotubérculos **6**

4(3) Élitros sin papilas marginales; macrotubérculos con espinas largas .....
..... *L. nesophilus* Chamberlin, 1919[2] (B, P)
– Élitros con papilas marginales; macrotubérculos de otra forma **5**

5(4) Neurosetas con diminutas aserraciones; microtubérculos elitrales cónicos con gruesas areolas pentagonales; palpos lisos ..... *L. lacteus* (Ehlers, 1887) (G)
– Neurosetas con gruesas espinas; microtubérculos cónicos sin areola; palpos papilados .....
..... *L. sublevis* Verril, 1873[3] (G, C)

6(3) Macrotubérculos hemisféricos espinulosos, pedunculados .....
..... *L. citrifrons* Augener, 1906 (C)
– Macrotubérculos cónicos, largos ..... *L. spiculus* Treadwell, 1906 (B)

Comentarios
1) Descrita de Brasil.
2) Descrita de islas Galápagos, con varios registros en Baja California Sur. El registro para bahía Tenacatita, Jalisco, no corresponde a la especie (Salazar-Silva 2006).
3) Descrita de Nueva Inglaterra, costa oriental del Estados Unidos. Con varios registros en el golfo de México y el Caribe.

Lepidonopsis **Pettibone, 1977**
(modificada de Salazar-Silva & Carrera-Parra 2014)

1 Élitros con tubérculos hemisféricos cubiertos por protuberancias, segmento dos con un par de nódulos mediodorsales ..... *L. humilis* (Augener, 1922) (C)
– Élitros con tubérculos cónicos ligeramente curvados; segmento dos con un lóbulo pequeño proyectado sobre el prostomio ..... *L. barnichae* Salazar-Silva, 2014 (P)

Thormora **Baird, 1865**

1 Superficie de los élitros con tubérculos cónicos, lisos, sin areolas en la base **2**
– Superficie de los élitros con tubérculos cilíndricos, espinosos, con areolas en la base .....
..... *T. versicolor* (Ehlers, 1901)[1] (P, Q)

2(1) Notosetas lanceoladas abundantes y gruesas como las espinosas; élitros anteriores con tubérculos abundantes en toda la superficie ..... *T. setosior* (Chamberlin, 1919) (P)
– Notosetas lanceoladas menos abundantes y mucho más delgadas que las espinosas; élitros anteriores con tubérculos escasos **3**

3(2) Tubérculo facial grueso; antenas y cirros subdistalmente con abultamiento globoso; papilas diminutas en la superficie de los palpos; neurosetas lanceoladas largas .... *T. johnstoni* Kinberg, 1856[2] (P)
– Tubérculo facial pequeño; antenas y cirros subdistalmente con ligero abultamiento, no globoso; papilas gruesas en la superficie de los palpos; neurosetas lanceoladas cortas .... *T. taeniata* (Ehlers, 1887)[3] (G, C)

Comentarios
1) Descrita como *Lepidonotus versicolor*, de isla Juan Fernández, Chile; con registros cuestionables en el golfo de California.
2) Descrita de isla Perlas, Panamá; con varios registros para el golfo de California y otras localidades del Pacífico oriental tropical.
3) Descrita de Florida. Con varios registros en el golfo de México y Caribe.

Clave para los géneros de la subfamilia Macellicephalinae Hartmann-Schröder, 1971
(*sensu* Bonifácio & Menot 2019)

1 Antena media presente **2**
– Antena media ausente **17**

2(1) Cuerpo con branquias **3**
– Cuerpo sin branquias **5**

3(2) Branquias formadas por sacos aplanados plegados … *Branchiplicatus* Pettibone, 1985b … élitros lisos con inervaciones, algunos con tubérculos no esclerotizados .... *B. cupreus* Pettibone, 1985[2] (P)
– Branquias arborescentes **4**

4(3) Ceratóforo de antena media ausente; notosetas escasas; filamentos branquiales largos .. .. *Branchipolynoe* Pettibone, 1984a
– Ceratóforo de la antenna media presente; notosetas abundantes; filamentos branquiales cortos ..... *Branchinotogluma* Pettibone, 1985

5(2) Notópodo rodeado por una bráctea (lóbulo) ..... *Lepidonotopodium* Pettibone, 1983a
– Notópodo sin bráctea **6**

6(5) Notosetas ausentes; notoacícula reducida y delgada; maxilas dorsales fusionadas .... *Macellicephaloides* Uschakov, 1955
– Notosetas presentes; notoacicula larga y gruesa; maxilas dorsales no fusionadas **7**

7(6) Ventralmente cerca de la boca un par de lóbulos laterales … *Bruunilla* Hartman, 1971 … con filamentos frontales, papilas largas en los neurópodos 11–14 .... *B. nealae* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
– Ventralmente sin lóbulos laterales **8**

8(7) Tubérculos dorsales con procesos digitiformes ciliados **9**
– Tubérculos dorsales sin procesos digitiformes **11**

9(8) Notópodo subigual al neurópodo; ocho pares de elitróforos y 18 segmentos … *Bathybahamas* Pettibone, 1985d … tubérculo facial trilobulado; tubérculos dorsales con extensiones ciliadas; con algunas papilas nefridiales alargadas .... *B. charleneae* Pettibone, 1985 (C)
– Notópodos más cortos que los neurópodos; elitroforos y segmentos en otro arreglo **10**

10(9) Segmento tentacular con setas ..... *Bathyfauvelia* Pettibone, 1976
– Segmento tentacular sin setas … *Yodanoe* Bonifácio & Menot 2019 … ocho pares de elitróforos y palpos lisos ..... *Y. desbruyeres* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)

11(8) Segmento tentacular con setas … *Bathyeliasona* Pettibone, 1976 … prostomio con filamentos protomiales largos, algunas notosetas gruesas .... *B. mariaae* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
– Segmento tentacular sin setas **12**

12(11) Neurópodo con lóbulo presetal lanceolado bien desarrollado ..... ……..... *Abyssarya* Bonifácio & Menot, 2019 ……. notosetas y neurosetas con puntas romas ..... *Abyssarya acus* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
– Neurópodo sin lóbulo presetal desarrollado **13**

13(12) Los cuatro segmentos posteriores modificados y comprimidos ..... …… *Bathykermadeca* Pettibone, 1976 …… élitros lisos y ondulados; antena media corta; ceratóforo de antena media frontal ..... *B. turnerae* Pettibone, 1985 (C)
– Segmentos posteriores no modificados **14**

14(13) Siete pares de elitróforos … *Bathykurila* Pettibone, 1976 … tentaculóforos con lóbulo acicular prominente; élitros con tubérculos marginales no esclerotizados cónicos o romos ..... *B. guaymasensis* Pettibone, 1989[3] (P)
– Más de siete pares de elitróforos **15**

15(14) Más de nueve pares de elitróforos, hasta 28 segmentos … *Levensteiniella* Pettibone, 1985 … élitros traslapados, con micropapilas marginales .. *L. kincaidi* Pettibone, 1985[2] (P)
– Nueve pares de elitróforos **16**

16(15) Cuerpo con 18 segmentos; papilas faríngeas de similar tamaño .... *Macellicephala* McIntosh, 1885
– Cuerpo con 21 segmentos; papilas faríngeas de diferente tamaño … *Pelagomacellicephala* Pettibone, 1985d … élitros cubren el dorso, con superficie lisa e inervaciones ..... *P. iliffei* Pettibone, 1985[4] (C)

17(1) Palpos prostomiales con palpóforo grande; maxilas con margen aserrado **18**
– Palpos prostomiales sin palpóforo; maxilas con margen liso o débilmente dentado **19**

18(17) Faringe con siete pares de papilas; neurosetas modificadas en segmentos 3 a 7 .... *Hodor* Bonifácio & Menot, 2019
– Faringe con siete o nueve pares de papilas; sin neurosetas modificadas en los segmentos 3 a 7 …….. *Bathyedithia* Pettibone, 1976 …….. papilas nefridiales en el segmento 10 y 11, neurópodos lanceolados, siete pares de papilas faríngeas .... *B. retierei* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
19(17) Notosetas ausentes … *Nu* Bonifácio & Menot, 2019 … neurosetas cóncavas, con hileras de espinas espaciadas ..... *Nu aakhu* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
– Notosetas presentes ..... *Polaruschakov* Pettibone, 1976

Comentarios

1) Especies descritas de la zona de fractura Clarión-Clipperton (Pacífico ecuatorial).
2) Descrita de la zona de ventilas hidrotermales frente a Guaymas (21°N).
3) Descrita de la Cuenca de Guaymas.
4) Descrita del sistema de cuevas de las islas Turks and Caicos.

Bathyfauvelia **Pettibone, 1976**

1 Cuerpo con 18 segmentos; picos cefálicos agudos .... *B. glacigena* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
– Cuerpo con 19 segmentos; picos cefálicos romos . *B. ignigena* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)

Comentarios
1) Especies descritas de la zona de fractura Clarión-Clipperton.

Branchinotogluma **Pettibone, 1985**
(modificada de Pettibone 1985a y Zhou *et al*. 2018)

1 Filamentos branquiales largos; machos con un par de papilas ventrales largas; hembras con seis pares de lamelas ventrales ..... *B. hesleri* Pettibone, 1985[1] (P)
– Filamentos branquiales cortos sobre los segmentos 19 y 21; machos con cuatro pares de papilas ventrales largas; hembras sin papilas ventrales largas .... *B. sandersi* Pettibone, 1985[2] (P)

Comentarios
1) Descrita de las ventilas hidrotermales frente a Guaymas (21°N). Zhang *et al*. (2018) indicaron que *Opisthotrochopodus alvinus* Pettibone, 1985, la especie tipo de *Opisthotrochopodus* Pettibone, 1985, es el morfo macho de *Branchinotogluma hesleri*. *Opistotrochopodus* fue sinonimizado con *Branchinotogluma* y *O. alvinus* con *B. hesleri*.
2) Descrita de las ventilas hidrotermales del Galápagos Rift. Zhang *et al*. (2018) indicaron que *Branchinotogluma graslei* Pettibone, 1885 es el morfo hembra de *B. sandersi*, por lo que ahora se considera un sinónimo menor de *B. sandersi*.

Branchipolynoe **Pettibone, 1984**
(modificada de Pettibone 1986a y Zhou *et al*. 2017)

1 Sin filamentos prostomiales; neurosetas supra-aciculares sin punta curva **2**
– Con filamentos prostomiales diminutos; neurosetas supra-aciculares con punta curva ....*B. symmitilida* Pettibone, 1984[2] (P)

2(1) Branquias desde el segmento tres; lóbulo acicular del notópodo triangular .... *B. seepensis* Pettibone, 1986[1] G
– Branquias desde el segmento dos; lóbulo acicular del notópodo de otra forma **3**
3(2) Branquias largas; cirros dorsales cortos; notosetas escasas, cortas **4**
– Branquias cortas; cirros dorsales largos; notosetas abundantes, largas **5**

4(3) Lóbulo acicular del notópodo digitiforme; élitros cubren parcialmente los parápodos ... . *B. eliseae* Lindgren, Hatch, Hourdez, Seid & Rouse, 2019[3] (P)
– Lóbulo acicular del notópodo redondeado; élitros no cubren los parápodos .... *B. meridae* Lindgren, Hatch, Hourdez, Seid & Rouse, 2019[3] (P)

5(4) Lóbulo acicular del notópodo alcanza la punta de las notosetas .... *B. halliseyae* Lindgren, Hatch, Hourdez, Seid & Rouse, 2019[3] (P)
– Lóbulo acicular del notópodo no alcanza la punta de las notosetas .... *B. kajsae* Lindgren, Hatch, Hourdez, Seid & Rouse, 2019[3] (P)

Comentarios
1) Descrita de Florida, en sitios de infiltraciones del fondo (3,266 m).

2) Descrita de las ventilas hidrotermales de las Galápagos (2,457 m).
3) Descritas de las ventilas frías de metano del Pacífico de Costa Rica.

Hodor **Bonifácio & Menot, 2019**

1 Palpos largos, alcanzan el segmento nueve; papilas nefridiales desde el segmento 11 .... *H. hodor* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
–Palpos cortos, alcanzan el segmentos dos; papilas nefridiales desde el segmento 10 .... *H. anduril* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)

Comentarios
1) Especies descritas de la zona de fractura Clarión-Clipperton.

Lepidonotopodium **Pettibone, 1983**

1 Lóbulos del prostomio cilíndricos ..... *L. williamsae* Pettibone, 1984[1] (P)
– Lóbulos del prostomio subtriangulares **2**

2(1) Élitros lisos en su superficie, sin tubérculos; con micropapilas digitiformes e inervaciones ..... *L. riftense* Pettibone, 1984[2] (P)
– Élitros con tubérculos en su superficie; micropapilas en otra forma o ausentes, sin inervaciones **3**

3(2) Macrotubérculos cortos, escasos, dispersos en la parte posterior; micropapilas globulares ..... *L. fimbriatum* Pettibone, 1983[3] (P)
– Macrotubérculos largos, abundantes a lo largo del borde posterior del élitro .... *L. atalantae* Desbruyéres & Hourdez, 2000[4] (P)

Comentarios
1) Descrita de ventilas hidrotermales Rose Garden de las Galápagos.
2) Descrita de ventilas hidrotermales del Galápagos Rift.
3) Descrita de las ventilas hidrotermales frente a Guaymas (21°N).
4) Descrita de la ventila hidrotermal Génesis, dorsal del Pacífico norte (12°48.66'N, 103°56.43'O).

Macellicephala **McIntosh, 1885**
(modificada de Bonifácio & Menot 2019)

1 Lóbulos del prostomio ovales; filamentos prostomiales ausentes; notosetas de similar grosor que las neurosetas ..... *M. galapaguensis* Pettibone, 1985[1] (P)
– Lóbulos del prostomio subrectangulares; filamentos prostomiales presentes; notosetas más gruesas que las neurosetas **2**

2(1) Surco entre los lóbulos del prostomio estrecho; tubérculo facial no pronunciado; neurosetas con puntas bidentadas diminutas .... *M. clarionensis* Bonifácio & Menot, 2019[2] (P)
– Surco entre los lóbulos del prostomio moderadamente amplio; tubérculo facial pronunciado; neurosetas con punta entera curvada .... *M. parvafauces* Bonifácio & Menot, 2019[2] (P)

Comentarios
1) Descrita de las ventilas hidrotermales de Galápagos.
2) Fue descrita de la zona de fractura Clarión-Clipperton (Pacífico ecuatorial).

Macellicephaloides **Uschakov, 1955**
(modificada de Bonifácio & Menot 2019)

1 Cirróforo del cirro dorsal corto, no alcanza la punta del neurópodo; con 17 segmentos; palpos dirigidos hacia el frente ..... *M. alvini* Pettibone, 1989 (P)
– Cirróforo del cirro dorsal alargado; con 16 segmentos; palpos dirigidos hacia atrás .... *M. moustachu* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)

Comentarios
1) Descrita de la zona de fractura Clarión-Clipperton (Pacífico ecuatorial).

Polaruschakov **Pettibone, 1976**
(emendada por Bonifácio & Menot 2019)

1 Tubérculos dorsales lameliformes; prostomio redondeado .... *P. lamellae* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
– Tubérculos dorsales ausentes; prostomio cónico **2**

2(1) Neurosetas de dos tipos, con punta fina y punta roma .... *P. limaae* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)
– Neurosetas de un tipo, con punta aguda ..... *P. omnesae* Bonifácio & Menot, 2019[1] (P)

Comentarios
1) Especies descritas de la zona de fractura Clarión-Clipperton.

Clave para los géneros de la subfamilia Polynoinae Kinberg, 1856

1 Notosetas ligeramente curvadas con espinas gruesas, distanciadas (Fig. 4K); neurosetas con una bolsa semilunar en la base (Fig. 4G) ..... *Subadyte* Pettibone, 1969
– Notosetas de otra forma; neurosetas sin bolsa semilunar en la base **2**

2(1) Notosetas de dos tipos en segmentos medios y posteriores **3**
– Notosetas de un tipo en segmentos medios y posteriores **4**

3(2) Notosetas gruesas, brevemente aserradas, con punta corta; notosetas delgadas atenuadas con punta larga, capilar … *Phyllohartmania* Pettibone, 1961 … un par de lamelas ventralmente en cada segmento; élitros con microtubérculos y micropapilas .... *P. taylori* Pettibone, 1961 (G)
– Notosetas gruesas, aserradas y delgadas … *Hesperonoe* Chamberlin, 1919 … élitros con escasos microtubérculos; margen con pequeñas papilas ..... *H. laevis* Hartman, 1961[1] (P)

4(2) Neurosetas capilares … *Bylgides* Chamberlin, 1919 … ojos anteriores mucho más grandes que los posteriores y cerca del borde anterior del prostomio .... *B. macrolepidus* (Moore, 1905)[2] (P, Q)
– Neurosetas de otra forma **5**

5(4) Neurosetas en su mayoría con punta entera (Fig. 4B) **6**
– Neurosetas en su mayoría con punta bidentada (Fig. 4A) **9**

6(5) Notosetas con hileras de espinas cortas; neurosetas con hileras de espinas cortas, basalmente no abombadas; prostomio sin picos prostomiales **7**
– Notosetas aserradas brevemente; neurosetas sin hileras de espinas, basalmente más anchas (Fig. 4H); con picos prostomiales **8**

7(6) Prostomio más ancho que largo; hasta 36 segmentos; antenas cortas; ceratóforos delgados … *Antinoe* Kinberg, 1856 … élitros lisos, antenas papiladas .... *A. microps* Kinberg, 1856 (C)
– Prostomio tan ancho como largo, casi esférico; más de 38 segmentos; antenas lisas, la media larga; ceratóforos gruesos ..... *Eunoe* Malmgren, 1865

8(6) Numerosos élitros, cubriendo la mayor parte del cuerpo; en segmentos posteriores en arreglo irregular … *Antipathipolyeunoa* Pettibone, 1991 … élitros sin papilas ni tubérculos ..... *A. nuttingi* Pettibone, 1991 (C)
– Hasta 15 pares de élitros, restringidos a la mitad anterior del cuerpo; numerosos segmentos posteriores cirrígeros … *Bayerpolynoe* Pettibone, 1991 … élitros sin papilas ni tubérculos, con un anillo marginal de pigmentación ..... *B. floridensis* Pettibone, 1991 (G)

9(5) Superficie de los élitros anteriores con una cubierta esclerotizada delgada, color ámbar; notosetas escasas; 15 o más pares de élitros ..... *Gorgoniapolynoe* Pettibone, 1991
– Superficie de los élitros anteriores sin una cubierta esclerotizada; notosetas abundantes; hasta 15 pares de élitros **10**

10(9) Cuerpo atenuado desde la mitad; ocho o más segmentos posteriores con cirros dorsales no alternados con élitros **11**
– Cuerpo no atenuado desde la mitad; seis a ocho segmentos posteriores con cirros dorsales no alternados con élitros **12**

11(10) Notosetas más cortas y gruesas que las neurosetas, no alcanzan la punta de las neurosetas, forman un haz expandido; picos prostomiales conspicuos; neurosetas con un diente secundario conspicuo ..... *Lagisca* Malmgren, 1865
– Notosetas tan gruesas y casi tan largas como las neurosetas, formando un haz no expandido; picos prostomiales incipientes; neurosetas con un diente secundario pequeño … *Hemilepidia* Schmarda, 1861 … élitros con microtubérculos escasos .... *H. erythrotaenia* Schmarda, 1861[3] (P, Q)

12(10) Superficie de los élitros con algunos microtubérculos, sin papilas marginales, si las presentan son diminutas y escasas ..... *Malmgreniella* Hartman, 1967
– Superficie de los élitros con abundantes microtubérculos, con papilas marginales abundantes ..... *Harmothoe* Kinberg, 1856

Comentarios

1) Descrita del canal de Santa Bárbara, California, con un registro en el golfo de California.
2) Descrita de Alaska, presente en la lista de especies del Pacífico oriental tropical, pero la localidad es imprecisa.
3) Descrita del Cabo de Buena Esperanza, Sudáfrica. Fue registrada en el golfo de California.

Eunoe Malmgren, 1865

1 Prostomio sin picos, ojos ausentes; notosetas no más gruesas que las neurosetas .... *E. eura* Chamberlin, 1919[1] (P)
– Prostomio con picos, con ojos dorsolaterales; notosetas mucho más gruesas que las neurosetas ..... *E. purpurea* Treadwell, 1936[2] (C)

Comentarios
1) Descrita de Perú, registrada sólo en la localidad tipo.
2) Descrita de Bermudas: ha sido registrada en el golfo de Campeche, en el coral *Bathypathes* cf. *alternata*, a 508 m, se enfatiza su pigmentación purpurea (Barnich *et al*. 2013).

Gorgoniapolynoe **Pettibone, 1991**

1 Parápodos largos; notosetas mucho más gruesas que las neurosetas; con tubérculos dorsales ..... *G. pelagica* Pettibone, 1991[1] (C)
– Parápodos cortos; notosetas tan gruesas como las neurosetas; sin tubérculos dorsales **2**

2(1) Cirróforos de los cirros ventrales abombados; área esclerotizada del primer par de élitros cubre ½ de su superficie ..... *G. guadalupensis* Pettibone, 1991[2] (B)
– Cirróforos de los cirros ventrales no abombados; área esclerotizada en otra forma **3**

3(2) Área esclerotizada del primer par de élitros concéntrica a la superficie .... *G. galapagensis* Pettibone, 1991[3] (P)
– Área esclerotizada del primer par de élitros reducida, dejando una mayor área descubierta ..... *G. caeciliae* (Fauvel, 1913)[4] (G, C)

Comentarios
1) Descrita de Bermudas.
2) Descrita de isla Guadalupe, Baja California (27°23'N 119°19'O).
3) Descrita de las islas Galápagos.
4) Descrita del Mediterráneo, con varios registros cuestionables en Florida y en el Caribe.

Harmothoe **Kinberg, 1856**

1 Con algunos tubérculos suaves como vesículas, no esclerotizadas **2**
– Sin tubérculos suaves como vesículas **4**

2(1) Superficie de los élitros con papilas filiformes abundantes; macrotubérculos ovoides sin un filamento apical **3**
– Superficie de los élitros sin papilas filiformes; macrotubérculos ovoides con un filamento apical ..... *H.* cf. *exantema* (Grube, 1856)[1] (P)

3(2) Macrotubérculos ovoides, prominentes, extendiéndose cerca del borde posterior del élitro; lóbulos del prostomio redondeados ..... *H. fragilis* Moore, 1910 (P)
– Macrotubérculos ovoides, delgados, proyectándose fuera del borde posterior del élitro; lóbulos del prostomio subcónicos ..... *H. triannulata* Moore, 1910 (P)

4(1) Superficie de los élitros con macrotubérculos esclerotizados **5**
– Superficie de los élitros sin macrotubérculos esclerotizados **15**

5(4) Notosetas más gruesas que las neurosetas; macrotubérculos delgados, largos, uniformemente distribuidos en la mitad posterior de todos los élitros **6**
– Notosetas no más gruesas que las neurosetas; macrotubérculos de otra forma y con otro arreglo **7**

6(5) Macrotubérculos cónico-puntiagudos, lisos, largos (Fig. 5A–B); neurosetas con hileras de espinas más allá de ¾ de la región superior; notosetas largas con puntas desnudas cortas ..... *H. fuscaspinae* Salazar-Silva, 2003[2] (C)

– Macrotubérculos cilíndricos, superficie granular, largos, puntas bífidas o trífidas; neurosetas con hileras de espinas alcanzando menos de ¾ de la región superior; notosetas largas con punta desnuda larga ..... *H. lanceocirrata* Treadwell, 1928 (C)

7(5) Prostomio con picos prostomiales no conspicuos; macrotubérculos en todos los élitros de similar forma, cortos, cónicos con punta bífida, dispersos en toda la superficie .... *H. macginitiei* Pettibone, 1955 (C)
– Prostomio con picos prostomiales conspicuos; macrotubérculos con otra forma y arreglo **8**

8(7) Élitros de segmentos medios y posteriores con macrotubérculos dispersos en la mitad posterior **9**
– Élitros de segmentos medios y posteriores con macrotubérculos alineados en hileras submarginales o marginales **11**

9(8) Lóbulos del prostomio frontalmente redondeados con picos cortos; élitros con macrotubérculos distalmente cilíndricos, curvados, puntas con cuatro picos bífidos .... *H. lobocephala* Schmarda, 1861[3] (C)
– Lóbulos del prostomio frontalmente atenuados terminando en picos prostomiales agudos; élitros con macrotubérculos en otra forma **10**

10(9) Macrotubérculos de élitros medios y posteriores distalmente subcónicos, delgados, puntaa con cúspides cortas; prostomio sin tubérculo facial .... *H. vossae* Salazar-Silva, 2003[4] (C)
– Macrotubérculos de élitros medios y posteriores cilíndricos, puntas expandidas en cuatro proyecciones bifurcadas; prostomio con tubérculo facial .... *H. polytrichoides* Augener, 1922[5] (C)

11(8) Macrotubérculos de élitros medios alineados en dos hileras submarginales, con poco aumento su apariencia es ovoidal, extendidos sobre la superficie, punta poco levantada terminando en picos largos; macrotubérculos internos de menor tamaño y extendidos casi horizontalmente ..... *H. crucis* (Grube, 1856) (C)
– Macrotubérculos de élitros medios marginales, alineados alrededor del borde, con otra forma **12**

12(11) Macrotubérculos de élitros medios prominentes, proyectados fuera del borde de los élitros **13**
– Macrotubérculos de élitros medios no prominentes, no proyectados fuera del borde de los élitros **14**

13(12) Macrotubérculos marginales oblongos, largos, atenuados en una punta dentada (Fig. 5D); en la hilera interna cortos, semiesféricos, similares a los del primer par de élitros (Fig. 5C) ..... *H. longidentis* Salazar-Silva, 2003 (C)
– Macrotubérculos cónicos, encorvados, superficie granular, distalmente constreñidos en una punta aguda; en el primer par de élitros cónico-truncos, con picos bífidos .... *H. aculeata* Andrews, 1891[4] (C)

14(12) Macrotubérculos globulares, superficie granulosa, distalmente redondeados; macrotubérculos del primer par de élitros de otra forma, cilíndricos con picos cortos .... *H. ernesti* Augener, 1931[6] (C)
– Macrotubérculos ovalados, inclinados, largos, superficie lisa, punta con picos cortos; macrotubérculos del primer par de élitros de similar forma .... *H. hirsuta* Johnson, 1897 (P)

15(4) Borde de los élitros sin papilas en el borde; ojos rojizos .....
..... *H. sylliformia* Treadwell, 1928 (P)
– Borde de los élitros con papilas cortas y escasas; ojos obscuros **16**

16(15) Élitros con microtubérculos globulares .....
..... *H. cedrici* Barnich, Beuck & Freiwald, 2013[7] (G)
– Élitros con microtubérculos cónicos ... *H. dannyi* Bar Barnich, Beuck & Freiwald, 2013[8] (G)

Comentarios
1) Descrita de Chile, con varios registros cuestionables en el Pacífico mexicano.
2) Descrita de las Bahamas.
3) Descrita de Jamaica.
4) Redescrita por Salazar-Silva (2003).
5) Descrita de las Antillas, isla de Santo Tomás; redescrita por Salazar-Silva (2010).
6) Descrita del archipiélago de Albrolhos, Brasil.
7) Descrita del talud de las Bahamas.
8) Descrita del talud de Florida, golfo de México.

Lagisca **Malmgren, 1865**

1 Lóbulos prostomiales alargados, notoriamente separados en la parte anterior; neurosetas con un diente secundario marcadamente separado del diente principal, casi perpendicular a este ..... *L. mexicana* Chamberlin, 1919[1] (P)
– Lóbulos prostomiales no alargados, ligeramente separados en la parte anterior; neurosetas con puntas delgadas bidentadas; diente secundario poco separado del principal, orientado hacia arriba, diente principal agudo, ligeramente encorvado, superficie de las neurosetas con estriaciones ..... *L. tenebricosa* (Moore, 1910)[2] (P)

Comentarios
1) Descrita de las islas Marías, Nayarit; con varios registros en el golfo de California.
2) Descrita de la bahía de Monterey, California, como *Harmothoe tenebricosa*. La sinonimia de *Eunoe exoculata* Treadwell, 1923, descrita del cabo de San Martín, Baja California Sur, con *H. tenebricosa*, debe ser estudiada.

Malmgreniella **Hartman, 1967**

1 Neurosetas en su mayoría con puntas bidentadas **2**
–Neurosetas en su mayoría con puntas enteras **6**

2(1) Prostomio con lóbulos frontalmente aguzados **3**
– Prostomio con lóbulos frontalmente romos **5**

3(2) Notosetas tan gruesas como las neurosetas; con picos prostomiales diminutos .....
..... *M. galetaensis* Pettibone, 1993[1] (G, C)
– Notosetas mucho más gruesas que las neurosetas **4**

4(3) Notosetas con punta ancha y una diminuta muesca, hileras de espinas extendiéndose hasta la punta; neurosetas con hileras de espinas cortas, que no llegan hasta la punta, con un diente secundario no separado del principal; ojos dorsolaterales; dorso sin protuberancias redondeadas como tubérculos ..... *M. crassicirrata* (Johnson, 1897)[2] (P)
– Notosetas con punta delgada, sin muesca; hileras de espinas no extendiéndose hasta la punta; neurosetas con hileras de espinas que se extienden hasta la punta, con un diente

secundario grueso muy separado del principal; ojos ventrales; mediodorsalmente con dos o cuatro tubérculos por segmento ..... *M. quadrituberculata* (Augener, 1922)[3] (G, C)

5(2) Palpos lisos; sin tubérculo facial; sin notosetas; élitros sin microtubérculos ..... *M. puntotorensis* Pettibone, 1993 (G, C)
– Palpos papilados; con tubérculo facial; con notosetas; élitros con microtubérculos ..... *M. variegata* (Treadwell, 1917)[4] (G, C)

6(1) Palpos papilados; ojos como puntos; élitros con micropapilas abundantes en el borde .. *M. taylori* Pettibone, 1993[5] (C, G)
– Palpos lisos; ojos circulares; élitros con micropapilas escasas o ausentes en el borde **7**

7(6) Cirros dorsales cortos; mancha en forma de hoz sobre los élitros ..... *M. hendleri* Pettibone, 1993 (C)
– Cirros dorsales largos; sin mancha de pigmentación o de otra forma **8**
8(7) Borde elitral con micropapilas ..... *M. maccraryae* Pettibone, 1993[6] (G)
– Borde elitral sin micropapilas **9**

9(8) Con tubérculo facial; picos prostomiales diminutos; neurosetas más gruesas que las notosetas ..... *M. pierceae* Pettibone, 1993[7] (C, G)
– Sin tubérculo facial; sin picos prostomiales; notosetas tan gruesas como las neurosetas ..... *M. panamensis* Pettibone, 1993 (C)

Comentarios
1) Descrita de isla Galeta, Panamá, con varios registros en Florida.
2) Descrita de Monterey Bay, California como *Harmothoe crassicirrata*.
3) Descrita como *Harmothoe quadrituberculata* de la isla Santo Tomas; varios registros en el Caribe, incluyendo Quintana Roo y el golfo de México; sus características corresponden a *Malmgreniella*.
4) Descrita de Dry Tortugas, Florida; con varios registros en el Caribe mexicano.
5) Descrita de Tampa Bay, Florida; con varios registros en el Caribe.
6) Descrita de Carolina del Norte; con varios registros en el golfo de México.
7) Descrita de Georgia. Con varios registros en el Caribe.

Subadyte **Pettibone, 1969**

1 Tubérculo facial grueso; élitros sin papilas filiformes en la superficie o en el margen ..... *S. mexicana* Fauchald, 1972[1] (B)
– Tubérculo facial pequeño o ausente **2**

2(1) Tubérculo facial ausente; élitros con papilas en la superficie, triangulares con constricción distal ..... *S. campechensis* Barnich, Beuck & Freiwald, 2013[2] (C)
– Tubérculo facial poco pronunciado **3**

3(2) Élitros con papilas globulares cortas sobre la superficie ..... *S. gracilis* Morgado & Amaral, 1981 (C)
– Élitros con papilas globulares escasas y pequeñas ..... *S. tenuisetis* (Grube, 1857)[3] (C)

Comentarios
1) Descrita de isla Natividad, Baja California Sur.
2) Descrita del Banco de Campeche, golfo de México, a 640 m de profundidad.
3) Descrita de Río de Janeiro, Brasil.

Agradecimientos

Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811). Al Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas, del Tecnológico Nacional de México, por el tiempo otorgado para la participación en el presente. A Paulo Bonifacio (Ifremer, Centre Bretagne, Francia) y J. Rolando Bastida Zavala (UMAR), por la cuidadosa revisión del documento.

Referencias

Barnich R, Beuck L & Freiwald A 2013 Scale worms (Polychaeta: Aphroditiformia) associated with cold-water corals in the eastern Gulf of Mexico. J Mar Biol Ass UK 93(8): 2129–2143.

Bonifácio P & Menot L 2019 New genera and species from the Equatorial Pacific provide phylogenetic insights into deep-sea Polynoidae (Annelida). Zool J Linn Soc 185(3): 555–635.

De Assis JE, Souza JRB, Lima MM, Lima GV, Cordeiro RTS & Pérez CD 2019 Association between deep-water scale-worms (Annelida: Polynoidae) and black corals (Cnidaria: Antipatharia) in the southwestern Atlantic. Zoologia 36: 1–13.

Ehlers E 1887 Reports on the annelids of the dredging expedition of the U.S. Coast Survey Steamer Blake. Mem Mus Comp Zool, Harvard 15: 1–335.

Fauchald K 1977 The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles County, Sci Ser 28: 1–190.

Gonzalez BC, Martinez A, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K 2018 Pylogeny and systematics of Aphroditiformia Cladistics 34: 225–259.

Hanley JR & Burke M 1991 Polychaeta Polynoidae: Scaleworms of the Chesterfield Islands and Fairway Reefs, Coral Sea. *In*: Crosnier A (ed) Résultats des Campagnes MUSORSTOM, 8. Mém Mus Natn Hist Nat., sér A 151: 9–82.

Hartman O 1939 Polychaetous annelids, 1. Aphroditidae to Pisionidae. Allan Hancock Pac Exped 7: 1–155.

Hoagland RA 1919 Polychaetous Annelids from Porto Rico, the Florida Keys and Bermuda. Bull Amer Mus Nat Hist 41: 517–591.

Hutchings PA 2000 Family Polynoidae. *In:* Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaetes & Allies: The Southern synthesis. Fauna of Australia, 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 152–157.

Imajima M 1997 Polychaetous annelids from Sagami Bay and Sagami Sea collected by the Emperor Showa of Japan and deposited at the Showa Memorial Institute, National Science Museum, Tokyo. Families Polynoidae and Acoetidae. Natn Sci Mus Monogr 13: 1–131.

Lindgren J, Hatch AS, Hourdez S, Seid CA & Rouse GW 2019 Phylogeny and biogeography of *Branchipolynoe* (Polynoidae, Phyllodocida, Aciculata, Annelida), with descriptions of five new species from methane seeps and hydrothermal vents. Diversity 11(153): 1–39.

Martin D & Britayev TA 1998 Symbiotic poychaetes: Review of known species. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 36: 217–340.

Martin D & Britayev TA 2018 Symbiotic polychaetes revisited: An update of the known species and relationships (1998-2017). Oceanogr Mar Biol Ann Rev 56: 371–448.

McCowin MF & Rouse GW 2018 Phylogeny of hydrothermal vent Iphionidae, with the description of a new species (Aphroditiformia, Annelida). ZooKeys 779: 89–107.

Monro CA 1939 Polychaeta of the "Rosaura" Expedition. Novit Zool 41: 345–54.

Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F 2012 Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28SrRNA, 16SrRNA, mitochondrial cytochrome coxidase subunit I (COI), and morphology. Mol Phylogenetics Evol 65: 490–500.

Petersen ME & Britayev TA 1997 A new genus and species of polynoid scaleworm commensal with *Chaetopterus appendiculatus* Grube from the Banda Sea (Annelida: Polychaeta) with a review of commensals of Chaetopteridae. Bull Mar Sci 60: 261–276.

Pettibone MH 1976 Revision of the genus *Macellicephala* McIntosh and the subfamily Macellicephalinae Hartmann-Schröder (Polychaeta: Polynoidae). Smithson Contr Zool 229: 1–75.

Pettibone MH 1984 Two new species of *Lepidonotopodium* (Polychaeta: Polynoidae: Lepidonotopodinae) from Hydrothermal Vent off the Galapagos and East Pacific Rise al 21° N. Proc Biol Soc Wash 97: 849–863.

Pettibone MH 1985a Polychaete worms from a cave in the Bahamas and from experimental wood panels in deep water of the North Atlantic (Polynoidae, Macellicephalinae, Harmothoinae). Proc Biol Soc Wash 98(1): 127–149.

Pettibone MH 1985b An additional new scale worm (Polychaeta: Polynoidae) from the hydrothermal rift area off Western Mexico at 21° N. Proc Biol Soc Wash 98: 150–157.

Pettibone MH 1985c Additional branchiate scale-worms (Polychaeta: Polynoidae) from Galápagos hydrothermal vent and rift-area off Western Mexico at 21°N. Proc Biol Soc Wash 98: 447–469.

Pettibone MH 1985d New genera and species of deep-sea Macellicephalinae and Harmothoinae (Polychaeta: Polynoidae) from the hydrothermal rift areas off the Galapagos and Western Mexico at 21° N and from the

Santa Catalina channel. Proc Biol Soc Wash 98: 740–757.

Pettibone MH 1986a A new scale-worm commensal with deep-sea mussels in the seep-sites at the Florida escarpment in the eastern Gulf of Mexico (Polychaeta: Polynoidae: Branchipolynoinae). Proc Biol Soc Wash 99(3): 444–451.

Pettibone MH 1986b Review of the Iphioninae (Polychaeta: Polynoidae) and revision of *Iphione cimex* Quatrefages, *Gatyana deludens* Fauvel, and *Harmothoe iphionelloides* Johnson (Harmothoinae). Smithson Contr Zool 428: 1–43.

Pettibone MH 1989 Polynoidae and Sigalionidae (Polychaeta) from the Guaymas Basin, with descriptions of two new species, and additional records from hydrothermal vents of the Galapagos Rift, 21 N, and seep-sites in the Gulf of Mexico (Florida and Louisiana). Proc Biol Soc Wash 102(1): 154–168.

Pettibone MH 1991a Polynoids commensal with gorgonian and stylasterid corals, with new genus, new combinations and new species (Polychaeta: Polynoidae: Polynoinae). Proc Biol Soc Wash 104(4): 688–713.

Pettibone MH 1991b Polynoid polychaetes commensal with Antipatharian corals Proc Biol Soc Wash 104: 714–726.

Pettibone MH 1993a Polynoid polychaetes associated with a whale skeleton in the bathyal Santa Catalina Basin. Proc Biol Soc Wash 106(4): 678–688.

Pettibone MH 1993b Scaled polychaetes (Polynoidae) associated with ophiuroids and other invertebrates and review of species referred to *Malmgrenia* McIntosh and replaced by *Malmgreniella* Hartman, with descriptions of new taxa. Smithson Contr Zool 538: 1–92.

Pettibone MH 1997 Revision of the scaleworm genus *Eulagisca* McIntosh (Polychaeta: Polynoidae) with the erection of the subfamily Eulagiscinae and the new genus *Pareulagisca*. Proc Biol Soc Wash 110(4): 537–551.

Pleijel F 2001 Aphroditoidea Malmgren, 1867. *In:* Rouse G & Pleijel F (eds) Polychaetes, Oxford University Press, 354 pp.

Pleijel F & Dalhgren T 1988 Position and delineation of Chrysopetalidae and Hesionidae (Annelida, Polychaeta, Phyllodocida). Cladistics 14: 129–150.

Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Salazar-Silva P 2003 Redescription of *Harmothoe aculeata* Andrews, 1891. (Polychaeta: Polynoidae) and description of three new similar species from the Grand Caribbean Region. J Mar Biol Ass UK 83: 55–64.

Salazar-Silva P 2009 Polynoidae Kinberg, 1856. 39: 449–472, *In:* de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Anelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 737 pp.

Salazar-Silva P 2010 Redescription of *Harmothoe crucis* (Annelida, Polychaeta, Polynoidae), and re-establishment of synonymized species from the Grand Caribbean with descriptions of four new species. Mar Biol Res 6(2): 125–154.

Salazar-Silva P & Carrera-Parra LF 2014 Revision of *Lepidonopsis humilis* (Augener 1922) and description of *L. barnichae* sp. nov. (Annelida: Polychaeta: Polynoidae) based upon morphological and molecular characters. Zootaxa 3790(4): 562–565.

Salazar-Silva P, López-Sánchez DA & Salazar-Vallejo SI 2020 Revision of *Chaetacanthus* Seidler, 1922 (Annelida, Phyllodocida, Polynoidae). Zootaxa 4885(3): 395–422.

Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe) An Inst Biol, UNAM, ser zool 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa M 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, UNAM, ser zool 75(1): 9–97.

Serpetti N, Taylor ML, Brennan D, Green DH, Rogers AD & Pettersen GLJ 2017 Ecological adaptation and commensal evolution of the Polynoidae (Polychaeta) in the Southwest Indian Ocean Ridge: A phylogenetic approach. Deep Sea Res Pt II. Tropical Stud Oceanogr 137: 273–281.

Struck TH, Purschke G Halanych KM 2005 A scaleless scale worm: molecular evidence for the phylogenetic placement of *Pisione remota* (Pisionidae, Annelida). Mar Biol Res 1(4): 243–253.

Treadwell AL 1928 Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic Expedition. Zoologica 8: 449–489.

Wehe T 2006 Revision of the scale worms (Polychaeta: Aphroditoidea) occurring in the seas surrounding the Arabian Peninsula. Part I: Polynoidae. Fauna of Arabia 22: 23–197.

Wiklund HA, Nygren F, Pleijel P & Sundberg P 2005 Phylogeny of Aphroditiformia (Polychaeta) based on molecular and morphological data. Mol Phylogenetics Evol 37: 494–502.

Wu X & Xu K 2018 *Levensteiniella manusensis* sp. nov., a new polychaete species (Annelida: Polynoidae) from deep-sea hydrothermal vents in the Manus Back-Arc Basin, Western Pacific. Zootaxa 4388(1): 102–110.

Zhang Y, Chen C & Qiu JW 2018 Sexually dimorphic scale worms (Annelida: Polynoidae) from hydrothermal vents in the Okinawa Trough: Two new species and two new sex morphs. Front Mar Sci 5: 112.

Zhou Y, Zhang D, Lu B & Wang C 2017 Description of a new branchiate scale-worm (Polychaeta: Polynoidae) from the hydrothermal vent on Southwest Indian Ocean Ridge. Zootaxa 4282(1): 123–134.

Zhou Y, Wang Y, Zhang D & Wang C 2018 *Branchinotogluma bipapillata* n. sp., a new branchiate scale worm (Annelida: Polynoidae) from two hydrothermal fields on the Southwest Indian Ridge. Zootaxa 4482(3): 527–540.

46. Pontodoridae Bergström, 1914

María Ana Fernández-Álamo

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias,
mafa@hp.fciencias.unam.mx

Introducción

Los pontodóridos se encuentran incluidos en una familia que comprende organismos de hábitos exclusivamente pelágicos, y que contiene un género y una especie únicamente. El cuerpo es pequeño y frágil, con pocos segmentos, con un intervalo de talla que va de 1 a 3 mm de largo con 14 a 18 pares de parápodos (Day 1967, Fernández-Álamo 1983). Son de color blanquecinos o trasparentes y con frecuencia tienen pequeños puntos de pigmento naranja distribuidos sin un patrón definido por todo el cuerpo. Por su tamaño diminuto, regularmente pasan desapercibidos en las muestras tomadas mediante redes de arrastre, además de que pueden fragmentarse, siendo aún más difícil observarlos.

La característica más sobresaliente es la presencia de lóbulos setígeros muy delgados y en extremo largos, prolongándose entre y más allá de las setas. En general, no se tiene información sobre su biología, aunque Pettibone (1982) indicó que son carnívoros; se conoce poco acerca de su reproducción y solamente Fernández-Álamo (1983) registró numerosos ejemplares recolectados en el Pacífico Tropical Oriental, con sus cuerpos llenos de células que probablemente correspondan a gametos femeninos. Sus relaciones filogenéticas, junto con las otras familias de poliquetos del holoplancton, siguen siendo inciertas (Rouse & Pleijel 2003, Eklöf *et al.* 2007).

Sistemática

La familia Pontodoridae incluye un género y una sola especie *Pontodora pelagica* Greeff, 1879, descrita de la región de las Islas Canarias, en el Atlántico oriental. Treadwell (1943) describió a *Epitoka pelagica* en algunas localidades del Pacífico Sur, y aunque las láminas correspondientes nunca se publicaron, Ushakov (1955) la consideró como sinónima de *P. pelagica* y posteriormente Berkeley & Berkeley (1960) apoyaron esta opinión. Si el material se mantiene en el Museo de Nueva York, sería interesante compararla con materiales del Atlántico para confirmar o rectificar la conclusión de que sean sinónimas.

La mayoría de los autores siguen el criterio de Bergström (1914) quien la consideró como una familia independiente, relacionada con los filodócidos. Por ejemplo, Berkeley & Berkeley (1960), Fernández-Álamo (1983), Read & Fauchald (2019), Fauchald & Rouse (1997), Rouse & Fauchald (1997), Bellan (2001) y Eklöf *et al.* (2007). Day (1967) también la ubicó como familia, pero tomando en consideración las características de la faringe, en particular la región muscularizada, que refiere como molleja (que pudiera ser similar a un proventrículo), opinó que tiene mayor afinidad con Syllidae. Fauchald & Rouse (1997) mencionaron que en general, cuando la faringe está evertida tiene una forma similar a la que presentan los poliquetos de la familia Nephtydae. Sin embargo, la forma, tamaño y arreglo de las papilas son más parecidos al de muchos filódocidos. Otros autores como Fauvel (1969) y Ushakov (1972), consideraron a estos poliquetos como una subfamilia de Phyllodocidae, denominada Pontodorinae.

Morfología

La cabeza está formada por un prostomio redondo que, de acuerdo a Fauvel (1923), se fusiona con el segmento siguiente y lateralmente lleva un par de antenas largas y delgadas en su borde; en su base dorsal se ubica un par de ojos pequeños y un par de órganos nucales en forma de botón, que no se observan en la mayoría de los ejemplares fijados (Fernández-Álamo 1983). Los primeros dos segmentos se fusionan al peristomio, llevando un par de tentáculos cada uno; los del primer par

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

están en posición dorsolateral y se originan de un corto cirróforo, siendo ligeramente más largos que las antenas, entre ambos tentáculos se observa un par de protuberancias redondas que Day (1967) definió como un par de palpos reducidos. Los tentáculos del segundo segmento están colocados ventrolateralmente, sobre un cirróforo que es ligeramente mayor que los del par anterior y los tentáculos son del doble de longitud (Fig. 1A). La faringe es inerme, corta y protráctil, bordeada por un anillo de papilas esféricas pequeñas y sobre la superficie externa hay cuatro círculos con 6 a 12 papilas largas y afiladas (Fauvel 1923); en su porción basal presenta una porción musculosa, que posiblemente corresponda a una molleja o proventrículo la cual se observa claramente, sin tinción de ningún tipo por la transparencia del cuerpo.

El tronco o metastomio presenta de 14 a 18 segmentos similares, que llevan en la región dorsolateral un par de glándulas pigmentarias, formando hileras laterales a lo largo del cuerpo (Fig. 1A). Cada segmento tiene un par de parápodos unirrámeos (Pettibone 1982) cuyo carácter más sobresaliente es la presencia de lóbulos setígeros cónicos sumamente alargados, que sobrepasan considerablemente la longitud de las setas, formando una especie de banda que se ensancha en su extremo distal (Fig. 1B). Los cirros dorsales son pequeños, de forma oval o foliácea, mientras que los ventrales son ovales y de menor tamaño. Las setas son finas y de tipo compuesto, con una articulación homogónfa, y la región distal como una hoja en forma de navaja, con uno de sus bordes ligeramente dentado (Fig. 1C).

El pigidio es pequeño, tiene un par de cirros anales alargados (Fig. 1A) y el ano se abre en la parte dorsal.

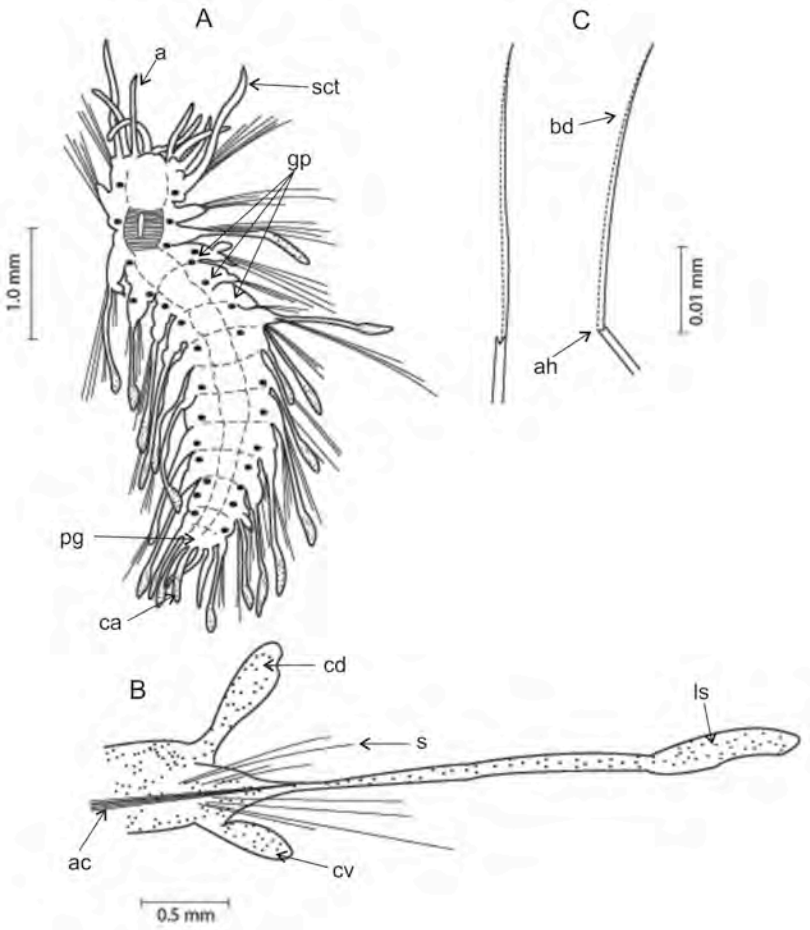


Figura 1. *Pontodora pelagica*. A) Organismo completo, vista dorsal: a= antena, sct= segundo par de cirros tentaculares, gp= glándulas pigmentarias, pg= pigidio, ca= cirros anales. B) Parápodo: cd= cirro dorsal, s= sedas, ls= lóbulo setígero, cv= cirro ventral, ac= acícula. C) Sedas: bd= borde dentado, ah= articulación homogónfa. Modificado de Fernández-Álamo (1983).

Pontodora pelagica **Greeff, 1879**

Comentarios

La localidad tipo de esta especie es las Islas Canarias en el Atlántico Oriental. Se distribuye en las aguas cálidas del Atlántico, en el Mediterráneo y en las regiones tropicales y subtropicales Pacífico.

En México los registros de *P. pelagica* son escasos y limitados al Golfo de California y a las costas del Estado de Jalisco en el Pacífico. También se han localizado en las regiones adyacentes de las costas de nuestro país como la Corriente de California, el Pacífico Tropical Oriental y el Mar Caribe. La literatura consultada en donde aparecen estos registros es la siguiente: Fernández-Álamo (1983, 1992, 2006) Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) y Fernández-Álamo *et al*. (2008).

Agradecimientos

Un reconocimiento muy especial a Adrián Fernández por digitalizar los dibujos, y a Magali Roa-Venicio por la organización de las referencias y la edición del manuscrito

Referencias

Bellan G. 2001. Annelida Polychaeta. *In:* Costello MJ, Emblow CS & White R (eds) European register of marine species. A check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification. Patrimoine Naturels 50. Publ Sci MNHN Paris, pp 214–231.

Berkeley E & Berkeley C. 1960. Some further records of pelagic Polychaeta from the northeast Pacific north of latitude 40º N and east of longitude 175º W, together with records of Siphonophora, Mollusca and Tunicata from the same region. Can J Zool 38: 787–799.

Dales RP & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic polychaeta. J Nat Hist 6: 55–92.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of southern Africa. Part 1 Errantia. Brit Mus (nat Hist) Publ 656: 1–458.

Eklöf J, Pleijel F & Sundberg P. 2007. Phylogeny of benthic Phyllodocidae (Polychaeta) based on morphological and molecular data. Mol Phylogenet Evol 45: 261–271.

Fauchald K. & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. Zool Scr 26(2): 71–138.

Fauvel P. 1969. Polychétes errantes. Faune de France 5: 183–230.

Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacífico Tropical Oriental: Sistemática y Zoogeografía. Tes Doc Univ Nal Autón México, 481 pp.

Fernández-Álamo MA. 1992. Distribución y abundancia de los poliquetos holoplanctónicos (Annelida-Polychaeta) en el Golfo de California, México, durante los meses de marzo y abril de 1984. Invest Mar CICIMAR 7: 75–89.

Fernández-Álamo MA. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition "El Golfo 6311-12" of Scripps Institution of Oceanography. Sci Mar 70S3: 209–215.

Fernández-Álamo MA, Ruiz-Boijseauneau I, Vicencio-Aguilar ME, Castillo-Sandoval O, Naranjo-Zavaleta K, Piña-Gonzalez MV, Aranda-Rodríguez AN, Galván-Delgado M & Solano-Vargas AF. 2008. Listados de los sifonóforos, poliquetos, decápodos y quetognatos en el Golfo de California, México. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 105–113.

Pettibone MH. 1982. Annelida. *In:* Parker SP (ed) Synopsis and classification of living organisms. Vol. 2. McGraw-Hill New Cork, 1–43pp

Read, G.; Fauchald, K. (eds.) (2019). World Polychaeta database. Pontodoridae Bergström, 1914. Accessed through: World Register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=934 on 2019-08-24

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Rouse GW & Pleijel F. 2003. Problems in polychaete systematics. Hydrobiologia 496: 175-189.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol Univ Nac Auton Mex Zool 75(1): 9–97

Treadwell AL. 1943. Scientific results of cruise IV of the Carnegie during 1928–1929 under Command of Captain J.P. Ault, Polychaetous annelids. Biology 4. Carnegie Inst Wash Publ 555: 31–59.

Ushakov PV. 1955. Polychaeta of the far Eastern Seas of the U.S.S.S.R. Acad Sc USSSR 56: 1–445.

Ushakov PV. 1972. Fauna of the U.S.S.R. Polychaetes. Vol 1. Acad Sc USSR Zool Inst New Series 102: 1–86.

47. Sabellariidae Johnston, 1865

Yessica Chávez-López[1] & J. Rolando Bastida-Zavala[2]

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
yess.chl05@gmail.com
2) Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)
Universidad del Mar, campus Puerto Ángel

Introducción

Los sabeláridos (también conocidos como "gusanos panal") son poliquetos sésiles y tubícolas que construyen tubos rígidos de granos de arena, aunque también pueden adicionar fragmentos de conchas, foraminíferos, espinas de erizos y placas de balanos (Kirtley 1994, Braithwaite *et al.* 2006). Estos gusanos han sido registrados en todos los océanos, habitando superficies rocosas, en la zona litoral y sublitoral, desde la plataforma continental hasta los 6,000 metros de profundidad (Kirtley 1994, Capa & Hutchings 2014, Capa *et al.* 2015).

Kirtley (1994) en su revisión mundial de los Sabellariidae, reconoció la existencia de 112 especies nominales, ubicadas en 12 géneros. Actualmente, el número de especies nominales es de 136 (Faroni-Perez *et al.* 2016), y aunque el número de géneros no se ha modificado formalmente, algunos de ellos parecen ser parafiléticos (Capa *et al.* 2012). En la costa de América tropical (Pacífico oriental tropical y Gran Caribe) se estima la presencia de 39 especies distribuidas en ocho géneros, además de los registros cuestionables de otras 16 especies (Tabla 1) (Salazar-Vallejo 1989a, 1996, Kirtley 1994, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Chávez-López 2020).

Los géneros de esta familia están representados en todas las provincias oceánicas, aunque muchos tienen distribuciones geográficas limitadas, confinadas a cierto ámbito batimétrico. Algunos géneros son conocidos únicamente en la zona litoral y sublitoral (*e.g., Phragmatopoma*); otros se encuentran en profundidades intermedias sobre el piso de la plataforma continental (*e.g., Idanthyrsus*, *Sabellaria*); y unos más parecen estar restringidos al océano profundo, en la pendiente o talud continental, planicie abisal o en zonas de trincheras (*e.g., Gesaia*, *Mariansabellaria*, *Phalacrostemma*, *Bathysabellaria*, *Tetreres*) (Bastida–Zavala & Becerril–Tinoco 2009).

Los sabeláridos adultos, en la mayoría de las especies, alcanzan tallas entre los 20–50 mm de longitud, con alrededor de 50 segmentos (Rouse 2001, Chávez-López, obs. pers.). En muchos casos, los individuos son coloridos y presentan tonalidades rojizas oscuras, pardo chocolate o verde; mientras que, al ser preservados, los ejemplares presentan matices opacos, claros y oscuros de color marrón o verde (Kirtley 1994, Rouse 2001).

En estado adulto, los sabeláridos se alimentan de microplancton y detritus orgánico por suspensión activa, utilizando los grupos de cilios laterales y frontales de los filamentos tentaculares para modificar los patrones de corrientes y capturar las partículas de la columna de agua. En etapas juveniles, antes de completarse el desarrollo de la corona tentacular, utilizan los palpos para alimentarse de la epifauna o detritus orgánico incrustados en la superficie del sedimento (Dubois *et al*. 2006).

Estos gusanos se reproducen mediante fertilización externa, liberando sus gametos a la columna de agua que, tras la fecundación, darán lugar a una larva trocófora planctrófica (Gruet 1992, Nunes *et al.* 2017). Algunos autores consideran que la fecundidad de los sabeláridos es relativamente alta debido a que cada hembra puede liberar entre 1,500–2,000 ovocitos (Nunes *et al*. 2017). Al momento de la metamorfosis, las larvas buscan sustratos duros para asentarse, usualmente arrecifes previamente establecidos, siendo inducidas por señales químicas, mediadas por los órganos sensoriales (Faroni-Perez *et al.* 2016, Nunes *et al.* 2017).

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Mientras que la mayoría de los sabeláridos son solitarios, las especies gregarias típicamente construyen estructuras biogénicas, densas y sólidas, en la zona litoral o sublitoral. En algunos casos, forman estructuras tridimensionales o arrecifes que pueden llegar a tener varios kilómetros de longitud, como en el caso de los arrecifes de Florida (Kirtley 1994); por esta última característica son considerados como ingenieros ecosistémicos (Nunes *et al.* 2017).

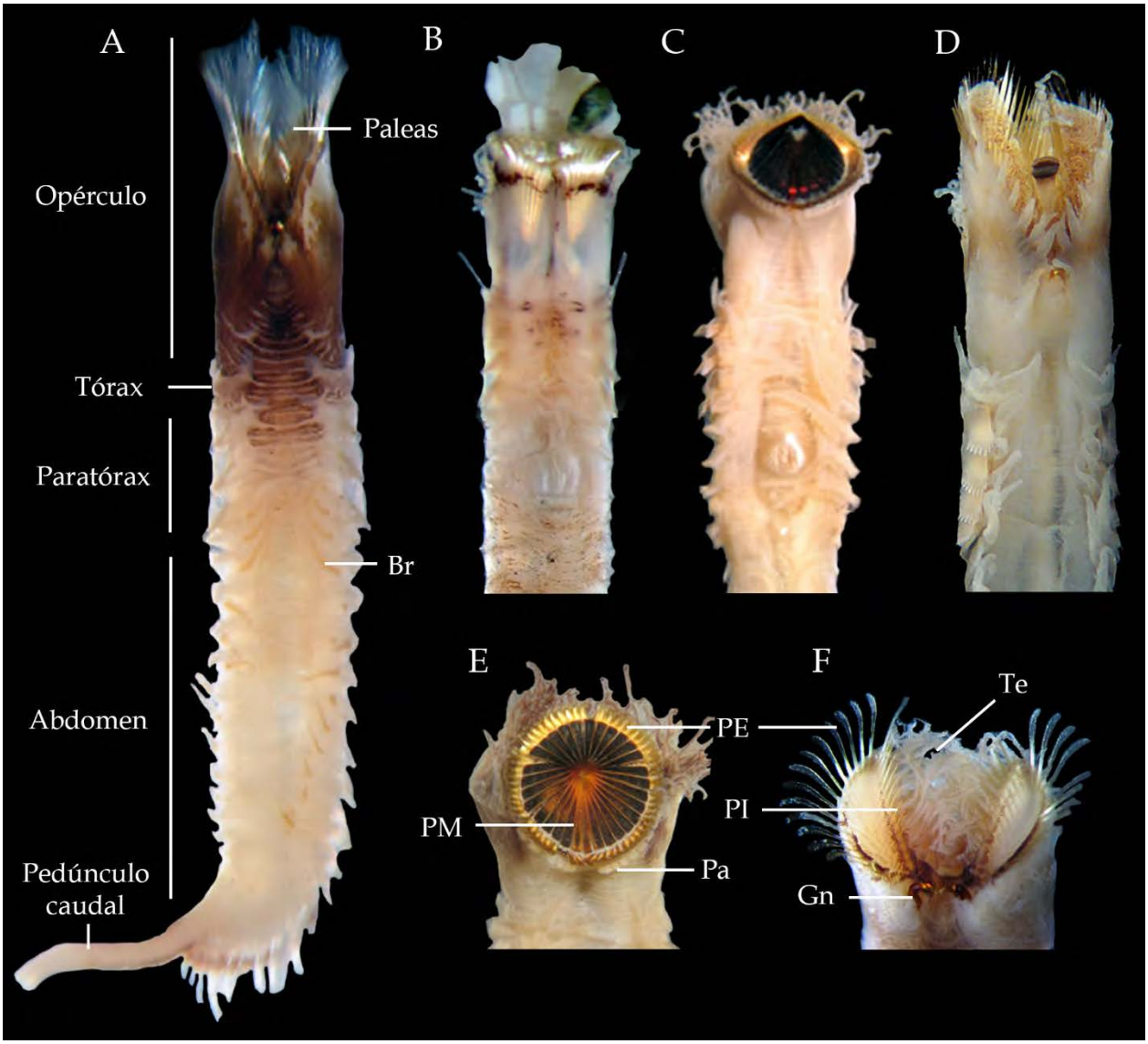


Figura 1. Fotografías de sabeláridos. A) Cuerpo completo de *Idanthyrsus* sp.; región anterior de: B) *Sabellaria* cf. *nanella*; C) *Phragmatopoma digitata* Rioja, 1963; D) *Lygdamis rayrobertsi* Kirtley, 1994; opérculo, vista superodorsal de: E) *Phragmatopoma peruensis* Hartman, 1944; F) *Idanthyrsus cretus* Chamberlin, 1919a. Abreviaturas: Br: branquias; Gn: ganchos nucales; Pa: papilas; PE: palea externa; PI: palea interna; PM: palea media; Te: tentáculos. Modificada de C, E: Chávez-López (2020); D: Dos Santos *et al.* (2014).

En el aspecto ecológico, los arrecifes de sabeláridos que presentan diversas formas y tamaños, crean hábitats complejos que soportan altos niveles de biodiversidad, ofreciendo refugio y alimento a muchas especies de invertebrados y peces pequeños (Capa *et al*. 2012, Nunes *et al.* 2017).

Por otro lado, varios autores (Stewart *et al*. 2004, Stevens *et al*. 2007, Wang & Stewart 2012, Wang & Stewart 2013) han detectado que los sabeláridos sintetizan una proteína para la construcción de sus tubos, que es insoluble en agua y presenta un fuerte poder de adhesión. A partir de

este bioadhesivo, se ha empezado a desarrollar uno sintético con potencial para ser usado como adhesivo dental, reparador de tejidos internos u otras áreas en las que se requiera la adhesión en soluciones acuosas (Zhao *et al.* 2016).

Sistemática

La familia Sabellariidae fue establecida por Johnston (1865) y su posición con respecto a otras familias dentro de los Annelida sigue siendo incierta. Los sabeláridos han sido ubicados como un taxón cercano a las familias Serpulidae y Sabellidae (Knight–Jones 1981, Fitzhugh 1989) incluyéndolos en el orden Sabellida (Rouse & Fauchald 1997, Schulze 2003); con una relación próxima a la familia Spionidae, dentro del orden Spionida (Dales 1962, Rousset *et al*. 2004), y Pectinariidae, dentro del orden Terebellida (Fauchald 1977a), e incluso se ha encontrado una relación con los Aphroditiformia (Rousset *et al*. 2007).

La inclusión de Sabellariidae en el orden Sabellida fue argumentada por la presencia de uncinos abdominales en posición notopodial, conocida como inversión abdominal o inversión setal (Knight–Jones 1981, Fitzhugh 1989, Rouse & Fauchald 1997, Schulze 2003); sin embargo, Kieselbach & Hausen (2007) tras realizar comparaciones detalladas del arreglo setal en Sabellidae y Sabellariidae, refutaron la relación cercana entre ambos taxones. Tras el análisis filogenético realizado por Capa *et al.* (2012), en donde integran caracteres morfológicos y moleculares, se apoya una estrecha relación entre Sabellariidae y Spionida. Dicha relación está basada en la disposición y estructura de los filamentos tentaculares y la organización de los cilios en los tentáculos. Análisis filogenéticos posteriores, como los realizados por Weigert *et al.* (2014), Bleidorn *et al.* (2015) y Struck *et al.* (2015), también respaldan la estrecha relación entre las familias Sabellariidae y Spionidae.

Por otro lado, Kirtley (1994) propuso la división de los sabeláridos en dos subfamilias, basado en el número de segmentos paratorácicos: Sabellariinae (tres) y Lygdaminae (cuatro); sin embargo, tras la revisión filogenética de Capa *et al.* (2012), se encontró que ambas subfamilias conformaban grupos parafiléticos, por lo que se abandonó su uso.

Morfología

Los sabeláridos son organismos bilateralmente simétricos (Fig. 1). Su morfología corporal es heterómera y se encuentra dividida en cinco regiones principales: opérculo (formado por la fusión del prostomio, peristomio y los dos primeros setígeros), tórax, paratórax, abdomen y pedúnculo caudal (Figs. 1A, 2A) (Dales 1952, Caline *et al.* 1992, Kirtley 1994).

Los sabeláridos se distinguen claramente de otros poliquetos por presentar un opérculo desarrollado dividido en una corona y un pedúnculo opercular (Figs. 1, 2A–B). La corona presenta de dos a tres hileras concéntricas de setas modificadas denominadas paleas operculares, rodeadas por una hilera de papilas (Figs. 1E–F, 2B–E) (Kirtley 1994, Capa *et al.* 2012). Las paleas, a su vez, pueden formar una corona completa que bloquea la boca del tubo cuando el gusano se retrae (Capa & Hutchings 2014). Las paleas operculares se distinguen por la presencia de un manubrio, inserto en el tejido opercular, y una lámina que, en algunas ocasiones, termina en plumas medias o mechones distales (Fig. 2F–N). La morfología de las paleas es muy diversa, al igual que la terminología utilizada para su descripción; sin embargo, de manera general se considera: 1) la variación en el ángulo formado por el manubrio y la lámina (recto, geniculado, fuertemente geniculado); 2) la forma de la lámina (aplanada, cóncava o cilíndrica); y 3) la morfología de los márgenes laterales y distales (lisos, aserrados o denticulados) (Capa & Hutchings 2014).

Las paleas externas pueden presentar láminas rectas (Fig. 3A) o distalmente curvas con dentículos laterales (*e.g., Idanthyrsus*, Fig. 2H), láminas geniculadas con margen superior sinuoso, dentículos laterales (Fig. 3M) y, en ocasiones, plumas (*e.g., Phragmatopoma,* Fig. 3N–O) o dientes medios (*e.g., Sabellaria*, Fig. 2G). Las plumas medias pueden clasificarse con base en su superficie: *e.g.,* lisa (Fig. 3K–L), plumosa (Fig. 3N–Ñ), filamentosa (Fig. 3O, T–U); o su forma: *e.g.,* rectangulares (Fig. 3J), ovaladas (Fig. 3K–L), aciculares (Fig. 3H).

En las paleas medias las láminas pueden

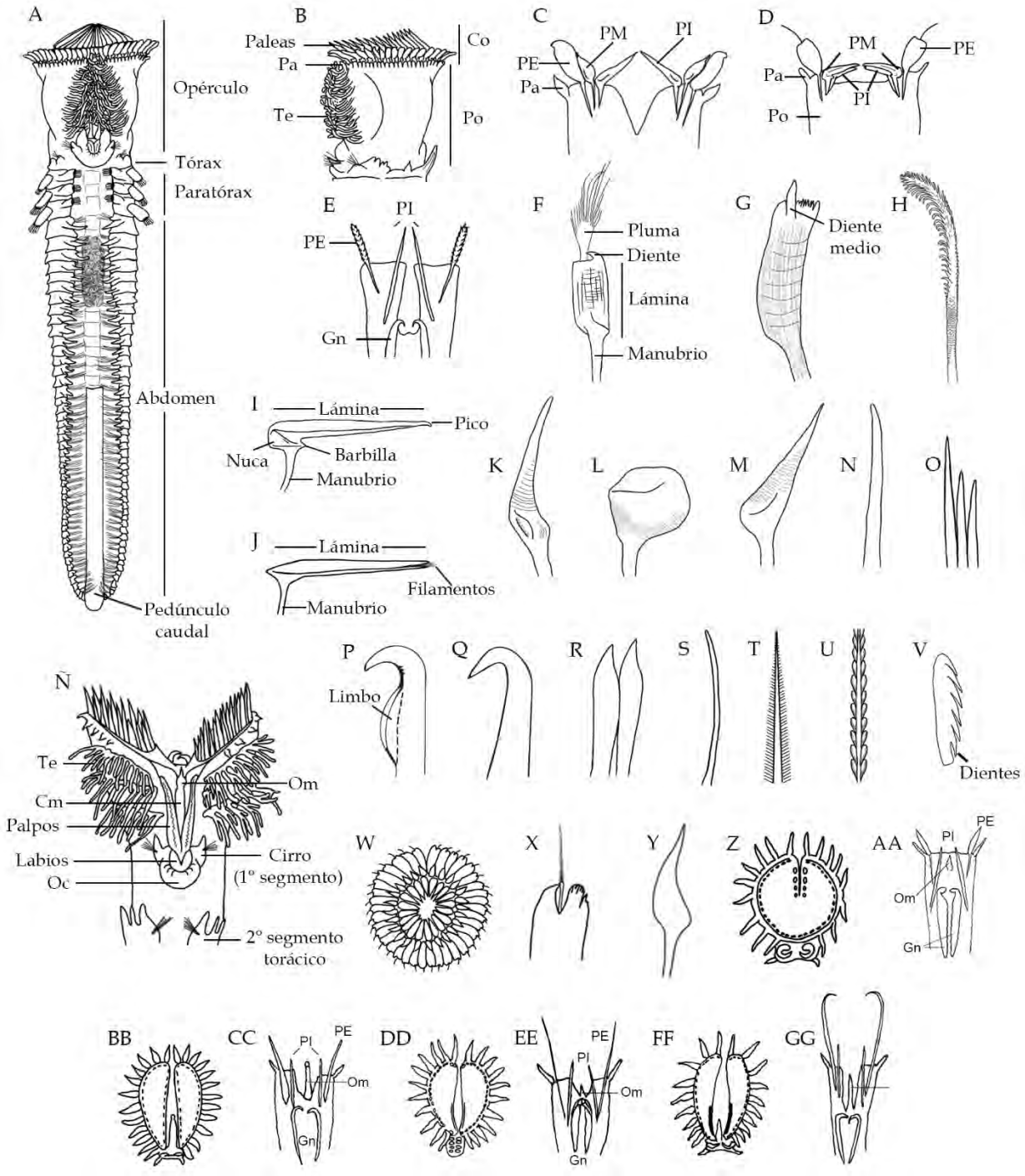


Figura 2. Sabeláridos. A) Esquema del cuerpo completo de *Phragmatopoma*, vista ventral, B) extremo anterior, vista lateral; esquema transversal del opérculo de: C) *Sabellaria*, D) *Phragmatopoma*, E) *Idanthyrsus*; palea externa F) *P. attenuata*, G) *S.* cf. *nanella*, H) *I. cretus*; I) palea media y J) palea interna de *P. attenuata*; K) palea media larga, L) palea media corta y M) palea interna de *S.* cf. *nanella*; N) palea interna de *I. cretus*; Ñ) extremo anterior, vista ventral; O) espinas nucales; ganchos nucales: P) con limbos, Q) sin limbos; setas: R) lanceolada, S) capilar, T) bipinada, U) seta abdominal verticilada; V) uncinos abdominales; *N. cementarium* W) vista apical de la corona, X) palea externa, Y) palea media; vista apical y esquema transversal del opérculo de: Z–AA) *Tetreres*, BB–CC) *Lygdamis*, DD–EE) *Phalacrostemma*, FF–GG) *Gesaia*. Abreviaturas: Cm: cresta media; Co: corona opercular; Gn: ganchos nucales; Oc: órgano constructor; Om: órgano medio; Pa: papilas; PE: palea externa; PI: palea interna; PM: palea media; Po: pedúnculo opercular; Te: tentáculos. Modificadas de A, F, I-J, R, T-V: Chávez-López (2020); B–E, W–GG: Kirtley (1994); Ñ: Capa *et al.* (2012).

estar geniculadas y elongadas (*e.g., Sabellaria*, Fig. 2K), fuertemente geniculada (*e.g., Phragmatopoma* Fig. 2I) o cortas y claviformes (*e.g., Sabellaria* Fig. 2L). La variación interespecífica de las paleas medias llega a ser sutil en algunos géneros, como el caso de *Phragmatopoma*, por lo que Chávez-López (2020) recomienda la utilización de una terminología estandarizada para nombrar a las diferentes partes de la palea (Fig. 2I). El manubrio y el pico, correspondiente a la región más larga de la palea, usualmente se encuentran en un patrón perpendicular, cerca de 90° (recto), pero a veces el ángulo puede ser mayor (elevado) o menor (decurrente); además, el pico puede presentar una proyección dorsal denominada cresta (Fig. 3P). La región posterior de la palea, denominada nuca, puede encontrarse en el mismo ángulo que el pico (recta) o en la misma dirección que el manubrio (decurrente). La pequeña proyección debajo del pico, denominada barbilla, puede presentar la superficie lisa o aserrada.

Las paleas internas tienen láminas fuertemente geniculadas con filamentos distales (*e.g., Phragmatopoma* Fig. 2J), ligeramente geniculadas, elongadas y con bases cóncavas (*e.g., Sabellaria* Fig. 2M), o rectas con márgenes lisos o aserrados (*e.g., Idanthyrsus* Fig. 2N). Las paleas internas fuertemente geniculadas presentan la misma terminología que las paleas medias, exceptuando la presencia de barbilla (Fig. 2J).

El pedúnculo opercular está conformado por dos lóbulos carnosos que pueden estar libres (*e.g., Idanthyrsus*, Figs. 1A, F, 2E; *Lygdamis*, Fig. 1D), parcialmente fusionados (*e.g., Sabellaria*, Figs. 1B, 2C), o completamente fusionados (*e.g., Phragmatopoma*, Figs. 1C, E, 2D), y que en algunos taxones (*e.g., Idanthyrsus*, *Lygdamis*), llevan ganchos o espinas nucales (Figs. 1A, D, F, 2E, O–Q). Los ganchos, a su vez, pueden presentar una membrana poco desarrollada en su margen interno, denominada limbo (Fig. 2P) (Kirtley 1994, Capa & Hutchings 2014). En los márgenes internos del pedúnculo opercular se observan numerosas hileras de tentáculos orales, un par de palpos acanalados y, en ocasiones, un conspicuo órgano medio y una cresta media que pueden presentar ocelos (Fig. 2Ñ). Los tentáculos orales, usados en la alimentación, pueden ser simples y estar presentes en 1–5 series en cada lóbulo (algunos *Phalacrostemma*), o compuestos (= ramificados) y presentar hasta 15 hileras de 4–10 filamentos (Kirtley 1994, Rouse 2001).

El tórax es la región más corta del cuerpo y siempre se refiere a los dos "segmentos" que están inmediatamente detrás de la boca (Figs. 1A, 2A). El primer segmento está parcialmente fusionado con el opérculo y cuenta con neuropodios con setas capilares y un par de cirros cónicos, y notopodios que forman las paleas operculares. El segundo segmento torácico es libre y lleva un par de branquias digitiformes, neuropodios con cirros cónicos, haces de setas capilares (Fig. 2S) o bipinadas (Fig. 2T), de 1–3 cirros laterales cónicos (notopodios), y una estructura con forma de "U" llamada órgano constructor (Fig. 2Ñ), indispensable para la construcción de los tubos (Caline *et al*. 1992, Kirtley 1994, Rouse 2001).

El paratórax tiene tres (Figs. 1C, 2A) o cuatro segmentos (Fig. 1D), carácter variable y diagnóstico de los géneros (Capa & Hutchings 2014). Usualmente, cada segmento posee un par de notopodios cónicos con pequeñas setas lanceoladas (con forma de remos o lanzas, Fig. 2R), notopodios con setas retráctiles lanceoladas y capilares (Fig. 2S), alternadas en una sola hilera y un par de branquias dorsales (Kirtley 1994). En la región ventral, los segmentos paratorácicos poseen glándulas que al secretar sustancias adhesivas contribuyen a la formación de los tubos (Caline *et al*. 1992, Capa & Hutchings 2014).

El abdomen es la región más larga del cuerpo y se distingue fácilmente de la región paratorácica por el cambio abrupto en los componentes setales (Figs. 1A, 2A). Los segmentos abdominales presentan neuropodios con setas capilares (Fig. 2S) o verticiladas (Fig. 2U), notopodios transversos con una hilera sencilla de uncinos pectinados (Fig. 2V) y branquias pareadas que decrecen en tamaño conforme se acercan a los últimos segmentos e incluso llegan a faltar en segmentos posteriores (Kirtley 1994, Capa & Hutchings 2014).

El pedúnculo caudal es un tubo cilíndrico, liso y aparentemente no segmentado (Fig. 1A, 2A). *In vivo* el pedúnculo está recurvado a lo largo de la superficie ventral del abdomen. El tracto digestivo se dispone a lo largo del pedúnculo caudal y termina en el ano (Kirtley 1994, Rouse 2001).

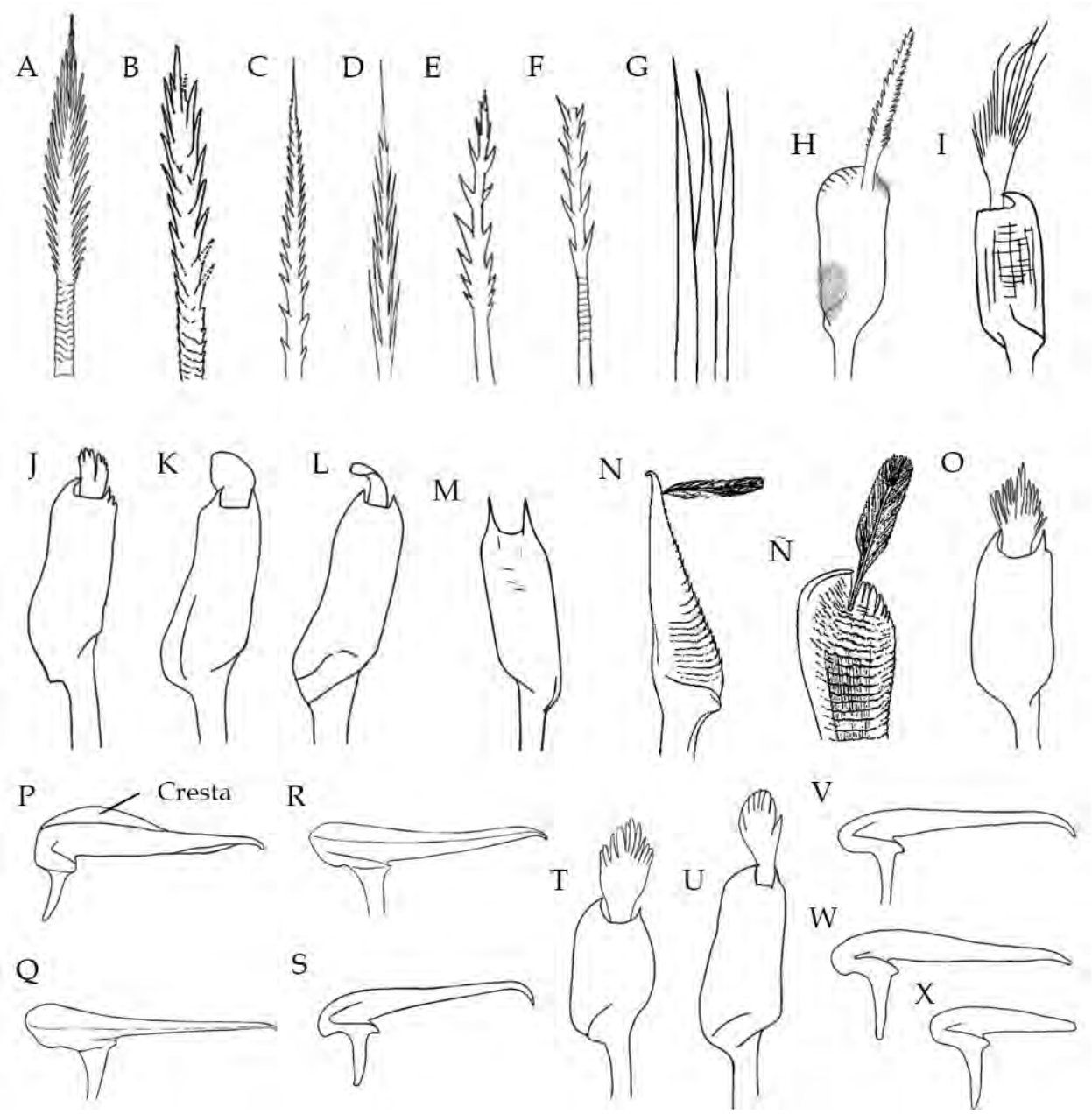


Figura 3. Paleas operculares. Palea externa de: A) *Idanthyrsus* sp., B) *I. saxicavu*s, C) *I. armatopsis*; D) detalle de la punta de la palea externa de *I. armatopsis*; E) palea externa de *I. macropaleus*, F) *I. mexicanus*; GG) *Lygdamis indicus,* H) *Phragmatopoma caudata*, I) *P. attenuata*, J) *P. moerchi*, K) *P. peruensis*, L–M) *P. virgini*, N–Ñ) *P. californica*, O) *P. digitata*; T) *P. balbinae*, U) *P. carlosi*; palea media de P) *P. villalobosi*, Q) *P. peruensis*, R) *P. virgini*, S) *P. balbinae*, V) *P. digitata*, W) *P. carlosi*, palea dorsal, X) *P. carlosi*, palea ventral. Modificadas de B, E–G: Kirtley (1994), C–D: Fauchald (1972), H–J, L–S, V, X: Chávez-López (2020).

Entre las características más importantes, frecuentemente utilizadas para la identificación y caracterización de sabeláridos, se encuentran: la forma y tamaño relativo del pedúnculo y la corona opercular (Fig. 1); la fusión parcial, total o nula del pedúnculo opercular (Fig. 2C–E); el número de hileras de las paleas operculares (Fig. 2C–E) y su morfología (Figs. 2F–N, 3–5); la presencia o ausencia de ganchos o espinas nucales y su forma u ornamentación (Fig. 2O–Q); la presencia o ausencia de la cresta y órgano medio en la coyuntura de los lóbulos operculares (Fig. 2Ñ); la forma de los tentáculos orales, simples, compuestos, o sustituidos por solapas orales o

crestas apofisiales alargadas, y atentaculares (= sin tentáculos); el número de segmentos paratorácicos y abdominales; detalles de las setas neuropodiales y uncinos notopodiales de los segmentos abdominales (Fig. 2U–V); patrones de pigmentación; y longitud total del cuerpo, diámetro y estructura interna (Kirtley 1994).

Para la determinación de larvas como de algunas formas adultas de sabeláridos, en particular los de aguas profundas (*e.g., Gesaia, Mariansabellaria, Phalacrostemma, Bathysabellaria* y *Tetreres*), se requiere la observación, generalmente apoyada con microscopia electrónica, de la coanoteca, hemiteca o platiteca de las paleas externas.

La coanoteca está formada por series de diminutas extensiones que rodean casi por completo la porción distal de la lámina desde la cual surgen, mientras que las series que se encuentran parcialmente o incompletas sobre la lámina paleal se refieren a la hemiteca; por otro lado, las tecas que no están notoriamente expandidas hacia los márgenes distales y se envuelven firmemente contra la superficie laminar se denominan platiteca. Las tres formas anteriores pueden estar presentes en una sola palea externa (Kirtley 1994).

Claves

Para compilar la lista de sabeláridos de América tropical fueron de gran ayuda las listas previas de México (Salazar-Vallejo 1989a), del Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996) y del Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño–Mesa 2004). Para la realización de las claves de identificación tanto de géneros como de especies se tomó como referencia la versión previa de este capítulo: Bastida–Zavala & Becerril Tinoco (2009), y las claves de Kirtley (1994).

Después de cada especie se encuentra una o más letras entre paréntesis, las cuales indican las regiones en la que ha sido registrada: **C**: Mar Caribe hasta el norte de Brasil; **G**: golfo de México; **P**: Pacífico oriental tropical (desde el golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular); **B**: costa occidental de la península de Baja California. Todas aquellas especies de distribución cuestionable en una región se indican con una **Q**. En algunas especies se incluyen comentarios particulares que están señalados con un exponente.

Clave para géneros de Sabellariidae

1 Con tres segmentos paratorácicos (Figs. 1C, 2A).....**2**
– Con cuatro segmentos paratorácicos (Fig. 1D) **5**

2(1) Corona y pedúnculo opercular dividido en dos lóbulos (Figs. 1A, D, F, 2C, E) **3**
– Corona y pedúnculo opercular completamente fusionados (Figs. 1C, E, 2D) **4**

3(2) Paleas operculares arregladas en tres hileras visibles (Fig. 2C).. *Sabellaria* Lamarck, 1818
– Paleas operculares arregladas en dos hileras visibles (Figs. 1F, 2E) .....
.....*Idanthyrsus* Kinberg, 1867
4(2) Paleas operculares arregladas en dos hileras visibles (Figs. 1C, E, 2D) .....
.....*Phragmatopoma* Mörch, 1863
– Paleas operculares arregladas en tres hileras visibles (Fig. 2W) .....
…… *Neosabellaria* Kirtley, 1994 …….. paleas externas con pluma pilosa (Fig. 2X); paleas medias con una sola morfología, puntas afiladas y ligeramente curvas (Fig. 2Y) ..... *N. cementarium* (Moore, 1906)[1] (B; P, Q)

5(1) Corona y pedúnculo opercular parcialmente fusionados (Fig. 2Z–AA) .....
..... *Tetreres* Caullery, 1913
– Corona y pedúnculo opercular divididos en dos lóbulos (Fig. 2BB–GG).....**6**

6(5) Con tentáculos compuestos, ramificados; órgano medio prominente (Fig. 2BB–CC) .... *Lygdamis* Kinberg, 1867
– Con tentáculos simples, no ramificados… **7**

7(6) Ganchos nucales con limbos marginales (Fig. 2P) .... *Phalacrostemma* Marenzeller, 1895 (Fig. 2DD–EE)
– Ganchos nucales sin limbos marginales (Fig. 2Q) … *Gesaia* Kirtley, 1994 (Fig. 2FF–GG) … hemitecas (que no rodean por completo la hoja de la palea) terminales externas con pestañas distales, no expandidas hacia afuera (=platiteca)..... *G. lanai* Kirtley, 1994 (C)

Comentario
1) Kirtley (1994) estableció el género *Neosabellaria* a partir de *Sabellaria cementarium*. Su localidad tipo es Washington y Alaska, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical son cuestionables.

Idanthyrsus **Kinberg, 1867**

1 Ganchos nucales con limbos (Fig. 2P) **2**
– Ganchos nucales sin limbos (Fig. 2Q) **3**

2(1) Lámina de las paleas externas distalmente curva con dentículos curvos en el lado cóncavo (Fig. 2H); paleas internas con margen liso (Fig. 4A) .... *I. cretus* Chamberlin, 1919a[1] (B, P)
– Lámina de las paleas externas recta con dentículos rectos (Fig. 3A); paleas internas con margen aserrado (Fig. 4B) ..... *Idanthyrsus* sp.[2] (P)

3(1) Paleas externas con dentículos opuestos; dentículos medios tan largos como el ancho de la lámina paleal (Fig. 3B) ..... *I. saxicavus* (Baird, 1863)[3] (P, Q)
– Paleas externas con dentículos alternados; dentículos medios más cortos que el ancho de la lámina paleal (Fig. 3C, E–F) **4**

4(3) Paleas externas con dentículos cortos que aumentan de longitud conforme se acercan a la punta (Fig. 3C–D) ..... *I. armatopsis* Fauchald, 1972[4] (P)
– Paleas externas con dentículos de similar longitud a lo largo de toda la lámina (Fig. 3E–F) **5**

5(4) Paleas externas con un diminuto proceso en forma de cuña que conecta la base del dentículo con la lámina de la palea (Figs. 3E, 4C); paleas internas con tecas transversas apenas perceptibles y margen liso (Fig. 4D) ..... *I. macropaleus* (Schmarda, 1861)[5] (P, Q)
–Paleas externas sin procesos en forma de cuña (Fig. 3F, 4E); paleas internas con tecas transversas muy marcadas y margen aserrado (Fig. 4F) ..... *I. mexicanus* Kirtley, 1994[6] (P)

Comentarios
1) Kirtley (1994) sinonimizó a *I. regalis* Chamberlin, 1919a descrita para islas Galápagos, con *I. cretus* Chamberlin, 1919a de isla Taboguilla, Panamá. Asimismo, a partir de una revisión filogenética, Barrios *et al.* (2009) encontraron que los registros de *I. pennatus* del Pacífico oriental tropical (Monro 1933, Hartman 1944, Fauchald 1977b) pertenecían en realidad a *I. cretus*; del mismo modo, podrían incluirse los registros de *I. pennatus* realizados por Rioja (1942, 1959, 1963).
2) *Idanthyrsus* sp. sólo se ha encontrado en los estados de Guerrero y Oaxaca, Pacífico sur de México (Chávez-López, en prep.).
3) La localidad tipo de *I. saxicavus* es el Pacífico de Canadá, por lo que se considera cuestionable su presencia en el Pacífico oriental tropical. Kirtley (1994) sinonimizó a *I. ornamentatus* Chamberlin, 1919b descrita para Mendocino, California, con esta especie.
4) Fauchald (1972) describió a *Idanthyrsus armatopsis*, una especie batial (1,200–1,400 m), para Salsipuedes, golfo de California.

5) Kirtley (1994) sinonimizó a *I. armatus* Kinberg, 1867 con *I. macropaleus*; ambos taxones presentan localidad tipo en Chile, por lo que los registros litorales de ambos taxones en el Pacífico oriental tropical son cuestionables.
6) Kirtley (1994) describió a *I. mexicanus* a partir de un sólo ejemplar proveniente de la bahía de Tenacatita, Jalisco.

Lygdamis **Kinberg, 1867**

1 Paleas externas con la punta recta, casi bilateralmente simétricas (Fig. 3G) .... *L. indicus* Kinberg, 1867[1] (C, Q)
– Paleas externas con el extremo distal curvo, asimétricas (Fig. 4G–H) **2**

2(1) Lámina de las paleas externas estrecha abruptamente hacia la punta (Fig. 4G) .... *L. rayrobertsi* Kirtley, 1994 (C)
– Lámina de las paleas externas estrecha gradualmente hacia la punta (Fig. 4H) .... *L. nesiotes* (Chamberlin, 1919a) (P)

Comentario
1) La localidad tipo de *L. indicus* es Indonesia, por lo que el registro de Uebelacker (1984) para Florida, en el Gran Caribe, es cuestionable. Ejemplares identificados por Uebelacker (1984) como *L. indicus*, fueron revisados por Kirtley (1994), y corresponden a *L. rayrobertsi* Kirtley 1994, especie descrita para Florida.

Phalacrostemma **Marenzeller, 1895[1]**

1 Paleas externas con tecas ligeramente expandidas (Fig. 4I); tecas de la porción media sin dentición distintiva ..... *P. perkinsi* Kirtley, 1994 (C)
– Paleas externas con tecas distales expandidas (Fig. 4J–L); tecas de la porción media con extensiones distales o dentículos aparentes **2**

2(1) Paleas externas con tecas distales en un patrón horizontal (Fig. 4J) .... *P. gwendolynae* Kirtley, 1994 (C)
– Paleas externas con tecas distales en un patrón irregular (Fig. 4K–L) **3**

3(2) Paleas externas con tecas irregulares y elongadas, formando una franja distal sólo de un lado de la palea, el otro lado liso (Fig. 4K) ..... *P. dorothyae* Kirtley, 1994 (C)
– Paleas externas con franjas tecales con muchos dentículos pequeños e irregulares, rodeando toda la palea (Fig. 4L) ..... *P. gloriaae* Kirtley, 1994 (G)

Comentario
1) La clave no incluye a *P. tenera* (Augener, 1906), descrita para isla Barbados, en vista de que el material tipo está perdido y la diagnosis y figuras no son suficientes para diferenciarla de las demás especies de *Phalacrostemma* (Kirtley 1994).

Phragmatopoma **Mörch, 1863**

1 Paleas externas con pluma media larga, de longitud similar o mayor a la longitud total de la lámina (Fig. 3H–I) **2**
– Paleas externas con pluma media corta, de longitud igual o menor a un medio de la longitud total de la lámina (Fig. 3N–O, T–U) **4**

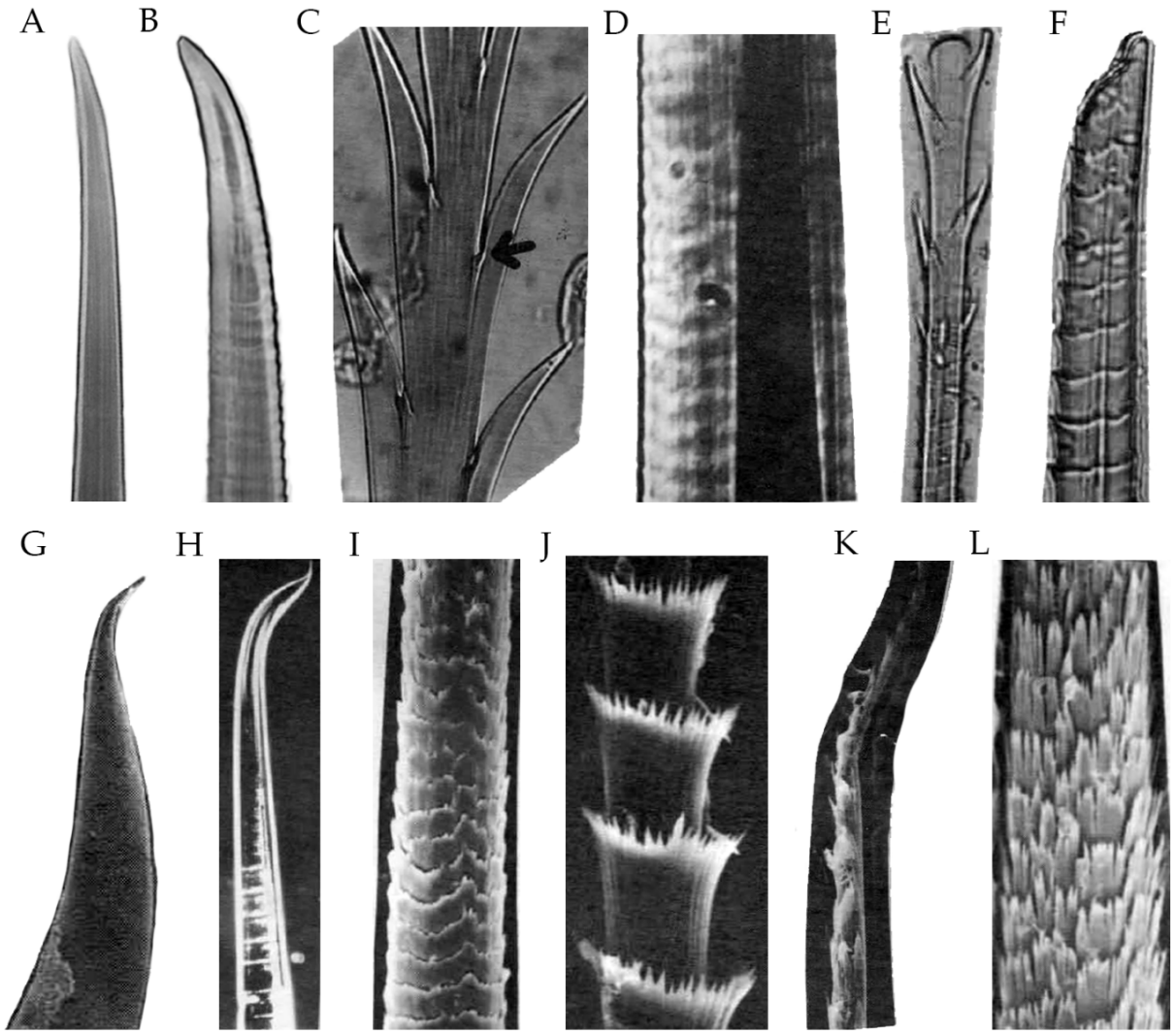


Figura 4. Palea interna de A) *Idanthyrsus cretus*, B) *Idanthyrsus* sp.; *I. macropaleus*: C) palea externa, D) palea interna; *I. mexicanus*: E) palea externa; F) palea interna; palea externa de G) *Lygdamis nesiotes*, H) *L. rayrobertsi*; tecas distales de las paleas externas de I) *Phalacrostemma perkinsi*, J) *P. gwendolynae*, K) *P. dorothyae*, L) *P. gloriaae*. Modificadas de C–L: Kirtley (1994).

2(1) Paleas medias dorsales con crestas (Fig. 3P) ..... *P. villalobosi* Chávez-López, 2020[1] (P)
– Paleas medias dorsales sin crestas (Fig. 3Q–S, V–X) **3**

3(2) Plumas medias aciculares, en ocasiones ramificadas, con margen aserrado (Fig. 3H) .....
..... *P. caudata* Krøyer *in* Mörch, 1863[2] (G, C)
– Plumas medias palmeadas con filamentos largos y delgados (Figs. 2F, 3I) .....
..... *P. attenuata* Hartman, 1944[3] (P)

4(1) Plumas medias sin filamentos distales (Fig. 3J–L) **5**
– Plumas medias con filamentos distales delgados y cortos (Fig. 3O), o con apariencia plumosa (Fig. 3N–Ñ) **7**

5(3) Plumas medias laceradas (Fig. 3J) ..... *P. moerchi* Kinberg, 1867 (P)
– Plumas medias lisas (Fig. 3K–L) **6**

6(5) Paleas externas con láminas encorvadas, margen distal con dientes laterales ligeramente curvados (Fig. 3K); paleas medias con nuca recta, pico recto, delgado (más delgado que la nuca) y ligeramente cóncavo (Fig. 3Q) ..... *P. peruensis* Hartman, 1944 (P)
– Paleas externas con láminas rectas, margen distal con dientes laterales rectos (Fig. 3L–M); paleas medias con nuca ligeramente decurrente, pico recto, ancho (casi tan ancho como la nuca) y cóncavo (Fig. 3R) ..... *P. virgini* Kinberg, 1867[4] (P, Q)

7(4) Plumas medias filamentosas con apariencia plumosa (Fig. 3N–Ñ) .... *P. californica* (Fewkes, 1889)[5] (B)
– Plumas medias con filamentos distales cortos (Fig. 3O, T, U) **8**

8(7) Lámina de la palea externa casi tan larga como ancha (Fig. 3T); paleas medias con pico elevado (Fig. 3S) ..... *P. balbinae* Chávez-López, 2020[6] (P)
– Lámina de la palea externa dos veces más larga que ancha (Fig. 3O, U); paleas externas con pico recto (Fig. 3V, W) **9**

9(8) Paleas medias con una sola morfología, nuca recta y pico afilado marcadamente falcado (Fig. 3V) ..... *P. digitata* Rioja, 1962[7] (P)
– Paleas medias con dos morfologías diferentes dependiendo de su posición en la corona opercular; paleas dorsales con nuca decurrente y pico afilado y falcado (Fig. 3W); paleas ventrales con nuca recta y pico romo y recto (Fig. 3X) .... *P. carlosi* Chávez-López, 2020[8] (P)

Comentarios

1) *Phragmatopoma villalobosi* sólo se ha encontrado en el litoral de la playa Cabuyal, Guanacaste, Costa Rica (Chávez-López 2020).
2) Hartman (1944) sinonimizó a *Sabellaria fauveli* Gravier, 1908, descrita de Payta, Perú, con *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg, 1866, descrita de Rio de Janeiro, Brasil. Posteriormente, Kirtley (1994) sinonimizó a *P. lapidosa* con *P. caudata*, una especie del Caribe. Mediante análisis moleculares, Drake *et al.* (2007) confirmaron la sinonimización de Kirtley (1994), y encontraron dos poblaciones diferentes de *P. caudata*, una en Florida y la otra en el Caribe.
3) La distribución de *P. attenuata* abarca desde islas Perlas, Panamá, hasta bahía Cobita, Colombia (Fauchald 1977b, Kirtley 1994).
4) Se consideran cuestionables los registros de *P. virgini* para el Pacífico oriental tropical, al ser una especie de aguas frías, cuya localidad tipo es el estrecho de Magallanes (Chile). Asimismo, es necesaria la redescripción de la especie para aclarar si sus paleas externas cuentan con plumas medias (*sensu* Kirtley 1994, fig. 2.4.5–2.4.6) o carecen de ellas (*sensu* Hartman 1944, Fig. 3M).
5) Hartman (1944) transfirió *Sabellaria californica* al género *Phragmatopoma*. El análisis molecular con dos genes que realizaron Drake *et al*. (2007), para comparar *P. californica* con *P. caudata*, demostró la validez de ambas especies y limitó la presencia de *P. californica* al Pacífico, por lo que los registros de esta especie en el Gran Caribe deben ser revisadas.
6) *Phragmatopoma balbinae* únicamente se ha encontrado en el sublitoral (5–15 m) de playa La Condesa, Acapulco, Guerrero (Chávez-López 2020).
7) Rioja (1963) describió a *P. digitata* como una subespecie de *P. moerchi*, para el litoral de Salina Cruz, Oaxaca. Salazar-Vallejo (1989b: 52–53) discutió las diferencias entre ambas especies indicando que *P. moerchi*, que fue descrita de Hawaii, y *P. digitata*, son especies muy distintas, aunque el material tipo de la segunda está perdido. Chávez-López (2020) redescribió a *P. digitata* con ejemplares topotípicos y estableció el neotipo. Asimismo, comparando las ilustraciones de Rioja (1942), es posible que la especie también se encuentra en Mazatlán, Sinaloa.
8) La distribución de *P. carlosi* abarca la zona litoral de Mazatlán, Sinaloa, hasta La Manzanilla, Nayarit (Chávez-López 2020).

Sabellaria **Lamarck, 1818**

1 Paleas medias largas y cortas intercaladas en una sola hilera (Fig. 5A) **2**
– Paleas medias largas o cortas, nunca ambas (Fig. 5B) **7**

2(1) Paleas medias con limbos (Fig. 5C) ..... *S. fosterae* Kirtley, 1994 (C)
– Paleas medias sin limbos (Fig. 5AA, DD) **3**

3(2) Paleas externas con pluma media casi tan larga como la longitud total de la lámina paleal (Fig. 5H–I, K) **4**
– Paleas externas con pluma media corta, igual o menor a un medio de la longitud total de la lámina paleal (Fig. 5D, F) **6**

4(3) Paleas externas con pluma media espinulosa (Fig. 5H) ..... *S. floridensis* Hartman, 1944[1] (G, C)
– Paleas externas con pluma media denticulada (Fig. 5I, K) **5**

5(4) Paleas medias largas se estrechan abruptamente desde la mitad del cuerpo de la lámina hasta la punta (Fig. 5J); paleas medias cortas en forma de cuchara con márgenes lisos (Fig. 5K) ..... *S. bella* Grube, 1870 *sensu stricto*[2] (C)
– Paleas medias largas se estrechan progresivamente hacia la punta de la palea (Fig. 5M); paleas medias cortas en forma de gota con márgenes aserrados (Fig. 5N) ..... *Sabellaria* sp. 1[3] (P)

6(3) Plumas medias con dentículos alternados, igual de anchos que los dentículos laterales de la lámina (Fig. 5D); paleas medias cortas, subtriangular, con lámina cóncava (Fig. 5E) ..... *S. bella sensu* Hartman (1944) Carolina del Norte
– Plumas medias con filamentos delgados alternados, más delgados que los dentículos laterales de la lámina (Fig. 5F); paleas medias cortas, oblongas, con lámina casi plana (Fig. 5G) ..... *S. bella sensu* Hartman (1944) (P)

7(1) Paleas medias ovaladas (Fig. 5O) **8**
– Paleas medias subcuadrangulares (Fig. 5T, W) o geniculadas (Fig. 5R, CC, FF) **9**

8(7) Paleas externas con pluma media denticulada en la mitad distal (Fig. 5Ñ); paleas internas con margen distal denticulado (Fig. 5P) ..... *S. bellis* Hansen, 1882 (C)
– Paleas externas con diente medio aserrado en el margen superior (Fig. 5Q); paleas internas con margen liso (Fig. 5B) ..... *S. moorei* (Monro, 1933)[4] (P)

9(7) Paleas medias cortas, menor a un tercio de la longitud total de la palea externa (Fig. 5P, R, U) **10**
– Paleas medias largas, de longitud igual o mayor a las paleas externas (Fig. 5AA, DD) **12**

10(9) Paleas medias geniculadas en ángulo obtuso (Fig. 5R)... *S. vulgaris* Verrill, 1873[5] (G, Q)
– Paleas medias subcuadrangulares (Fig. 5T), o geniculadas en ángulo recto (Fig. 5W) **11**

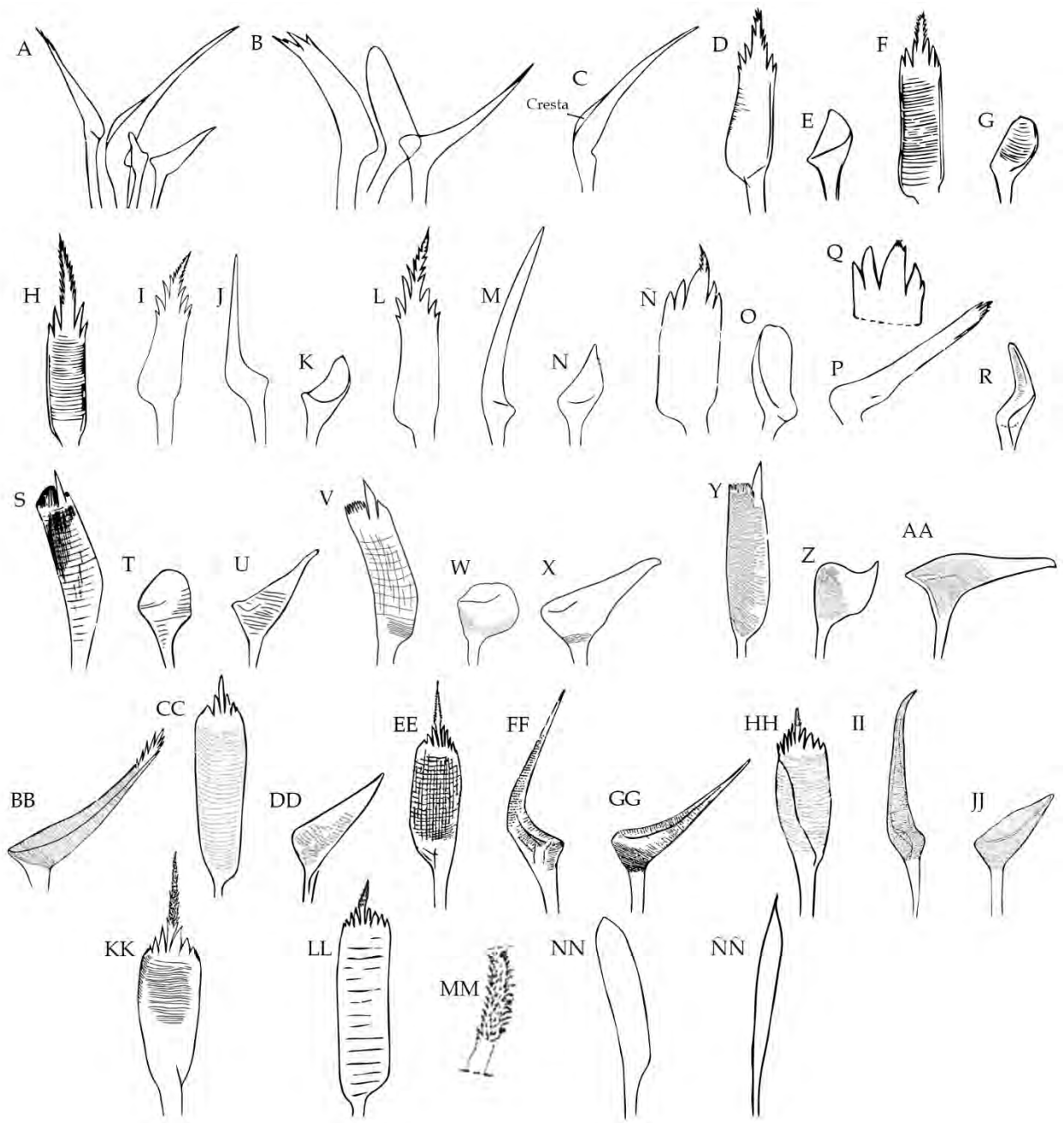


Figura 5. Paleas operculares de: A) *Sabellaria fosterae* y B) *S. moorei*; C) palea media de *S. fosterae*; *S. bella sensu* Hartman (1944, Carolina del Norte): D) palea externa, E) palea media corta; *S. bella sensu* Hartman (1994, Perú): F) palea externa, G) palea media corta; H) palea externa de *S. floridensis*; *S. bella s.s.*: I) palea externa, J) palea media larga, K) palea media corta; *Sabellaria* sp. 1: L) palea externa, M) palea externa larga, N) palea media corta; *S. bellis*: Ñ) palea externa, O) palea media, P) palea interna; Q) punta de la palea externa de *S. moorei*; R) palea media de *S. vulgaris*; *S. nanella s.s.*: S) palea externa, T) palea media, U) palea interna; *S.* cf. *nanella sensu* Chávez-López (en prep., POT): V) palea externa, W) palea media, X) palea interna; *S. nanella sensu* Liñero–Arana (2013, Venezuela): Y) palea externa, Z) palea media, AA) palea interna; BB) palea interna de *S. guamare*; *Sabellaria* sp. *sensu* Liñero–Arana (2013, Venezuela): CC) palea externa, DD) palea interna; *S. gracilis*: EE) palea externa, FF) palea media, GG) palea interna; *S. corallinea*: HH) palea externa, II) palea media, JJ) palea interna; KK) palea externa de *Sabellaria* sp. A *sensu* Uebelacker (1984); *S. wilsoni*: LL) palea externa, MM) detalle de la pluma media; NN) *Tetreres varians,* ÑÑ) *T. jirvoki*. Modificadas de A–C, Ñ–Q, NN–ÑÑ: Kirtley (1994), D–H, R, EE–GG: Hartman (1944), I–K: Augener (1934), S–U: Hartman (1938), Y–AA, CC–DD: Liñero–Arana (2013), BB: Dos Santos *et al.* (2014), HH–JJ: Dos Santos *et al.* (2011), KK: Uebelacker (1984), LL–MM: Lana & Gruet (1989).

11(10) Paleas externas con un diente medio ubicado cerca del margen lateral de la lámina (Fig. 5S); paleas medias subcuadrangulares (Fig. 5T); paleas internas ligeramente geniculadas, formando un ángulo obtuso respecto al manubrio, con lámina ancha en la base y delgada hacia la punta afilada y curva (Fig. 5U) .... *S. nanella* Chamberlin, 1919b *sensu stricto*[6] (B)

–Paleas externas con diente medio ubicado cerca del centro de la lámina (Fig. 5V); paleas medias claviformes (Fig. 5W); paleas internas ligeramente geniculadas, formando un ángulo obtuso respecto al manubrio, con lámina ancha en la base y ligeramente delgada hacia la punta roma sutilmente recurvada (Fig. 5X) ..... *Sabellaria* cf. *nanella* (P)

– Paleas externas con un diente medio ubicado en el margen lateral de la lámina (Fig. 5Y); paleas medias geniculadas en ángulo recto (Fig. 5Z); palea interna geniculada, formando un ángulo recto respecto al manubrio, con lámina ancha desde la base hacia la punta roma, ligeramente curva (Fig. 5AA) ..... *S. nanella sensu* Liñero–Arana (2013) (C)

12(9) Paleas internas con margen distal denticulado (Fig. 5BB) .... *S. guamare* Dos Santos, Brasil & Christoffersen, 2014[7] (C)

– Paleas internas con margen distal liso (Fig. 5DD, GG, JJ) **13**

13(12) Paleas externas con diente medio liso (Fig. 5CC) .... *Sabellaria* sp. *sensu* Liñero–Arana (2013)[8] (C)

– Paleas externas con diente medio aserrado o piloso (Fig. 5EE, HH, KK–LL) **14**

14(13) Paleas externas con pluma media aserrada (Fig. 5EE, HH) **15**

– Paleas externas con pluma media pilosa (Fig. 5KK–LL) **16**

15(14) Paleas externas con plumas medias largas, mayor a un medio de la longitud total de la lámina (Fig. 5EE); paleas medias fuertemente geniculada con punta recta (Fig. 5FF); paleas internas delgadas, tres veces más largas que anchas, con punta afilada (Fig. 5GG) ..... *S. gracilis* Hartman, 1944[9] (B)

– Paleas externas con pluma media corta, de un tercio de la longitud total de la lámina (Fig. 5HH); paleas medias casi rectas con punta curva (Fig. 5II); paleas internas gruesas, dos veces más largas que anchas, con punta roma (Fig. 5JJ) .... *S. corallinea* Dos Santos, Riul, Brasil & Christoffersen, 2011[10] (C)

16(14) Paleas externas con plumas medias largas, casi tan largas como la longitud total de la lámina paleal (Fig. 5KK) .....*Sabellaria* sp. A *sensu* Uebelacker (1984)[11] (G)

– Paleas externas con plumas medias cortas, de longitud igual a un tercio o un quinto de la longitud total de la lámina paleal (Fig. 5LL–MM)..... *S. wilsoni* Lana & Gruet, 1889[12] (C)

Comentarios

1) De acuerdo con Kirtley (1994) no se sostiene el estatus de subespecie para *S. floridensis stephensoni* Hartman, 1949.

2) La localidad tipo de *S. bella* Grube, 1870 es Florianópolis (antes Desterro), Brasil. Esta especie fue registrada por Hartman (1994) para Carolina del Norte y Perú con morfologías operculares diferentes a la descripción original, por lo que es posible que se trate de al menos dos especies registradas bajo el mismo nombre.

3) *Sabellaria* sp. 1 sólo se ha encontrado en el sublitoral (9.1 m) de Guerrero, Pacífico sur de México (Chávez-López, en prep.).

4) Hartman (1944) consideró que la subespecie *S. pectinata moorei* Monro, 1933 ameritaba elevarse a nivel de especie (*S. moorei*), además de que *S. pectinata* Fauvel, 1932 fue descrita del delta del Ganges, en la India, por lo que es poco probable que se trate de la misma especie.

5) Kirtley (1994) sinonimizó a *S. vulgaris beaufortensis* Hartman, 1944 con *S. vulgaris* Verrill, 1873 de Massachusetts; de acuerdo con Kirtley (1994), la distribución de *S. vulgaris* abarca desde Nueva Inglaterra hasta el sur de Florida, incluyendo el golfo de México y Tecolutla, Veracruz.

6) La localidad tipo de *S. nanella* es California y su distribución se extiende hasta Sinaloa y Nayarit, Pacífico mexicano (Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014); los registros de Kirtley (1994) para Uruguay y Brasil son considerados cuestionables. Con base en las diferencias morfológicas encontradas con los ejemplares de *S. nanella* descritos para Venezuela por Liñero–Arana (2013) y para el Pacífico mexicano por Chávez-López (en prep.), es muy posible que se traten de especies diferentes.
7) *Sabellaria guamare* únicamente se ha encontrado en el sublitoral (3–77 m) de Guamaré, Brasil (Dos Santos *et al.* 2014); es una especie que construye tubos solitarios; sin embargo, se ha visto asociada con otros poliquetos tubícolas como el terebélido *Loimia* sp. y los sabeláridos *S. wilsoni* y *S. nanella*.
8) La distribución de *Sabellaria* sp. incluye la zona intermareal de playa Brava, Venezuela (Liñero–Arana 2013).
9) *Sabellaria gracilis* se distribuye en las aguas templado–frías de Oregón y California hasta el norte del Pacífico mexicano, abarcando desde Baja California hasta Mazatlán, Sinaloa.
10) *Sabellaria corallinea* se ha encontrado únicamente en la zona sublitoral de Paraíba, Brasil (Dos Santos *et al.* 2011).
11) *Sabellaria* sp. A fue encontrada en el golfo de México, en las cosas de Florida, Alabama y Texas, a profundidades de 10–90 m (Uebelacker 1984).
12) Lana & Gruet (1989) describieron a *S. wilsoni* para el suroeste de Brasil; es la especie morfológicamente más cercana a *Sabellaria* sp. A.

Tetreres **Caullery, 1913**

1 Lámina de la palea externa estrecha abruptamente hacia la punta (Fig. 5NN) .... *T. varians* (Treadwell, 1901)[1] (G, C)
– Lámina de la paleas externa estrecha gradualmente hacia la punta (Fig. 5ÑÑ) ....*T. jirkovi* Kirtley, 1994 (P)

Comentario

1) Kirtley (1994) sinonimizó a *S. (Pallasia) asteriformis* Augener, 1906, y *Lygdamis asteriformis* (Augener, 1906), con *T. varians,* todas ellas registradas en el Caribe.

Agradecimientos

Agradecemos a María Capa (Universitat de les Illes Balears, España) y Andrés Arias (Universidad de Oviedo, España) por los comentarios y sugerencias realizadas para la mejora de este capítulo. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Augener H 1934 Polychaeten aus den Zoologischen Museen Von Leiden und Amsterdam, IV Schulss Rijkmus Nat Hist 17: 67–160.

Baird W 1863 Descriptions of several new species of worms belonging to the Annelida Errantia and Sedentaria or Tubicola of Milne Edwards. Proc Zool Soc London pp: 106–110.

Barrios LM, Chambers SJ, Ismail N, Guzman HM & Mair JM 2009 Distribution of *Idanthyrsus cretus* (Polychaeta: Sabellariidae) in the Tropical Eastern Pacific and application of PCR–RAPD for population analysis. Zoosymposia 2: 487–503.

Bastida–Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México. Rev Invest Cient 4(1): 11–39.

Bastida–Zavala JR 1995 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del arrecife coralino de Cabo Pulmo–Los Frailes, B.C.S., México. Rev Zool ENEPI (6): 9–29.

Bastida–Zavala JR & Becerril–Tinoco PK 2009 Sabellariidae Johnston, 1865. *In:* de León–González JA, Bastida–Zavala JR, Carrera–Parra LF, García–Garza ME, Peña–Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís–Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Tomo II. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, pp: 477–488.

Berkeley E & Berkeley C 1939 On a collection of Polychaeta chiefly from west coast of Mexico. Ann Mag Nat Hist 11: 321–346.

Berkeley E & Berkeley C 1958 Some notes on a collection of Polychaeta from the northeast Pacific south of latitude 32°N. Can J Zool 36: 399–407.

Blake JA 2017 Laval development of Polychaeta from the northern California coast. Fourteen additional species together with seasonality of planktic larvae over a 5–year period. J Mar Biol Ass UK 97(5): 1081–1133.

Bleidorn C, Helm C, Weigert A & Aguado MT 2015 Annelida. *In*: Wanninger A (ed) Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 2: Lophotrochozoa (Spiralia). Chapter 9: 193–230.

Braithwaite CJR, Robinson RJ & Jones G 2006 Sabellarids: a hidden danger or an aid to subsea pipelines? Q J Engin Geol Hydr 39: 259–265.

Bremec CS, Carcedo C, Piccolo MC, Santos ED & Fiori S 2013 *Sabellaria nanella* (Sabellariidae): from solitary subtidal to intertidal reef–building worm at Monte Hermoso, Argentina (39°S, south–west Atlantic). J Mar Biol Ass UK 93(1): 81–86.

Bremec CS & Giberto DA 2004 New records of two species of *Sabellaria* (Polychaeta: Sabellariidae) from the Argentinean Biogeographic Province. Rev Biol Mar Oceanogr 39(2): 101–105.

Bremec CS, & Lana PC 1994 New records of Sabellariidae (Annelida, Polychaeta) from Argentina. Nerítica 8(1–2): 47–53.

Caline B, Gruet Y, Legendre C, Le Rhun J, L'Homer A, Mathieu R & Zbinden R 1992 The sabellariid reefs in the Bay of Mont Saint–Michel, France. Ecology, geomorphology, sedimentology, and geologic implications. Contr Mar Sci 1(1): 156

Capa M & Hutchings P 2014 Sabellariidae Johnston, 1865 *In*: Handbook of Zoology. De Gruyter, Germany, pp: 1–16.

Capa M, Hutchings P & Peart R 2012 Systematic revision of Sabellariidae (Polychaeta) and their relationships with other polychaetes using morphological and DNA sequence data. Zool J Linn Soc 164: 245–284.

Capa M, Faroni-Perez L & Hutchings P 2015 Sabellariidae from Lizard Island, Great Barrier Reef, including a new species of *Lygdamis* and notes on external morphology of the median organ. Zootaxa 4019(1): 184–206.

Chamberlin RV 1919a The Annelida Polychaeta of the Albatross tropical Pacific expedition 1891–1905. Mem Mus Comp Zool Harv 48: 1–514.

Chamberlin RV 1919b Pacific coast Polychaeta collected by Alexander Agassiz. Bull Mus Comp Zool, Harvard 63(1): 261–263.

Chávez-López Y & Cruz–Gómez C 2019 New records of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from three locations of Oaxaca coast, Mexico, Pacific Central America. Rev Biol Trop 67(S5): 157–168.

Chávez-López Y 2020 New species and new records of *Phragmatopoma* (Polychaeta: Sabellariidae) from Tropical America. Zootaxa 4845(3): 301–330.

Chávez-López Y En prep. New species and new records of *Idanthyrsus* and *Sabellaria* (Polychaeta: Sabellariidae) from Tropical Eastern Pacific. Zootaxa.

Dales RP 1952 The development and structure of the anterior region of the body in the Sabellariidae, with special reference to *Phragmatopoma californica*. Q J Microsc Sci 93(4): 435–452.

Dales RP 1962 The polychaete stomodeum and the interrelationships of the families of the Polychaeta. Proc Zool Soc Lond 139: 289–328.

Dos Santos AS, Brasil ACS & Christoffersen ML 2014 *Sabellaria* and *Lygdamis* (Polychaeta: Sabellariidae) from reefs off northeastern Brazil including a new species of *Sabellaria*. Zootaxa 3881(2): 125–144.

Dos Santos AS, Riul P, Brasil ACS & Christoffersen ML 2011 Encrusting Sabellariidae (Annelida: Polychaeta) in rhodolith beds, with description of a new species of *Sabellaria* from Brazilian coast. J Mar Biol Ass UK special issue 91: 425–438.

Drake CA, McCarthy DA & von Dohlen CD 2007 Molecular relationships and species among *Phragmatopoma* spp. (Polychaeta: Sabellaridae) in the Americas. Mar Biol 150: 345–358.

Dubois S, Barillé L, Cognie B & Beninger P 2006 Feeding mechanism of the polychaete *Sabellaria alveolata* revisited: reply to Riisgård y Nielsen (2006). Mar Ecol Prog Ser 328: 307–311.

Faroni-Perez L, Helm C, Burghardt I, Hutchings P & Capa M 2016 Anterior sensory organs in Sabellariidae (Annelida). Invert Biol 135(4): 423–447.

Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol (7): 1–575.

Fauchald K 1977a The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus 28: 1–188.

Fauchald K 1977b Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow–water records. Smith Contr Zool (221): 1–81.

Fewkes WJ 1889 New invertebrata from the coast of California. Bull Essex Inst 21: 34–36.

Fitzhugh K 1989 A systematic revision of the Sabellidae–Caobangiidae–Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). Bull Am Mus Nat Hist (192): 1–104.

Gómez P, Mercado JA, Mitchell LM & Salazar-Vallejo SI 1997 Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca, México. Rev Biol Trop 45(3): 1067–1074.

Gravier C 1906 Contribution a l'étude des annélides polychètes de la Mer Rouge. Arch Mus Hist Nat, Paris 4(8): 123–236.

Gravier C 1908 Sur les annélides polychètes rapportés par M. le Dr Rivet, de Payta (Pérou) [Suite]. Bull Mus Hist Nat, Paris 14(1): 40–44.

Grube AE 1870 Üeber die Goldkrönchen (Sabellarien oder Hermellen). Jber Schles Ges Vaterl Kult 47: 69–70.

Gruet Y 1992 Chapter 1. Biology and ecology of the polychaetous annelid *Sabellaria alveolata* (Linnaeus) *In*: Caline B, Gruet Y, Legendre C, Rhun J Le, L'Homer A, Mahieu R & Zbinden R (eds) The sabellariid reefs in the bay of Mont Saint–Michel, France. Ecology geomorphology, sedimentology and geologic implications, Florida, Oceanographic Society, pp: 7–25.

Gruet Y & Lana PDC 1988 Remarks on the opercular paleae of *Sabellaria bella* Grube, 1870 and *Sabellaria bellis* Hansen, 1882 (Sabellariidae; Polychaeta) from the southeast coast of Brazil. Nerítica 3(1): 31–6.

Hartman O 1944 Polychaetous annelids Part. VI Paraonidae, Magelonidae, Longosomidae, Ctenodrilidae, and Sabellariidae. Allan Hancock Pac Exped 10: 311–389.

Johansson KE 1926 Bemerkunger über die Kinberg'schen Arten der Familien Hermellidae und Sabellidae. Ark Zool 18A(7): 1–28.

Johnston G 1865 A catalogue of the British non–parasitical worms in the collection of the British Museum. Taylor y Francis: London, 366 pp.

Kieselbach D & Hausen H 2007 Chaetal arrangement provides no support for a close relationship of Sabellidae and Sabellariidae (Annelida). J Morph 269: 104–117.

Kinberg JGH 1867 (1866) Annulata Nova Fam. Anthostomea, Chloraemea, Chaetopterea, Maldanea, Amocharidea, Ampharetea, Terebellea, Hermellea, Serpulea, Teletusea, Hirudinacea. Öfvers K Vetensk Akad Förh, Stockh, 23: 337–357.

Kirtley DW 1994 A review and taxonomic revision of the Family Sabellariidae Johnston, 1865 (Annelida; Polychaeta). Sabecon Press, Sci Ser Florida, 223 pp.

Knight–Jones P 1981 Behaviour, setal inversion and phylogeny of Sabellida (Polychaeta). Zool Scr 10: 183–202.

Lana PC & Bremec CS 1994 Sabellariidae (Annelida, Polychaeta) from South America. *In*: Dauvin JC, Laubier L & Reish DJ (eds) Actes de la 4ème Conférence internationale des Polychètes. Mém Mus Nat Hist Nat 162: 211–222, pp: 209–221.

Lana PDC & Gruet Y 1989 *Sabellaria wilsoni* sp.n. (Polychaeta, Sabellariidae) from the southeast coast of Brazil. Zool Scr 18(2): 239–244.

Leuckart R 1849 Sur Kenntnis der Fauna von Island. Arch Naturgesch 15(1): 149–209.

Liñero–Arana I 2013 Nuevos registros de Sabellariidae (Annelida: Polychaeta) para el Mar Caribe. Interciencia 28(5): 382–386.

Marsden JR 1960 Polychaetous annelids from the shallow waters around Barbados and other islands of the West Indies, with notes on larval forms. Can J Zool 38: 989–1020.

McIntosh WC 1885 Report of the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.S.M. Challenger during the years 1872–76, 12: 1–554.

Monro CCA 1933 The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". Proc Zool Soc Lond 1933: 1039–1092.

Moore JP 1906 Additional species of Polychaeta from the North Pacific. Proc Acad Nat Sci Phil, 58: 217–260.

Mörch OAL 1863 Revisio critica Serpulidarum. Et bitrag til rørermenes Naturhistorie. Natur Tid 1: 347–470.

Nunes FLD, Wormhoudt AV, Faroni-Perez L & Fournier J 2017 Phylogeography of the reef–building polychaetes of the genus *Phragmatopoma* in the western Atlantic Region. J Biogeogr 44(7): 1612–1625.

Rioja E 1941 Estudios Anelidológicos III. Datos para el conocimiento e la fauna de poliquetos de las costas del Pacífico mexicano. An Inst Biol, México 12: 669–746.

Rioja E 1942 Estudios Anelidológicos VI: Observaciones sobre algunas especies de sabeláridos de las costas mexicanas del Pacífico. An Inst Biol, México 13(1): 155–162.

Rioja E 1959 Estudios Anelidológicos XXIII: Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de las islas de Revillagigedo. An Inst Biol, México 30: 243–259.

Rioja E 1963 Estudios Anelidológicos XXVI: Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol, México 33(1–2): 131–229.

Rouse GW 2001 Sabellariidae Johnston, 1865. *In*: Rouse GW & Pleijel F (eds) Polychaetes. Oxford University Press, Hong Kong, pp: 189–192.

Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26(2): 139–204.

Rousset V, Rouse GW, Siddall ME, Tillier A & Pleijel F 2004 The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida) inferred from 18S rRNA, 28S rRNA and morphological data. Cladistics 20: 518–533.

Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME 2007 A molecular phylogeny of Annelids. Cladistics 23: 41–63.

Salazar-Vallejo SI 1989a Bibliografía y lista de especies *In*: Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. Libros Universitarios, UABCS, La Paz pp: 133–212.

Salazar-Vallejo SI 1989b (1988) Enrique Rioja y su contribución al estudio de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) en México. Brenesia 30: 39–65.

Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, México 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño–Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, México (1): 9–97.

Schmarda LK 1861 Neue Tubellarian, Rotatorien und Anneliden beobachtet und gesammelt auf einer reise um die Erde 1853 bis 1857. Leipzig, Wilhelm Engelmann (1): 1–164.

Schulze A 2003 Phylogeny of Vestimentifera (Siboglinidae, Annelida) inferred from morphology. Zool Scr 32(4): 321–342.

Stevens MJ, Steren RE, Hlady V & Stewart RJ 2007 Multiscale structure of the underwater adhesive of *Phragmatopoma californica*: a nanostructured latex with steep microporosity gradient. Langmuir 23(9): 5045–5049.

Stewart RJ, Weaver JC, Morse DE & Waite JH 2004 The tube cement of *Phragmatopoma californica*: a solid foam. J Exp Biol 207: 4727–4734.

Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke FA, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM 2015 The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. Current Biology Report 25: 1993–1999.

Taylor JR 1971 Polychaetous annelids and benthic environments in Tampa Bay, Florida. PhD Thesis, University of Florida, 1332 pp.

Treadwell AL 1901 The polychaetous annelids of Porto Rico. Bull US Fish Comm 20: 181–210.

Uebelacker JM 1984 Family Sabellariidae Johnston, 1865. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor, Mobile, 7 vols, pp: 49.1–49.10.

Verrill AE 1873 XVIII. Report upon the invertebrates animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. Report on the condition of the sea fisheries of the South coast of New England, 1: 295–778.

Villalobos–Guerrero TF & Molina–Acevedo I 2014 Lista de especies y estado de conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de Sinaloa, Golfo de California. Bol Inst Oceanogr Venezuela 53(1): 79–109.

Wang CS & Stewart RJ 2012 Localization of the bioadhesive precursors of the sandcastle worm, *Phragmatopoma californica* (Fewkes). J Exp Biol 215: 351–361.

Wang CS, & Stewart RJ 2013 Multipart copolyelectrolyte adhesive of the sandcastle *Phragmatopoma californica* (Fewkes): Catechol oxidase curing through peptidyl–DOPA. Biomacromolecules 14(5): 1607–1617.

Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Aremdt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH 2014 Illuminating the base of the Annelid tree using transcriptomics. Mol Biol Evol 31(6): 1391–1401.

Zhao Q, Lee DW, Ahn BK, Seo S, Kaufman Y, Israelachvili JN & Waite JH 2016 Underwater contact adhesion and microarchitecture in polyelectrolyte complexes actuated by solvent exchange. Nat Materials 15: 407–412.

Tabla 1. Registros cuestionables de sabeláridos en las costas de América tropical.

Taxón	Registros	Comentarios
Idanthyrsus armatus Kinberg, 1876	Isla Gorgona, Colombia (Monro 1933, Hartman 1944), 0–36.5 m; Zihuatanejo, Guerrero (Rioja 1963)	Localidad tipo: Valparaíso, Chile. Tras la revisión de los holotipos, Kirtley (1994) sinonimizó a *I. armatus* con *I. macropaleus* (Schmarda, 1861), ambas especies de Chile. Debido a la lejana localidad tipo y a la distribución de los taxones, en aguas templadas–frías de la Patagonia, Argentina y Tierra de Fuego, Chile, los registros de *I. armatus* en el POT se consideran cuestionables.
I. johnstoni (McIntosh, 1855)	Isla Socorro, Revillagigedo (Berkeley & Berkeley 1939); Guerrero y Sinaloa (Rioja 1941)	Localidad tipo: Saint Vincent, Cabo Verde. Los registros de *I. johnstoni* en el POT fueron sinonimizados por Kirtley (1994) con *I. saxicavus* descrita para Vancouver, Canadá. Es remoto que ambos taxones se encuentren en el POT.
I. pennatus (Peters, 1855)	Panamá y Colombia (Monro 1933, Fauchald 1977b), 1.8 m; Guerrero y Sinaloa (Rioja 1942); México, Galápagos y Ecuador (Hartman 1944); bahía Santiago, Colima, México (Berkeley & Berkeley 1958); isla Socorro, Revillagigedo (Rioja 1959); Baja California y Sonora (Rioja 1963); Baja California Sur (Bastida–Zavala 1993, 1995); Oaxaca (Gómez *et al.* 1997)	Localidad tipo: Mozambique. A partir de la revisión de Kirtley 1944), los registros de *I. pennatus* en el POT devienen cuestionables y los ejemplares que él revisó fueron reidentificados como *I. cretus*. Barrios *et al*. (2009), apoyándose en herramientas moleculares, estudiaron la distribución de *I. cretus* en el POT, confirmando que todas las muestras que analizó en el POT corresponden a *I. cretus*.
I. saxicavus (Baird, 1863)	México (Kirtley 1994); Puerto Ángel, La Entrega y Cacaluta, Oaxaca, México (Gómez *et al.* 1997)	Localidad tipo: Isla Vancouver, Canadá. Kirtley (1994) sinonimizó con esta especie a *I. ornamentatus* Chamberlin, 1919b, descrita para Mendocino, California. Gómez *et al.* (1997) registraron a *I. saxicavus* para Oaxaca; tras la revisión de los ejemplares de Puerto Ángel, se identificaron como *Idanthyrsus* sp. (Chávez-López, en prep.). Es posible que el resto de los ejemplares registrados por Gómez *et al.* (1997) correspondan a *Idanthyrsus* sp., por lo que los registros de *I. saxicavus* en el Pacífico mexicano son cuestionables.
Lygdamis indicus Kinberg, 1867	Florida (Uebelacker 1984)	Localidad tipo: Bangka Strait, Indonesia. Debido a la lejanía de la distribución de esta especie, los registros en el GC son cuestionables. Ejemplares registrados como *L. indicus* para Florida fueron revisados y descritos como una nueva especie por Kirtley (1994): *L. rayrobertsi*.
Phragmatopoma californica (Fewkes, 1889)	Basthseba, Barbados (Marsden 1960)	Localidad tipo: California. Marsden (1960) registró a *P. californica* para la isla Barbados, en el GC, y realizó un trabajo embriológico donde incluyó la descripción de la larva. Mencionó e ilustró un par de ganchos nucales y la presencia de cuatro segmentos paratorácicos, lo cual contrasta con la descripción de *P. californica* que se caracteriza por la ausencia de ganchos nucales y la presencia de tres segmentos paratorácicos. Blake (2017) describió e ilustró el desarrollo embriológico de *P. californica*, difiriendo en todos los aspectos con el realizado por Marsden (1960). Debido a esto son cuestionables los registros de *P. californica* en el Atlántico, es posible que los ejemplares registrados por Marsden (1960) pertenezcan al género *Lygdamis*.

Taxón	Registros	Comentarios
P. caudata Krøyer *in* Mörch, 1863	Perú (Johansson 1926, como *P. lapidosa*; Hartman 1944)	Localidad tipo: Caribe. Johansson (1926) sinonimizó a *Sabellaria fauveli* Gravier, 1908 de Paita, Perú con *P. lapidosa* de Rio de Janeiro, Brasil. Hartman (1944) sinonimizó a *P. lapidosa* con *P. caudata*, ambas especies del Caribe; sin embargo, también registró a la especie para Perú. Mientras que Kirtley (1994) sinonimizó a *S. fauveli* con *P. virgini* de Chile. Con base en lo anterior, es necesaria la revisión del material registrado para Perú como *P. caudata* (Hartman 1944) y *S. fauveli* (Gravier, 1908), dado que es poco probable que *P. caudata* presente una distribución anfiamericana y que *P. virgini* se encuentre en aguas cálidas del POT.
P. virgini Kinberg, 1867	Isla Cedros, Baja California Sur, México y bahía independencia, Perú (Kirtley 1994)	Localidad tipo: Tierra de Fuego, Chile. Kirtley (1994) sinonimizó a esta especie con *P. moerchi* (Hawái), *P. peruensis* (Perú) y *P. digitata* (Oaxaca, México). Algunos autores (Drake *et al.* 2007, Nunes *et al.* 2017) han cuestionado la validez de algunas sinonimias debido a que han observado diferencias morfológicas y genéticas entre algunas especies nombradas con el mismo taxón (*e.g., P. moerchi* y *P. peruensis*). Tras la revisión de ejemplares topotípicos de *P. peruensis* y *P. digitata* se respalda la idea de reconocer ambas especies como válidas (Chávez-López 2020). Sin embargo, se requiere la revisión de ejemplares topotípicos de *P. virgini* y *P. moerchi* para redescribir las especies y compararlas detenidamente.
Sabellaria alcocki Gravier, 1906	Playa Paitilla y Balboa, Panamá (Fauchald 1977b)	Localidad tipo: Kerala, India. Fauchald (1977b) registró a *S. alcocki* para Panamá; sin embargo, la descripción morfológica es limitada y no incluyó ilustraciones, por lo que no se puede determinar que dicha identificación sea correcta. Además, la distante localidad tipo de la especie y su distribución hasta el sur de África (38–440 m), ponen en duda que los ejemplares registrados por Fauchald (1977b) para el POT, correspondan en realidad a *S. alcocki*.
S. bella Grube, 1870	Perú (Hartman 1944)	Localidad tipo: Florianópolis (antes Desterro), Brasil. La especie fue registrada por Hartman (1944) para Carolina del Norte, Brasil y Perú; sin embargo, los ejemplares presentaban variaciones morfológicas en las paleas operculares dependiendo de la localidad de recolecta. Gruet & Lana (1988), con ejemplares de Brasil (intermareal a 25 m), describieron la morfología de las paleas operculares de *S. bella*, encontrando similitud únicamente con el holotipo de Brasil revisado por Augener (1934), referido también por Hartman (1944). Por lo anterior, Gruet & Lana (1988) consideraron la posibilidad de que los ejemplares que Hartman (1944) registró para Carolina del Norte y Perú, identificados como *S. bella*, correspondan en realidad a dos especies distintas. Por precaución se incluyen en la clave las tres morfologías.
S. floridensis Hartman, 1944	Playa Paitilla, Panamá (Fauchald 1977b)	Localidad tipo: Lemon Bay, Florida. El único registro de esta especie en el POT es el de Fauchald (1977b) para Panamá. Con base en la distribución de *S. floridensis*, en el golfo de México, y la descripción limitada que proporcionó Fauchald (1977b), que no permite distinguir entre otras especies del género, se considerada cuestionable la presencia de *S. floridensis* en el POT.

Taxón	Registros	Comentarios
S. gracilis Hartman, 1944	Bahías Boca Ciega y Tampa, Florida (Taylor 1971)	Localidad tipo: Point. Fermín, California. La distribución de *S. gracilis* abarca desde Oregón y California (Kirtley 1994) hasta Sinaloa, México en el océano Pacífico (Chávez-López, en prep.). Es remoto que esta especie se encuentre en la costa noroccidental del GC, por lo que dicho registro se considera cuestionable.
S. nanella Chamberlin, 1919b	Ecuador y Uruguay (Kirtley 1994); Brasil, Argentina y Uruguay (Bremec & Lana 1994, Lana & Bremec 1994, Bremec & Giberto 2004, Dos Santos *et al.* 2011, Bremec *et al.* 2013, Dos Santos *et al.* 2014); Venezuela (Liñero–Arana 2013); Agua Blanca, Oaxaca, México (Chávez-López & Cruz–Gómez 2019)	Localidad tipo: San Francisco, California. Ejemplares registrados para Oaxaca, México (Chávez-López & Cruz–Gómez 2019) presentan diferencias morfológicas sutiles con la descripción original de Chamberlin (1919b) (Chávez-López, en prep.). Asimismo, los registros de la especie para Brasil, Uruguay y Argentina (Bremec & Lana 1994, Lana & Bremec 1994, Bremec & Giberto 2004, Dos Santos *et al.* 2011, Bremec *et al.* 2013, Dos Santos *et al.* 2014) distan notoriamente en su morfología paleal, por lo que es posible que los ejemplares del GC representen, cuando menos, una especie diferente. Por lo anterior, los registros de *S. nanella* en el POT y GC son cuestionables.
S. pectinata Fauvel, 1928	Brasil (Dos Santos *et al.* 2011), 10 m	Localidad tipo: océano Índico. La distribución de *S. pectinata* abarca el golfo de Manaar y la costa de Adhra, al este de India. Los ejemplares que Dos Santos *et al.* (2011) registraron para Brasil distan notoriamente en la morfología de las paleas operculares con respecto a la especie nominal, principalmente en las paleas externas y medias. Por lo anterior, es posible que el registro de Dos Santos *et al.* (2011) correspondan a una especie no descrita, además de que es remoto que *S. pectinata* se encuentre en el océano Atlántico.
S. spinulosa (Leuckart, 1849)	Balboa, Panamá (Monro 1933)	Localidad tipo: Helgoland, Alemania. La distribución de *S. spinulosa* se restringe al Atlántico nororiental, por lo que su registro en Panamá es cuestionable.
S. vulgaris Verrill, 1873	POT (Salazar-Vallejo & Londoño–Mesa 2004)	Localidad tipo: Massachusetts, océano Atlántico. La mención de *S. vulgaris* para el POT por Salazar-Vallejo & Londoño–Mesa (2004) es posiblemente un *lapsus calami*.

48. Sabellidae Latreille, 1825

María Ana Tovar-Hernández[1] & Kirk Fitzhugh[2]

[1]Laboratorio de Biosistemática, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León
[2]Los Angeles County Museum of Natural History, California
maria_ana_tovar@yahoo.com

Introducción

Sabellidae se caracteriza por agrupar a gusanos tubícolas con un prostomio modificado en forma de corona radiolar y constituyen una de las familias más vistosas (Fig. 1). Aproximadamente unas 500 especies han sido descritas en el mundo, mismas que la ubican en la séptima familia más especiosa dentro de los poliquetos (Pamungkas *et al*. 2019).

Los sabélidos se distribuyen en todos los océanos del mundo, desde la zona intermareal, hasta profundidades abisales. Además de los representantes marinos y estuarinos, la familia también contiene representantes en agua dulce (*Caobangia*, *Brandtika*, *Manayunkia*, *Monroika*, y algunas especies de *Laonome*); simbiontes de moluscos gasterópodos y bivalvos (*Caobangia*, *Terebrasabella*) y especies invasoras (*Branchiomma*, *Laonome*, *Parasabella* y *Pseudobranchiomma*).

Mundialmente, Sabellidae consta de 56 géneros: 17 en Fabriciinae y 40 en Sabellinae. En América tropical se han registrado 95 especies y 29 géneros: 12 especies y siete géneros en Fabriciinae y 83 especies y 22 géneros en Sabellinae (Lista de especies).

Este capítulo contiene una reseña de la sistemática de la familia, la descripción de la morfología, una clave de identificación para todos los géneros del mundo y una clave para todas las especies registradas en América tropical.

La descripción de la morfología fue basada principalmente en Fitzhugh (1989), Tovar-Hernández (2009), Capa *et al*. (2019) y Bick (2020).

El capítulo proporciona una lista de las especies de sabélidos descritas y/o registradas en América tropical hasta el 2020. En ella se incorporaron nombres de especies cuyos registros fueron posteriores a Tovar-Hernández (2009), Dean (2012), o no incluidos en el primer trabajo por descuido, y se incluye la referencia de esos registros.

Los registros cuestionables o dudosos son incluidos en la Tabla 1. Información adicional puede consultarse en Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) para el Pacífico oriental tropical y en Tovar-Hernández & Salazar-Silva (2008) y Dean (2012) para el Gran Caribe.

En la sección de referencias no se incluyen las citas para géneros o especies, éstas se pueden consultar en WoRMS (Read & Fauchald 2020); pero se incluyen las citas de los nuevos registros indicados en la Lista de especies.

Sistemática

Hace ya casi 100 años de que Rioja (1923) dividiera a Sabellidae en tres subfamilias: Fabriciinae, caracterizada por sus uncinos torácicos aciculares (con manubrios largos), Myxicolinae (sólo *Myxicola*) con uncinos abdominales formando cinturones completos alrededor del cuerpo, y Sabellinae con uncinos torácicos aviculares (en forma de ave, con manubrios cortos y curvos). Como es de esperar, este arreglo ha sido sujeto a modificaciones como a continuación se resume.

Johansson (1927) cambió el esquema de Rioja (1923) para incluir *Myxicola* dentro de Fabriciinae. Fauchald (1977) siguió el arreglo de Rioja (1923) pero también reconoció a Caobangiidae y Sabellongidae como familias independientes.

Después, el análisis cladístico de Fitzhugh (1989) sustentó el reconocimiento de sólo dos subfamilias: Fabriciinae Rioja, 1923 y Sabellinae Latreille, 1825. Además, Fitzhugh (1989) transfirió algunos géneros de Fabriciinae a Sabellinae (*Chone*,

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

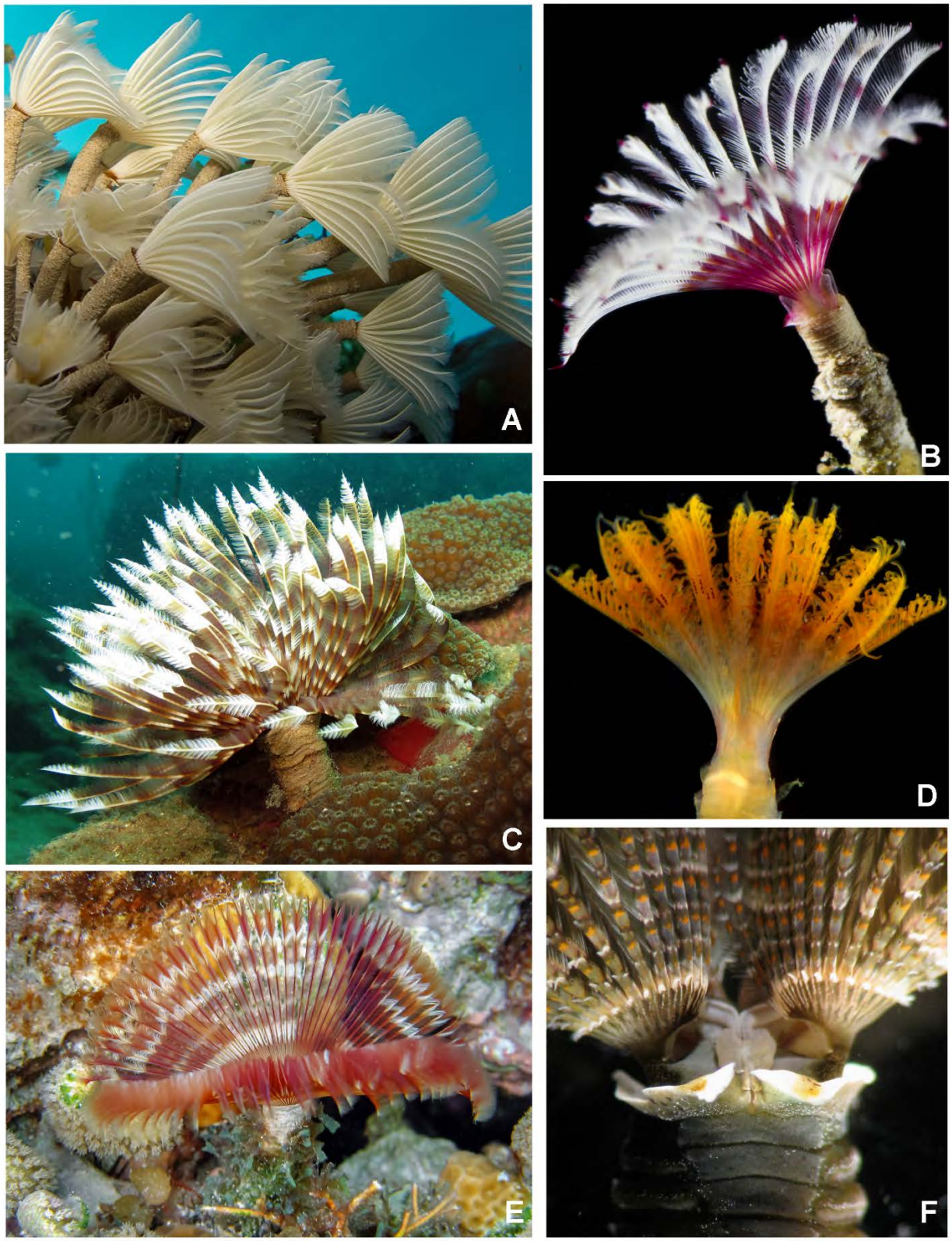


Figura 1. Representantes de Sabellidae en vivo. A) *Bispira brunnea*, B) *Anamobaea orstedii*, C) *Sabellastarte magnifica*, D) *Notaulax californica*, E) *Anamobaea* sp., F) *Branchiomma coheni*. A, C–E: Humberto Bahena, B: Michael Bok, F: Beatriz Yáñez.

Desdemona, *Euchone*, *Jasmineira* y *Fabrisabella*); ubicó a *Caobangia* dentro de Fabriciinae, y a *Myxicola* y Sabellongidae dentro de Sabellinae. Su estudio permitió reconocer varias sinapomorfias en Fabriciinae, como por ejemplo la presencia de uncinos abdominales con forma de raspadores de hielo, la pérdida de labios ventrales y la separación dorsal de los lóbulos radiolares (excepto en *Caobangia*). Por su parte, Sabellinae agrupaba a especies que presentan un esqueleto radiolar compuesto por dos o más hileras de células.

Un par de años después, Fitzhugh (1991) sugirió la reubicación de *Caobangia* dentro de Sabellinae y con esa consideración redefinió las dos subfamilias. Fabriciinae fue definida por la presencia de corazones radiolares y uncinos abdominales con un manubrio alargado, mientras que en Sabellinae se hallaron dos sinapomorfias: la fusión dorsal de los lóbulos radiolares y la presencia del esqueleto radiolar.

Luego, Rouse & Fauchald (1997) incluyeron a Sabellidae como fue concebida por Fitzhugh (1989) dentro del clado "Canalipalpata" (clasificación no Linneana). En 1998, Fitzhugh proporcionó un análisis de todos los géneros conocidos hasta ese entonces en Fabriciinae. Con el establecimiento de *Terebrasabella*, Fitzhugh & Rouse (1999) reconocieron a *Caobangia* como una subfamilia con ubicación incierta dentro del análisis filogenético que proporcionaron.

Después, Nogueira *et al*. (2010) con el establecimiento de *Sabellomma*, mantuvieron a Fabriciinae y Sabellinae como subfamilias de Sabellidae y *Caobangia* fue reconocido como un género apomórfico dentro de Sabellinae.

Algunos estudios filogenéticos han concluido que las relaciones a nivel familia dentro de Sabellida son de la forma (Sabellinae (Fabriciinae, Serpulidae)), con base en secuencias de datos moleculares únicamente (Kupriyanova & Rouse 2008), o en una combinación de morfología y secuencias de datos (Huang *et al*. 2011, Capa *et al*. 2011, 2019). Los resultados de dichos estudios justificaron la decisión de reconocer y limitar Sabellidae a los miembros de lo que originalmente era Sabellinae (cf. Fitzhugh & Rouse 1999; Nogueira *et al*. 2010), y la elevación de Fabriciinae como familia Fabriciidae. Este capítulo sigue los análisis previos (p. ej. Fitzhugh 1989, 1998, Rouse & Fitzhugh 1994, Fitzhugh & Rouse 1999, Nogueira *et al*. 2010) para continuar reconociendo a Sabellidae con dos clados a nivel de subfamilia: Fabriciinae y Sabellinae. Sin embargo, mientras se editaba este capítulo, se publicó un estudio de transcriptómica que también reconoce a Fabriciidae como familia, y grupo hermano de Sabellidae + Serpulidae, y reconoce dos subfamilias en Sabellidae: Myxicolinae y Sabellinae. La primera con dos tribus: Amphiglenini y Myxicolini (Tilic *et al*. 2020).

A continuación, resumiremos brevemente nuestras razones por las cuales no consideramos las hipótesis filogenéticas basadas en secuencias de datos (véase también Nogueira *et al*. 2017 para un debate similar).

El objetivo de la investigación científica no es sólo describir fenómenos, sino también intentar comprender la causa o las causas que han producido esos fenómenos (Hempel 1965, Salmon 1984, Van Fraassen 1990, Hoyningen-Huene 2013). Como campo de ciencia, la sistemática biológica pretende describir a los organismos y sistematizar las observaciones de acuerdo con las inferencias de una variedad de hipótesis explicativas, llamadas *taxones* (Fitzhugh 2005, 2008, 2009, 2012, 2013, 2015) a través de teorías evolutivas disponibles. Como el nombre lo implica, sistemática es sobre sistematización, no clasificación (Hoyningen-Huene 2013). Así, las acciones de la sistematización biológica dependen de una variedad de teorías evolutivas para inferir taxones como hipótesis específicas y filogenéticas (Fitzhugh 2006, 2012, 2016a, b, c).

Las inferencias de hipótesis explicativas que contabilizan los caracteres morfológicos son directas, porque la selección natural o la deriva genética, como, teorías pueden ser aplicadas sin duda al explicar los caracteres morfológicos (Fitzhugh 2016a). Sin embargo, explicar los nucleótidos o aminoácidos compartidos diferencialmente requiere una consideración más cuidadosa (Fitzhugh 2016b). Las secuencias de datos moleculares pueden ser explicadas fácilmente por la deriva genética, pero es bien sabido que la selección natural no opera a nivel de nucleótidos o aminoácidos directamente, ya que las diferencias en la eficacia biológica (= aptitud) no son consecuencias directas de la presencia de esos caracteres. En cambio, las diferencias en la eficacia biológica ocurren en los niveles más altos de

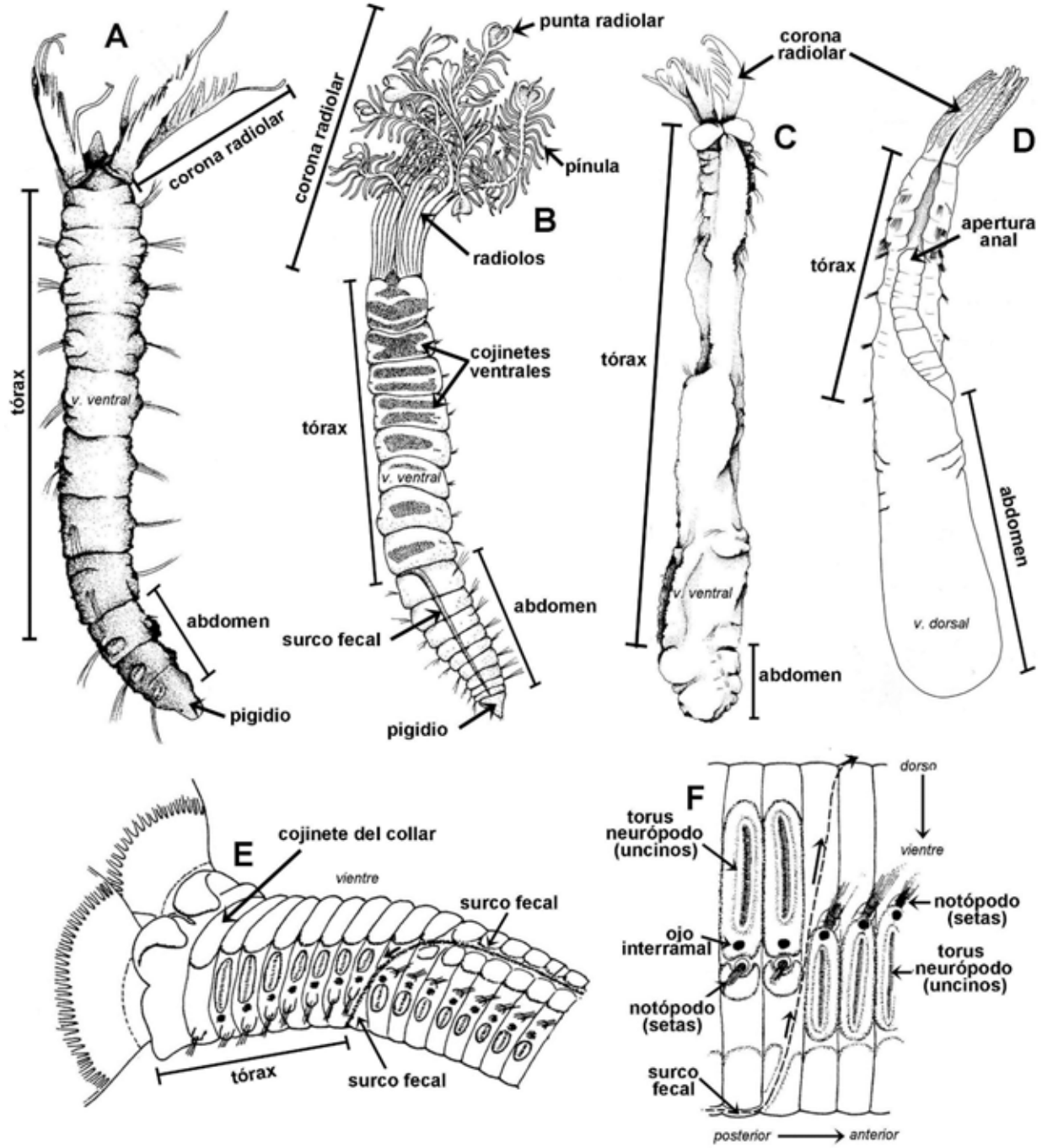


Figura 2. Representantes de la variabilidad morfológica en Sabellidae e inversión setal. A) Fabriciinae (*Novafabricia)*, B–D) Sabellinae (*Euchone*, *Terebrasabella*, *Caobangia*), E–F) inversión setal (*Branchiomma)*. Modificados de: A) Fitzhugh (1998), B) Cochrane (2002), C) Fitzhugh & Rouse (1999), D) Jones (1974), E–F) Berrill (1979).

organización entre los fenotipos producidos en parte, o completamente, por algún conjunto de secuencias de datos (Griffiths & Stotz 2013). Por lo tanto, cuando el factor causal que explica *directamente* la presencia de un carácter morfológico se atribuye a la selección natural, puede haber también una selección *indirecta* del conjunto de secuencias de datos asociados con ese carácter; un fenómeno conocido como "causalidad descendente" (Fitzhugh 2016b y referencias

contenidas en él; Gillet 2016, Paoletti & Orilia 2017).

Reconocer la causalidad descendente en los sistemas biológicos tiene una limitante: las secuencias de datos no pueden ser introducidas indiscriminadamente en una matriz de datos y tener un algoritmo informático que produzca hipótesis filogenéticas. Además, sería poco realista explicar todos los datos de una secuencia por medio de la deriva genética, pues sabemos que la selección natural opera en una variedad de niveles de fenotipos que, por medio de la causalidad descendente, determinan el paso de esos nucleótidos de una generación a la siguiente. Entonces, con el fin de introducir secuencias de datos en inferencias de hipótesis filogenéticas, primero tendríamos que decidir qué nucleótidos o aminoácidos particulares se explican sólo a través de la deriva genética. Así, las secuencias de datos que se explicarían indirectamente mediante la selección natural quedarían excluidas de la matriz de datos, ya que esos caracteres tendrían que explicarse mediante la causalidad descendente con relación a los caracteres fenotípicos directamente asociados que se explicarían por selección natural.

Sin embargo, si un sistemático no puede segregar la secuencia de datos de acuerdo con la deriva genética o con la selección natural, —y sería incluso bastante raro que esto suceda—, el grado de dificultad es mayor, pues no sería factible el intentar dar explicaciones de esos datos mediante las inferencias de hipótesis específicas o filogenéticas. Por ello, las secuencias de datos deben ser excluidas de las inferencias de esas hipótesis. Consecuentemente, las hipótesis filogenéticas que afirman explicar las secuencias de datos deben tratarse con suma cautela. Por estas razones, no reconocemos las hipótesis filogenéticas que han intentado explicar las secuencias de datos (Sabellidae (Fabriciidae, Serpulidae)), y optamos por mantener el reconocimiento de las hipótesis filogenéticas que reconocen a Sabellidae: Fabriciinae + Sabellinae sustentadas con los caracteres morfológicos.

Por otro lado, en la última década han sucedido algunos cambios en la nomenclatura a nivel de género de los sabélidos: *Demonax* Kinberg, 1867 y *Megalomma* Johansson, 1925 son homónimos de coleópteros, por lo que *Parasabella* Bush, 1905 fue reintroducido para reemplazar al género *Demonax* (Tovar-Hernández & Harris, 2010), y *Acromegalomma* fue propuesto para sustituir a *Megalomma* (Gil & Nishi 2017). Por su parte, el género *Aracia* fue introducido para reemplazar a *Kirkia* Nogueira, López & Rossi, 2004, pues es un homónimo de un molusco (Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010). También se han establecido tres nuevos géneros de fabrícinos: *Bansella* Fitzhugh, 2010, *Echinofabricia* (como género A en literatura previa) y *Rubifabriciola*, ambos por Huang, Fitzhugh & Rouse (2011), y tres sabélinos: *Euchoneira* Licciano, Giangrande & Gambi, 2009, *Sabellomma* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010, y *Euchonoides* Magalhães, Bailey-Brock & Tovar-Hernández, 2020.

Morfología

Los sabélidos tienen el cuerpo heterómero, reconociéndose una corona radiolar derivada del prostomio, un tórax, un abdomen y un pigidio (Figs. 2A–D, 3A, 10C–D). El tórax y el abdomen se distinguen por el fenómeno de inversión setal, en el que las notosetas cambian de una posición dorsal en el tórax, a una ventral en el abdomen; mientras que las neurosetas (uncinos) cambian de una posición ventral en el tórax, a una dorsal en el abdomen (Figs. 2E–F, 8A–B). Esta inversión es fácilmente distinguible por la presencia del surco fecal (Fig. 3K), un canal ciliado cuya función, como su nombre lo indica, es la remoción de las heces fecales hacia fuera del tubo (Figs. 2B, E–F, 9A). El canal parte de la parte ventral del ano, que es terminal y se localiza en el pigidio (Fig. 9O), y corre a través del abdomen para después girar hacia el lado dorsal del cuerpo (Fig. 2E–F), atravesando el tórax y terminando justo en el peristomio. Esta modificación corporal en Sabellidae, compartida también por la familia Serpulidae, se debe posiblemente a que sus miembros construyen tubos con una sola apertura para el retiro eficaz de las heces fecales sin contaminar el área bucal.

Corona radiolar

La cabeza de los sabélidos está muy transformada, con el prostomio modificado en una corona radiolar (Figs. 2A–D, 10C–D); esta última tiene dos lóbulos en su base que están unidos al peristomio, se encuentran a cada lado de la boca y están fusionados dorsalmente en sabélinos (Fig. 5A), dando una forma de "U" invertida (Fig. 3B–C), o los lóbulos pueden estar completamente separados uno del otro, como sucede con los fabrícinos.

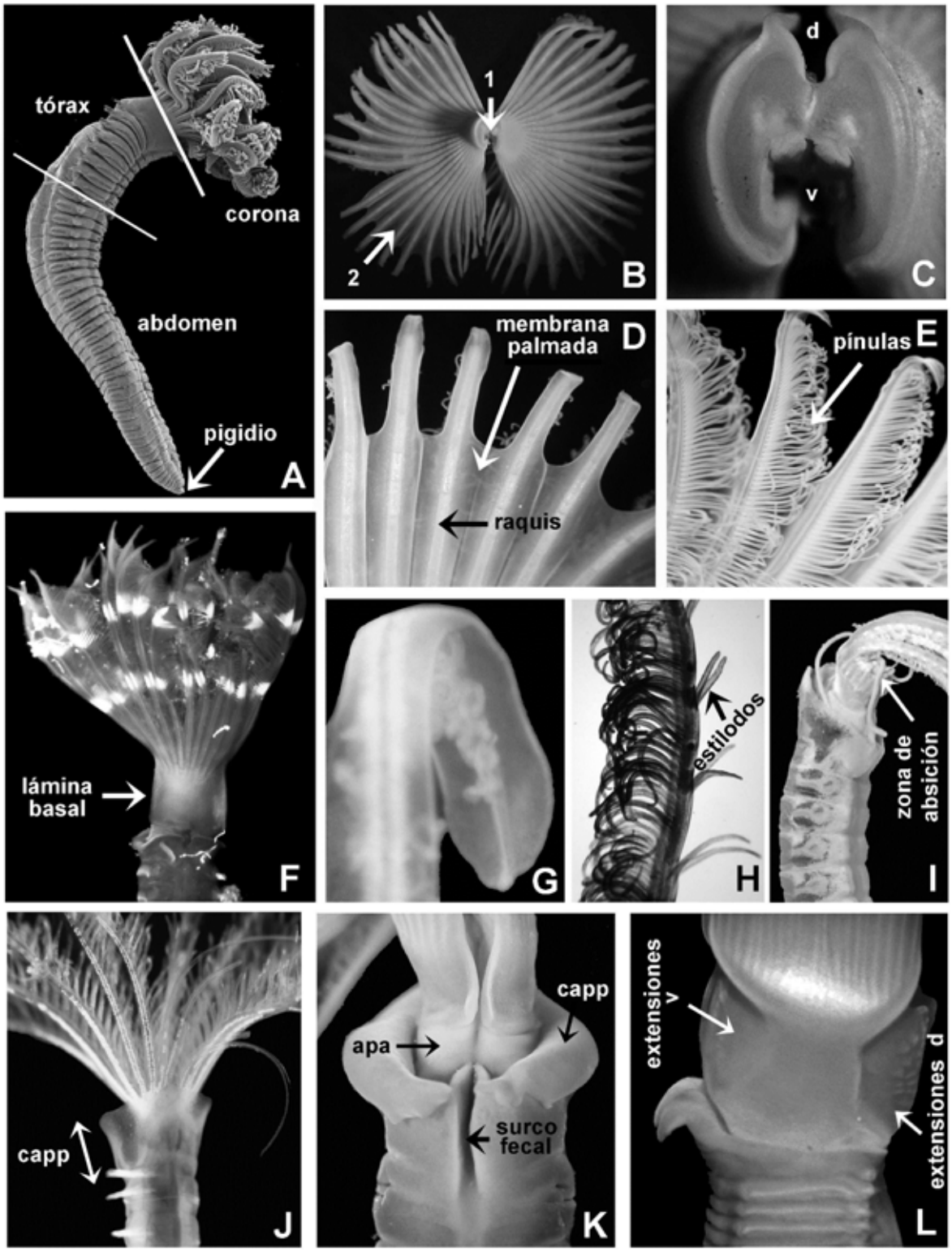


Figura 3. División corporal, corona y peristomio. A) Cuerpo entero, B) corona invertida, vista posterior, C) lóbulos radiolares invertidos, vista posterior, D) membrana palmada y raquis radiolar, E) pínulas, F) corona, G) extensiones radiolares, H) estilodos, I) zona de abscisión, J) corona y primeros setígeros torácicos, K) peristomio en un sabélino, L) extensiones de la lámina basal. Abreviaturas: *apa*= anillo peristomial anterior; *capp*= collar del anillo peristomial posterior; *d*= *dorsal; v*= ventral; *1*= lóbulos radiolares; *2*= radiolos. Fotos F: Humberto Bahena, J: Leslie Harris.

La base de la corona radiolar o lámina basal (Fig. 5B–C) puede ser muy corta en algunos géneros, mientras que en otros resulta ser larga (*e.g.* *Anamobaea*, *Hypsicomus* y *Notaulax* (Fig. 3F). La base de la corona puede tener extensiones dorsales como en *Pseudopotamilla* (Fig. 5E) y *Notaulax* (Fig. 5D), o extensiones dorsales y ventrales como en *Anamobaea* (Figs. 1B, 3L, 5F, 13P), que se denominan extensiones basales dorsales y ventrales, respectivamente.

A lo largo del margen de la base de la corona se proyectan, en forma de "C" o en espiral (como en algunos *Sabellastarte* y *Eudistylia*), unos tentáculos llamados radiolos (Fig. 5A–C), cuyo número es altamente variable: desde sólo dos radiolos en *Terebrasabella* (Fig. 2C), o tres pares en *Caobangia* (Fig. 2D), *Euchonoides*, algunas especies de *Euchone* y Fabriciinae (Figs. 2A, 10C–D), hasta cientos de ellos en *Sabellastarte*. El margen externo o raquis de los radiolos (Fig. 3D), puede ser plano o curvo (*e.g.* *Sabella*, *Schizobranchia*). En *Acromegalomma*, el par más dorsal de radiolos es notablemente más largo y grueso que el resto (Fig. 4L). En contraste, en *Aracia*, el par de radiolos más dorsal es más corto que el resto, sus pínulas son el doble de largas que las de otros radiolos y esta modificación le permite incubar sacos de embriones (Fig. 11M). En general, cada radiolo contiene pínulas en cada uno de sus márgenes laterales (derecho-izquierdo) (Figs. 3A, 5A, K–L). Las pínulas tienen dos tipos de arreglo: "plumero" (Fig. 5G) y "copo de nieve" (Fig. 5H). En el primer arreglo, las pínulas de cada margen se originan al mismo nivel; es decir, en pares y es el tipo más común en Sabellinae (Fig. 5M). El segundo arreglo es común en *Euchonoides* y algunos *Euchone* y está presente en todos los fabrícinos; en este arreglo las pínulas a cada margen del raquis están alternadas (Fig. 5A). En general, las pínulas pueden tener la misma longitud a lo largo del radiolo, o ser más largas en la parte media del radiolo, o en el último tercio del radiolo.

En algunos géneros, los radiolos pueden estar unidos por una membrana basal (membrana palmada) que es transparente (Fig. 3D), delgada y muy frágil (Fig. 5C, I–J). En algunos géneros la membrana está bien desarrollada y puede extenderse hasta tres cuartas partes de la corona (Fig. 3D), lo que le da la apariencia de cono (*e.g.* *Amphicorina*, *Euchone*, *Notaulax*, *Myxicola*), mientras que en otros es muy corta y suele romperse con facilidad (*e.g.* *Perkinsiana* y *Potamilla*). Los radiolos pueden tener extensiones radiolares que pueden ser: 1) extensiones laterales del epitelio, transparentes y frágiles, anchas o delgadas, continuas como en *Paradialychone* (Figs. 3G, 5J, 6J, 12A, 14P, W), o discontinuas en algunos *Notaulax* y *Bispira*; o 2) extensiones sostenidas por un esqueleto cartilaginoso (algunas especies de *Bispira*). *Branchiomma*, por su parte, se caracteriza por tener radiolos con estilodos, que son proyecciones del epitelio (Figs. 3H, 5K, 13R–W). Los estilodos se distribuyen en pares, pueden ser cilíndricos o aplanados (Fig. 5K), simétricos o asimétricos (Fig. 13S), digitiformes (Fig. 13R), filiformes (Fig. 13W), foliosos (Fig. 13S), o en forma de lengua (Fig. 13T). Por otra parte, *Pseudobranchiomma* presenta extensiones radiolares, que son proyecciones poco conspicuas del epitelio (Fig. 5L), también distribuidos en pares, y pueden tener formas serradas o escalonadas (Fig. 12M).

En la mayoría de los sabélidos la punta de los radiolos es entera (Figs. 2A, 5L), pero en *Schizobranchia* es bifurcada (Fig. 5O), al igual que en los adultos de *Eudistylia*, aunque un estudio reciente demuestra que las bifurcaciones suelen estar asociadas a eventos de regeneración (Brown & Emlet 2020), lo que explica por qué algunos ejemplares cuentan con radiolos bifurcados mientras que otros no. La forma y longitud de las puntas radiolares es muy variable, inclusive entre especies del mismo género. En *Claviramus* las puntas son foliáceas o acorazonadas (Fig. 2B) pero a menudo se encuentran enrolladas (Fig. 5M–N); en otros géneros, las puntas radiolares son filiformes y pueden ser tan largas como la corona, tal como ocurre en algunas especies de *Euchone* y *Amphicorina*. *Fabrisabella* y *Jasmineira* tienen una zona con puntos de ruptura especializados en los radiolos dorsales, cerca de la base de la corona radiolar, que se denomina zona de autotomía, de abscisión o de autoamputación (Figs. 3I, 12D–E) y funciona para la pérdida deliberada de apéndices en esos puntos de ruptura. Por ello, es común encontrar numerosos ejemplares en muestras de sedimentos cuyas coronas tienen un corte perfecto en los radiolos dorsales, cerca de la base de la corona (Fig. 12D–E); cuando esto sucede es muy factible que los ejemplares correspondan a *Jasmineira*.

En Sabellidae hay fotoreceptores, ocelos y

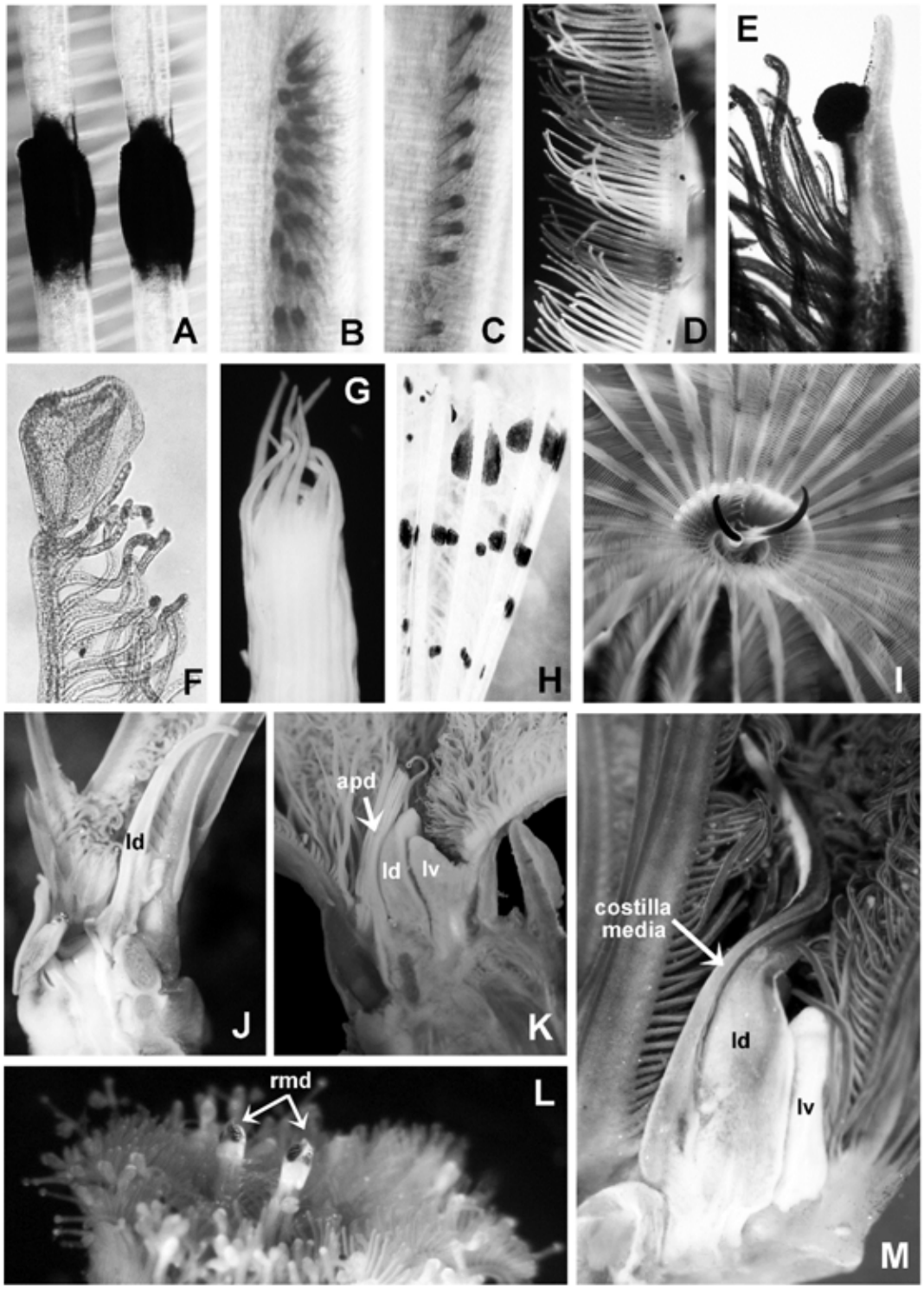


Figura 4. Ojos y estructuras internas de la corona radiolar. A) ojos compuestos pareados y pigmentación bandeada, B) ojos simples en grupo, C) ojos simples en hilera, D) ojos compuestos pareados (solo se muestra una hilera) , E) ojos compuesos subdistales, F) puntas radiolares con extensiones foliosas, G) puntas radiolares filiformes, H) pigmentación radiolar (no manchas oculares), I) labios dorsales, J–K, M) estructuras internas de la corona, L) par de radiolos más dorsal notoriamente largo y equipado con ojos compuestos subdistales. A, I) *Bispira*, B–C) *Notaulax*, D) *Branchiomma*, E, L–M) *Acromegalomma*, F) *Claviramus*, G, J–K) *Chone*, H) *Dialychone*. Abreviaciones: *apd*= apéndices pinulares dorsales; *ld*= labio dorsal; *lv*= labio ventral; *rmd*= radiolos más dorsales. Fotos A, I: Leslie Harris.

ojos simples y compuestos. Los fotoreceptores son células sensoriales sensibles a la luz y son la unidad primaria en un sistema visual. Si los fotoreceptores están asociados a células pigmentarias para generar una sensibilidad direccional, estos se llaman ocelos y pueden tener lentes que varian en forma y número. Los ojos tienen el potencial de formar imágenes verdaderas. Los ojos simples se forman de un ocelo con muchos fotoreceptores que comparten una sola copa pigmentaria, mientras que los ojos compuestos se forman de varios ocelos agrupados y localizados en una sola matriz (Bok *et al*. 2016). Los ojos en Sabellidae no son homólogos y estos han surgido varias veces en la historia evolutiva y, como ser verá párrafos más adelante, los ocelos u ojos no solo están presentes en la corona, sino también en el peristomio (ojos peristomiales) (Figs. 10F, 11G, M), en segmentos del tórax y abdomen (ojos interramales) (Fig. 7F), e incluso en el pigidio (ojos pigidiales) (Fig. 9N–O).

Algunos géneros tienen ojos compuestos en los radiolos, aunque puede darse el caso de que no todas las especies de un género los presenten. Así, en *Acromegalomma* (todas las especies), *Myxicola* (algunas especies) y en *Stylomma* (excepto en *S. juani*), los ojos compuestos son subdistales (Figs. 4E, L, 6A, E, 13G–H). En *Pseudopotamilla* los ojos casi siempre están en la mitad basal de los radiolos, excepto en el par más dorsal, que carece de ellos (Figs. 5E, 6D). En algunas especies de *Bispira* (Fig. 6C), *Branchiomma* (Figs. 5K, 6B) (todas las especies) y *Pseudobranchiomma* (todas las especies) los ojos compuestos son pareados y se distribuyen a lo largo del radiolo (Figs. 4D, 13S). Sin embargo, en *Bispira*, los ojos a menudo se localizan sobre bandas fuertemente pigmentadas lo que dificulta su examinación (Fig. 4A). Otros géneros presentan ojos simples distribuidos en hileras (Figs. 4C, 6F) o en grupo (Figs. 4B, 6G) como en *Notaulax* o *Sabellomma*. Algunas especies pueden presentar manchas oculares o fotoreceptores en los radiolos, que a menudo tienden a confundirse con la pigmentación radiolar (Fig. 4H).

Dentro de la corona, en su base, se encuentran los labios dorsales y labios ventrales (Figs. 4H–K, M, 6H–I). Fabriciinae carece de labios ventrales aunque hay unos procesos reminiscentes parecidos a los labios ventrales (Fig. 10I), mientras que Sabellinae presenta ambos apéndices: labios dorsales y ventrales, excepto *Amphiglena*, *Euchonoides*, *Terebrasabella* y *Caobangia* que carecen de labios ventrales. La forma y extensión de los labios dorsales varían enormemente, éstos pueden ser redondeados o pequeños, en forma de lóbulo, o triangulares, largos y erectos (Figs. 4H–K, M, 6H–I). Los labios dorsales en Sabellinae pueden presentar un eje medio, referido frecuentemente como costilla media o apéndice radiolar dorsal (Figs. 4M, 6I), que corre a su largo y su función es de soporte. Cuando el eje está presente, el labio dorsal forma una lamela lateral a cada lado del eje, cuya forma y longitud es variable entre los géneros.

Algunas especies pueden contar con apéndices pinulares dorsales que son pínulas modificadas (Figs. 4K, 6I) y / o apéndices radiolares ventrales, que son radiolos sin pínulas (Fig. 6L). Su número y longitud dependen de la talla del organismo, por lo que no se considera de importancia taxonómica, pero su presencia o ausencia sí. Los Fabriciinae pueden tener apéndices filamentosos ventrales, vascularizados (Fig. 10G, I–I') o no vascularizados como en *Pseudofabricia* (Fig. 10H–H'), ramificados como en *Augeneriella* (Fig. 10I–I') o no ramificados como en *Pseudofabriciola* (Fig. 10G) o *Pseudoaugeneriella*, y corazones radiolares ubicados en la base de la corona (Figs. 10G–H, J, 11A, K–L).

Los fabrícinos carecen de esqueleto radiolar (células cartilaginosas de soporte) y en sabélinos el esqueleto radiolar y pinular está formado por un número variable de células en sección transversal (Fig. 5A), pero en *Terebrasabella* y en *Euchonoides* el esqueleto parece estar reducido: la base de los radiolos tiene dos células en paralelo en sección transversal y luego sólo una hilera simple.

Bansella tiene espermatecas pigmentadas claramente visibles en los lóbulos radiolares. Los lóbulos radiolares adyacentes al margen ventral de los labios dorsales son muy anchos en *Raficiba*, se extienden hacia el ventrum de la corona, lo cual es un fenómeno raro en Fabriciinae (Fig. 11A).

Peristomio

El peristomio de los sabélidos tiene dos anillos, uno anterior y otro posterior, llamados anillo peristomial anterior y anillo peristomial posterior. Las diferencias del peristomio en Fabriciinae y en Sabellinae se esquematizan en la Fig. 6M–N y se describen a continuación:

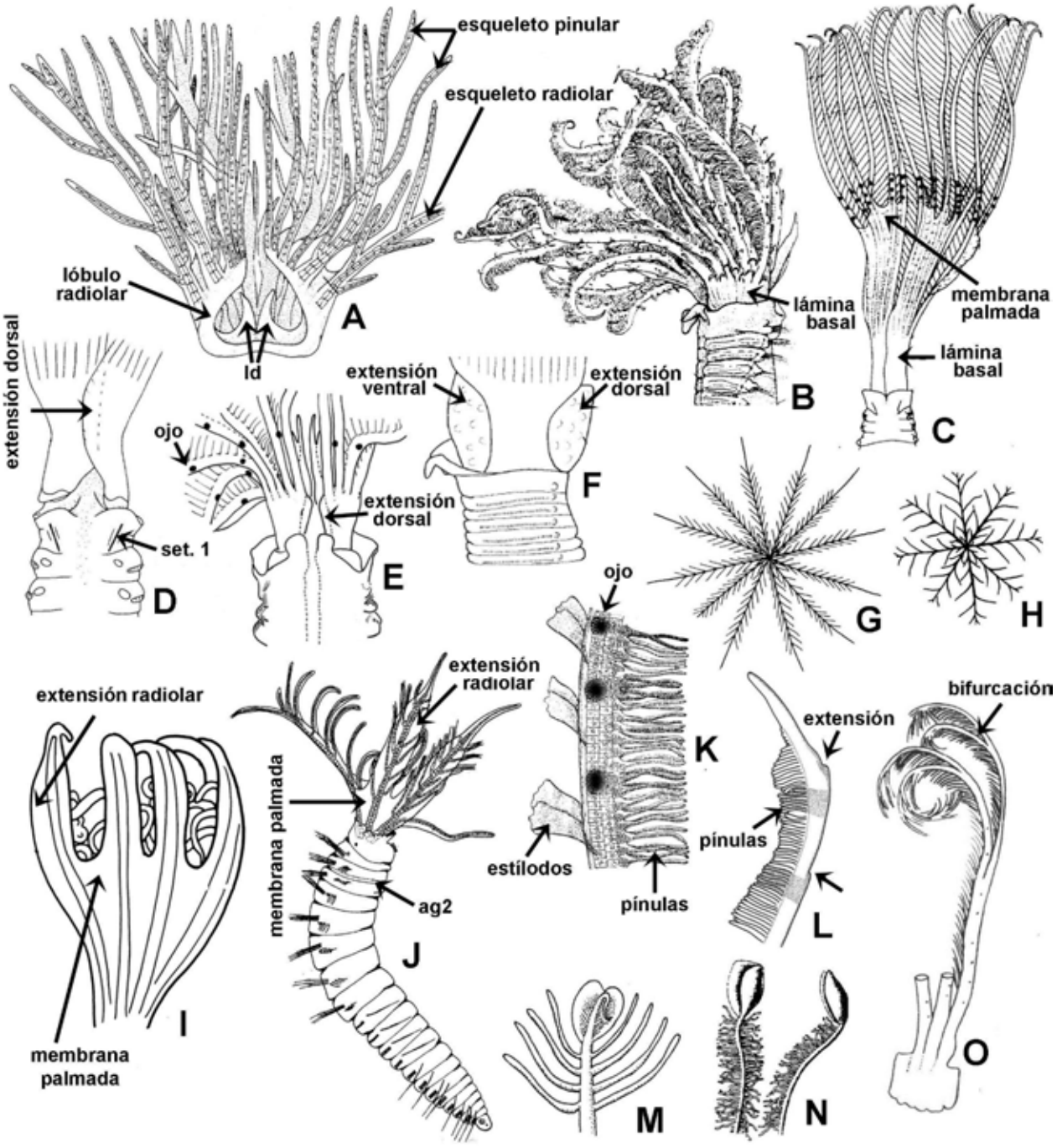


Figura 5. Estructuras de la corona. A) Lóbulos radiolares fusionados dorsalmente, B–C, I) coronas, D–F) extensiones de la base de la corona, G) patrón tipo plumero, H) patrón tipo copo de nieve, J) cuerpo entero, K-L, O) radiolos, M–N) puntas radiolares foliosas. Abreviaturas: ag2: anillo glandular en el setígero 2; lb: labio dorsal; set 1: setígero 1. Modificados de: A) *Euchone*: Cochrane (2002), B) *Branchiomma*: Rouse (2000), C) *Notaulax paucoculata*: Perkins (1984), D) *Notaulax californica*: Perkins (1984), E) *Pseudopotamilla*: Knight-Jones *et al*. (2017), F) *Anamobaea orstedi*: Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), G–H) Cochrane (2002), I) *Notaulax bahamensis*: Perkins (1984), J) *Amphicorina anneae*: Rouse (1994), K) *Branchiomma*: Rioja (1923), L) *Pseudobranchiomma emersoni*: Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), M) *Claviramus*: Cochrane (2002), N) *Claviramus*: Grube (1863), O) *Schizobranchia*: Hartman (1969).

En Fabriciinae, el margen anterior del anillo peristomial anterior es muy variable, pudiendo ser: 1) un collar membranoso o, mejor dicho, collar del anillo peristomial anterior, que es una extensión del anillo anterior del peristomio (*e.g. Fabriciola*, *Manayunkia*, *Pseudofabriciola*) (Fig. 10D–F); 2) un lóbulo ventral ancho y triangular (*e.g. Augeneriella*, *Fabricia*, *Novafabricia*) (Figs. 10C, H', K, 11E), o 3) un lóbulo pequeño (*e.g. Fabricinuda*, *Brifacia*) (Fig. 11D). El anillo peristomial posterior es visible (Figs. 6M, 10D, H', K, 11G, M–N), pudiendo ser muy corto o tan largo como el anillo peristomial anterior. Sin embargo, la subfamilia no presenta el collar del anillo peristomial posterior como ocurre en Sabellinae (Fig. 6M).

En la mayoría de los géneros de Sabellinae no es evidente la división del peristomio en dos anillos, debido a que la anulación que divide el anillo peristomial anterior del anillo peristomial posterior, generalmente es interna, por lo que no es visible, o es parcialmente visible (Fig. 6N) (Fitzhugh, 1989). En cambio, en *Desdemona*, *Amphiglena* y algunas especies de *Amphicorina*, ambos anillos son claramente visibles (Fig. 12A). El anillo peristomial anterior casi siempre se encuentra cubierto, ya sea total (Fig. 6O) o parcialmente (Fig. 6J–K) por una extensión del anillo peristomial posterior que indistintamente se le ha llamado collar, aunque es más adecuado referirse a ella como collar del anillo peristomial posterior (Fig. 3K). En algunas especies, el collar del anillo peristomial posterior es semi-transparente en ejemplares vivos, lo que permite visualizar el anillo peristomial anterior a través del epitelio (Fig. 3J); pero en ejemplares fijados tal división no es clara.

En los sabélinos el margen anterior del anillo peristomial anterior puede ser: 1) un lóbulo ventral ancho y redondeado (*Desdemona*) (Fig. 6L); 2) un lóbulo ventral ancho, triangular, entero (Fig. 6J), bífido (Figs. 6K, 14C), o trífido (*e.g. Amphicorina*, *Chone*, *Sabella*) que puede, o no, estar expuesto sobre el margen anterior del collar del anillo peristomial posterior; 3) un borde somero o superficial (*Potamilla*); o 4) en algunos *Acromegalomma*, puede haber una carúncula central, justo arriba de la boca que es inervada directamente del ganglio cerebral (Fig. 13D, M). A diferencia de Fabriciinae, el collar del anillo peristomial posterior está presente en todos los sabélinos, excepto en *Caobangia*, *Desdemona* y *Amphiglena* (Fig. 12A), en los que el anillo peristomial posterior es semejante al de los fabrícinos. En los casos en que el collar del anillo peristomial posterior está presente, su longitud es variable entre los géneros y en algunos el margen anterior puede ser más alto en la parte dorsal que en la ventral, o viceversa (Fig. 12A), o de la misma altura.

En algunos géneros que presentan un collar del anillo peristomial posterior bien desarrollado, también es común la presencia de sacos dorsales o bolsillos (Fig. 6O), que son huecos entre el collar y el dorso y pueden presentar márgenes enteros o incisos. Su extensión y grado de fusión con el surco fecal es de utilidad taxonómica en especies de *Acromegalomma*.

En Sabellinae, el margen anterior del collar del anillo peristomial posterior es casi siempre liso, salvo en algunas especies por ejemplo de *Amphicorina*, que puede ser crenulado (Fig. 5J).

Laonome y algunas especies de *Amphicorina*, presentan parches ciliados en la parte ventral del anillo peristomial posterior (Fig. 12B). Su forma y extensión es variable y aunque tal carácter no se ha considerado para fines taxonómicos, su inclusión en estudios filogenéticos podría dar una mejor resolución de los géneros e inclusive podría ayudar a distinguir entre especies del mismo género. Para observar tal estructura con microscopía de luz, es necesario teñir los ejemplares con verde de metilo. El área que ocupa la banda ciliada se tiñe menos que el resto del epitelio.

Hypsicomus presenta dos pares de lamelas accesorias en forma de orejas en el anillo peristomial anterior (Fig. 9C). Algunos Sabellinae presentan ojos en el anillo peristomial anterior –ojos peristomiales– (Fig. 11M). Todos los Fabriciinae presentan ojos peristomiales que pueden ser negros o rojos, aún en ejemplares preservados (Figs. 10F, 11G–H), y por tanto han sido empleados en las claves taxonómicas. Así, por ejemplo, *Rubifabriciola* presenta ojos peristomiales rojos (como los ojos pigidiales) aún después de fijados.

Algunos géneros presentan otolitos en el anillo peristomial anterior, como en *Chone* y *Panoumethus* (Fig. 9D). Su función es desconocida pero podrían ayudar en el balance y movimiento

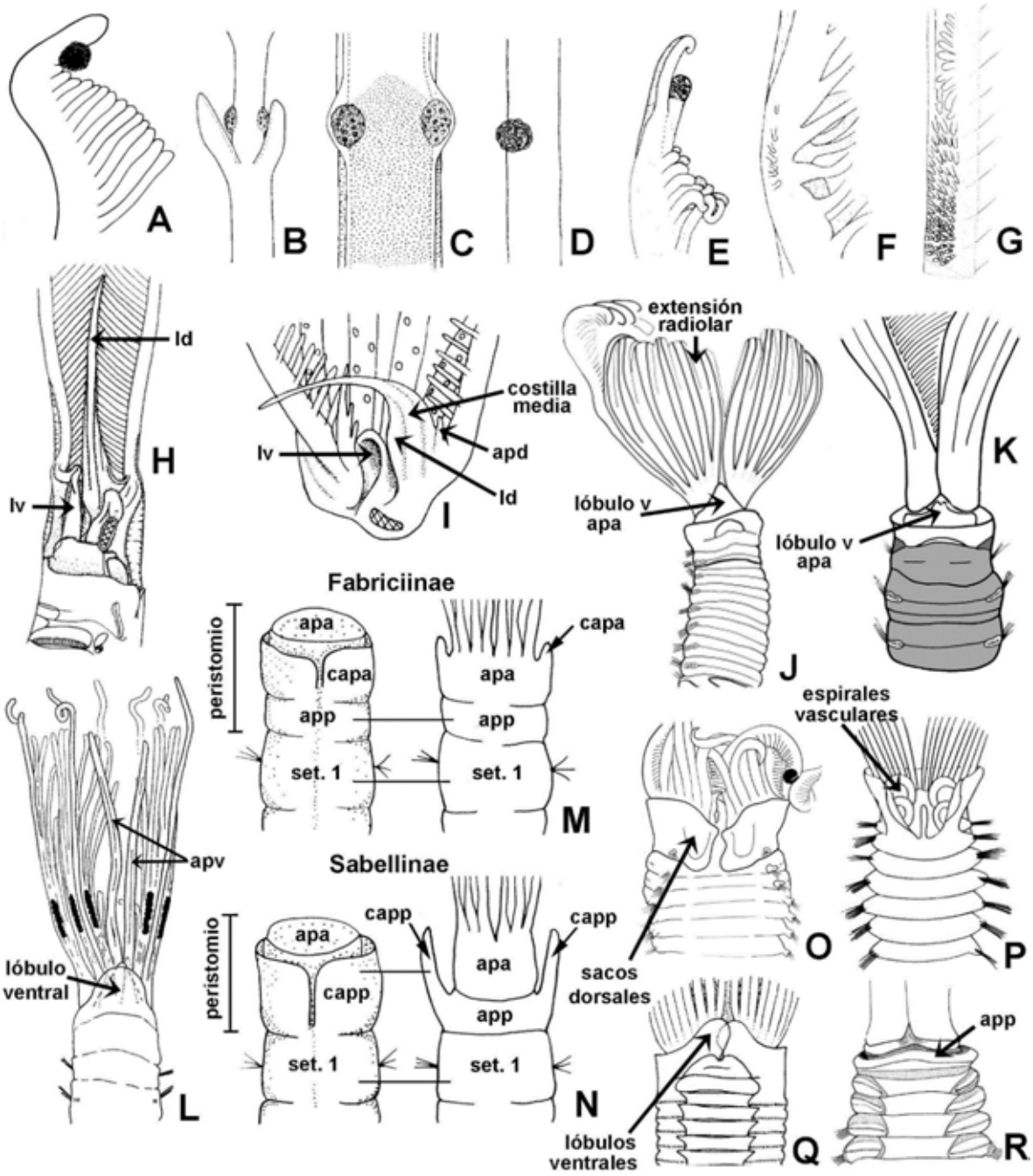


Figura 6. Estructuras de la corona y peristomio. A) Ojo subdistal, B–C) ojos pareados, D) ojo impar, E) ojo distal pedunculado, F) ojos en hilera, G) ojos en grupo, H–I) labios dorsales y ventrales en Sabellinae, J–K) lóbulo ventral expuesto, entero y bifurcado, respectivamente, L) lóbulo ventral del anillo peristomial anterior, M) división del peristomio en Fabriciinae, N) división del peristomio en Sabellinae, O) sacos dorsales del collar, P) espirales vasculares, Q) margen ventral del collar inciso, R) margen ventral del collar entero. Abreviaturas: apa: anillo peristomial anterior, apd: apéndice pinular dorsal, app: anillo peristomial posterior, apv: apéndices pinulares ventrales, capa: collar del anillo peristomial anterior, capp: collar del anillo peristomial posterior, ld: labio dorsal, lv: labio ventral, set. 1: setígero 1, v: ventral. Modificados de: A, O) Tovar-Hernández & Carrera-Parra (2011), B–D) Knight-Jones & Ergen (1991), E) Knight-Jones & Perkins (1998), F–H, R) Perkins (1984), I) Knight-Jones (1983), J) Tovar-Hernández (2005), K) *Dialychone*: Tovar-Hernández *et al.* (2007), L) Banse (1957), M–N) Cochrane (2002), P) Hartman (1969), Q) Knight-Jones (1983), R) Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006).

de los gusanos, *Fabrisabella* y *Euchone* presentan espirales vasculares dorsales en el anillo peristomial anterior (Figs. 6P, 14I–J), cuya función es aún desconocida, pero podrían ser estatocistos verdaderos. Varios géneros de Sabellinae tienen un cojinete ventral en el collar del anillo peristomial posterior, comúnmente llamado cojinete ventral del collar (Figs. 2E, 6Q), cuya forma y grado de desarrollo son de utilidad en sistemática. Algunos sabélinos presentan sacos ventrales o "sacos de arena" como *Anamobaea*, *Bispira*, *Branchiomma*, *Sabella*, *Sabellastarte* y *Stylomma* (Fig. 9B), que pueden estar expuestos o no, fuera de la corona.

En Sabellinae, el anillo peristomial posterior porta al setígero 1 (setígero del collar). Este setígero puede formar un círculo compacto del que emergen las setas como en *Hypsicomus* (Fig. 9E), o puede formar un setígero largo y alineado, como en *Panousea* y *Notaulax* (Fig. 9F). En *Notaulax*, este setígero también puede ser en forma de C, C-invertida, J, o diagonal, pero siempre largo. En todos los Sabellidae el setígero 1 sólo presenta notosetas limbadas (Fig. 8U) y carece de uncinos.

Tórax

El tórax tiene un número variable de segmentos, regularmente ocho, pero algunos géneros presentan cuatro como en *Pseudobranchiomma*, 12 en *Amphiglena*, más de 20 en *Perkinsiana*, o hasta 74 en *Anamobaea*. No obstante, el número de segmentos puede ser variable en una misma especie y algunas veces está asociado a fenómenos de regeneración, por lo que actualmente no se considera un carácter taxonómico. En *Euchonoides* es notoria la presencia del tercer segmento torácico alargado (Fig. 14J).

En Sabellinae y Fabriciinae, desde el setígero 2 y segmentos siguientes cuentan con setas (Fig. 7I) y uncinos (Fig. 7H), mismos que el gusano utiliza como apoyo para retraerse en el interior del tubo, fijando los uncinos a la pared interior del tubo. Las setas se localizan en el notópodo, mientras que los uncinos en el neurópodo, estos últimos se agrupan como tori (torus en singular) (Figs. 2F, 7F, 8A–B).

Las notosetas torácicas forman generalmente dos grupos: superior e inferior (Figs. 7I, 8A–B). En Fabriciinae las setas inferiores de todos los setígeros son largas, limbadas pero con el limbo muy delgado (Fig. 10L), o reemplazadas en algunos setígeros por setas seudo-espatuladas (Figs. 8O–O', 10M) o limbadas con el limbo ancho (Fig. 8U'). En Sabellinae, las notosetas torácicas inferiores pueden formar un grupo anterior, uno posterior o ambos (Fig. 8A). Las setas contenidas en dichos grupos pueden ser de diferente forma (bajo microscopio): limbadas, con el limbo delgado (Fig. 8U) o ancho (Fig. 8U'); tipo espina (Fig. 8Y); paleadas con o sin mucrón (extension distal tipo aguja que puede ser lisa o serrada) (Fig. 8V–V''); en forma de bayoneta (Fig. 8S); y setas acompañantes que se ubican justo delante de la hilera de uncinos (Fig. 8A). Las setas acompañantes presentan una membrana en forma de gota, ya sea simétrica o asimétrica (Fig. 8P–Q'). En *Glomerula*, las setas acompañantes son en forma de gancho (Fig. 8P–P') y en *Parasabella* la membrana de las setas acompañantes es muy fina, como aguja (Fig. 8R). En ejemplares de gran talla (+4 cm), la presencia de setas acompañantes es fácilmente detectable a simple vista en cada torus torácico, ya que forman una hilera de puntos anterior y paralela a la hilera de uncinos (Fig. 8A). Por el contrario, la membrana de las setas acompañantes es difícil de observar debido a la posición en que son montadas en el portaobjetos y también porque se rompen con facilidad. En algunos sabélidos como *Acromegalomma* o *Branchiomma*, las setas emergen de unos lóbulos cónicos que asemejan mucho a los parápodos de los poliquetos errantes, incluso presentan lóbulos pre-setales y post-setales bien desarrollados, mientras que, en la gran mayoría, las setas parecen emerger directamente del tegumento.

En Fabriciinae los uncinos torácicos son aciculares (forma de acícula), con un pecho delgado y manubrios largos, con capucha (Fig. 8C); en cambio, en los Sabellinae los uncinos del tórax están dentro de un torus. Los tori pueden ser cortos o largos, y pueden estar o no, en contacto con los cojinetes ventrales. Los uncinos en Sabellinae pueden ser aciculares sin capucha (Fig. 8L), aviculares (en forma de pato) (Fig. 8F–G, K) o palmados (Fig. 8J–J'). *Terebrasabella* presenta una combinación única de los tres tipos de uncinos en el tórax: aviculares, aciculares y palmados (Fig. 8G, J–J'', L). En *Potaspina*, los uncinos torácicos de los setígeros 5–7 son reemplazados por espinas (Fig. 8T). En ambas subfamilias, los uncinos están equipados con varias hileras de dientes sobre el diente principal (Fig. 8F–G, K–L); sin embargo, su número, tamaño, distribución y extensión sobre el

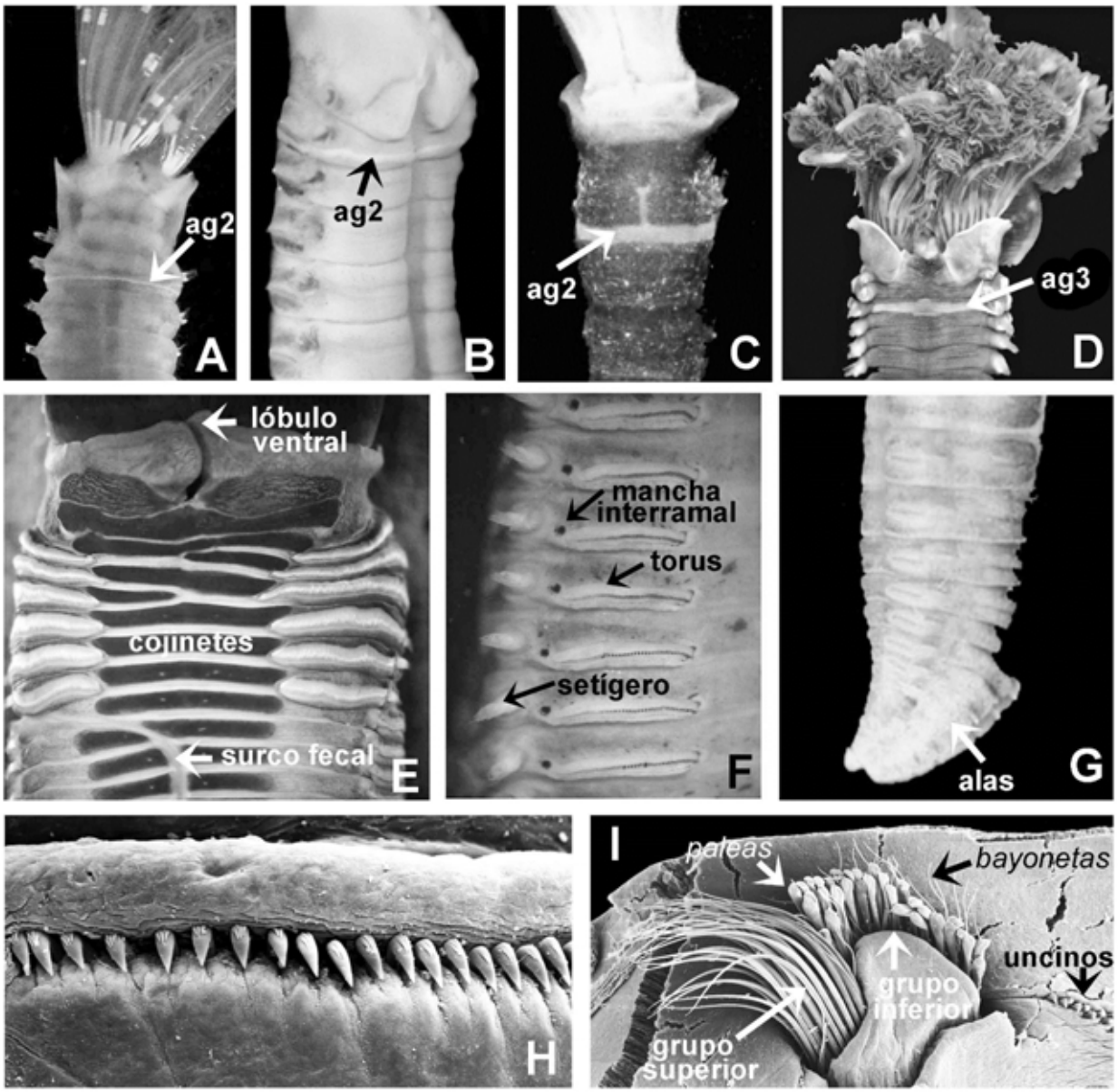


Figura 7. Estructuras del tórax, abdomen y setas. A–C) Anillo glandular en el setígero 2, D) anillo glandular en el setígero 3, E) tórax en vista ventral, F) setígeros abdominales, G) depresión pre-pigidial, H) uncinos, I) notópodo torácico. A) *Paradialychone paramollis*, B, G) *Euchone* sp., C) *Dialychone trilineata*, D) *Acromegalomma coloratum*, E–F) *Sabellastarte magnifica*, H–I) *Chone*. Abreviaciones: *ag2*= anillo glandular en el setígero 2; *ag3*= anillo glandular en el setígero 3. Foto A: Leslie Harris.

diente principal es muy variable, y se recomienda observarlos tanto en vista lateral como en vista frontal.

Algunos géneros presentan un anillo glandular en el setígero 2 (Figs. 5J, 7A–C), como *Amphicorina*, *Chone* y géneros cercanos, *Myxicola*, *Panousea*, *Potamethus* y *Panoumethus* (Fig. 9D). En algunas especies dicho anillo es muy delgado y homogéneo todo alrededor, pero en otras, particularmente en especies de los géneros *Dialychone* y *Paradialychone*, el anillo puede ser muy ancho en la parte dorsal, lateral o ventral, como en *D. veleronis* (Tovar-Hernández, 2007), que tiene una forma peculiar como lentes de sol (Fig. 9A). Algunas especies de *Acromegalomma* presentan un

anillo en el segundo o tercer segmento, como *A. coloratum* (Chamberlin, 1919) (Fig. 7D); *Parafabricia ventricingulata* Fitzhugh, 1992, presenta un anillo glandular en el setígero 5; en *Bispira paraporifera* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006, el tórax presenta un epitelio esponjoso prominente en la parte dorsal (Fig. 13Q). Algunos géneros tienen cojinetes ventrales glandulares bien desarrollados como *Acromegalomma* (Fig. 7E), *Claviramus* (Fig. 2B), *Branchiomma* (Fig. 2E), *Euchone* y *Euchoneira*, mientras que en otros, el epitelio puede ser completa o parcialmente glandular. En géneros cuyos cojinetes ventrales glandulares están presentes, el grado de desarrollo y si están divididos o no en cada segmento, pueden ser de utilidad sistemática. Los géneros *Bispira*, *Branchiomma*, *Pseudobranchiomma*, *Sabellastarte* y *Stylomma*, y algunas especies de *Acromegalomma*, presentan ojos simples entre el notópodo y el neurópodo, referidos como ojos interramales en todos los segmentos del tórax (Figs. 2E–F, 7F).

Abdomen

El abdomen, al igual que el tórax, está formado por un número variable de segmentos: desde dos segmentos en *Brandtika* hasta cuatro en otros Fabriciinae (Figs. 2A, 10C–D), o en algunos casos hasta más de 100 en Sabellinae (e.g. *Sabella*). En el abdomen, la posición de setas y uncinos se invierte con respecto al tórax, los notópodos tienen uncinos y los neurópodos setas (Fig. 2F, 8A–B). En Fabriciinae las setas son limbadas, con el limbo delgado y muy alargadas (Fig. 10L), mientras que los uncinos son generalmente en forma de raspadores de hielo (Fig. 10D). En Sabellinae los fascículos neurosetales se presentan en un grupo anterior, en uno posterior, o ambos: los uncinos abdominales pueden ser como raspadores de hielo con pechos poco desarrollados (*Desdemona*, *Amphicorina*) (Fig. 8E, H) o con manubrios bien desarrollados (*Caobangia*), o aviculares con pechos expandidos (Fig. 4K) o reducidos (Fig. 8I) y manubrios ausentes (*Laonome*) (Fig. 8M–N) o presentes (Fig. 8K). En *Myxicola*, los tori abdominales forman cinturones completos alrededor del cuerpo (Fig. 12C). En *Sabellonga*, los uncinos abdominales de los últimos cinco setígeros son reemplazados por espinas aciculares falcadas (Fig. 8T).

Echinofabricia presenta espículas epidérmicas que están presentes en todo el cuerpo, pero son más notorias en el abdomen. Éstas son secretadas por las células epidérmicas del fabrícino, su papel no es claro aún, pero podrían ser de defensa (Huang *et al*. 2011).

Bispira, *Branchiomma*, *Pseudobranchiomma*, *Sabella*, *Sabellastarte* y *Stylomma*, y algunas especies de *Acromegalomma* y *Parasabella* presentan ojos simples interramales entre el notópodo y el neurópodo en todos los segmentos del abdomen (Figs. 2A–B, 8B), cuyo tamaño decrece paulatinamente hacia la región posterior.

Algunos miembros de *Dialychone* y *Euchone* tienen anillos glandulares en los segmentos del abdomen anterior, similares a los presentes en el segundo segmento torácico (Fig. 9A). En *Euchonoides* hay un cinturón grueso y oblicuo en el tercer setígero abdominal, muy parecido al clitelo de las lombrices de tierra (Fig. 14J).

La región posterior en algunos sabélidos (*e.g*. *Euchone*, *Euchonoides*, *Dialychone*, *Laonome* y *Paradialychone*) sufre una depresión pre-pigidial dorsoventral, tradicionalmente referida como depresión anal, misma que puede ser simple (Fig. 9I) o tener alas laterales (Figs. 7G, 9J, 14F). El número de segmentos que forma esta depresión pre-pigidial ha sido de utilidad para reconocer especies. Algunas especies presentan una banda glandular longitudinal en la región posterior del abdomen. En ejemplares preservados la banda es desapercibida; sin embargo, con tinción con verde de metilo, la banda se percibe blancuzca. En la gran mayoría de los sabélinos, las setas de la región posterior son hasta dos veces más largas que las del abdomen anterior y se encuentran dirigidas anteriormente.

Pigidio y apertura anal

El pigidio es terminal y porta el ano, por lo general forma un lóbulo semi-esférico o triangular (Fig. 9A, I–O), aunque en algunas especies éste puede ser bilobulado, tetra-lobulado (Fig. 9M), presentar papilas anales (Fig. 9K), un cirro anal (Fig. 9L) y/u ojos (Fig. 9N–O). En *Caobangia*, la apertura anal es inicial o anterior; es decir, desemboca dorsalmente en la región anterior del tórax (Fig. 2D); este es un género perforador de moluscos de agua dulce, por lo que posiblemente esta modificación es una adaptación a su estilo de vida como simbionte.

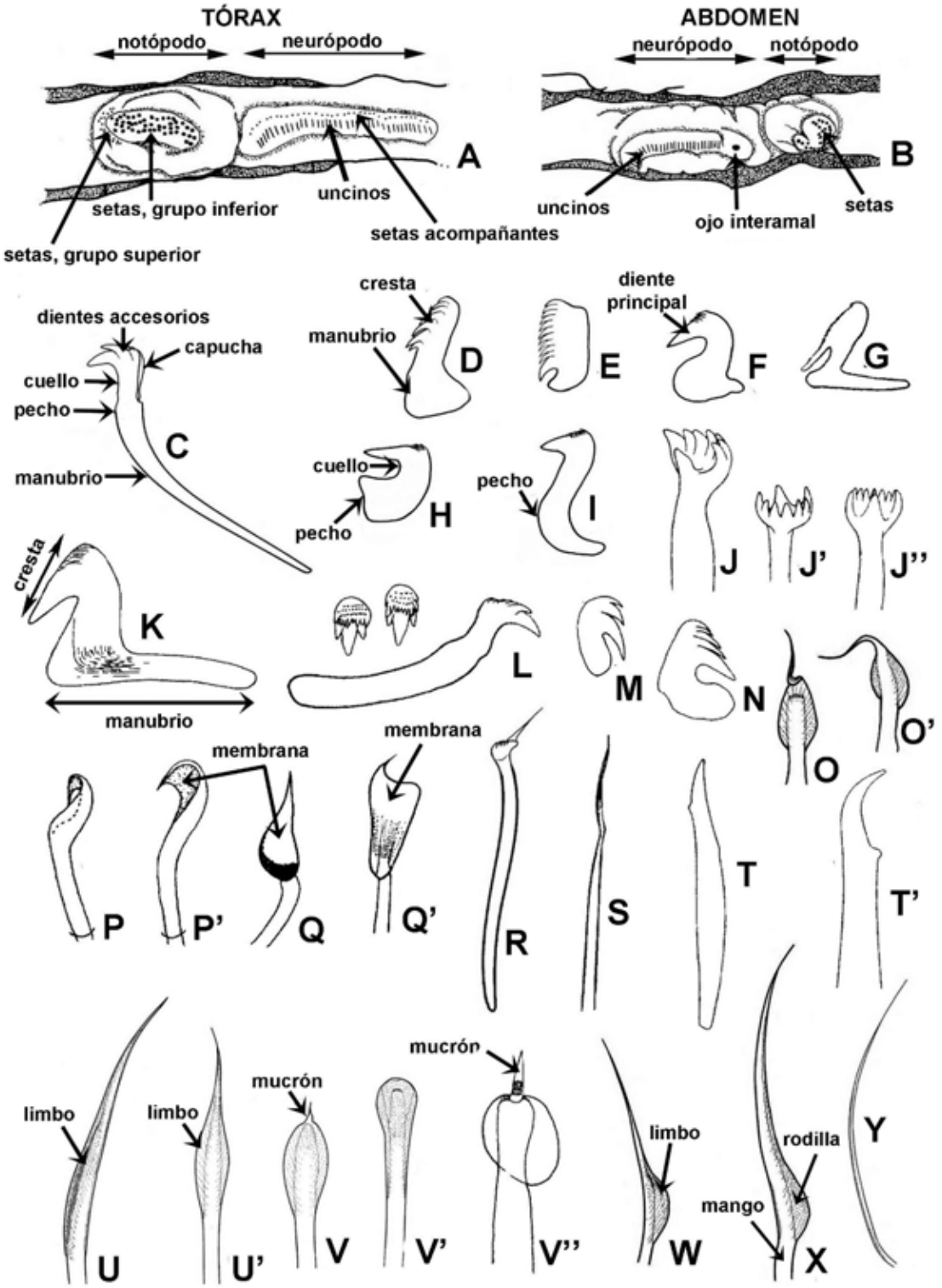


Figura 8. Distribución y diversidad de setas y uncinos. A) Distribución de las setas en el tórax, B) distribución de las setas en el abdomen, C, L) uncinos aciculares, D–E) uncinos raspadores de hielo, F–I, K, M–N) uncinos aviculares, J) uncinos palmados, O–O') seudo-espátulas, P–R) setas acompañantes, S) bayoneta, T–T') espinas, U–U', W–X) setas limbadas, V–V'') setas paleadas, Y) seta tipo aguja. Modificados de: A–F, H–I, K, O–S, U–Y: Fitzhugh (1989), G, L: *Terebrasabella*: Fitzhugh & Rouse (1999), J–J'': *Caobangia*: Jones (1974), M–N: Fitzhugh (2002), P–P': *Glomerula*: Perkins (1991), T–T': *Potaspina* y *Sabellonga*: Hartman (1969).

Claves de identificación

La clave contiene todos los géneros de Sabellidae y no sólo los registrados en América tropical pues se espera que permita a los usuarios llegar a una aproximación más precisa. En aquellos casos en los que algún género esté representado por una sola especie, ésta es incorporada en la clave a los géneros, mientras que la clave para las especies en los géneros con más de una especie, se presenta en orden alfabético.

Después de cada especie se encuentra una o varias letras entre paréntesis, que indican la región o regiones en las que ha sido registrada: **B**: costa occidental de la península de Baja California, **C**: Caribe (mar Caribe hasta el norte de Brasil), G: golfo de México (incluye la costa de Alabama, Mississippi, Louisiana, Texas y el territorio mexicano hasta Puerto Progreso Yucatán), P: Pacífico oriental tropical (desde el golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular). En algunas especies se incluyen comentarios particulares que están señalados con un exponente.

Clave a subfamilias de Sabellidae

1 Lóbulos radiolares separados; gusanos usualmente pequeños (~1 mm, rara vez 1 cm); abdomen con 2–4 segmentos (Figs. 2A, 10C–D); 2–3 pares de radiolos (Fig. 2A); con corazones radiolares (Figs. 10G–H, J, 11A, K–L); radiolos sin esqueleto ..... Fabriciinae Rioja, 1923

– Lóbulos radiolares fusionados dorsalmente (Fig. 5A); gusanos de talla variable (~1 mm hasta 45 cm); segmentos abdominales numerosos (Figs. 2B, 5J, 9A) excepto *Terebrasabella* (tres segmentos, Fig. 2C); pares de radiolos numerosos (Figs. 2B, 5B–C) excepto *Terebrasabella* (dos pares, Fig. 2C), *Euchonoides* y *Caobangia* (tres pares, Fig. 2D); sin corazones radiolares; radiolos con esqueleto (células cartilaginosas en una, dos, o más hileras) (Fig. 5A) ..... Sabellinae Latreille, 1825

Clave a géneros de Fabriciinae de América tropical[1]
(modificada de Fitzhugh 1998 y 2001)

1 Corona radiolar con dos pares de radiolos **2**
– Corona radiolar con tres pares de radiolos **3**

2(1) Tres setígeros abdominales (Fig. 10D); uncinos torácicos con dientes que disminuyen gradualmente su tamaño distalmente (Fig. 10A) ..... *Manayunkia* Leidy, 1859
– Dos setígeros abdominales; uncinos torácicos con un diente más grande fuera de la línea media, y seguido por una serie de dientes pequeños hacia la parte distal (Fig. 6B) ..... *Monroika* Hartman, 1951

3(1) Collar del anillo peristomial con un lóbulo bien desarrollado y alto, márgenes laterales y dorsal más bajos (Fig. 10C) **4**
– Collar del anillo peristomial anterior con una membrana homogénea, de la misma altura todo alrededor (Fig. 10D–F) **14**

4(3) Con apéndices filamentosos ventrales (Fig. 10G) **5**
– Sin apéndices filamentosos ventrales **9**

5(4) Apéndices filamentosos ventrales no vascularizados (Fig. 10H–H') ..... *Pseudofabricia* Cantone, 1972
– Apéndices filamentosos ventrales vascularizados (Fig. 10G, I) **6**

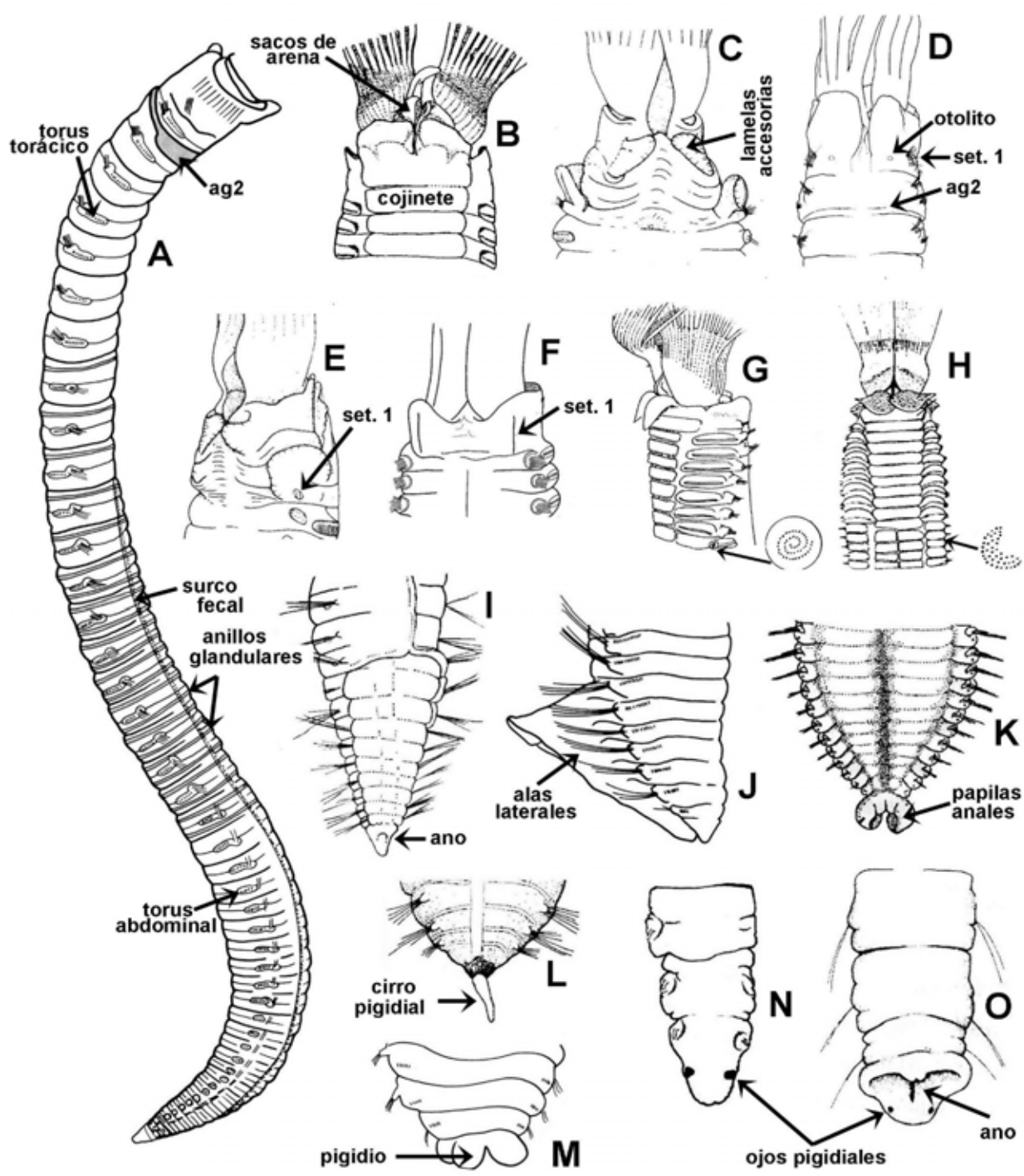


Figura 9. Estructuras corporales. A) Anillo glandular en el setígero 2 y anillos glandulares en el abdomen, B) sacos ventrales (sacos de arena), C) lamelas accesorias, D) otolito, E–F) forma del setígero 1, G) distribución de setas en espiral, H) distribución de setas en forma de "C", I) depresión pre-pigidial simple, J) depresión pigidial con alas laterales, K) papilas anales, L) cirro pigidial, M) pigidio tetra-lobulado, N–O) ojos pigidiales. Abreviaturas: ag2: anillo glandular en el setígero 2, set. 1: setígero 1. Modificados de: A) *Dialychone*: Tovar-Hernández (2007), B) *Bispira*: Knight-Jones & Perkins (1998), C, E) *Hypsicomus*: Perkins (1984), D) *Panoumethus*: Fitzhugh (2002), F) *Notaulax midoculi*: Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), G–H) *Sabella* y *Bispira*: Knight-Jones & Perkins (1998), I) *Euchone*: Hartman (1969), J) *Euchone*: Banse (1972), K) *Sabella*: Nicol (1931), L) *Chone*: Southern (1914), M) *Bispira*: Tovar-Hernández & Pineda-Vera (2008), N) *Fabricia*: Fitzhugh (1989), O) *Pseudofabriciola*: Fitzhugh *et al.* (1994).

6(5) Apéndices filamentosos ventrales ramificados (Fig. 10I–I') … *Augeneriella* Banse, 1957
…… uncinos abdominales con manubrio dos veces más largo que la región dentada (Fig. 7B); notosetas torácicas inferiores seudo-espatuladas en los setígeros 3–6 (Fig. 10M) .....
..... *A. hummelincki* Banse, 1957 (C)
– Apéndices filamentosos ventrales no ramificados (Fig. 10H–H') **7**

7(6) Ojos peristomiales y pigidiales negros en ejemplares vivos y preservados … *Pseudoaugeneriella* Fitzhugh, 1998 … collar con un lóbulo ventral cuadrangular; uncinos abdominales con manubrio 1.5 más largo que la región dentada .....
..... *P. spongicola* Giangrande, Licciano & Gambi, 2007 (C)
– Ojos peristomiales y pigidiales rojos, o ausentes **8**

8(7) Ojos peristomiales y pigidiales rojos en ejemplares vivos, ausentes en ejemplares preservados; superficie corporal con espículas notorias en casi toda su superficie … *Echinofabricia* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011 …. abdomen con cuatro segmentos; uncinos torácicos con dientes pequeños de tamaño similar .....
..... *E. goodhartzorum* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011 (C)
– Ojos peristomiales y pigidiales rojos tanto en ejemplares vivos como preservados; superficie corporal sin espículas … *Rubifabriciola* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011 … notosetas torácicas inferiores con limbos anchos en los setígeros 2–8; collar del anillo peristomial anterior con una depresión redondeada en la región proximal .....
..... *R. flammula* (Rouse, 1993) (C)

9(4) Labios dorsales bien desarrollados, triangulares y distintos del radiolo dorsal (Fig. 10J)
..... **10**
– Labios dorsales poco desarrollados, bajos, fusionados con la pínula más proximal del radiolo dorsal (Fig. 10K) … *Novafabricia* Fitzhugh, 1990 … manubrio de los uncinos abdominales dos veces más largo que la región dentada (Fig. 7B); collar indistinto dorsalmente, separado por el surco fecal ..... *N. infratorquata* (Fitzhugh, 1983) (C)

10(9) Neurosetas torácicas inferiores sólo incluyen setas con limbos delgados en todos los setígeros (Fig. 10L); espermateca pigmentada en los lóbulos radiolares .....
..... *Bansella* Fitzhugh, 2010
– Neurosetas torácicas inferiores seudo-espatuladas (Fig. 10M); sin espermateca pigmentada en los lóbulos radiolares **11**

11(10) Neurosetas torácicas inferiores seudo-espatuladas en los setígeros 3–7; lóbulos radiolares adyacentes al margen ventral de los labios dorsales delgados, no se extienden hacia la zona ventral de la corona (Fig. 10J) **12**
– Neurosetas torácicas inferiores seudo-espatuladas en los setígeros 2–8; lóbulos radiolares adyacentes al margen ventral de los labios dorsales muy anchos, se extienden hacia la zona ventral de la corona (Fig. 11A, indicado con flechas) ..... *Raficiba* Fitzhugh, 2001

12(11) Uncinos abdominales con manubrios por lo menos dos veces más largos que la región dentada (Fig. 11B) ..... *Fabricia* Blainville, 1828
– Uncinos abdominales con manubrios de la misma longitud que la región dentada (Fig. 11C) **13**

13(12) Lóbulo ventral del collar del anillo peristomial anterior bajo y triangular (Fig. 11D) ..
..... *Brifacia* Fitzhugh, 1998
– Lóbulo ventral del collar del anillo peristomial anterior redondeado, tan ancho como largo (Fig. 11E) ..... *Parafabricia* Fitzhugh, 1992

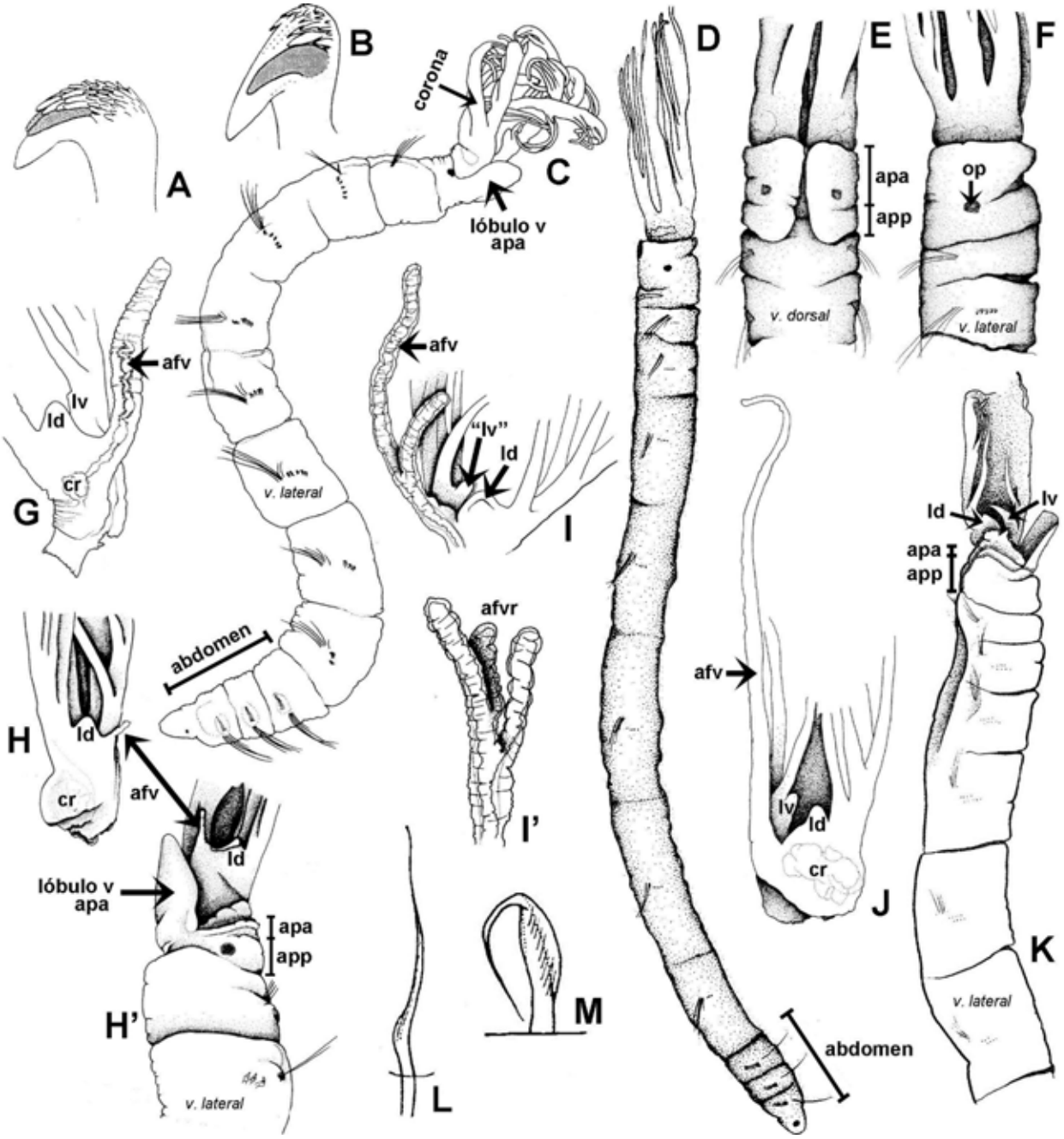


Figura 10. Características morfológicas de Fabriciinae. A–B) Dentición uncinos torácicos, C–D) cuerpos enteros, E–F) collar membranoso, G) apéndice filamentoso ventral vascularizado, H–H') apéndice filamentoso ventral no vascularizado, I–I') apéndice filamentoso ventral vascularizado y ramificado, J) labios dorsal y ventral bien desarrollados, K) labio dorsal poco desarrollado. Abreviaturas: afv: apéndice filamentoso ventral, afvr: apéndice filamentoso ventral ramificado, apa: anillo peristomial anterior, app: anillo peristomial posterior, cr: corazón radiolar, ld: labio dorsal, lv: labio ventral, op: ojo peristomial, v: ventral. Modificados de: A) *Manayunkia*: Fitzhugh (1998), B) *Monroika*: Fitzhugh (1998), C) *Raficiba*: Fitzhugh (2001), D–F, J) *Fabriciola*: Fitzhugh (1999), G) *Pseudofabriciola*: Fitzhugh (2002), H–H') *Pseudofabricia*: Fitzhugh (1995), I–I') *Augeneriella hummelincki*: Fitzhugh (1990), K) *Novafabricia*: Fitzhugh (1993), L) *Bansella*: Fitzhugh (2010), M) *Novafabricia*: Fitzhugh (1998).

14(3) Collar del anillo peristomial anterior con lóbulos cónicos alargados a cada lado de la línea medio-dorsal (Fig. 11F, J); neurosetas torácicas inferiores seudo-espatuladas en los setígeros 3–8 ..... *Fabricinuda* Fitzhugh, 1990
– Collar del anillo peristomial anterior sin lóbulos cónicos alargados a cada lado de la línea medio-dorsal **15**

15(14) Collar del anillo peristomial anterior incompleto medio-dorsalmente (Fig. 10E); con apéndices filamentosos ventrales no vascularizados ..... *Fabriciola* Friedrich, 1939
– Collar del anillo peristomial anterior completo medio-dorsalmente (algunas especies con una pequeña incisión en el margen del collar (Fig. 11G) o con la superficie medio-dorsal con un surco longitudinal); apéndices filamentosos ventrales cuando están presentes son vascularizados ..... *Pseudofabriciola* Fitzhugh, 1990

Comentario

1) No incluye a *Brandtika* Jones, 1974, pues de acuerdo con Fitzhugh (2001) los ejemplares tipo se encuentran mal preservados y tanto la corona radiolar como el collar del anillo peristomial anterior no fueron descritos adecuadamente. El género tampoco fue incluido en los estudios de Fitzhugh (2010) y Huang *et al*. (2011).

Clave para las especies de Fabriciinae de América tropical

Fabricinuda Fitzhugh, 1990

1 Corona radiolar desplazada dorsalmente (Fig. 11H) **2**
– Corona radiolar no desplazada dorsalmente **3**

2(1) Con apéndices filamentosos ventrales vascularizados; con labios dorsales .... *F. rosaelenae* López & Rodríguez, 2008 (C)
– Sin apéndices filamentosos ventrales vascularizados; sin labios dorsales .... *F. trilobata* (Fitzhugh, 1983) (C)

3(1) Anillo peristomial anterior sin lóbulos digitados en la región medio-dorsal (Fig. 11I) .... *F. limnicola* (Hartman, 1951) (P, B)
– Anillo peristomial anterior con dos lóbulos digitados en la región medio-dorsal (Fig. 11J) ..... *F. pseudocollaris* Fitzhugh, 1990 (C)

Pseudofabriciola Fitzhugh, 1990

1 Con apéndice filamentoso ventral vascularizado; labios dorsales distintivos (lóbulo pronunciado entre el apéndice filamentoso ventral y la pínula basal del radiolo dorsal); margen anterior del anillo peristomial anterior ligeramente más alto ventralmente (Fig. 11G) ..... *P. quasiincisura* Fitzhugh, 1996 (C)
– Sin apéndice filamentoso ventral; labios dorsales indistintos (lóbulo poco pronunciado debajo de la pínula basal del radiolo dorsal) **2**

2(1) Anillo peristomial anterior con una estructura cónica grande, dorsal a la boca (Fig. 11M); uncinos abdominales con manubrio 2.5 veces más largo que la región dentada .... *P. sofla* Fitzhugh, 1996 (C)
– Anillo peristomial anterior sin estructura cónica (Fig. 11N); uncinos abdominales con manubrio tan largo como la región dentada ..... *P. longa* Fitzhugh, 1990 (C)

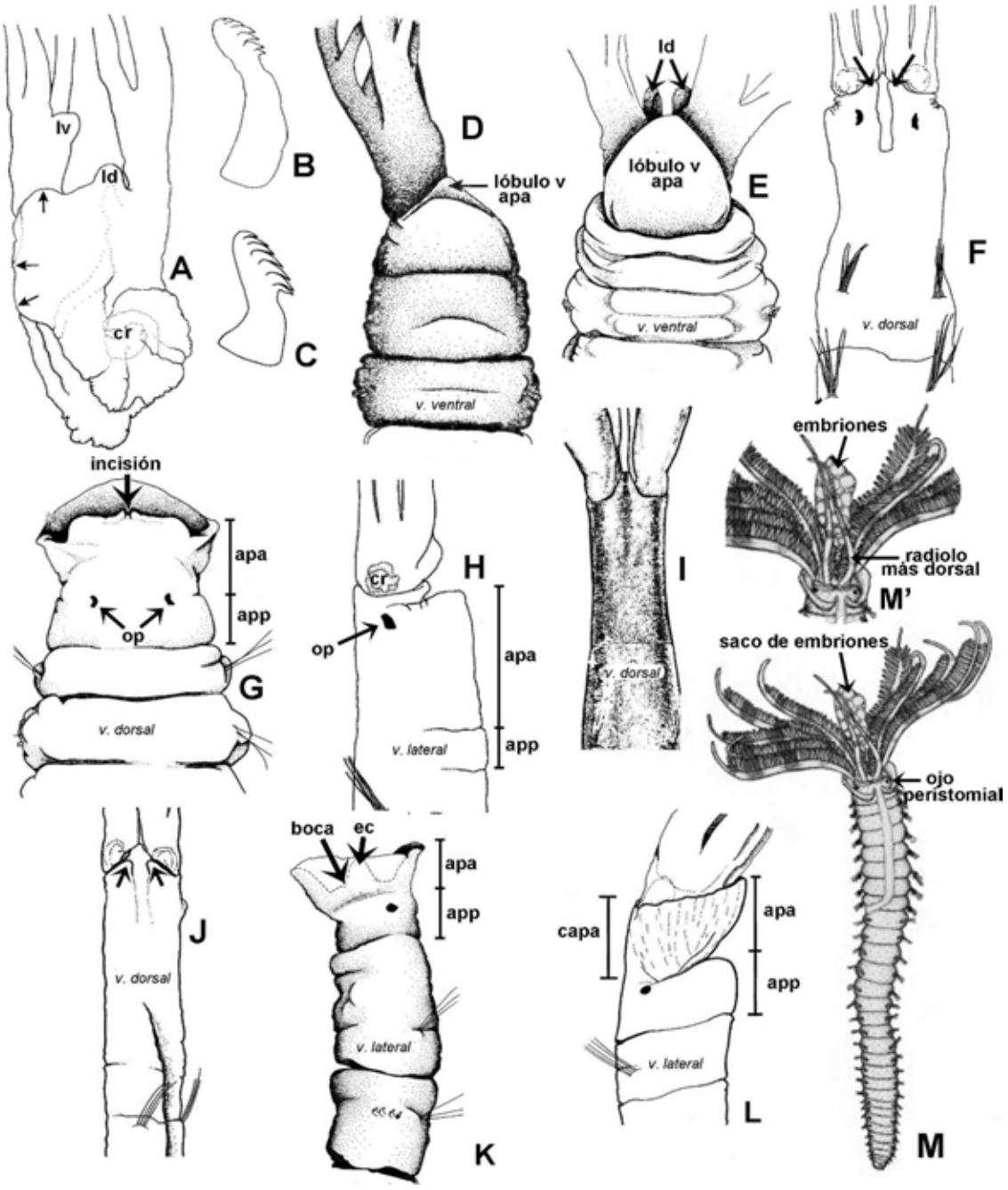


Figura 11. Características morfológicas de Fabriciinae y Aracia. A) Lóbulos radiolares desplazados hacia la parte ventral, B) uncinos abdominales con manubrios largos, C) uncinos abdominales con manubrios cortos, D-E) lóbulo ventral del anillo peristomial anterior, F) lóbulos cónicos del collar, G) incisión dorsal del collar, H) corona radiolar desplazada dorsalmente, I) anillo peristomial anterior sin lóbulos digitados, J) anillo peristomial anterior con lóbulos digitados, K) estructura cónica del anillo peristomial anterior, L) anillo peristomial anterior sin estructura cónica, M) cuerpo de *Aracia*, M') detalle del saco de embriones y radiolo modificado. Abreviaturas: afv: apéndice filamentoso ventral, apa: anillo peristomial anterior, app: anillo peristomial posterior, capa: collar del anillo peristomial anterior, cr: corazón radiolar, ec: estructura cónica, ld: labio dorsal, lv: labio ventral, op: ojo peristomial, pd: pínula desplazada, p1: pínula del radiolo más dorsal, p2: pínula del radiolo más ventral, v: ventral. Modificados de: A) Fitzhugh (2001), B, F, H) Fitzhugh (1983), C, J) Fitzhugh (1990), D) Fitzhugh (1998), E) Fitzhugh (1992), G, K) Fitzhugh (1996), I) Hartman (1969), L) Fitzhugh (1990), M) Nogueira *et al*. (2004).

Clave a géneros de Sabellinae
(modificada de Tovar-Hernández 2010)

1 Tórax sin tori (uncinos); apertura anal inicial en la región anterior del tórax, en la parte dorsal (Fig. 2D); perforadores de conchas de moluscos de agua dulce .... *Caobangia* Giard, 1863
– Tórax con tori (uncinos) (Figs. 2E, 8A); apertura anal terminal: en el último segmento abdominal; es decir, en el pigidio (Figs. 2B, 9I); perforadores de conchas de moluscos marinos o en cualquier otro hábitat **2**

2(1) Con un anillo glandular en el setígero 2 (Figs. 5J, 7A–C, 9A, D); uncinos torácicos sólo aciculares (Fig. 8C) **3**
– Sin un anillo glandular en el setígero 2; uncinos torácicos de otro modo (excepto en *Terebrasabella*, que además de aciculares, tiene otros dos tipos diferentes: aviculares y palmados) **17**

3(2) Los uncinos abdominales forman cinturones casi completos alrededor del cuerpo (Fig. 12C); uncinos abdominales con 2-3 dientes sobre el diente principal (Fig. 8M) .... *Myxicola* Renier *en* Meneghini, 1847
– Los uncinos abdominales forman tori discretos, cortos (Figs. 2E, 9A); uncinos abdominales con numerosas hileras de dientes sobre el diente principal (Fig. 8E–F) **4**

4(3) Sin membrana basal (membrana palmada) **5**
– Con membrana basal (membrana palmada) (Fig. 5C, I–J) **9**

5(4) Sin setas acompañantes **6**
– Con setas acompañantes (Fig. 8A, P–R) **8**

6(5) Puntas de los radiolos con extensiones distales anchas, foliosas o acorazonadas (Figs. 2B, 4F, 5M–N) ..... *Claviramus* Fitzhugh, 2002
– Puntas de los radiolos sin extensiones distales foliosas o acorazonadas (Figs.4G, 5L) **7**

7(6) Sin anillo peristomial posterior (collar) (Fig. 12A); margen ventral del anillo peristomial anterior alto, muy desarrollado, como un lóbulo ancho (Fig. 6L) .... *Desdemona* Banse, 1957
– Con anillo peristomial posterior (collar) (Fig. 6N, O); corona radiolar con una zona de abscisión presente en su base (Figs. 3I, 12D–E) … *Jasmineira* Langerhans, 1880 … lóbulos ventrales del collar redondeados ..... *J. bilobata* Day, 1973 (C)

8(5) Con setas tipo bayoneta (Fig. 8S); fascículo setal del collar (setígero 1) alargado, las setas emergen formando una hilera longitudinal larga .... *Panousea* Rullier & Amoureux, 1970
– Sin setas tipo bayoneta; fascículo setal del collar (setígero 1) corto, las setas emergen formando una hilera longitudinal corta (Fig. 9D) ..... *Panoumethus* Fitzhugh, 2002

9(4) Uncinos del abdomen anterior y posterior similares **10**
– Uncinos del abdomen posterior diferentes (Fig. 12I–J) a los del abdomen anterior **14**

10(9) Espirales vasculares en los sacos dorsales del collar (Fig. 6P) .... *Fabrisabella* Hartman, 1969
– Sin espirales vasculares dorsales en el collar **11**

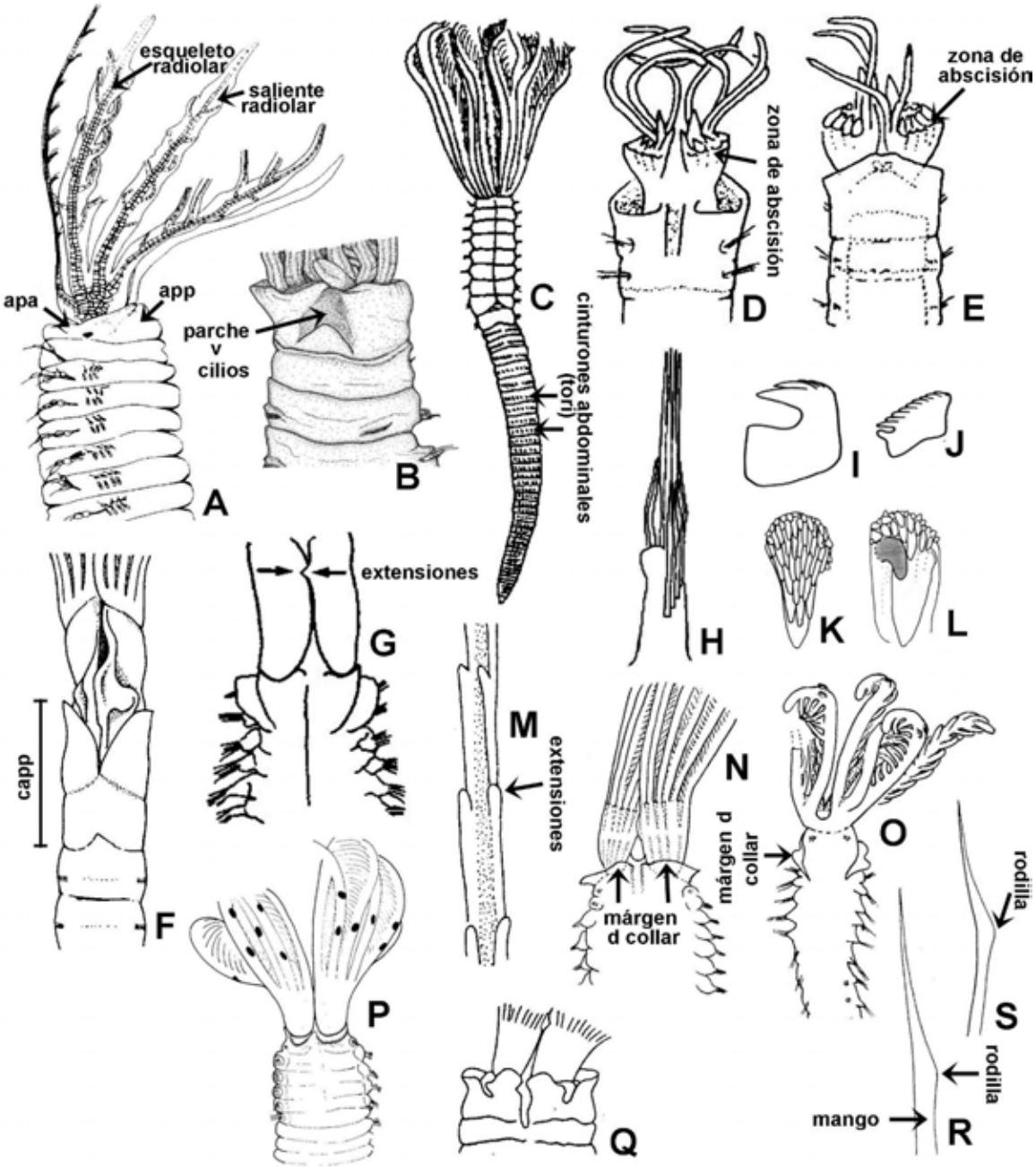


Figura 12. Características morfológicas de Sabellinae. A) Peristomio sin collar, B) parche ventral de cilios, C) cinturones abdominales, D–E) zona de abscisión, F) collar alargado, G) extensiones en forma de "S", H) neurópodo abdominal cónico, I) uncino abdominal anterior, J) uncino abdominal posterior, K) uncino con dientes similares sobre el diente principal, L) uncino con un diente alargado, seguido de dientes pequeños, M) extensiones radiolares digitiformes, N) márgenes del collar fusionados al surco fecal, O) márgenes del collar no fusionados al surco fecal, P) márgenes dorsales del collar enteros, Q) márgenes dorsales del collar incisos, R–S) setas abdominales. Abreviaturas: apa: anillo peristomial anterior, app: anillo peristomial posterior, capp: collar del anillo peristomial posterior, d: dorsal, v: ventral. Modificados de: A) Rouse (1993), B) Bick *et al*. (2019), C, G) Tovar-Hernández (2010), D–E) Knight-Jones (1990), F) Knight-Jones (1983), H) Knight-Jones & Perkins (1998), I–J) Tovar-Hernández (2007), K–L) Fitzhugh (1998), M) Tovar-Hernández & Dean (2014), N) Nogueira & Knight-Jones (2002), O) Knight-Jones & Giangrande (2003), P) Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), Q) Moore (1905), R–S) Knight-Jones & Mackie (2003).

11(10) Uncinos torácicos sin capucha; anillo peristomial posterior (collar) notoriamente alargado (Fig. 12F), tan largo como dos veces la longitud del setígero 2 … *Potamethus* Chamberlin, 1919 … lóbulos ventrales del collar muy prolongados .... *P. spathiferus* (Ehlers, 1887) (C)
– Uncinos torácicos con capucha (Fig. 8C) **12**

12(11) Uncinos abdominales con manubrios desarrollados y pechos redondeados (Fig. 8I) .. .. *Euchoneira* Licciano, Giangrande & Gambi, 2009
– Uncinos abdominales sin manubrios y con pechos en forma de gancho (Fig. 8E) o cuadrangulares (Fig. 4H) **13**

13(12) Uncinos abdominales con numerosas hileras verticales de dientes; la dentición ocupa por lo menos 3/4 de la longitud del diente principal (como raspadores de hielo); pechos redondeados (Fig. 8E) ..... *Amphicorina* Claparède, 1864
– Uncinos abdominales con el diente principal equipado con pocas hileras de dientes; la dentición ocupa 1/4 de la longitud del diente principal; pechos cuadrangulares (Fig. 8H) ..... *Chone* Krøyer, 1856

14(9) Depresión pre-pigidial con alas laterales (Fig. 9J) o con un borde distintivo que delimita los márgenes anterior y laterales de la depresión (Fig. 9I) **15**
– Depresión pre-pigidial simple (sin alas laterales ni borde distintivo) (Fig. 9I) **16**

15(14) Con un cinturón grueso y oblicuo (tipo clitelo) en el tercer segmento abdominal (Fig. 14J); tercer segmento torácico alargado (Fig. 14J) .... *Euchonoides* Magalhães, Bailey-Brock & Tovar-Hernández, 2020
– Sin cinturón grueso y oblicuo (tipo clitelo) en el tercer segmento abdominal; tercer segmento torácico no alargado (de la misma longitud que el resto) .... *Euchone* Malmgren, 1866

16(14) Uncinos del abdomen anterior con dientes de tamaño uniforme (Fig. 12K) .... *Dialychone* Claparède, 1870
– Uncinos del abdomen anterior con un diente grande sobre el diente principal, seguido de una serie de dientes pequeños (Fig. 12L) ..... *Paradialychone* Tovar-Hernández, 2008

17(2) Con 2–3 tipos de uncinos torácicos: aciculares (Fig. 8L), aviculares (Fig. 8G) y palmados (Fig. 8J–J''); abdomen con tres setígeros (Fig. 2D) .... *Terebrasabella* Fitzhugh & Rouse, 1999
– Uncinos torácicos de un sólo tipo; abdomen con numerosos segmentos **18**

18(17) Neuropodios abdominales como lóbulos cónicos, erectos y elevados (Fig. 12H) **19**
– Neuropodios abdominales planos **25**

19(18) Con setas acompañantes (Fig. 8A, P–R) **20**
– Sin setas acompañantes **23**

20(19) Base de la corona radiolar larga, con una saliente dorsal en forma de "S" (Fig. 12G); sin setas abdominales anteriores; radiolos con ojos compuestos pedunculados (Fig. 6E) (ausentes en una especie) ..... *Stylomma* Knight-Jones, 1997
– Base de la corona radiolar corta, sin saliente dorsal; con setas abdominales anteriores; sin ojos compuestos pedunculados **21**

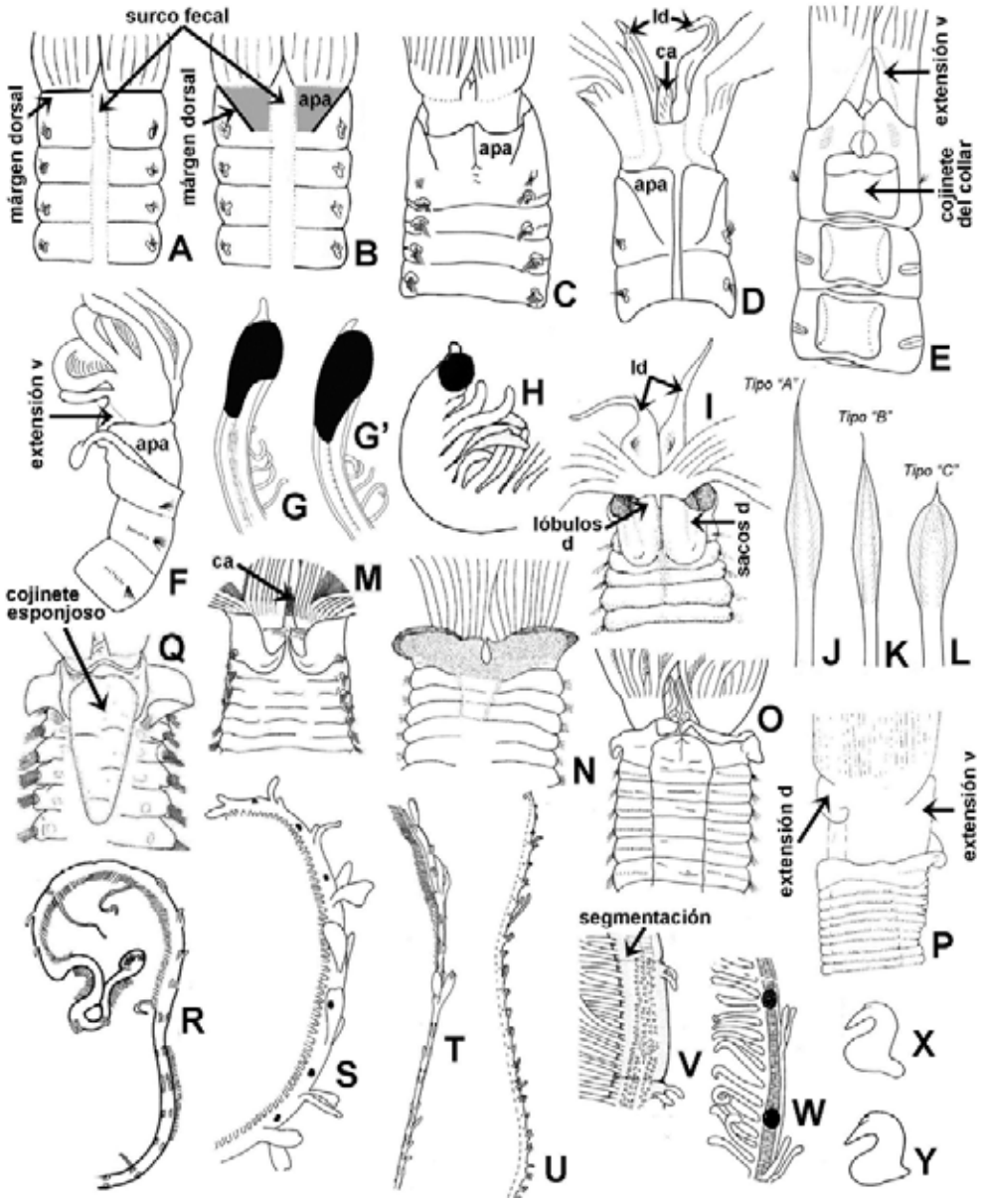


Figura 13. Características de Sabellinae. A) Margen dorsal del collar fusionado al surco fecal, B–D) margen dorsal del collar no fusionado al surco fecal, E) extensión ventral de la base de la corona y cojinete ventral, F) exposición lateral del anillo peristomial anterior, G–G') ojos espiralados, H) ojo esférico, I) collar dorsal con sacos y lóbulos, J) seta torácica inferior tipo "A", K) seta torácica inferior tipo "B", L) seta torácica inferior tipo "C", M) carúncula, N) collar dorsal, O) collar ventral y segmentos torácicos, P) extensiones dorsales y ventrales de la base de la corona, Q) cojinete esponjoso dorsal, R–W) estilodos, X) uncino torácico con un diente sobre el diente principal, Y) uncino torácico con dos dientes. Abreviaturas: apa: anillo peristomial anterior, ca: carúncula, d: dorsal, ld: labio dorsal, v: ventral. Modificados de: A–H, O) Tovar-Hernández & Carrera-Parra (2011), I) Giangrande *et al*. (2007), J–L) Fitzhugh (1989), M) Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2008), N, P–Q) Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), R–Y) Tovar-Hernández & Knight-Jones (2006).

21(20) Setas acompañantes en forma de gancho (Fig. 8P–P'), uncinos torácicos y abdominales sin manubrio; construyen tubos calcáreos ..... *Glomerula* Nielsen, 1931

– Setas acompañantes en forma de gota (Fig. 8Q); uncinos torácicos y abdominales con manubrios (Fig. 8G, K); construyen tubos de arena **22**

22(21) Las neurosetas abdominales emergen del epitelio formando una espiral apretada (Fig. 9G); sin ojos radiolares ..... *Sabella* Linnaeus, 1767
– Las neurosetas abdominales emergen del epitelio formando un arco en forma "C" (Fig. 9H); radiolos con ojos compuestos pareados a lo largo de la longitud del radiolo (rara vez son ojos simples y cuatro especies carecen de ellos) (Fig. 6C) ..... *Bispira* Krøyer, 1856

23(19) Radiolos con estilodos (Fig. 5K) o extensiones radiolares escalonadas o digitiformes (Figs. 5L, 12M) **24**
– Radiolos sin estilodos ..... *Sabellastarte* Krøyer, 1856

24(23) Radiolos con extensiones radiolares (Fig. 5L); ojos compuestos radiolares pueden estar presentes (sólo en cinco de 13 especies), ya sea pareados o en forma irregular .... *Pseudobranchiomma* Jones, 1962
– Radiolos con estilodos (Fig. 5K); ojos compuestos radiolares siempre presentes, pareados (Fig. 6C) ..... *Branchiomma* Kölliker, 1858

25(18) Abdomen con neurosetas paleadas, con mucrón (Fig. 8V) **26**
– Abdomen sin neurosetas paleadas **28**

26(25) Base de la corona radiolar con extensiones dorsales y ventrales, erectas y firmes (Fig. 5F) ..... *Anamobaea* Krøyer, 1856
– Base de la corona radiolar sin extensiones **27**

27(26) Fascículo setal del setígero 1 (collar) alargado (tan largo como 1/2 a 3/4 la longitud de collar), plano, las setas emergen formando hileras longitudinales (Fig. 9F), diagonales (Fig. 5D), en forma de "C", C-inversa o "J"; los ojos radiolares forman una hilera continua (Figs. 3C, 6F), o dos hileras, o grupos de ojos (Figs. 4B, 6G); los ojos pueden estar presentes a cualquier altura del radiolo (excepto en la membrana basal o membrana palmada) ..... *Notaulax* Tauber, 1879
– Fascículo setal del setígero 1 (collar) corto (menos de 1/4 de la longitud del collar), abultado, las setas emergen como ramillete de flores (Fig. 9E); los ojos radiolares son dispersos, se ubican en la parte proximal de la corona, cerca de la membrana basal o palmada ..... *Hypsicomus* Grube, 1870

28(25) Radiolos con ojos compuestos subdistales (en la punta radiolar) (Fig. 4E) o con ojos simples a lo largo del radiolo, o sin ninguno de esos dos; notosetas torácicas inferiores paleadas (Fig. 8V–V') o limbadas y anchas (Fig. 8U') **29**
– Radiolos con ojos compuestos limitados a la región proximal de los radiolos, o sin ellos; notosetas torácicas inferiores sólo paleadas (Fig. 8V–V') **31**

29(28) Ojos compuestos subdistales (en el margen interno del radiolo, cerca de la punta) (Fig. 4E), por lo menos en el radiolo más dorsal (Figs. 4L, 6A) .... *Acromegalomma* Gil & Nishi, 2017
– Radiolos sin ojos compuestos subdistales; radiolos con manchas o con ojos simples a lo largo del margen externo de los radiolos **30**

30(28) Setas acompañantes con membranas anchas en forma de gota, ligeramente asimétricas (Fig. 8Q); ojos interramales en todos los segmentos … *Sabellomma* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010 … radiolos con dos hileras irregulares de ojos simples a lo largo del margen lateral; sin membrana basal ni extensiones radiolares .... *S. collinae* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010 (C)
– Setas acompañantes con membranas delgadas en forma de espinas largas y puntiagudas (Fig. 8R); sin ojos interramales ..... *Parasabella* Bush, 1905

31(28) Con ojos compuestos radiolares no pareados, limitados a la región proximal de los radiolos (Figs. 5E, 6D) **32**
– Sin ojos radiolares compuestos **34**

32(31) Radiolos muy numerosos (más de 20 pares); algunas veces ramificados dicotómicamente (Fig. 5O) … *Eudistylia* Bush, 1905[1] … ojos negros formando una hilera; base de la corona radiolar con muescas laterales ..... *E. polymorpha* (Johnson, 1901) (P, B)
– Radiolos no espiralados, menos de 20 pares **33**

33(32) Radiolos ramificados (Fig. 5O) ..... *Schizobranchia* Bush, 1905
– Radiolos no ramificados ..... *Pseudopotamilla* Bush, 1905

34(31) Radiolos unidos en su base por una membrana basal corta .... *Potamilla* Malmgren, 1866
– Radiolos libres en su base; todos los segmentos torácicos con uncinos o los últimos tres segmentos torácicos con espinas **35**

35(34) Uncinos torácicos reemplazados por espinas gruesas en los setígeros 5–7 (Fig. 8T) .... *Potaspina* Hartman, 1969
– Uncinos torácicos no reemplazados por espinas (todas las neurosetas torácicas son uncinos de forma similar) **36**

36(35) Uncinos de los últimos cinco setígeros abdominales reemplazados por espinas falcadas, largas y gruesas (Fig. 8T') … *Sabellonga* Hartman, 1969 … con 13 segmentos torácicos; notosetas torácicas paleadas; con setas acompañantes .... *S. disjuncta* Hartman, 1969 (B)
– Todos los uncinos abdominales de forma similar **37**

37(36) Sin collar: el anillo peristomial posterior no forma un collar (Fig. 12A) .... *Amphiglena* Claparède, 1864
– Con collar: el anillo peristomial posterior forma un collar **38**

38(37) Uncinos torácicos con manubrios de longitud variable, 2–5 veces la longitud del diente principal … *Perkinsiana* Knight-Jones, 1983 … con más de 20 setígeros torácicos; lóbulos ventrales triangulares muy largos ..... *P. fonticula* (Hoagland, 1919) (C)
– Uncinos torácicos sin manubrios o con manubrios reducidos (Fig. 8N) **39**

39(38) Uncinos torácicos y abdominales con manubrios muy cortos … *Aracia* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010 … el par de radiolos más dorsal es más corto que el resto, modificado para sostener un saco de embriones (Fig. 11M); escudo del collar rectangular ..... *A. sinaloae* Tovar-Hernández, 2014 (P)
– Uncinos torácicos y abdominales sin manubrio (Fig. 8N) ..... *Laonome* Malmgren, 1866

Comentario

1) Los caracteres empleados en la clave fueron tomados de la literatura original; no obstante, estos dependen de la ontogenia de los ejemplares, por lo que debe tomarse con cautela. Por otro lado, Knight-Jones *et al.* (2017) describieron detalladamente las similitudes entre *Schizobranchia*, *Eudistylia* y *Pseudopotamilla*, sugiriendo una posible sinonimia. Así, necesaria la revisión del material tipo, así como estudios detallados de la ontogenia para corroborar esta hipótesis.

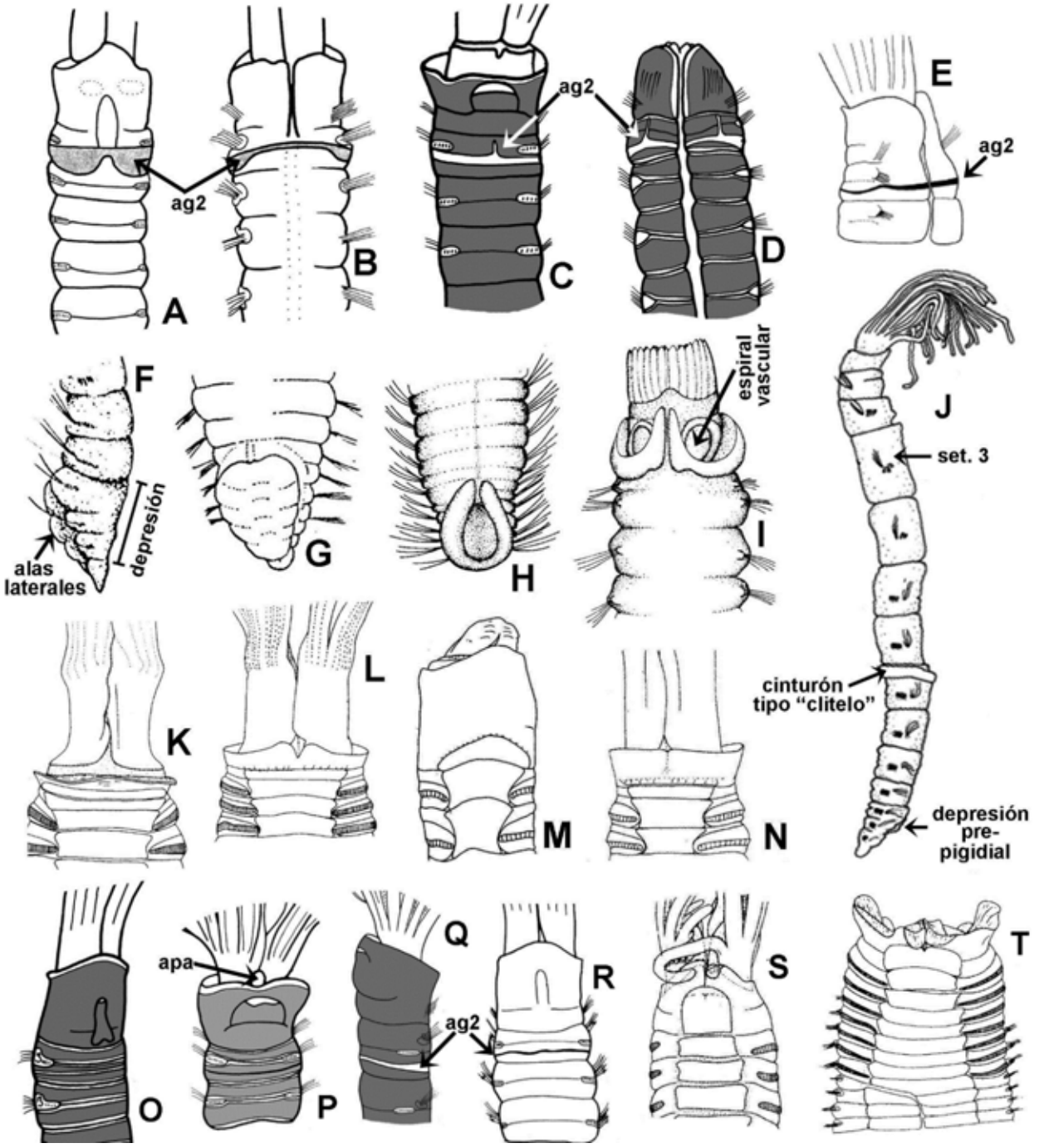


Figura 14. Características morfológicas de Sabellinae. A–E, S–T) Anillo glandular en el setígero 2, F–H) depresiones pre-pigidiales, I) espirales vasculares, J) cinturón abdominal tipo "clitelo", K–T) márgenes ventrales del collar y segmentos torácicos anteriores, T) puntas radiolares. Abreviaturas: ag2: anillo glandular en el setígero 2, apa: anillo peristomial anterior, set. 3: setígero 3. Modificados de: A–B) *Dialychone veleronis*: Tovar-Hernández (2007), C–D) *D. trilineata*: Tovar-Hernández (2007), E) *D. perkinsi*: Tovar-Hernández (2005), F) *Euchone incolor*: Hartman (1965), G) *E. arenae*: Hartman (1966), H) *E. magna*: Fauchald (1972), I) *Fabrisabella similis*: Fauchald (1972), J) *Euchonoides* Magalhães *et al.* (2020), K) *Notaulax nudicollis*: Perkins (1984), L) *N. occidentais*: Perkins (1984), M) *N. bahamensis*: Perkins (1984), N) *N. paucoculata*: Perkins (1984), O) *Paradialychone eiffelturris*: Tovar-Hernández (2007), P) *P. ecaudata*: Tovar-Hernández (2007); Q) *P. paracincta*: Tovar-Hernández (2007), R) *P. farringtonae*: Tovar-Hernández (2005), S) *Parasabella lacunosus*: Perkins (1984), T) *P. medius*: Perkins (1984).

Claves para especies de Sabellinae de América tropical

Acromegalomma **Gil & Nishi, 2017**
(modificada de Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011)[1]

1 Ojos presentes sólo en el par de radiolos más dorsal **2**
– Ojos presentes no sólo en el par de radiolos más dorsal **5**

2(1) Márgenes dorsales del collar fusionados al surco fecal (Fig. 13A); anillo peristomial anterior no expuesto ..... *A. modestum* (de Quatrefages, 1866) (P)
– Márgenes dorsales del collar no fusionados al surco fecal (Fig. 13B–D); anillo peristomial anterior expuesto (Fig. 13B–D, F) **3**

3(2) Cojinete ventral del collar dividido transversalmente en dos partes (Fig. 13E); con carúncula (Fig. 13D) ..... *A. pigmentum* (Reish, 1968) (P, B)
– Cojinete ventral del collar entero; sin carúncula **4**

4(3) Anillo peristomial anterior expuesto dorsalmente (Fig. 13C); sin extensiones basales ventrales; setas torácicas inferiores tipo "B": puntas adelgazadas progresivamente (Fig. 13K) ..... *A. bioculatum* (Ehlers, 1887) (C)
– Anillo peristomial anterior expuesto dorsal y lateralmente (Fig. 9F); con extensiones basales ventrales (Fig. 13F); setas torácicas inferiores tipo "C": paleadas (Fig. 13L) ..... *A. gesae* (Knight-Jones, 1997) (P)

5(1) Ojos sólo en 2–7 pares de radiolos **6**
– Ojos en la mayoría de los radiolos **8**

6(5) Ojos espiralados alrededor de la punta del radiolo (Fig. 13G–G'); márgenes dorsales del collar redondeados posteriormente, mostrando parcialmente el anillo peristomial anterior ..... *A. splendidum* (Moore, 1905) (P, B)
– Ojos esféricos (Fig. 13H) **7**

7(6) Con lóbulos dorsales (Fig. 13I); ojos en varios radiolos: en el radiolo más dorsal y en radiolos laterales ..... *A. fauchaldi* (Giangrande, Licciano y Gambi, 2007) (C)
– Sin lóbulos dorsales; ojos en dos pares de radiolos: radiolo más dorsal y quinto par de radiolos; con un anillo glandular ancho en el setígero 3 (Fig. 7D) ..... *A. coloratum* (Chamberlin, 1919) (P, B)

8(5) Con lóbulos dorsales; setas torácicas inferiores tipo "A": puntas adelgazadas abruptamente (Fig. 13J) ..... *A. perkinsi* (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006) (C)
– Sin lóbulos dorsales; setas torácicas inferiores tipo "B": puntas adelgazas progresivamente (Fig. 13K) o tipo "C": paleadas (Fig. 13L) **9**

9(8) Con carúncula (Fig. 13M); ojos interramales en tórax y abdomen; setas torácicas inferiores tipo "B": puntas adelgazadas progresivamente (Fig. 13K) **10**
– Sin carúncula; sin ojos interramales; setas torácicas inferiores tipo "C": paleadas (Fig. 13L) **11**

10(9) Márgenes dorsales del collar indentados, en forma de U, mostrando parcialmente el anillo peristomial anterior (Fig. 13M) ..... *A. carunculatum* (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2008) (P)
– Márgenes dorsales del collar no indentados, horizontales respecto a la base de la corona, cubriendo completamente el anillo peristomial anterior (Fig. 13N) ..... *A. lobiferum* (Ehlers, 1887) (C)

11(9) Tori torácicos en contacto con los cojinetes ventrales (Fig. 13O); con sacos del collar dorsales y sacos de arena (sacos ventrales) ..... *A. pacifici* (Grube, 1859) (P)
– Tori torácicos separados de los cojinetes ventrales **12**

12(11) Radiolos y parte anterior del tórax con máculas de diferente diámetro; sin sacos ventrales ..... *A. heterops* (Perkins, 1984) (C)
– Radiolos y parte anterior del tórax sin máculas; con sacos ventrales ..... *A. circumspectum* (Moore, 1923) (P, B)

Amphicorina **Claparède, 1864**

1 Margen lateral del collar crenulado (Fig. 5J) ..... *A. anneae* (Rouse, 1994) (C)
– Margen del collar liso **2**

2(1) Lóbulo ventral del anillo peristomial anterior entero; seis a ocho setígeros abdominales ..... *A. perkinsi* Capa & López, 2004 (P)
– Lóbulo ventral del anillo peristomial anterior bilobulado; cinco setígeros abdominales o hasta 12 ..... **3**

3(2) Cinco setígeros abdominales ..... *A. androgyne* Rouse, 1994 (C)
– Siete a 12 setígeros abdominales ..... *A. bichaeta* Capa & López, 2004 (P)

Amphiglena **Claparède, 1864**

1 Uncinos torácicos con manubrios largos (2.5 veces la longitud del diente principal); uncinos abdominales con manubrios de tamaño medio (1.5 veces la longitud del diente principal) ..... *A. lindae* Rouse & Gambi, 1997 (C)
– Uncinos torácicos con manubrios de tamaño medio (menos de dos veces la longitud del diente principal); uncinos abdominales con manubrios cortos (menos de 1.5 veces la longitud del diente principal) ..... *A. jimenezi* Capa & López, 2004 (P)

Anamobaea **Krøyer, 1856**

1 Base de la corona radiolar con extensiones dorsales en forma de riñón (Fig. 13P), lisas (sin papilas) ..... *A. phyllisae* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006 (C)
– Base de la corona radiolar con extensiones dorsales rectas, rugosas (con papilas) (Fig. 5F) ..... *A. orstedi* Krøyer, 1856 (Fig. 1B) (C)

Bispira **Krøyer, 1856**

1 Radiolos con ojos, dispuestos en pares (Fig. 6C) **2**
– Radiolos sin ojos **3**

2(1) Ojos interramales bien desarrollados, notorios; radiolos con extensiones: radiolos no espiralados ..... *B. melanostigma* (Schmarda, 1861) (C)
– Ojos interramales vestigiales o ausentes; radiolos sin extensiones; radiolos espiralados .... *B. monroi* (Hartman, 1961) (P, B)

3(1) Tórax con cojinete esponjoso dorsal (Fig. 13Q); collar con lóbulos ventrales cortos y redondeados (no alcanzan la base interradiolar) .... *B. paraporifera* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006 (C)
– Tórax sin cojinete esponjoso dorsal; collar con lóbulos ventrales largos y triangulares (cubren la base interadiolar) ..... *B. brunnea* (Treadwell, 1917) (Fig. 1A) (C)

Branchiomma **Kölliker, 1858**

1 Estilodos con la parte distal más ancha que la basal (Fig. 13S) **2**
– Estilodos de otra forma (Fig. 13R, U–W) **3**

2(1) Todos los estilodos con la parte distal más ancha que la base y de apariencia foliosa (Fig. 13S); estilodos medios asimétricos; lóbulos ventrales triangulares .... *B. coheni* Tovar-Hernández & Knight-Jones, 2006 (P)
– Dos o tres pares de estilodos con la parte distal más ancha que la basal, ubicados a la mitad distal del radiolo, con los pares vecinos más pequeños (entre 1–4 a 1/2 la longitud de los más largos) y digitiformes (Fig. 13T); lóbulos ventrales en hemicírculo .... *B. conspersum* (Ehlers, 1887) (C)

3(1) Estilodos digitiformes cortos (microestilodos: tan largos como el ancho del raquis) (Fig. 13R, V) **4**
– Estilodos digitiformes largos (macroestilodos: más largos que el ancho del raquis en varios órdenes de magnitud) (Fig. 13W) **5**

4(3) Raquis radiolar de apariencia segmentada (Fig. 13V); uncinos torácicos con un diente sobre el diente principal (Fig. 13X) ..... *B. nigromaculatum* (Baird, 1865) (C, P)
– Raquis radiolar de apariencia no segmentada; uncinos torácicos con dos dientes sobre el diente principal (Fig. 13Y) ..... *B. costaricensis* Tovar-Hernández & Dean, 2014 (P)

5(3) Dos o tres pares de estilodos notoriamente más largos que el resto a la mitad del radiolo (3–4 veces más largos que los estilodos proximales) (Fig. 13U); ojos radiolares pequeños, lóbulos ventrales del collar pequeños y separados ..... *B. bairdi* (McIntosh, 1885) (C, P)
– Estilodos de tamaño similar a lo largo del radiolo (Fig. 13W); ojos radiolares grandes (más grandes que el ancho del esqueleto radiolar) (Fig. 13W); lóbulos ventrales del collar triangulares y largos ..... *B. illifei* Tovar-Hernández & Knight-Jones, 2006 (C)

Chone **Krøyer, 1856**

1 Setas paleadas sin mucrón (Fig. 8V'); lóbulo ventral del anillo peristomial anterior expuesto sobre el collar (Fig. 6J) ..... *C. mollis* (Bush *In:* Moore, 1904) (P, B)
– Setas paleadas con mucrón largo; lóbulo ventral del anillo peristomial anterior no expuesto sobre el collar ..... *C. gracilis* Moore, 1906 (P, B)

Dialychone **Claparède, 1870**

1 Con anillos glandulares en el abdomen (Fig. 9A) **2**
– Sin anillos glandulares en el abdomen **3**

2(1) Anillo glandular en el setígero 2 delgado ..... *D. albocincta* (Banse, 1972) (B)
– Anillo glandular en el setígero 2 hipertrofiado (Fig. 9A), ventralmente en forma de lentes (Fig. 14A–B) ..... *D. veleronis* (Banse, 1972) (B)

3(1) Anillo glandular en el setígero 2 del mismo grosor alrededor del cuerpo; anillo peristomial anterior no expuesto sobre el collar; puntas de los radiolos notoriamente largas (1/2 de la longitud de la corona radiolar) ..... *D. blakei* Tovar-Hernández & Dean, 2010 (C)
– Anillo glandular en el setígero 2 más grueso dorsalmente (Fig. 14D–E, S) o con diferente forma ventralmente (Fig. 14C) **4**

4(3) Anillo glandular en el setígero 2 con una línea perpendicular ventral (Figs. 7C, 14C) y dos en la parte dorsal (Fig. 14D); anillo peristomial anterior expuesto sobre el collar ..... *D. trilineata* (Tovar-Hernández, 2007) (B)
– Anillo glandular en el setígero 2 engrosado dorsalmente (Fig. 14E); anillo peristomial anterior no expuesto sobre el collar ..... *D. perkinsi* (Tovar-Hernández, 2005) (C)

Euchone **Malmgren, 1866**

1 Depresión pre-pigidial formada por tres setígeros, con alas laterales (Fig. 14F); con anillo glandular en el tercer setígero abdominal ..... *E. incolor* Hartman, 1965 (P, B)
– Depresión pre-pigidial formada por 6–7 setígeros sin alas laterales (Fig. 14G); sin anillo glandular en el tercer setígero abdominal **2**

2(1) Depresión pre-pigidial formada por seis setígeros, con un borde anterior bien definido (Fig. 14G); incisión medio-ventral del collar somera ..... *E. arenae* Hartman, 1966 (P, B)
– Depresión pre-pigidial formada por siete setígeros, en forma de herradura (Fig. 14H), incisión medio-ventral del collar profunda ..... *E. magna* (Fauchald, 1972) (P)

Fabrisabella **Hartman, 1969**

1 Márgenes medio-dorsales del collar indentados en forma de hoz; vasos peristomiales vasculares expuestos dorsal y lateralmente sobre el collar (Fig. 14I) ..... *F. similis* Fauchald, 1972 (P)
– Márgenes medio-dorsales del collar indentados en forma de "U"; vasos peristomiales vasculares expuestos sólo dorsalmente sobre el collar (Fig. 6P) ..... *F. vasculosa* Hartman, 1969 (P)

Notaulax **Tauber, 1879**

1 Margen ventral del collar entero (Fig. 14K, M) **2**
– Margen ventral del collar inciso (Fig. 14L) **4**

2(1) Collar tan largo como el siguiente segmento torácico (Fig. 14K); 30–70 ojos radiolares por grupo (Fig. 6G) ..... *N. nudicollis* (Krøyer, 1856) (C)
– Collar tan largo como los siguientes tres o más segmentos torácicos (Fig. 14M); menos de 30 ojos radiolares por grupo **3**

3(2) Margen lateral del collar entero; extensiones radiolares con una interrupción (ausentes) en el área ocular (Fig. 5I); ..... *N. bahamensis* Perkins, 1984 (C)
– Margen lateral del collar entero o con una muesca; extensiones radiolares presentes a lo largo del radiolo (sin interrupción en el área ocular) .... *N. nigroincrustata* Tovar-Hernández, García-Garza & de León-González, 2020 (P)

4(1) Segmentos del abdomen con manchas interramales .... *N. punctulata* Tovar-Hernández, García-Garza & de León-González, 2020 (P)
– Segmentos del abdomen sin manchas interramales **5**

5(4) Margen ventral del collar con incisión corta (Fig. 14N); radiolos con 4–5 ojos en grupos pequeños (Fig. 5C) ..... *N. paucoculata* Perkins, 1984 (C)
– Margen ventral del collar con una incisión pronunciada (Fig. 14L) **6**

6(5) Tórax con 13 setígeros; radiolos con más de 50 ojos por hilera .... *N. circumspiciens* (Ehlers, 1887) (C)
– Tórax con ocho setígeros; radiolos con hasta 30 ojos por hilera **7**

7(6) Con numerosos ojos (30 por hilera) ..... *N. occidentalis* (Baird, 1865) (C)
– Con pocos ojos (menos de una docena por hilera) (Fig. 6F) **8**

8(7) Margen dorsal (Fig. 9F) y ventral del collar se extienden hasta la base de la corona; setas acompañantes con cubiertas largas y delgadas ..... *N. midoculi* (Hoagland, 1919) (C)
– Margen dorsal y ventral del collar no se extiende hasta la base de la corona (Fig. 5D); setas acompañantes con cubiertas cortas y anchas ..... *N. californica* (Treadwell, 1906) (B, P)

Paradialychone **Tovar-Hernández, 2008**

1 Con anillos glandulares en el abdomen anterior; cojinete ventral del collar triangular, con forma de la torre Eiffel (Fig. 14O) ..... *P. eiffelturris* (Tovar-Hernández, 2007) (P, B)
– Sin anillos glandulares en el abdomen anterior; cojinete ventral del collar hemicircular (Fig. 6J) **2**

2(1) Lóbulo del anillo peristomial anterior expuesto ventralmente sobre el collar (Fig. 14P) **3**
– Lóbulo del anillo peristomial anterior no expuesto ventralmente sobre el collar **4**

3(2) Lóbulo del anillo peristomial anterior triangular, completamente expuesto sobre el collar (Fig. 6J) ..... *P. diazi* (Tovar-Hernández, 2005) (C)
– Lóbulo del anillo peristomial anterior digitiforme, sólo la punta está expuesta sobre el collar (Fig. 14P) ..... *P. ecaudata* (Moore, 1923) (P, B)
4(2) Anillo glandular del setígero 2 delgado en la región ventral, ensanchado lateral y dorsalmente (Fig. 14S) ..... *P. paracincta* (Hartmann-Schröder, 1962) (P)
– Anillo glandular del setígero 2 uniformemente delgado **5**

5(4) Con cirro anal (Fig. 9L); extensiones radiolares delgadas, membrana basal se extiende hasta la mitad de la corona ..... *P. americana* (Day, 1973) (C)
– Sin cirro anal **6**

6(5) Setas paleadas sin mucrón (Fig. 8V') ..... *P. paramollis* (Tovar-Hernández, 2007) (Fig. 7A) (P, B)
– Setas paleadas con mucrón (Fig. 8V) **7**

7(6) Cojinete ventral del collar en forma de "U" invertida (Fig. 14R), tres veces más largo que ancho; puntas radiolares muy largas ..... *P. farringtonae* (Tovar-Hernández, 2005) (C)
– Cojinete ventral del collar en forma de "U" invertida, tan largo como ancho **8**

8(7) Extensiones radiolares anchas; puntas radiolares largas (de la longitud de 14 pínulas) ..... *P. uebelackerae* (Tovar-Hernández, 2005) (C)
– Extensiones radiolares delgadas; puntas radiolares de tamaño medio (de la longitud de ocho pínulas) ..... *P. johnstonae* (Tovar-Hernández, 2005) (C)

Parasabella **Bush, 1905**

1 Cojinete ventral del collar tan ancho como largo (Fig. 14S) .. *P. lacunosa* (Perkins, 1984) (C)
– Cojinete ventral del collar más ancho que largo (Fig. 14T) **2**

2(1) Margen anterior del cojinete ventral del collar entero, recto ..... *P. flecata* (Hoagland, 1919) (C)
– Margen anterior del cojinete del collar inciso en la región media (Fig. 14T) 3

3(2) Cojinete ventral del collar dos veces más ancho que largo; radiolos sin ojos; corona radiolar tan larga como la mitad del cuerpo **4**
– Cojinete ventral del collar más de tres veces más ancho que largo **5**

4(3) Radiolos con cinco bandas transversales de pigmento ..... *P. jamaicensis* (Augener, 1922) (C)
– Radiolos con numerosas manchas relativamente circulares a lo largo del radiolo **6**

5(3) Cojinete ventral del collar tres veces más ancho que largo; dorso del abdomen rugoso; radiolos en dos hileras concéntricas ..... *P. rugosa* (Moore, 1904) (P, B)
– Cojinete ventral del collar cinco veces más ancho que largo; dorso del abdomen liso; radiolos en una hilera ..... *P. leucaspis* Kinberg, 1867 (P)

6(4) Radiolos con extensiones distales anchas; radiolos con menos de 10 células cartilaginosas en corte transversal en la base ..... *P. pallida* (Moore, 1923) (B)
– Radiolos con extensiones distales delgadas; radiolos con 20–60 células cartilaginosas en corte transversal en la base ..... *P. media* (Bush, 1904) (P, B)

Pseudobranchiomma **Jones, 1962**

1 Radiolos con extensiones laterales serradas bien definidas en toda su longitud (Fig. 9G) ... **2**
– Radiolos con extensiones laterales reducidas o sin ellas **3**

2(1) Márgenes laterales del collar no cubren el peristomio (peristomio expuesto parcialmente); radiolos con extensiones laterales escalonadas (Fig. 9G); uncinos torácicos con 5–6 hileras de dientes sobre el diente principal . *P. emersoni* Jones, 1962 (C)
– Márgenes laterales del collar cubren el peristomio (peristomio no expuesto); radiolos con extensiones laterales digitiformes (Fig. 12M); cuatro hileras de dientes sobre el diente principal ..... *P. schizogenica* Tovar-Hernández & Dean, 2014 (P)

3(1) Márgenes dorsales del collar fusionados al surco fecal (Fig. 14B) .... *P. punctata* (Treadwell, 1906)[2] (P)
– Márgenes dorsales del collar libres (no fusionados al surco fecal) (Fig. 14C) .... *P. perkinsi* Knight-Jones & Giangrande, 2003 (C)

Pseudopotamilla **Bush, 1904**[3]

1 Margen dorsal del collar entero, sin muescas en forma de "V" (Fig. 12P) .... *P. fitzhughi* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006 (C)
– Margen dorsal del collar inciso, con muescas en forma de "V" (Fig. 12Q) **2**

2(1) Con dos ojos por radiolo ..... *P. intermedia* Moore, 1905 (P, B)
– Con uno, tres o más ojos por radiolo **3**

3(2) Ojos limitados a los radiolos laterales (con uno a 4–5 ojos por radiolo) .... *P. socialis* Hartman, 1944 (P, B)
– Ojos en los radiolos dorsales (tres ojos por radiolo) ..... *P. debilis* Bush, 1904 (P, B)

Sabellastarte **Krøyer, 1856**[4]

1 Setas abdominales con mangos gruesos (tan anchos como la rodilla) (Fig. 12R); fascículos torácicos muy densos con más de 100 setas .... *S. magnifica* (Shaw, 1800) (Figs. 1C, 7E) (C)
– Setas abdominales con mangos delgados (más delgados que la rodilla) (Fig. 12S); fascículos torácicos delgados con más de 60 setas ..... *S. spectabilis* (Grube, 1878) (P)

Comentarios

1) No incluye *Acromegalomma roulei* Gravier, 1907, una especie descrita originalmente sin figuras para Payta (Perú). Después, Gravier (1909) ilustró ojos, setas y uncinos pero no se conocen caracteres suficientes para incluirla en la clave.
2) La localidad tipo de la especie es Hawaii. El registro en el Pacífico oriental tropical (POT) (Bastida-Zavala *et al*. 2016) pudiera ser erróneo y corresponder a *Pseudobranchiomma schizogenica*, una especie descrita tres años antes por Tovar-Hernández & Dean (2014) para la misma marina. Capa & Murray (2016) con estudios de ADN demostraron la presencia de una especie introducida en Australia y en Hawaii, referida como "*P.* cf. *schizogenica*", que quizá pueda tratarse de *P. punctata* y tal vez el registro del POT sea correcto. La especie se incorporó en la clave con esta precaución.
3) Excepto por *Pseudopotamilla fitzhughi*, el resto de las especies requieren ser re-descritas, pues sus descripciones originales omitieron caracteres diagnósticos que permitirían distinguirlas. El número de ojos es subjetivo, pues depende de la ontogenia.
4) No existen otros caracteres morfológicos distintivos de cada especie a parte de los indicados en la clave. El estudio de Capa *et al.* (2010) encontró diferentes linajes entre la especie caribeña y la pacífica.

Agradecimientos

Agradecemos la meticulosa revisión de María Capa (Universidad de las Islas Baleares, España) y de Rolando Bastida-Zavala (Universidad del Mar, México), pues sus sugerencias mejoraron el contenido de este capítulo. Esta nueva versión del capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811). Humberto Bahena (ECOSUR-Chetumal), Michael Bok (Lund University, Sweden) y Beatriz Yáñez (CIAD, Mazatlán) nos facilitaron sus fotografías incluidas en la Figura 1.

Referencias

Amoureux L 1985. Annélides benthiques récoltées a l'entree de la lagune de la Manche-a-Eau, Guadeloupe (Antilles). Bull. Mus.Nat. d'Hist Nat, Paris 7: 93–107.

Armendáriz LC, Paola A & Rodrigues-Capítulo A 2011 *Manayunkia speciosa* Leidy (Polychaeta: Sabellidae): introduction of this nonindigenous species in the Neotropical Region (Uruguay river, South America). Biol Invasions 13: 281–284.

Báez DP & Ardila NE 2003 Poliquetos (Annelida, Polychaeta) del Mar Caribe Colombiano. Biota Colombiana 4: 89–109.

Banse K 1979 Sabellidae (Polychaeta) principally from the northeast Pacific Ocean. J Fish Res Board Canada 36: 869–882.

Bastida-Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México. Rev Inv Cient 4: 11–39.

Bastida-Zavala JR, Rodríguez-Buelna AS, de León-González JA, Camacho-Cruz KA & Carmona I 2016 New records of sabellids and serpulids (Polychaeta: Sabellidae, Serpulidae) from the Tropical Eastern Pacific. Zootaxa 4148(3): 401–457.

Bell SS 1982 On the population biology and meiofaunal characteristics of *Manayunkia aestuarina* (Polychaeta: Sabellidae: Fabriciinae) from a South Carolina salt marsh. Estuar Coast Shelf Sci 14: 215–221.

Berkeley E & Berkeley C 1939 On a collection of Polychaeta, chiefly from the west coast of México. Ann Mag Nat Hist Series 12, 3(38): 321–346.

Bick A 2020 7.4.8 Fabriciidae Rioja, 1923. *In*: Handbook of Zoology, Annelida, Vol. 3: Pleistoannelida, Sedentaria III and Errantia I. Purschke G, Böggemann M. & Westheide, W. (eds). De Gruyter, Germany. 1-33.

Bishop TD 1984 A range extension for *Manayunkia aestuarina* (Bourne, 1883) (Polychaeta: Sabellidae) to the Gulf Coast of the United States with a review of previous habitat information. Gulf Research Reports 7: 389–392.

Bok MJ, Capa M & Nilsson D-E 2016 Here, there and everywhere: The radiolar eyes of fan worms (Annelida, Sabellidae). Int Comp Biol 66(5): 784–795.

Brehm WT 1978 First Gulf of Mexico coast record of *Manayunkia speciosa* (Polychaeta: Sabellidae). Northeast Gulf Sci 2(1): 73–75.

Brown SD & Emlet RB 2020 Natural radiole damage and regeneration in the feather fuster worm *Schizobranchia insignis*. Inv Biol e12307.

Cabanillas R, Advíncula O & Gutiérrez C 2016 Diversidad de Polychaeta (Annelida) en el intermareal de los esteros del Santuario Nacional los Manglares de Tumbes, Perú. Rev Per Biol 23(2): 117–126.

Capa M, Bybee DR & Bybee SM 2010 Establishing species and species boundaries in *Sabellastarte* Krøyer, 1856 (Annelida: Sabellidae): an integrative approach. Org Div Evol 10(5): 351–371.

Capa M, Giangrande A, Nogueira JMM & Tovar-Hernández MA 2019 7.4.6 Sabellidae Latreille, 1825. *In*: Handbook of Zoology, Annelida, Vol. 2: Pleistoannelida, Sedentaria II. Purschke G, Böggemann M. & Westheide, W. (eds). De Gruyter, Germany. 164-212.

Capa M, Hutchings P, Aguado MT & Bott NJ 2011 Phylogeny of Sabellidae (Annelida) and relationships with other taxa inferred from morphology and multiple genes. Cladistics 7(5): 449–469.

Capa M, Pons J, Hutchings P 2013 Cryptic diversity, intraspecific phenetic plasticity and recent geographical translocations in *Branchiomma* (Sabellidae, Annelida). Zool Scrip 42: 637–655.

Cubit J & Williams S 1983 The invertebrates of Galeta Reef (Caribbean Panama): A species list and bibliography. Atoll Res Bull 269: 1–45.

Day JH 1967 A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus Nat Hist Publ 656: 1–878.

de León-González JA, Leija-Tristán A & Salazar-Vallejo SI 1994 (1993) Epifauna del ostión espinoso *Spondylus princeps unicolor* (Mollusca: Bivalvia), de Puerto Escondido, Golfo de California, México. Rev Biol Trop 41: 877–881.

Dean HK 2012 A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.

Dean HK 2017 Some intertidal and shallow water polychaetes of the Caribbean coast of Costa Rica. Rev Biol Trop 65(1): 127–152.

Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortés J 2012 Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. Pac Sci 66(3): 347–386.

del Pasqua MD, Schulze A, Tovar-Hernández MA, Keppel E, Lezzi M, Gambi MC. *et al.* 2018 Clarifying the taxonomic status of the alien species *Branchiomma*

bairdi and *Branchiomma boholense* (Annelida: Sabellidae) using molecular and morphological evidence. Plos One 13: e0197104.

Díaz Díaz O & Liñero Arana I 2003a Epifaunal polychaetes on *Pinctada imbricata* Roding, 1798 (Bivalvia: Pteriidae) from the Gulf of Cariaco, Venezuela. Interciencia 28: 298–301.

Díaz Díaz O & Liñero Arana I 2003b Poliquetos asociados a *Isognomun alatus* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Isognomonidae) en la costa nororiental de Venezuela. Iberus 21: 61–65.

Dueñas-Ramírez P & Dueñas-Lagos A 2016 Primer registro de *Branchiomma coheni* (Polychaeta: Sabellidae) en las costas del Caribe colombiano. Rev Cien Mar Cost 8(2): 101–105.

El Haddad M, Capaccioni-Azzati R & Garcia-Garrascosa M 2008 *Branchiomma luctuosum* (Polychaeta: Sabellidae): a non±indigenous species at Valencia Port (western Mediterranean Sea, Spain). Mar Biod Rec 1, e61

Fauchald K 1977a The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA County Sci Ser 28: 1–190.

Fauchald K 1977b Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. Smith Contr Zool 221: 1–81.

Fauvel P 1953 Annélides Polychètes de la Croisière du "Président Théodore Tissier" aux Antilles (1951). Bull Inst Océanogr 1033: 1–23.

Fernández-Rodríguez V, Londoño-Mesa MH & Ramírez-Restrepo J 2016 Polychaetes from red mangrove (*Rhizophora mangle*) and their relationship with the water conditions in the Gulf of Urabá, Colombian Caribbean. Acta Biol Col 21(3): 611–618.

Fitzhugh K 1989 A systematic revision of the Sabellidae – Caobangiidae - Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). Bull Am Mus Nat Hist 192: 1–104.

Fitzhugh K 1991 Further revisions of the Sabellidae subfamilies and cladistic relationships among the Fabriciinae (Annelida: Polychaeta). Zool J Linn Soc 102: 305–332.

Fitzhugh K 1998 New fan worm genera and species (Polychaeta, Sabellidae, Fabriciinae) from the Western Pacific, and cladistic relationships among genera. Zool Scr 27:209–245.

Fitzhugh K 2001 A new deep-water genus and species of Fabriciinae fanworm (Polychaeta: Sabellidae) from Antarctica. NHM LA County Contr Sci 491: 1–8.

Fitzhugh K 2005 The inferential basis of species hypotheses: the solution to defining the term 'species'. Mar Ecol 26: 155–165.

Fitzhugh K 2006 The abduction of phylogenetic hypotheses. Zootaxa 1145: 1–110.

Fitzhugh K 2008 Abductive inference: implications for 'Linnean' and 'phylogenetic' approaches for representing biological systematization. Evol Biol 35: 52–82.

Fitzhugh K 2009 Species as explanatory hypotheses: refinements and implications. Acta Biotheor 57: 201–248.

Fitzhugh K 2010 Revised systematics of *Fabricia oregonica* Banse, 1956 (Polychaeta: Sabellidae: Fabriciinae): an example of the need for a uninomial nomenclatural system. Zootaxa 2647: 35–50.

Fitzhugh K 2012 The limits of understanding in biological systematics. Zootaxa 3435: 40–67.

Fitzhugh K 2013 Defining 'species', 'biodiversity', and 'conservation' by their transitive relations. *In*: Pavlinov IY (ed) The species problem—Ongoing problems. InTech, New York, pp: 93–130.

Fitzhugh K 2015 What are species? Or, on asking the wrong question. Festivus 47: 229–239.

Fitzhugh K 2016a Ernst Mayr, causal understanding, and systematics: an example using sabelliform polychaetes. Invertebr Biol 135: 302–313.

Fitzhugh K 2016b Sequence data, phylogenetic inference, and implications of downward causation. Acta Biotheor 64: 133−60.

Fitzhugh K 2016c Dispelling five myths about hypothesis testing in biological systematics. Org Divers Evol 16:443–65.

Fitzhugh K & Rouse GW 1999 A remarkable new genus and species of fan worm (Polychaeta: Sabellidae: Sabellinae) associated with marine gastropods. Invertebr Biol 118: 357–390.

Giangrande A, Cosentino A, Presti CL & Licciano M 2012 Sabellidae (Annelida) from the Faro coastal lake (Messina, Ionian Sea), with the first record of the invasive species *Branchiomma bairdi* along the Italian coast. Med Mar Sci 13(2): 283–293.

Gil J & Nishi E 2017 Nomenclatural checklist for *Acromegalomma* species (Annelida, Sabellidae), a *nomen novum* replacement for the junior homonym *Megalomma* Johansson, 1926. ZooKeys 677: 131–150.

Gillett C 2016 Reduction and emergence in Science and Philosophy. Cambridge University Press, New York.

Gómez P, Mercado JA, Mitchell LM & Salazar-Vallejo SI 1997 Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca, México. Rev Biol Trop 45: 1067–1074.

Griffiths P & Stotz K 2013 Genetics and Philosophy: An introduction. Cambridge University Press, New York.

Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.

Hempel CG 1965 Aspects of scientific explanation and other essays in the Philosophy of Science. The Free Press, New York.

Hernández-Alcántara P. & Solís-Weiss V 1993 New records of sedentariate polychaetous annelids from the continental shelf of the Gulf of California. Bull Mar Sci 53: 1027–1041.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1999 Systematic and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. Oceánides 13(2): 25-38.

Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC & Solís-Weiss V 2003 Commented checklist of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. Bull South Cal Assoc 102: 1–16.

Hobson KD & Banse K 1981 Sedentariate and archiannelid polychaetes of British Columbia and Washington. Can J Fish Aq Sci 209: 1–144.

Hoyningen-Huene P 2013 Systematicity: The nature of Science. Oxford University Press, New York.

Huang D, Fitzhugh K & Rouse GW 2011 Inference of phylogenetic relationships within Fabriciidae (Sabellida, Annelida) using molecular and morphological data. Cladistics 27(4): 356–379.

Ibarzábal DR 1986 Lista de especies de poliquetos bentónicos cubanos. Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología 45: 1–17.

Imajima M & Hartman O 1964 The polychaetous annelids of Japan. Occ Pap Allan Hancock Found 26: 1–452.

Jiménez-Cueto MS & Salazar Vallejo SI 1990 Anélidos poliquetos de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. *In:* Navarro D & Robinson JG (eds) Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, vol 1. CIES & CIQROO, pp: 147–150.

Johansson KE 1927 Beiträge zur Kenntnis der Polychaeten-Familien Hermellidae Sabellidae und Serpulidae. Zool bid från Uppsala 11: 1–184.

Keppel E, Tovar-Hernández MA & Ruiz G 2015 First record of *Branchiomma coheni* (Polychaeta: Sabellidae) along the US East coast and update of non indigenous species. Zootaxa 4058(4): 499–518.

Keppel E, Tovar-Hernández MA & Ruiz G 2018 New records of the non-indigenous species *Branchiomma bairdi* and *B. conspersum* (Polychaeta: Sabellidae) on the Pacific coast of North America. BioInvasions Rec 7(3): 229–236.

Keppel E, Keith I, Ruiz GM & Carlton JT 2019 New records of native and non-indigenous polychaetes (Annelida: Polychaeta) in the Galapagos Islands. Aquat Invasions 14(1): 59–84.

Knight-Jones P 1994 Two new species of *Branchiomma* (Sabellidae) with redescriptions of closely related species and comments on *Pseudobranchiomma* and *Sabellastarte*. *In:* Dauvin J-C, Laubier L & Reish DJ (eds) Actes de la 4ème Conférence internationale des Polychètes. Mém Mus Natl Hist Nat 162: 191–198.

Knight-Jones P, Darbyrshire T, Petersen ME & Tovar-Hernández MA 2017 What is *Pseudopotamilla reniformis* (Sabellidae)? Comparisons of populations from Britain, Iceland and Canada with comments on *Eudistylia* and *Schizobranchia*. Zootaxa 4254(2): 201–220.

Kupriyanova EK & Rouse GW 2008 Yet another example of paraphyly in Annelida: Molecular evidence that Sabellidae contains Serpulidae. Mol Phyl Evol 46: 1174–1181.

Miranda Salinas AV, García-Garza ME & de León-González JA 2016 Registros nuevos de poliquetos (Annelida) de la zona costera de isla del Carmen, Campeche, México. Rev Mex Biodivers 87(4): 1212–1224.

Nogueira JMM, Fitzhugh K, Hutchings P & Carrerette O 2017 Phylogenetic analysis of the family Telothelepodidae Nogueira, Fitzhugh & Hutchings, 2013 (Annelida: Terebelliformia). Mar Biol Res 13: 671−692.

Nogueira JMM, Fitzhugh K & Rossi MCS 2010 A new genus and new species of fan worms (Polychaeta: Sabellidae) from Atlantic and Pacific Oceans-the formal treatment of taxon names as explanatory hypotheses. Zootaxa 2603: 1–52.

Nogueira JMM, Rossi MCS & López E 2006 Intertidal species of *Branchiomma* Kolliker and *Pseudobranchiomma* Jones (Polychaeta: Sabellidae: Sabellinae) occurring on rocky shores along the state of Sao Paulo, southeastern Brazil. Zool Stud 45: 586–610.

Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ 2019 Progress and perspectives in the discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. Helgol Mar Res 73: 4.

Paola A, Armendáriz L & Rodriguez-Capítulo A 2013 External ultrastructure of *Manayunkia speciosa* (Fabriciidae) from Uruguay River, Argentina. Rev Mex Biod 84: 521–529.

Paoletti MP & Orilia F 2017 Downward causation: an opinionated introduction. *In*: Paoletti MP & Orilia F (eds) Philosophical and scientific perspectives on downward causation. Routledge, New York, pp: 1–21.

Perkins TH 1984 Revision of *Demonax* Kinberg, *Hypsicomus* Grube and *Notaulax* Tauber, with a review of *Megalomma* Johansson from Florida. Proc Biol Soc Wash 97: 285–368.

Read G & Fauchald K 2020 World Polychaeta database. Sabellidae Latreille, 1825. Consultado el 21 de enero de 2020 en: World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=985 on 2020-01-21

Rioja E 1923 Estudio sistemático de las especies ibéricas del suborden Sabelliformia. Trab MNCN, Madrid, Ser Zool 29: 1–111.

Rioja E 1947 Estudios Anelidológicos. XVII. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. An Inst Biol Ser Zool UNAM 18: 197–224.

Rioja E 1963 Estudios Anelidológicos. XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol Ser Zool UNAM 33: 131–229.

Rouse GW 1996 New *Fabriciola* and *Manayunkia* species (Fabriciinae: Sabellidae: Polychaeta) from Papua New Guinea. J Nat Hist 30: 1761–1778.

Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26(2): 139–204.

Rouse GW & Fitzhugh K 1994 Broadcasting fables: Is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes. Zool Scrip 23: 271–312.

Salazar-Vallejo SI, de León-González JA, Góngora-Garza G & Salaices Polanco H 1987 (1986) Nuevos registros y extensiones del ámbito de poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. Inv Mar CICIMAR 3: 29–38.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol Ser Zool UNAM 75(1): 9–97.

Salmon WC 1984 Scientific explanation and the causal structure of the World. Princeton University Press, Princeton.

Steinbeck J & Ricketts EF 1941 *Sea of Cortez*. A leisurely journal of travel and research. New York: Viking Press.

Suárez AM 1981 Poliquetos bentónicos cubanos II. Sedentaria. Rev Inv Mar 2: 3–47.

Tilic E, Sayyari E, Mirarab S, Rouse G 2020 More is needed — Thousands of loci are required to elucidate the relationships of the 'flowers of the sea' (Sabellida, Annelida). Mol Phyl Evol 151: 106892.

Tovar-Hernández MA 2007 On some species of *Chone* Krøyer, 1856 (Polychaeta: Sabellidae) from world-wide localities. Zootaxa 1518: 31–68.

Tovar-Hernández MA 2009 42 Sabellidae Latreille, 1825. *In*: De León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo & V. Solís-Weiss (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y de América Tropical. UANL, Monterrey, México, III: 489–520.

Tovar-Hernández MA 2010 Taxonomic update of the sabellids from Chile (Polychaeta: Sabellidae) and taxa established by Prof. Ernst Ehlers, with a key to genera of Sabellinae. An Inst Pat 38(2): 7–29.

Tovar-Hernández MA 2014 *Aracia sinaloae* n. sp., a new brooding, simultaneous hermaphroditic fan worm from southern Gulf of California (Polychaeta, Sabellidae). Zootaxa 3784(4): 389–400.

Tovar-Hernández MA & Carrera-Parra LF 2011 *Megalomma* Johansson, 1925 (Polychaeta: Sabellidae) from America and other world-wide localities, and phylogenetic relationships within the genus. Zootaxa 2861: 1–71.

Tovar-Hernández MA & Dean H 2010 New species of feather duster worms (Polychaeta: Sabellidae) from worldwide localities. Sci Mar 74(4): 815–826.

Tovar-Hernández MA & Dean H 2014 A new gregarious sabellid worm from the Gulf of California reproduced by spontaneous fission (Polychaeta, Sabellidae). J Mar Biol Assoc UK 94(5): 935–946.

Tovar-Hernández MA & Harris LH 2010 *Parasabella* Bush, 1905, replacement name for the polychaete genus *Demonax* Kinberg, 1867 (Annelida, Polychaeta, Sabellidae). ZooKeys 60: 13–19.

Tovar-Hernández MA & Knight-Jones P 2006 Species of *Branchiomma* (Polychaeta: Sabellidae) from the Caribbean Sea and Pacific coast of Panama. Zootaxa 1189: 1–37.

Tovar-Hernández MA & Salazar-Silva P 2008 Catalogue of Sabellidae Latreille, 1825 (Polychaeta) from the Grand Caribbean. Zootaxa 1894: 1–22.

Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA 2019 Biodiversidad de gusanos poliquetos en la Bahía de La Paz (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. Rev Mex Biod. 90: e902764.

Tovar-Hernández MA & Sosa-Rodríguez T 2006 Redescription of *Chone infundibuliformis* Krøyer, 1856 (Polychaeta: Sabellidae) and histology of the branchial crown appendages, collar and glandular ridge. Zootaxa 1115: 31–59.

Tovar-Hernández MA, Yáñez-Rivera B & Bortolini-Rosales JL 2011 Reproduction of the invasive fan worm *Branchiomma bairdi* (Polychaeta: Sabellidae). Mar Biol Res 7(7): 710–718.

Tovar-Hernández MA, Yáñez-Rivera B, Villalobos-Guerrero TF, Aguilar-Camacho JM & Ramírez-Santana ID 2014 Detección de invertebrados exóticos en el Golfo de California. *In*: Low Pfeng AM, Quijón P & Peters E (eds) Especies invasoras acuáticas: casos de estudio en ecosistemas de México. Segunda parte: distribución de especies invasoras: casos de estudio. SEMARNAT, INECC, UPEI, pp: 381-409.

Van der Heiden AM & Hendrickx ME 1982 Inventario de la fauna marina y costera del sur de Sinaloa, México. Segundo informe. Instituto de Ciencias Marinas y Limnología, UNAM 135 pp.

Van Fraassen BC 1990 The scientific image. Clarendon Press, New York.

Yáñez-Rivera B, Tovar-Hernández MA, Galván-Villa CM, Ríos-Jara E 2020 Tubicolous polychaete worms (Annelida) from Bahía de Chamela Islands Sanctuary, Mexico, with the description of a new bamboo worm. Biod Data J 8: e57572.

Lista. Especies de Sabellidae conocidas en América tropical. El asterisco indica registros posteriores a la versión previa de este capítulo (Tovar-Hernández 2009).

Subfamilia Fabriciinae Rioja, 1923

Género *Augeneriella* Banse, 1957
* *Augeneriella hummelincki* Banse, 1957: Gran Caribe. Huang *et al.* 2011: Belice

Género *Echinofabricia* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011
* *Echinofabricia goodhartzorum* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011: Gran Caribe (Belice)

Género *Fabricinuda* Fitzhugh, 1990
Fabricinuda limnicola (Hartman, 1951): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
* *F. rosaelenae* López & Rodríguez, 2008: Gran Caribe (Venezuela)
F. pseudocollaris Fitzhugh, 1990: Gran Caribe
* *F. trilobata* (Fitzhugh, 1983): Gran Caribe. Huang *et al.* 2011: Venezuela y Panamá

Género *Novafabricia* Fitzhugh, 1990
* *Novafabricia infratorquata* (Fitzhugh, 1983): Gran Caribe. Huang *et al.* 2011: Belice

Género *Pseudoaugeneriella* Fitzhugh, 1998
* *Pseudoaugeneriella spongicola* Giangrande, Licciano & Gambi, 2007: Gran Caribe (Belice)

Género *Pseudofabriciola* Fitzhugh, 1990
Pseudofabriciola longa Fitzhugh, 1990: Gran Caribe
P. quiasiincisura Fitzhugh, 1996: Gran Caribe
P. sofla Fitzhugh, 1996: Gran Caribe

Género *Rubifabriciola* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011
* *Rubifabriciola flammula* (Rouse, 1993): Gran Caribe. Huang *et al.* 2011: Belice y Panamá

Subfamilia Sabellinae Latreille, 1825

Género *Acromegalomma* Gil & Nishi, 2017
Acromegalomma bioculatum (Ehlers, 1887): Gran Caribe
* *A. carunculatum* (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2008): Pacífico oriental tropical (Guerrero, México); Bastida-Zavala *et al.* 2016: golfo de California, Guerrero y Oaxaca
* *A. circumspectum* (Moore, 1923): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Baja California, México; California, EUA; Tovar-Hernández *et al.* 2019: golfo de California; Yáñez-Rivera *et al.* 2020: Chamela, Jalisco, México
* *A. coloratum* (Chamberlin, 1919): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: golfo de California
A. fauchaldi Giangrande, Licciano & Gambi, 2007: Gran Caribe
* *A. gesae* (Knight-Jones, 1997): Pacífico oriental tropical. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Panamá
* *A. heterops* (Perkins, 1984): Gran Caribe. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Gran Caribe: Caribe mexicano, Venezuela, Panamá
* *A. lobiferum* (Ehlers, 1887): Gran Caribe. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Caribe mexicano, Florida, Puerto Rico, Panamá
* *A. modestum* (de Quatrefages, 1866): Pacífico oriental tropical. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Oaxaca (México), Panamá, Ecuador, Perú
* *A. pacifici* (Grube, 1959): Pacífico oriental tropical. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Oaxaca y Guerrero (México), Costa Rica, Panamá; Dean *et al.* 2012: Costa Rica
* *A. perkinsi* (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006): Gran Caribe. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Florida, Panamá (ubicación en el Pacífico o en el Caribe incierta); Dean 2017: Costa Rica (Manzanillo, Caribe)
* *A. pigmentum* (Reish, 1963): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: golfo de California, Costa Rica
A. roulei (Gravier, 1907): Pacífico oriental tropical
A. splendidum (Moore, 1905): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

Género *Amphicorina* Claparède, 1864
Amphicorina androgyne Rouse, 1994: Gran Caribe
* *A. anneae* (Rouse, 1994): Gran Caribe. Díaz-Díaz & Liñero Arana 2009: Venezuela
A. bichaeta Capa & López, 2004: Pacífico oriental tropical
A. perkinsi Capa & López, 2004: Pacífico oriental tropical

Género *Amphiglena* Claparède, 1864
Amphiglena jimenezi Capa & López, 2004: Pacífico oriental tropical
* *A. lindae* Rouse & Gambi, 1997: Gran Caribe (Belice)

Género *Anamobaea* Krøyer, 1856
Anamobaea orstedi Krøyer, 1856: Gran Caribe
A. phyllisae Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006: Gran Caribe

Género *Aracia* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010
* *Aracia sinaloae* Tovar-Hernández, 2014: Pacífico oriental tropical

Género *Bispira* Krøyer, 1856
* *Bispira brunnea* Treadwell, 1917: Gran Caribe. Dávila-Jiménez *et al.* 2017: Caribe mexicano
* *B. melanostigma* (Schmarda, 1861): Gran Caribe, Pacífico oriental tropical. Dean *et al.* 2012, 2017: tanto Atlántico como Pacífico de Costa Rica
* *B. monroi* (Hartman, 1961): Pacífico oriental tropical. Yáñez-Rivera *et al*. 2020: Chamela, Jalisco, México
B. paraporifera Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006: Gran Caribe

Género *Branchiomma* Kölliker, 1859
* *Branchiomma bairdi* (McIntosh, 1885): Gran Caribe, Pacífico oriental tropical (introducida), Provincia californiana (introducida). Tovar-Hernández *et al.* 2012, 2014; Bastida-Zavala *et al*. 2016: golfo de California y Oaxaca (México); Keppel *et al.* 2019: Galápagos (Ecuador)
* *B. coheni* Tovar-Hernández & Knight-Jones, 2006: Caribe (introducida), Pacífico oriental tropical. Keppel *et al*. 2015: golfo de California, Florida. Dueñas & Dueñas 2016: Colombia
B. conspersum (Ehlers, 1887): Gran Caribe
* *B. costaricensis* Tovar-Hernández & Dean, 2010: Pacífico oriental tropical (Costa Rica). Dean *et al.* 2012: Costa Rica
B. iliffei Tovar-Hernández & Knight-Jones, 2006: Gran Caribe
* *B. nigromaculatum* (Baird, 1865): Gran Caribe. Gómez-Paiva *et al.* 2016: Venezuela

Género *Chone* Krøyer, 1856
Chone gracilis Moore, 1906: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
* *C. mollis* (Bush *In* Moore, 1904): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Yáñez-Rivera *et al*. 2020: Chamela, Jalisco, México

Género *Dialychone* Claparède, 1870
Dialychone albocincta (Banse, 1972): Provincia californiana
* *D. blakei* Tovar-Hernández & Dean, 2010: Gran Caribe
D. perkinsi (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe
D. trilineata (Tovar-Hernández, 2007): Provincia californiana
D. veleronis (Banse, 1972): Provincia californiana

Género *Euchone* Malmgren, 1866
Euchone arenae Hartman, 1966: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
E. incolor Hartman, 1965: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
E. magna (Fauchald, 1972): Pacífico oriental tropical

Género *Eudistylia* Bush, 1904
Eudistylia polymorpha (Johnson, 1901): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

Género *Fabrisabella* Hartman, 1969
Fabrisabella similis Fauchald, 1972: Pacífico oriental tropical
F. vasculosa Hartman, 1969: Pacífico oriental tropical

Género *Jasmineira* Langerhans, 1880
Jasmineira bilobata Day, 1973: Gran Caribe

Género *Notaulax* Tauber, 1879
Notaulax bahamensis Perkins, 1984: Gran Caribe
* *N. californica* (Treadwell, 1906): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Yáñez-Rivera *et al*. 2020: Chamela, Jalisco, México
N. circumspiciens (Ehlers, 1887): Gran Caribe
* *N. midoculi* (Hoagland, 1919): Gran Caribe. Miranda Salinas *et al*. 2016
* *N. nigroincrustata* Tovar-Hernández, García-Garza & de León-González, 2020: Pacífico oriental tropical
* *N. nudicollis* (Krøyer, 1856): Gran Caribe. Dean 2017: Costa Rica
**N. occidentalis* (Baird, 1865): Gran Caribe. Dean 2017: Costa Rica
N. paucoculata Perkins, 1984: Gran Caribe
* *N. punctulata* Tovar-Hernández, García-Garza & de León-González, 2020: Pacífico oriental tropical

Género *Paradialychone* Tovar-Hernández, 2008
Paradialychone americana (Day, 1973): Gran Caribe
* *P. diazi* (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe. Gómez-Paiva *et al*. 2016: Venezuela
P. ecaudata (Moore, 1923): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
P. eiffelturris (Tovar-Hernández, 2007): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
P. farringtonae (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe
P. johnstonae (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe
P. paracincta (Hartmann-Schröder, 1962): Pacífico oriental tropical
P. paramollis (Tovar-Hernández, 2007): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
P. uebelackerae (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe

Género *Parasabella* Bush, 1905
Parasabella flecata (Hoagland, 1919): Gran Caribe
* *P. jamaicensis* Augener, 1922: Gran Caribe. Gómez-Paiva *et al*. 2016: Venezuela; Dean 2017: Costa Rica (Caribe)
* *P. lacunosa* (Perkins, 1984): Gran Caribe. Fernández-Rodríguez *et al*. 2016: Colombia
* *P. leucaspis* (Kinberg, 1867): Pacífico oriental tropical. Cabanillas *et al*. 2016: Perú
P. media (Bush, 1904): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
* *P. pallida* Moore, 1923: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Bastida-Zavala *et al*. 2016 y Tovar-Hernández *et al*. 2019: golfo de California. Yáñez-Rivera *et al*. 2020: Chamela, Jalisco, México
P. rugosa (Moore, 1904): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

Género *Perkinsiana* Knight-Jones, 1983
Perkinsiana fonticula (Hoagland, 1919): Gran Caribe

Género *Potamethus* Chamberlin, 1919
Potamethus spathiferus (Ehlers, 1887): Gran Caribe

Género *Pseudobranchiomma* Jones, 1962
Pseudobranchiomma emersoni Jones, 1962: Gran Caribe
P. perkinsi Knight-Jones & Giangrande, 2003: Gran Caribe
* *P. punctata* (Treadwell, 1906): Pacífico oriental tropical. Bastida-Zavala *et al*. 2016: golfo de California
* *P. schizogenica* Tovar-Hernández & Dean, 2014: Pacífico oriental tropical (golfo de California). Tovar-Hernández *et al*. 2019: golfo de California; Keppel *et al*. 2019: Galápagos (Ecuador); Yáñez-Rivera *et al*. 2020: Chamela, Jalisco, México

Género *Pseudopotamilla* Bush, 1905
Pseudopotamilla debilis Bush, 1904: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
* *P. fitzhughi* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006: Gran Caribe. Dean 2017: Costa Rica
P. intermedia Moore, 1905: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana
* *P. socialis* Hartman, 1944: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Tovar-Hernández *et al*. 2019: golfo de California

Género *Sabellastarte* Krøyer, 1856
Sabellastarte magnifica (Shaw, 1800): Gran Caribe

S. spectabilis (Grube, 1878): Pacífico oriental tropical

Género *Sabellomma* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010
* *Sabellomma collinae* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010: Gran Caribe (Florida, Puerto Rico, Panamá)

Género *Sabellonga* Hartman, 1969
Sabellonga disjuncta Hartman, 1969: Provincia californiana

Tabla 1. Registros de sabélidos no incluidos en la clave (registros revisados y / o dudosos).

Taxón	Registros previos	Comentarios
Fabriciinae		
Fabricia sabella (Ehrenberg, 1837)	Provincia californiana: Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004)	Localidad tipo: Helgoland, mar del Norte. Hartman (1969) la registró para California central (Estados Unidos). Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) la incluyeron en el listado del Pacífico oriental tropical (POT) pero las referencias citadas por dichos autores no registran la especie para el POT: Banse (1979); Hartman (1969); Hobson & Banse (1981); Imajima & Hartman (1964)
Manayunkia aestuarina (Bourne, 1883)	Golfo de México: Bishop (1984)	Localidad tipo: isla de Sheppey (Inglaterra) y boca del Liffey (Irlanda). Se trata de fabrícinos muy pequeños cuyos caracteres distintivos son bastante difíciles de examinar e interpretar (apéndices de la corona radiolar). Es una especie ampliamente registrada en Europa y en Estados Unidos: Mississippi (Bishop 1984), Carolina del Sur (Bell 1982) y Maryland (Rouse 1995). Es necesaria una revisión detallada del registro en el norte del golfo de México.
Manayunkia speciosa Leidy, 1859	Golfo de México: Brehm (1978)	Localidad tipo: Schuylkill River, Pennsylvania. Se ha reportado en diversos cuerpos de agua dulce de Norte América, desde los grandes Lagos en el Este hasta Oregon y Alaska en el oeste; en el norte del golfo de México y en el río Uruguay (Paola *et al.* 2013), en este último adjudicando su presencia a su potencial invasor (Armendáriz *et al.* 2011). El registro de Argentina pudiera corresponder a *Manayunkia brasiliensis* Banse, 1956 y el del Caribe podría ser una especie indescrita. Es necesario la revisión detallada de los registros.
Sabellinae		
Acromegalomma mushaense (Gravier, 1906)	Pacífico oriental tropical: Monro (1933); Steinbeck & Ricketts (1941); Rioja (1947); Bastida-Zavala (1993) como *Megalomma*	Localidad tipo: Mar Rojo. Es posible que los registros de *A. mushaense* para el Pacífico mexicano correspondan a *A. coloratum*, que ha sido encontrada desde Ensenada (Provincia californiana) hasta Nayarit (POT) (Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011). El registro de Monro (1933) para las Galápagos no corresponde a *A. mushaense* (Keppel *et al.* en proceso).
Acromegalomma quadrioculatum (Willey, 1905)	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (1993) como *Megalomma*	Localidad tipo: Ceylán, océano Índico. Su registro para el POT es cuestionable; podría tratarse de *A. coloratum*, especie local que presenta ojos en los radiolos dorsales (radiolos 1 al 5), como *A. quadrioculatum.*
Acromegalomma vesiculosum (Montagu, 1813)	Pacífico oriental tropical: Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) y Caribe: Amoureux (1985); Fauchald (1977b) como *Megalomma*	Localidad tipo: Devonshire, Inglaterra. Fue incluida en el listado del POT de Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004), aunque las referencias citadas por dichos autores no registran la especie para el POT (Day 1967; Fitzhugh 1989). Ejemplares de California, depositados en el Museo de Historia Natural de Los Ángeles, están etiquetados como *A. vesiculosum* pero corresponden a *M. circumspectum* (Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011).

Taxón	Registros previos	Comentarios
Amphicorina armandi Claparède, 1864	Pacífico oriental tropical: Rioja (1947) como *Oridia*	Localidad tipo: Mediterráneo. Los registros del POT podrían tratarse de *Amphicorina perkinsi* o *A. bichaeta.*
Bispira crassicornis (Sars, 1851)	Pacífico oriental tropical: van der Heiden & Hendrickx (1982) y Provincia californiana Hartman (1969) como *Sabella*	Localidad tipo: South Devon, Inglaterra. La especie se distribuye en el Ártico (Harris & Tovar-Hernández, trabajo inédito). Los registros para el POT y Provincia californiana podrían corresponder a *Bispira monroi* y/o especies indescritas.
Branchiomma cingulatum (Grube, 1870)	Pacífico oriental tropical: Bastida-Zavala (1993)	Localidad tipo: Fiji, Pacífico central. *Branchiomma* contiene varias especies invasoras. Es necesario confirmar el registro y/o compararlo adecuadamente con *B. bairdi*, *B. boholense* y *B. conspersum* (las tres presentan macroestilodos). La presencia de *B. bairdi* (Bermuda) ha sido confirmada en el POT, en la Provincia californiana, en Hawaii, en Australia y en el Mediterráneo (Capa *et al.* 2013; del Pasqua *et al.* 2018; Keppel *et al.* 2018, 2019). *Branchiomma boholense* (Bohol islands, Filipinas) ha sido confirmada en el Mediterráneo (del Pasqua *et al.* 2018). *Branchiomma conspersum* (Florida) ha sido confirmada en el Pacífico de Panamá, Hawaii y Australia (Keppel *et al.* 2018).
Branchiomma curtum (Ehlers, 1901)	Caribe: Tovar-Hernández & Knight-Jones (2006)	Localidad tipo: Masatierra, Chile. Keppel *et al.* (2015) reconocen que los registros de la especie en el Caribe podrían ser erróneos, puesto que tanto los sintipos como los ejemplares del Caribe corresponden a estadios juveniles, reproducidos por fisión, y con un bajo número de segmentos torácicos, fenómeno que es común en *Branchiomma* (Tovar-Hernández *et al.* 2011).
Branchiomma nigromaculatum (Baird, 1865)	Pacífico oriental tropical: Salazar-Vallejo *et al.* (1987); Bastida-Zavala (1993)	Localidad tipo: Antillas. *Branchiomma* contiene varias especies invasoras, aparentemente *B. nigromaculatum* es una de ella, pero es necesario confirmar el registro y/o compararlo adecuadamente con especies que presentan microestilodos, como es el caso de *B. luctuosum*, que también es invasora en Brasil y el Mediterráneo (Nogueira *et al.* 2006; el Haddad *et al.* 2008; Giangrande *et al.* 2012).
Chone fauveli McIntosh, 1916	Pacífico oriental tropical: Berkeley & Berkeley (1939)	Localidad tipo: Inglaterra. Berkeley & Berkeley (1939) la registraron para la bahía de La Paz (Golfo de California) como *C. infundibuliformis* var. *fauveli*. Su distribución fue restringida para el mar de Norte (Tovar-Hernández 2007).
Chone infundibuliformis Krøyer, 1856	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara *et al.* (2003)	Localidad tipo: Groenlandia. La distribución de *C. infundibuliformis* fue restringida para el océano Ártico (Tovar-Hernández & Sosa-Rodríguez 2006).
Laonome salmacidis (Claparède, 1869)	Pacífico oriental tropical: de León-González *et al.* 1994(1993) como *Euratella*	Localidad tipo: Golfo de Nápoles. Es probable que la especie corresponda a un taxón indescrito, pues no existe ninguna especie de *Laonome* en la región.

Taxón	Registros previos	Comentarios
Myxicola infundibulum (Renier, 1804)	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (1993, 1999)	Localidad tipo: Mediterráneo. El género necesita revisión mundial. *Myxicola infundibulum* se ha registrado como cosmopolita, pero no hay evidencias que lo sustente. Los registros del POT podrían tratarse de una especie indescrita, pues se han encontrado ejemplares con ojos en la punta de los radiolos (de León-González, com. pers.), mismos que no están presentes en *M. infundibulum*.
Notaulax nudicollis (Krøyer, 1856)	Pacífico oriental tropical: de León-González *et al*. 1994(1993); Gómez *et al*. (1997)	Localidad tipo: Saint-Thomas, Caribe. La distribución en el POT es cuestionable. Perkins (1984) dibujó ejemplares del Pacífico y del Caribe bajo el nombre de *nudicollis*, pero hay diferencias notorias en la forma del collar y caracteres de la corona radiolar. La revisión de *Notaulax* para América está en proceso (Tovar-Hernández).
Notaulax occidentalis (Baird, 1865)	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara *et al*. (2003)	Localidad tipo: Saint-Vincent, Mar Caribe. Los registros para el POT son cuestionables. La revisión de *Notaulax* para América está en proceso (Tovar-Hernández).
Notaulax phaeotenia (Schmarda, 1861)	Pacífico oriental tropical: Rioja (1947, 1963) y Gran: Fauvel (1953); Fauchald (1977b) como *Hypsicomus*; Suárez (1981); Cubit & Williams (1983); Ibarzábal (1986); Jiménez-Cueto & Salazar-Vallejo (1990); Báez & Ardila (2003); Díaz Díaz & Liñero Arana (2003a, 2003b)	Localidad tipo: Sri Lanka. Perkins (1984) mencionó que muchas especies han sido referidas como *N. phaeotenia*, pero con base en la comparación de las diagnosis y dibujos de cada una de ellas, es evidente que se trata de un complejo de especies.
Potamilla neglecta (Sars, 1851)	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (1991) y Provincia californiana: Hartman (1969)	Localidad tipo: Noruega. Los ejemplares que Hartman (1969) registró como *P. neglecta* se diferencian de aquéllos provenientes de la localidad tipo (Noruega), en que estos últimos no tienen ojos, por lo que el registro de California podría tratarse de una especie indescrita.
Pseudobranchiomma picta (McIntosh, 1885)	Pacífico oriental tropical: Berkeley & Berkeley (1939) como *Dasychone*	Localidad tipo: Kobe, Japón. Knight-Jones (1994:197) mencionó que la especie corresponde al género *Pseudobranchiomma*. El registro de Berkeley & Berkeley (1939) podría tratarse de *P. schizogenica*.
Pseudopotamilla reniformis (Bruguiére, 1789)	Caribe: Cubit & Williams (1983); Fauchald (1977) y Pacífico oriental tropical: Fauchald (1977); de León-González *et al*. (1994(1993)); Gómez *et al*. (1997)	Localidad neotipo: Sandgerdi, Islandia. En el pasado fue considerada cosmopolita. Su distribución se restringió a Gran Bretaña, Islandia, Nueva Escocia y Terranova (Canadá) (Knight-Jones *et al*. 2017). Los registros para el Caribe corresponden a *P. fitzhughi* mientras que los del POT a *P. socialis* (Tovar-Hernández *et al*. 2019).

49. Scalibregmatidae Malmgren, 1867

Alexandra E. Rizzo[1] & Sergio I. Salazar-Vallejo[2]

1) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
aerizzo@gmail.com
2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Los miembros de esta familia son tan poco abundantes que generalmente no son capturados durante los estudios de monitoreo ambiental. Son excavadores en fondos no consolidados, arenosos a fangosos y se pueden encontrar desde la región intermareal hasta las zonas más profundas, donde son más comunes (Kudenov & Blake 1978). Son comedores de depósitos subsuperficiales (Jumars *et al*. 2015).

Los escalibregmátidos adultos tienen menos de 6 cm de longitud. El tegumento tiene una apariencia areolada porque los segmentos se subdividen en series con hasta 6 anillos. El cuerpo es usualmente hinchado anteriormente y puede ser largo por lo que se denominan arenicoliformes, o corto y se les llama larviformes debido a su semejanza con las larvas de moscas. Además de la forma del cuerpo, las características morfológicas distintivas incluyen la forma del prostomio, generalmente en forma de T, la presencia de cirros dorsales y ventrales en los parápodos posteriores, la presencia de branquias y setas aciculares en los parápodos anteriores, y la forma de las branquias y del pigidio.

Unas 70 especies se distribuyen entre los 16 géneros considerados válidos. Sin embargo, varios géneros son monotípicos como *Mucibregma*, *Proscalibregma*, *Speleobregma*, *Sclerobregma* y *Scalibregmella* (Read & Fauchald 2019). *Asclerocheilus* es el género con más especies descritas (15 spp.) y *Scalibregma inflatum* Ratke 1843, descrita para Noruega, es el escalibregmátido con la distribución geográfica más amplia y podría ser un complejo de especies. Sin embargo, falta la serie tipo para hacer una revisión comparativa (Mackie 1991). Miembros de *Axiokebutia* y *Speleobregma* tienen menos de 1 cm de largo y viven en grietas o grava. Estos difieren de los otros escalibregmátidos por tener palpos ciliados por lo que pueden ser suspensívoros, además de tener glándulas adhesivas en el pigidio (Martínez *et al*. 2013).

Sistemática

El primer escalibregmátido fue descrito por Ratke (1843), *Scalibregma inflatum*, quien lo colocó cerca de *Arenicola* hasta que Malmgren (1867) propuso una nueva familia, Scalibregmidae (sic). Bertelsen & Weston (1980:708, nota al pie) corrigieron el nombre a Scalibregmatidae porque la raíz griega correcta es *bregmat*-, que significa "el frente de la cabeza". Por su parte, *skalis* significa azadón (Brown 1956), por lo que el nombre del género tipo de la familia significaría con un azadón en el frente de la cabeza, lo que reflejaría las proyecciones laterales del prostomio.

Ashworth (1901) realizó la primera revisión de la familia, seguida por Furreg (1925). Claves de identificación fueron proporcionadas por Chamberlin (1919), Fauvel (1928) y Day (1967), y una tabla comparativa de géneros por Pocklington & Fournier (1987). Kudenov & Blake (1978) revisaron la familia, discutieron los géneros y también describieron nuevas especies de Australia. Otros estudios específicos incluyen los de Blake (1981) para Sudamérica y Antártica, Kudenov (1985) para el Golfo de México, Mackie (1991) para Europa, Blake (2000) para California, y Díaz & Liñero-Arana (2004) para Venezuela.

Scalibregmatidae es miembro de Scolecida, ya que tienen parápodos con ramas similares y 2 o más pares de cirros pigidiales (Rouse & Pleijel 2001, Blake 2016). Los análisis moleculares y morfológicos han posicionado esta familia cerca de Arenicolidae / Maldanidae o incluso Capitellidae y Opheliidae, aunque no hay

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

características apomórficas que apoyen la monofilia del taxón (Rouse & Pleijel 2001; Martínez *et al*. 2013). Sin embargo, entre los Scalibregmatidae, *Axiokebuita* y *Speleobregma* forman un clado cuyas sinapomorfias son palpos ciliados y pigidio adhesivo, que difieren de los otros escalibregmátidos (Martínez *et al*. 2013). Los palpos ciliados facilitan la suspensión, mientras que un pigidio adhesivo, globular y bilobulado proporciona adhesión a las hendiduras de cuevas rocosas o entre la grava.

Por otro lado, *Travisia* Johnston, 1840 se ha ubicado, en función de las similitudes morfológicas, en los Opheliidae (Sene Silva 2007) o en los Scalibregmatidae (Blake 2000, Rouse & Pleijel 2001). La ubicación en los escalibregmátidos se confirmó por análisis moleculares (Bleidorn *et al*. 2003, Persson & Pleijel 2005). No obstante, Blake & Maciolek (2015), basándose en las diferencias morfológicas entre *Travisia* y los escalibregmátidos, decidieron proponer un nuevo estatus y ubicar al género en su propia familia, Travisiidae. Estamos de acuerdo por lo que la consideramos en otro capítulo.

Neolipobranchius Hartman & Fauchald 1971 es un *nomen dubium* porque probablemente se describió con base en juveniles (Blake 2015, Read & Fauchald 2019) y, por lo tanto, no se incluirá aquí.

Morfología

Cuerpo. El cuerpo puede ser largo, con la extremidad anterior hinchada (arenicoliforme, Fig. 2N) o corta y robusta (larviforme, Fig. 1A). Para Blake (2016), la variación corporal puede ser un artefacto de preservación y también porque la expansión anterior ocurre más tarde durante el desarrollo ontogenético. Sin embargo, la forma del cuerpo largo/corto todavía se usa, junto con otras características, para separar los géneros de escalibregmátidos. Los segmentos tienen cojines elevados y anulaciones secundarias (hasta 6 anillos por segmento), lo que le da al tegumento una apariencia areolada, que puede ser de importancia taxonómica (Blake 2016, Fig. 1K, 2H). No hay papilas epidérmicas. Un surco medio-ventral longitudinal se puede encontrar en varias especies.

Prostomio y peristomio. El prostomio puede ser en forma de T o bífido, con cuernos laterales o frontales en el margen anterior (Fig. 1A, F, K, P), o de otro modo (Fig. 1T). *Axiokebuita* y *Speleobregma* tienen cuernos largos y muy ciliados. Las expansiones laterales del margen anterior del prostomio de los adultos surgen tarde durante el desarrollo ontogenético (Blake 2016). Por lo tanto, los juveniles con un prostomio diferente pueden ser formas inmaduras de adultos con prostomios en forma de T o bífidos, que pueden ocasionar identificaciones erróneas. Ojos pueden estar presentes (Figs 1K, 2E, I, V) o ausentes (Figs 1F, P, 2A, X). Si se presentan, pueden ser pequeños o grandes, estos últimos probablemente formados por ocelos fusionados (Fig. 1K). Los órganos nucales pueden ser manchas discretas o lobos ciliados bastante evidentes entre el prostomio y el peristomio. El peristomio consiste en un anillo dorsal y 1–3 ventrales que se fusionan para formar los labios bucales. La faringe es eversible y débilmente multilobulada (Tzetlin & Zhadan 2009).

Parápodos. Los parápodos son birrámeos, con ramas bien separadas (Figs 1B, G, L, R, 2B, R). Los parápodos anteriores están menos proyectados que los posteriores. Los lóbulos parapodiales son simples, aunque algunos tienen láminas post-setales en setígeros posteriores. Los cirros dorsales y ventrales, cuando presentes (Fig. 1C), se encuentran solo en los parápodos medianos y posteriores. Algunos géneros como *Axiokebuita*, *Parasclerocheilus*, *Sclerocheilus* y *Speleobregma*, solo tienen cirros ventrales. En algunos géneros, como *Scalibregma*, o *Pseudoscalibregma*, los cirros dorsales y/o ventrales pueden tener glándulas tubulares con poros distales cuya función se desconoce (Blake 1981, Bakken *et al*. 2014).

Branquias. Se pueden encontrar en los géneros *Scalibregma*, *Sclerobregma*, *Cryptosclerocheilus*, *Parasclerocheilus* y *Polyphysia* (Figs 1B, R, 2B). Son estructuras arborescentes, ramificadas en el lado posterior del notópodo en los setígeros 4 a 6. Como pueden aparecer tarde durante el desarrollo ontogenético, la identificación de juveniles sin branquias puede ser complicada. En *Sclerobregma branchiata*, las branquias son pectinadas (Blake 2016).

Setas. Las setas son todas simples; incluye espinas aciculares en los setígeros 1–4 (Figs 1D, H, N, S,

2D, F, T, Y), setas capilares delgadas (Figs 1I, 2P) y setas furcadas (Figs 1E, J, M, Q, 2C, G, K, O, U, W, Z). Las setas aciculares son distalmente espinosas a lo largo del eje (Figs 1D, H, 2L, T, Y), mientras que las furcadas tienen extremos iguales o desiguales, con espínulas a lo largo del margen interno (Figs 1E, J, M, Q, 2C, G, K, U, W, Z). *Speleobregma* tiene neuroganchos en todos los setígeros.

Pigidio. Puede tener dos o más lóbulos y 5 o más cirros anales (Blake 2016; Figs 1O, 2J, S). *Axiokebuita* y *Speleobregma* tienen dos lóbulos pigidiales grandes con papilas adhesivas.

Claves

Las especies que ocurren en América tropical se seleccionaron del World Register of Marine Species (WoRMS, consultado en Ago/2020). En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Para los pies de figura, las vistas se abrevian así: VD para una vista dorsal y VF para una vista frontal.

Clave a géneros de Scalibregmatidae del mundo[1]
(* no registrados en América tropical)

1 Cuerpo arenicoliforme (Fig. 1A, K); prostomio con forma de T **2**
– Cuerpo larviforme, ensanchado medialmente; prostomio sin proyecciones laterales **11**
– Cuerpo cilíndrico, delgado; prostomio con dos antenas frontales largas (Fig. 1T); órganos nucales prominentes, semejan grandes ojos …… *Scalibregmella* Hartman & Fauchald, 1971 ..... *S. antennata* Hartman & Fauchald, 1971 (G, C)

2(1) Segmentos posteriores con parápodos con cirros dorsales y ventrales **3**
– Segmentos posteriores con parápodos con cirros ventrales, sin cirros dorsales **7**
– Segmentos posteriores con parápodos reducidos, sin cirros dorsales ni ventrales **8**

3(2) Con branquias (Figs 1B, R, 2B) **4**
– Sin branquias **5**

4(3) Con espinas aciculares ….. *Sclerobregma* Hartman, 1965 ….. Cuernos frontales cortos (menores que anchura prostomial) (Fig. 1A); con 4 pares de branquias (setígeros 2–5) .... *S. branchiatum* Hartman, 1965 (G, C)
– Sin espinas aciculares ..... *Scalibregma* Rathke, 1843 (incl. *Oligobregma* Rathke, 1843 y *Eusclerocheilus* Hartman, 1967)

5(3) Con espinas aciculares (Fig. 1H) ….. *Oligobregma* Kudenov & Blake, 1978 ….. Proyecciones prostomiales semiesféricas, cortas (Fig. 1F); parápodos medios con lóbulo interramal (Fig. 1G) ..... *O. aciculata* (Hartman, 1965) (G, C)
– Sin espinas aciculares **6**

6(5) Con cirros dorsales ..... *Pseudoscalibregma* Ashworth, 1901*
– Sin cirros dorsales ..... *Scalibregmides* Hartmann-Schröder, 1965

7(2) Con branquias; con espinas aciculares ..... *Parasclerocheilus* Fauvel, 1928*
– Sin branquias; con espinas aciculares ….. *Sclerocheilus* Grube, 1863 ….. Ojos en banda ancha transversa, pigmentada, proyectada hacia adelante (Fig. 1K); setígero 1 con una serie de espinas aciculares ..... *S. unoculus* Kudenov, 1985 (G, C)

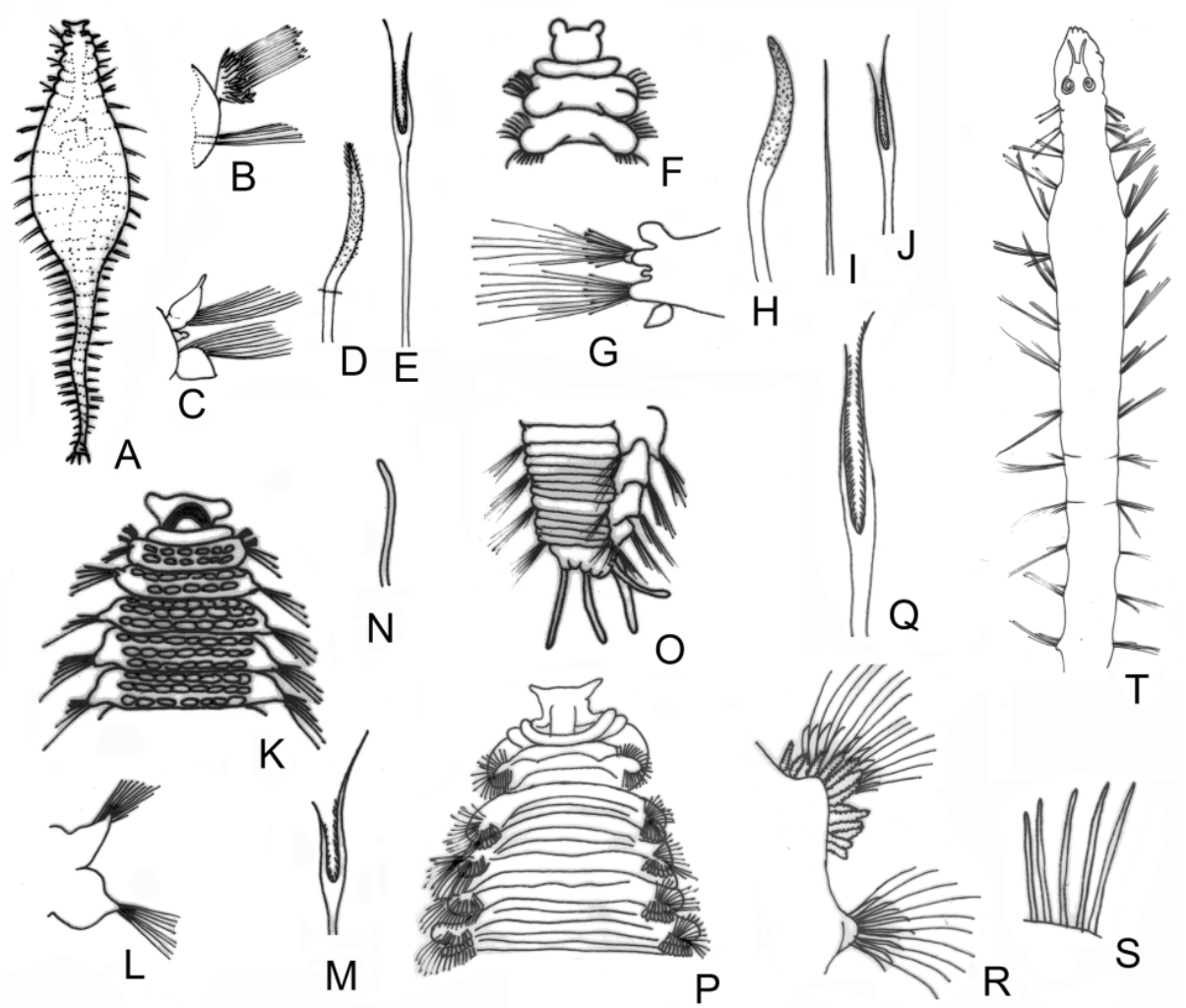


Figura 1. *Sclerobregma branchiatum*: A) Completo, VD, B) Parápodo 3 con branquias, VD, C) Parápodo abdominal con cirros dorsal y ventral, D) Seta acicular del setígero 1, E) Seta furcada; *Oligobregma aciculata*: F) Extremo anterior, VD, G) Parápodo medio, H) Seta acicular, I) Seta capilar, J) Seta furcada, *Sclerocheilus unoculus*: K) Extremo anterior, VD, L) Parápodo 16, M) Seta furcada, N) Seta acicular, O) Pigidio, *Scalibregma californicum*: P) Extremo anterior, VD, Q) Seta furcada, R) Parápodo anterior, S) Setas aciculares, *Scalibregmella antennata:* T) Regiones anterior y media, faringe evertida, VD.

8(2) Con branquias; con espinas aciculares ..... *Cryptosclerocheilus* Blake, 1972*
– Sin branquias **9**

9(8) Con espinas aciculares ..... *Asclerocheilus* Ashworth, 1901
– Sin espinas aciculares **10**

10(9) Pigidio con cirros anales más largos que anchos (Fig. 2J); con setas furcadas .....
.....*Hyboscolex* Schmarda, 1861 (incl. *Onscoscolex* Schmarda, 1861)
– Pigidio con cirros anales tan anchos como largos; sin setas furcadas .....
..... *Speleobregma* Bertelsen, 1986*

11(1) Prostomio inciso **12**
– Prostomio entero; sin branquias ..... *Neolipobranchius* Hartman & Fauchald, 1971[2]

12(11) Con branquias …… *Polyphysia* de Quatrefages, 1865*
.....(incl. *Eumenia* Örsted, 1843 / *Lipobranchius* Cunningham & Ramage, 1888)
– Sin branquias ..... *Kebuita* Chamberlin, 1919 (incl. *Gwasitoa* Chamberlin, 1919)

1) Sinonimias según Kudenov & Blake (1978), Blake (1981), Mackie (1991) y Blake (2015).
2) Género mal definido según Blake (2015).

Claves para especies

Asclerocheilus **Ashworth, 1901**

1 Neurosetas del setígero 1 con capilares y furcadas; ojos presentes o ausentes 2
– Neurosetas del setígero 1 solo capilares; sin ojos (Fig. 2M) ..... *A. glabrus* (Ehlers, 1887) (G)

2(1) Con ojos **3**
– Sin ojos; prostomio redondeado anteriormente, proyecciones dirigidas anterolateralmente (Fig. 2X) ..... *A. californicus* Hartman, 1963 (B, P)

3(2) Primer notópodo con una hilera de espinas aciculares; prostomio truncado, proyecciones dirigidas lateralmente (Fig. 2V) ..... *A. acirratus* (Hartman, 1966) (B, P)
– Primer notópodo con dos hileras de espinas aciculares **4**

4(3) Prostomio con proyecciones cónicas romas (Fig. 2Q); 2 grupos de ojos con muchos ocelos, grupos oblicuos, parcialmente fusionados a los márgenes internos; furcadas con extremos muy distintos, ca. 1:3 (Fig. 2U) ..... *A. mexicanus* Kudenov, 1985 (G)
– Prostomio con proyecciones laterales planas, aliformes; 2 grupos de ojos con ocelos separados, grupos en líneas longitudinales (Fig. 2E); furcadas con extremos muy distintos, ca. 1:2 (Fig. 2G) ..... *A. tropicus* Blake, 1981 (P)

Hyboscolex **Schmarda, 1861**

1 Prostomio con ojos en dos hileras transversas por lado **2**
– Prostomio con ojos en grupos alargados, longitudinales ..... *H. equatorialis* Blake, 1981 (P)

2(1) Segmentos anteriores con 4 anillos; capilares espinulosos (Fig. 2L) .....
..... *H. quadricincta* Kudenov, 1985 (G, C)
– Segmentos anteriores con 2–3 anillos; capilares lisos ..... *H. pacificus* (Moore, 1909) (B, P)

Neolipobranchius **Hartman & Fauchald, 1971**

1 Con setas furcadas; pigidio con 5 cirros anales radiales (aguas someras) .....
..... *N. blakei* Kudenov, 1985 (G, C)
– Sin setas furcadas (abisal); pigidio sin cirros anales .....
..... *N. glaber* Hartman & Fauchald, 1971 (ortografía según Kudenov 1985) (G, C)

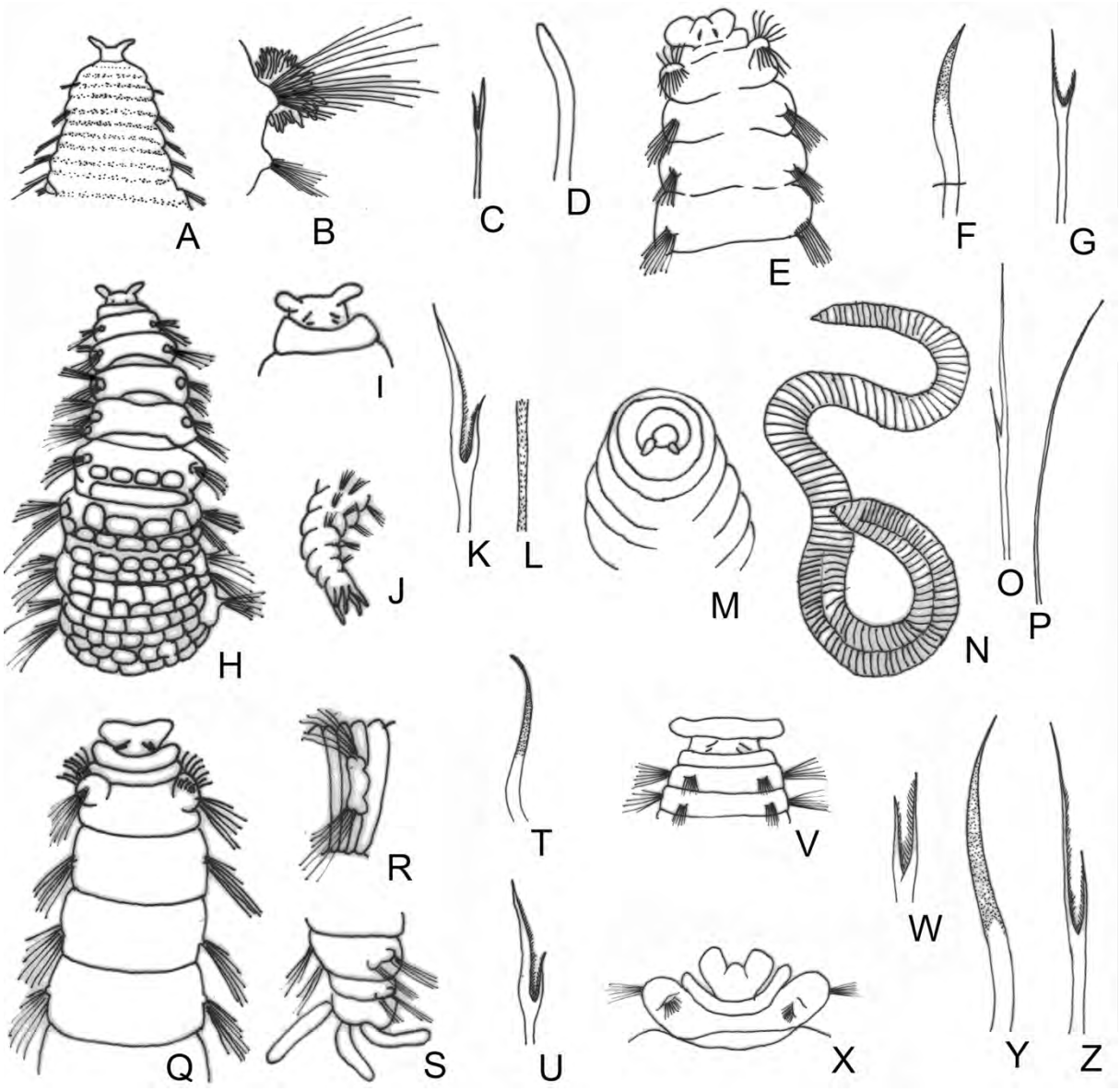


Figura 2. *Scalibregma stenocerum*: A) Extremo anterior, VD (branquias omitidas), B) Parápodo 4, C) Seta furcada, D) Seta acicular; *Asclerocheilus tropicus*: E) Extremo anterior, VD, F) Notoseta acicular, G) Seta furcada, *Hyboscolex quadricincta:* H) Extremo anterior, VD, I) Prostomio, VD, J) Pigidio, K) Seta furcada, L) Detalle de capilar espinoso, *Asclerocheilus glabrus*: M) Extremo anterior, VF, N) Animal completo, O) Seta furcada, P) Seta capilar, *A. mexicanus*: Q) Extremo anterior, VD, R) Parápodo medio, S) Pigidio, T) Notoseta acicular del parápodo 1, U) Seta furcada, *A. acirratus:* V) Extremo anterior, VD, W) Seta furcada, *A. californicus:* X) Extremo anterior, VD, Y) Seta acicular del parápodo 1, Z) Seta furcada.

Scalibregma Ratke, 1843

1 Proyecciones prostomiales laterales más cortas que la anchura prostomial (Fig. 1P); sin ojos; con 4 pares de branquias (set. 2–5) (Fig. 1R) ..... *S. californicum* Blake 2000 (B, P)

– Proyecciones prostomiales laterales más largas que la anchura prostomial (Fig. 2A); con ojos; con 3 pares de branquias (set. 3-5) (Fig. 2B) .... *S. stenocerum* (Bertelsen & Weston, 1980) (G)

Scalibregmides **Hartmann-Schröder, 1965**

1 Prostomio truncado, proyecciones laterales más largas que anchas; peristomio visible; cirros parapodiales mayores que longitud de los segmentos .... *S. chilensis* Hartmann-Schröder, 1965 (P)

– Prostomio proyectado anteriormente, proyecciones laterales tan anchas como largas; peristomio no visible; cirros parapodiales tan largos como o ligeramente mayores que la longitud segmentaria ..... *S. peruanus* Blake, 1981 (P)

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por los Drs. Mikel Liñero y Óscar Díaz-Díaz y sus recomendaciones ayudaron mucho a mejorar la calidad final de esta contribución. Este capítulo se impulsó por el proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Ashworth JH. 1901. The anatomy of *Scalibregma inflatum* Rathke. Quart J Micr Sci 45: 237–309, Pls 13–15.

Bakken T, Oug E & Kongsrud JA. 2014. Occurrence and distribution of *Pseudoscalibregma* and *Scalibregma* (Annelida, Scalibregmatidae) in the deep Nordic Seas, with the description of *Scalibregma hanseni* n. sp. Zootaxa 3753: 101–117.

Bertelsen RD & Weston DP. 1980. A new species of *Sclerobregma* (Polychaeta: Scalibregmatidae) from off the southeastern United States. Proc Biol Soc Wash 93: 708–713.

Blake JA. 1981. The Scalibregmatidae (Annelida: Polychaeta) from South America and Antarctica collected chiefly during the cruises of the R/V Anton Bruun, R/V Hero and USNS Eltanin. Proc Biol Soc Wash 94: 1131–1162.

Blake JA. 2000. Family Scalibregmatidae Malmgren 1867. *In*: Blake JA, Hilbig B & Scott PV (Eds). Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel. Santa Barbara Mus Nat Hist, Santa Barbara, California, pp. 129–144.

Blake JA. 2015. New species of Scalibregmatidae (Annelida, Polychaeta) from the East Antarctic Peninsula including a description of the ecology and post-larval development of species of *Scalibregma* and *Oligobregma*. Zootaxa 4033: 57-93.

Blake JA. 2016. Scalibregmatidae Malmgren 1867. In: Westheide, W., Purschke, G. & Böggemann, M. (Eds.), Handbook of Zoology, a Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Published on line, 35 pp.

Blake JA & Maciolek NJ. 2015. Opheliidae Malmgren, 1867. In: Westheide W, Purschke G. & Böggemann M. (Eds.), Handbook of Zoology, a Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Published on line, 17 pp.

Bleidorn C, Vogt L & Bartolomaeus T. 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. Mol Phyl Evol 29: 279–288.

Brown RW. 1956. Composition of Scientific Words. Smithsonian Inst, Washington, 882 pp.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool, Harvard 48:1–514

Day JH. 1967. A monograph on the Polychaeta of southern Africa. Brit Mus Nat Hist Publ 656: 1–878

Diaz Diaz O & Liñero-Arana I. 2004. Nuevos registros de Scalibregmatidae (Annelida: Polychaeta) de la región nororiental de Venezuela. Bol Centro Invest Biol 38: 32-39

Fauvel P. 1928. Annélides polychètes nouvelles de l'Inde. Bull Mus Natl Hist Nat 34: 90–96.

Furreg E. 1925. Zur Systematik der Polychätenfamilie Scalibregmidae. Zool Jahrb Syst Geogr Biol Tiere 50: 123–190

Hartman O & Fauchald K. 1971. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic Areas. Part II. Allan Hancock Monogr Mar Biol 6: 1–327

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsey SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497–520 + Supplemental Appendix A. Family-by-Family Updates: A1–A350 + Supplemental Table of Guild Characteristics: 1–14

Kudenov JD. 1985. Four new species of Scalibregmatidae (Polychaeta) from the Gulf of Mexico, with comments on the familial placement of *Mucibregma* Fauchald & Hancock 1981. Proc Biol Soc Wash 98: 332–340

Kudenov JD. & Blake JA. 1978. A review of the genera and species of the Scalibregmidae (Polychaeta) with descriptions of one new genus and three new species from Australia. J Nat Hist 12: 427–444

Mackie ASY. 1991. *Scalibregma celticum* new species (Polychaeta: Scalibregmatidae) from Europe, with a redescription of *Scalibregma inflatum* Rathke 1843 and comments on the genus *Sclerobregma* Hartman 1965. Bull Mar Sci 48: 268–276

Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. Öfver Kung Vetensk-Akad Förhandl Stockholm 24: 127–235

Martínez A, Di Domenico M & Worsaae K. 2013. Evolution of cave *Axiokebuita* and *Speleobregma* (Scalibregmatidae, Annelida). Zool Scripta 42(6): 623

Persson J & Pleijel F. 2005. On the phylogenetic relationships of *Axiokebuita*, *Travisia* and *Scalibregmatidae*. Zootaxa 998: 1–14

Pocklington P & Fournier JA. 1987. *Axiokebuita millsi*, new genus, new species, (Polychaeta: Scalibregmatidae) from eastern Canada. Bull Biol Soc Wash 7: 108–113

Rathke H. 1843. Beiträge zur Fauna Norwegens. Verhand Kaiserl Leopold-Carol Akad Naturf Breslau 20: 1–264

Read G & Fauchald K (Ed.) 2019. World Polychaeta database. Scalibregmatidae Malmgren, 1867. http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=925

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press, London, pp 354

Sene Silva G. 2007. Filogenia de Opheliidae (Annelida: Polychaeta). Tesis de doctorado en Zoología, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil, pp. i–xii, + 1–95.

Tzetlin A & Zhadan A. 2009. Morphological variation of axial non-muscular proboscis types in the Polychaeta. Zoosymposia 2: 415–42

50. Serpulidae Rafinesque, 1815

J. Rolando Bastida-Zavala & Juan Pablo Sánchez-Ovando

Universidad del Mar, campus Puerto Ángel
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)
rolando_bastida@yahoo.com.mx

A Enrique Rioja†, Helmut Zibrowius, Harry A. ten Hove, Elena K. Kupriyanova y Alexander V. Rzhavsky† por compartir su pasión por los serpúlidos

Introducción

Los serpúlidos pertenecen a una de las familias más reconocibles entre los poliquetos, debido principalmente a que son los únicos que construyen tubos calcáreos, con excepción del sabélido *Glomerula piloseta* (Perkins, 1991), que también forma tubos calcáreos, aunque de una composición diferente. Los serpúlidos incluyen organismos con un amplio intervalo de tallas. Los filograninos y espirórbinos se encuentran entre los más pequeños, con menos de 5 mm de longitud. En el otro extremo están algunos serpúlidos del género *Spirobranchus*, también llamados "pinitos de Navidad" por su desarrollada corona radiolar multicolor, que alcanzan longitudes de hasta 12 cm y tubos de más de 15 cm, o algunas especies de *Protula* de aguas profundas cuyos tubos alcanzan más de 25 cm (Knight-Jones & Fordy 1979, Rouse & Pleijel 2001). También comparten con los sabélidos el nombre de "flores marinas", nombre dado por el colorido de las coronas radiolares de serpúlidos, como *Spirobranchus* (Figs. 2E, 8V), *Protula* (Fig. 2A) o *Serpula*, y de sabélidos, como *Bispira* y *Sabellastarte* (Song 2006, Capa *et al*. 2010).

La familia está representada por poco más de 540 especies, reconocidas como válidas a nivel mundial, así como 74 géneros (ten Hove & Kupriyanova 2009, Kupriyanova *et al*. 2019, WoRMS 2021); sin embargo, algunos géneros como *Apomatus*, *Protula*, *Serpula*, etc., requieren de una revisión exhaustiva (Knight-Jones & Fordy 1979, Rouse & Pleijel 2001, ten Hove & Kupriyanova 2009, Rzhavsky *et al*. 2018).

Con respecto a América tropical, se han registrado 41 géneros y 177 especies nominales, de las cuales 78 han sido registradas para el Pacífico oriental tropical, 25 para la costa occidental de Baja California, 50 para el golfo de México y Bermudas, y 85 para el mar Caribe y Brasil; sin embargo, 19 son registros cuestionables para el Pacífico oriental tropical, uno para la costa occidental de Baja California, cuatro para el golfo de México y nueve para el Caribe (Tabla 1). Asimismo, se considera que 12 especies son exóticas, o criptogénicas, para el Pacífico oriental tropical, cinco para la costa occidental de Baja California, seis para el golfo de México y seis para el Caribe. Considerando sólo los litorales mexicanos, se han registrado 92 especies y 25 géneros de serpúlidos (Perkins & Savage 1975, Perkins 1998, Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Bastida-Zavala 2008, Dean 2012, Bastida-Zavala *et al*. 2016, 2017).

En cuanto a su longevidad, el periodo de vida de un espirórbino (subfamilia Spirorbinae) es de apenas unos cuantos meses (ten Hove & van der Hurk 1993), mientras que otros serpúlidos, como *Ficopomatus enigmaticus*, pueden vivir de cuatro a ocho años (ten Hove 1979). En las especies más longevas, como algunas del género *Spirobranchus*, se ha podido estimar indirectamente la edad de las que viven en los corales del género *Porites*, debido a su estrecha relación con éstos, usando las bandas de crecimiento del coral que los enclaustra. Se sabe que el diámetro del orificio del tubo de estos poliquetos crece 0.2 a 1 mm por año; de esta manera, se encontró que muchos *Spirobranchus* viven más de diez años, mientras que algunos cuantos llegan a vivir más de 40 años (Nishi & Nishihira 1996), lo cual resulta sorprendente para un invertebrado marino que no presenta reproducción asexual y no sobrepasa los 10–12 cm de longitud (Smith 1984).

Con respecto a su hábitat y ecología, los serpúlidos se encuentran asociados principalmente a sustratos duros, con excepción de algunas especies que viven en sustratos blandos como *Ditrupa*. Muchas especies de serpúlidos son

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

generalistas en cuanto al sustrato al que se incrustan, aunque otras son más selectivas. La mayoría de los serpúlidos que se han observado asociados a corales (*e.g.*, algunas especies de *Spirobranchus*), generalmente se ubican en secciones muertas de las colonias (Mak 1982, Bastida-Zavala 1995, Nishi 1996). Algunas esponjas y octocorales pueden fungir como sustrato secundario para algunas especies de *Spirobranchus* (Skinner *et al*. 2012, Hoeksema *et al*. 2015, García-Hernández & Hoeksema 2017); además se han observado casos de simbiosis, como *Hydroides spongicola* que al parecer es simbionte obligado de la esponja *Neofibularia nolitangere* (Humann 1992, Fosså & Nilsen 1996). Asimismo, se ha observado que varias especies de espirórbinos están asociadas a frondas de macroalgas y otros invertebrados (Knight-Jones & Knight-Jones 1977, Knight-Jones 1979).

Cuando menos una especie que habita en emanaciones frías de metano de Costa Rica, *Laminatubus paulbrooksi*, tiene una relación de simbiosis con bacterias aerobias oxidantes de metano, que se ubican en su corona radiolar; al parecer, la clara firma de isótopos mostraba que los serpúlidos obtienen nutrición de estas bacterias (Goffredi *et al*. 2020, Rouse & Kupriyanova 2021).

A los organismos que "modulan directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otras especies, al provocar cambios de estado físico en materia biótica o abiótica", se les ha denominado ingenieros de ecosistemas (Jones *et al*. 1994). Tal es el caso de varias especies de serpúlidos, que pueden construir arrecifes a partir de sus tubos agregados, provocando, en algunos casos, efectos positivos como el aumento en la diversidad (*e.g.*, *Serpula vermicularis* en Escocia), y en otros casos causan efectos negativos, o incluso mixtos, como la especie invasora *Ficopomatus enigmaticus*, nativa de Australia, que proliferó y formó pequeños arrecifes lunares en la laguna costera Mar Chiquita, en Argentina, transformando enormemente el hábitat béntico y trastocando las actividades pesqueras (Schwindt & Iribarne 1998, Schwindt *et al*. 2001, Schwindt 2003), mientras que por otro lado, aumentó la disponibilidad de sustrato y por consecuente la diversidad del sitio, además de aumentar la filtración de la laguna por parte de estos serpúlidos (Bruschetti 2019).

Muchos serpúlidos tienen la posibilidad de incrustarse en sustratos artificiales, como en los pilotes de muelles, cascos de embarcaciones, boyas, dársenas, superficie interna de conductos de agua para enfriamiento de plantas termo y nucleoeléctricas, así como en encierros y líneas de maricultura, causando problemas de diversa índole como el incremento de la corrosión, dificultades en la navegación, obturación de conductos y competencia por espacio con las especies de moluscos de cultivos. Aunque también pueden conformar un sustrato secundario que permite el establecimiento de otras especies incrustantes (Bastida-Zavala & ten Hove 2002, 2003).

Por esta facilidad que tienen algunas especies de serpúlidos de incrustarse en los cascos de embarcaciones, o que son transportadas como larvas y juveniles en el agua de lastre, es como han podido dispersarse más allá de su distribución nativa, conformando parte de la fauna exótica que puede encontrarse asociada a marinas, puertos de altura y lagunas costeras cercanas (Tovar-Hernández *et al*. 2009, 2012, Schwan *et al*. 2016, Bastida-Zavala *et al*. 2016, 2017). En algunos casos estas especies exóticas proliferan y se dispersan más allá del lugar de su introducción, nombrándose en ese momento como especies invasoras, las cuales causan diversos impactos ecológicos y económicos.

En México aún no se ha registrado a *F. enigmaticus*, pero al menos otras dos especies del mismo género, *F miamiensis* y *F. uschakovi*, se han registrado como especies invasoras en el Pacífico mexicano, que se suman a una decena más de serpúlidos exóticos y/o invasores registrados en los litorales de México (Tovar-Hernández *et al*. 2009, 2012, Bastida-Zavala & García-Madrigal 2012, Bastida-Zavala *et al*. 2016, 2017).

Sistemática

De acuerdo con ten Hove (1984) y Fitzhugh (1989), los serpúlidos son un grupo monofilético si se incluyen a los espirórbinos, de lo contrario sería un grupo parafilético. Las sinapomorfías que los relacionan son el tubo calcáreo y la membrana torácica. Su grupo hermano son los sabélidos, cuya relación está basada en una característica en

común: la inversión del patrón setal, es decir, en el tórax las setas son dorsales y los uncinos ventrales, mientras que en el abdomen este patrón se invierte: setas ventrales y uncinos dorsales (Fig. 1C). Esta característica se considera como una adaptación particular del orden Sabellida a la vida tubícola, aunque en los espirórbinos esta inversión setal no es evidente del todo por el torcimiento de 90 grados (ver la sección de Morfología) que presentan estos serpúlidos (Knight-Jones & Fordy 1979, Fitzhugh 1989, Rouse & Pleijel 2001).

La primera evaluación crítica del grupo y su reconocimiento como familia la realizó Mörch (1863). La clasificación tradicional de los serpúlidos incluye a cuatro subfamilias: Serpulinae Rafinesque, 1815, Spirorbinae Chamberlin, 1919, Filograninae Rioja, 1923 y Ficopomatinae Pillai, 1960. Se consideraba que las subfamilias Serpulinae y Filograninae se distinguen por tener el opérculo sobre un pedúnculo modificado en la primera, o por llevarlo en un radiolo en la segunda, aunque a veces el opérculo puede faltar del todo en especies de ambas subfamilias. Sin embargo, es posible que la pérdida de opérculo sea un carácter derivado al que se hubiera llegado varias veces por líneas independientes, por lo que la distinción basada en la presencia o no del opérculo, y si este está sobre un radiolo o un pedúnculo modificado es poco posible (cf. Lechapt 1992, Pillai & ten Hove 1994). Pillai (1960) adicionó la subfamilia Ficopomatinae para las especies cuyo collar lleva setas denticuladas y habitan en aguas salobres. La subfamilia Spirorbinae fue propuesta por Chamberlin (1919) para englobar a los serpúlidos con tubos enrollados y Pillai (1970) la elevó a la categoría de familia. En algunos estudios cladísticos, Spirorbinae es considerada como una familia aparte (Macdonald 2003), mientras que en el análisis de Kupriyanova *et al*. (2006), que combina caracteres morfológicos y moleculares, refuerza la hipótesis de que los espirórbinos constituyen una subfamilia de serpúlidos.

Por su parte, Uchida (1978) propuso un esquema de 11 subfamilias que son separadas usando la presencia de características del opérculo, las setas del collar y de los uncinos torácicos. No obstante, esta propuesta de clasificación no se ha evaluado con el detalle suficiente para clarificar los límites morfológicos entre los géneros similares y las diferentes subfamilias.

Actualmente las especies de serpúlidos se agrupan en 74 géneros válidos (48 géneros sin incluir los espirórbinos, *sensu* ten Hove & Kupriyanova 2009). A la fecha ninguna de las clasificaciones propuestas ha sido sujeta a un examen riguroso. No se ha publicado ningún análisis de todos los géneros de serpúlidos como un grupo, ni se ha comprobado la validez de las diferentes subfamilias usando una metodología objetiva. No obstante, existen algunos esfuerzos por reconstruir la filogenia: el estudio de las especies de *Hydroides* usando métodos tradicionales (Pillai 1972), una revisión del género *Crucigera* (ten Hove & Jansen-Jacobs 1984), así como las afinidades entre algunos géneros seleccionados (ten Hove 1984). En este último, ten Hove propuso una serie de transformación del desarrollo del opérculo en los serpúlidos, incluyendo la reversibilidad de dicho patrón en *Serpula* y géneros afines. Asimismo, discutió sobre la serie de transformación del opérculo de *Hydroides*, considerando que la dirección evolutiva *Serpula* → *Crucigera* → *Hydroides*, tal como indicaron antes Rioja (1919, 1934, 1947a) y Pillai (1972), conforma una hipótesis igualmente posible como lo es la adquisición del verticilo en *Hydroides* a partir de una forma similar a *Serpula*, como lo sugirió Uchida (1978). Cualquier decisión al respecto es aún discutible, ya que en un análisis filogenético que incluyó algunas especies de *Serpula*, *Crucigera* e *Hydroides*, se concluyó que *Hydroides* es monofilético, pero *Serpula* forma un grado basal parafilético y *Crucigera* es polifilético; además, la pérdida de relaciones estrechas entre *Hydroides* y *Crucigera* sugiere que sus características operculares similares en realidad no son homólogas (Kupriyanova *et al*. 2008).

Los casos de incubación entre los serpúlidos son más bien raros en la mayoría de las subfamilias, sólo unos cuántos géneros tienen especies incubadoras (*e.g*., *Chitinopoma, Filograna, Rhodopsis*); sin embargo, en todos los espirórbinos se realiza la incubación de huevos y/o embriones, ya sea en el tubo (Fig. 9B) o en el opérculo (Fig. 9G–M, Bailey 1969, Knight-Jones 1981, Kupriyanova 2003), considerando que además la incubación opercular incluye modificaciones operculares particulares, éstas han sido muy útiles para separar con mayor claridad a los espirórbinos a niveles de género y especie (Bailey 1969, Knight-Jones 1973, 1978,

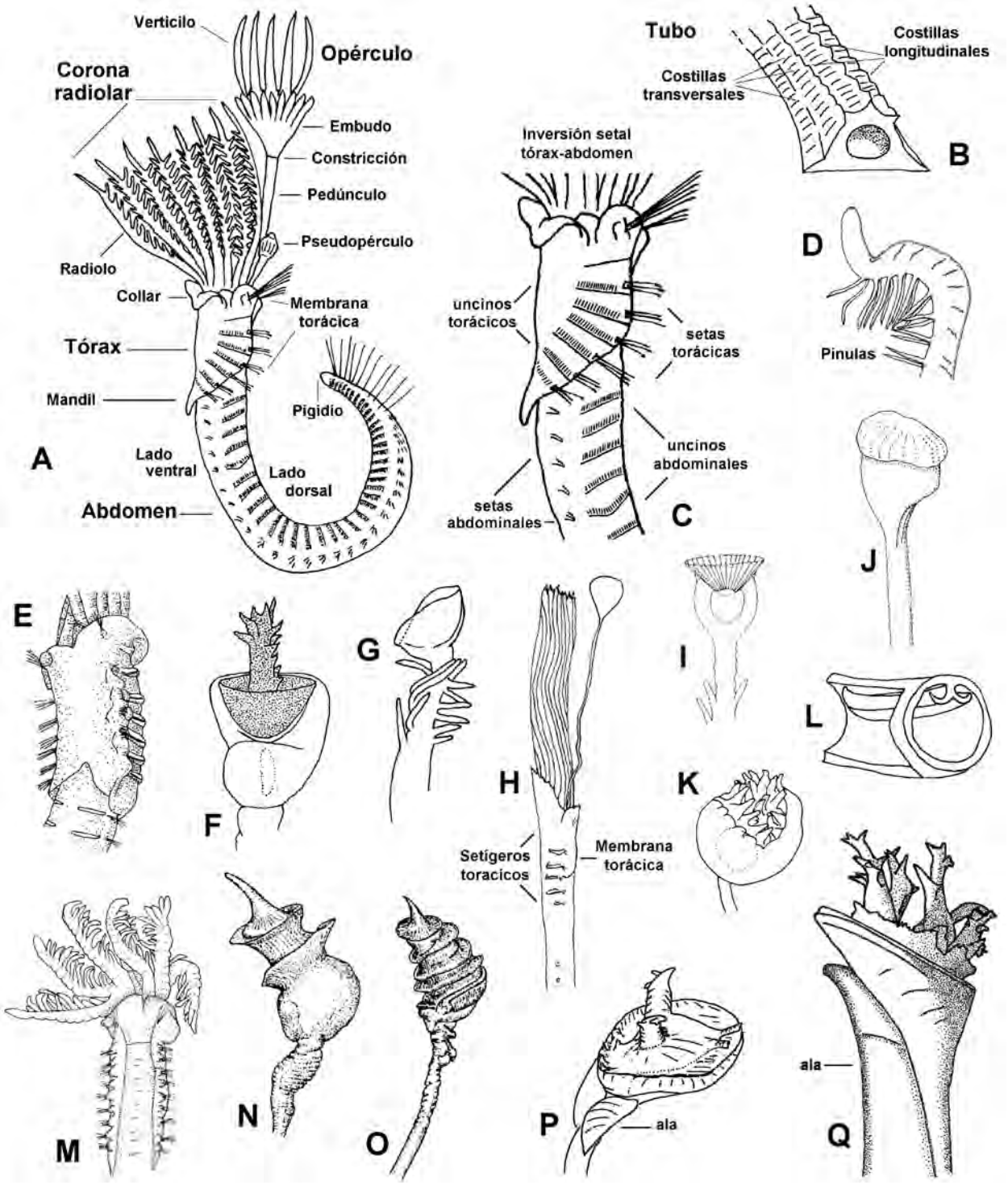


Figura 1. Serpúlidos: A) Esquema del cuerpo completo de un serpúlido, VL, B) tubo, C) detalle del tórax y abdomen mostrando el cambio de la posición de setas y uncinos en ambas regiones, D) parte distal de un radiolo, E) *Ficopomatus uschakovi*, tórax, VD, F–K) opérculos, VL, F) *Filogranula calyculata*, G) *Filograna* sp., H) *Hyalopomatus*, I) *Josephella marenzelleri*, J) *Laminatubus alvini*, K) *Rhodopsis pusilla*, L) *Spiraserpula singularis*, M) *Salmacina tribranchiata*, tórax y corona radiolar, VD, N–O) *Metavermilia acanthophora*, opérculos, VL, P) *Spirobranchus augeneri*, opérculo, VL, Q) *S. spinosus*, opérculo, VL. Modificados de A–D: Bastida-Zavala & ten Hove (2002), E: Hartmann-Schröder (1971), F–G: Bianchi (1981), H–K, M, Q: Bastida-Zavala (2008); L: Pillai & ten Hove (1994); N–O: Imajima (1976); P: ten Hove (1970).

Knight-Jones & Fordy 1979, Knight-Jones 1981), por ende en esta ocasión se utilizan las tribus propuestas por Knight-Jones (1978). Asimismo, la característica asimetría de los espirórbinos en cuanto a los setígeros y tori (Fig. 9A), también resulta útil para separar géneros y especies, además de fungir como uno de los caracteres que lo definen como grupo monofilético (Knight-Jones & Fordy 1979, Knight-Jones 1981).

Los estudios filogenéticos basados exclusivamente en caracteres moleculares van un paso más allá; uno de ellos (Lehrke *et al*. 2007) evaluó 19 taxones de serpúlidos, comprobó la monofilia de la familia Serpulidae (incluyendo los espirórbinos) y formó cuatro grupos: Spirorbinae, "Protula", "Serpula" y "Pomatoceros". Otro estudio (Kupriyanova & Rouse 2008) posicionó a los serpúlidos como un grupo anidado dentro de la familia Sabellidae, aunque comprobó, una vez más, la monofilia de los serpúlidos. No obstante, un estudio molecular reciente, utilizando 19 nuevos transcriptomas de sabélidos, pero con un limitado grupo de 21 especies analizadas, demostró que la familia Fabricidae es el taxón hermano del clado Sabellidae + Sepulidae (Tilic *et al*. 2020).

Por otro lado, los análisis moleculares (Lehrke *et al*. 2007, Kupriyanova *et al*. 2009), así como los análisis combinando datos morfológicos y moleculares (Kupriyanova *et al*. 2006), han mostrado que las subfamilias Serpulinae y Filograninae no son monofiléticas. Por su parte, Pillai (2008), posteriormente corroborado por Kupriyanova *et al*. (2009), consideraron que la subfamilia Ficopomatinae, formada por los géneros *Ficopomatus* y *Marifugia*, es monofilética.

Sun *et al*. (2012), considerando las dificultades para amplificar la Citocromo c oxidasa subunidad I (COI) en los serpúlidos, desarrollaron un iniciador (=primer) para amplificar el COI en el género *Hydroides*, el más rico en especies de los serpúlidos, logrando secuencias del COI con 460 pares de bases, en 11 de 14 especies del género. Posteriormente, Tovar-Hernández *et al*. (2016), describieron una nueva especie de *Hydroides* del Pacífico mexicano y realizaron un análisis filogenético utilizando de manera combinada los marcadores genéticos COI, 18S y Citocromo b, resolviendo la relación entre 18 especies de *Hydroides* de varias partes del mundo. Sun *et al*. (2018), hicieron una serie de análisis usando de manera combinada marcadores genéticos mitocondriales (COI y citocromo b) y nucleares (18S, 28S e ITS) de 45 morfoespecies de *Hydroides*, con una amplia cobertura geográfica, resultando en una propuesta mucho más resuelta de las relaciones filogenéticas de las especies de *Hydroides*, además de revelar varias especies crípticas.

A pesar de lo anterior, la ubicación de los serpúlidos y las relaciones con otras familias y entre sus especies distan mucho de estar resueltas, toda vez que estos estudios filogenéticos no son exhaustivos y sólo incluyen algunos taxones seleccionados. Ten Hove & Kupriyanova (2009) revisaron y sintetizaron la información de los serpúlidos *sensu lato* (excluyendo a los espirórbinos), proporcionando una clave a géneros y una lista de géneros inválidos y sinonimias.

Son varios los trabajos que han registrado y / o revisado serpúlidos en los litorales de América tropical, entre los más relevantes se encuentran Rioja (1941a-b, 1942a-b, 1944, 1947b, 1957, 1958, 1960, 1963), Bailey & Harris (1968), Bailey (1970), ten Hove (1970, 1973, 1975), Knight-Jones (1978), Knight-Jones *et al*. (1979), ten Hove & Jansen-Jacobs (1984), ten Hove & Wolf (1984), ten Hove & Zibrowius (1986), Bastida-Zavala & ten Hove (2002, 2003), Bastida-Zavala (2008), Tovar-Hernández *et al*. (2009), Bastida-Zavala (2012), Prentiss *et al*. (2014), Tovar-Hernández *et al*. (2016), Bastida-Zavala *et al*. (2016, 2017), Keppel *et al*. (2019).

Morfología

La identificación de los serpúlidos se concentra principalmente en las características del opérculo, del tubo y de las setas del collar y, en menor medida, las setas y uncinos del resto del tórax y abdomen. Cuando se recolectan serpúlidos y se examinan en el laboratorio, es práctica común extraer el ejemplar de su tubo para revisarlo, pero no deberá desecharse el tubo, ya que en varios dilemas de la clave se van a requerir características externas o internas del tubo, en algunos casos incluso de la sección más antigua del mismo, es decir, del extremo opuesto a la boca del tubo. Por lo anterior, se recomienda conservar siempre el tubo junto al ejemplar del cual se extrajo.

A continuación, se presenta una muestra sucinta de los caracteres que son posibles de encontrar en los serpúlidos.

Cuerpo

Los serpúlidos tienen un cuerpo separable en una corona radiolar anterior, un tórax y el abdomen (Figs. 1A, 2A–B). La corona radiolar está conformada por filamentos radiolares llamados radiolos, los cuales se agrupan en dos lóbulos semicirculares o espirales. La corona radiolar tiene la doble función tanto de llevar a cabo la respiración como de atrapar su alimento (generalmente pequeñas partículas suspendidas). Cada filamento radiolar cuenta con una serie de pínulas internas pareadas (Fig. 1D), en ocasiones se pueden observar manchas de pigmento o incluso ocelos. Cada lóbulo radiolar puede llegar a tener una membrana interradiolar, delgada y transparente, que une a los radiolos y cuya extensión es variable.

El tórax inicia anteriormente con una zona estrecha llamada collar (Fig. 1A), la cual representa al primer setígero torácico y carece de uncinos. A este primer setígero le siguen, por lo regular, seis setígeros más (Fig. 1A), los cuales presentan setas notopodiales y uncinos neuropodiales.

La mayoría de los serpúlidos tienen cuerpos simétricos, es decir, tiene el mismo número de setígeros torácicos en ambos lados del tórax (Fig. 2A); sin embargo, debido al torcimiento de 90 grados que presentan los espirórbinos, los setígeros torácicos son desiguales de un lado y otro del tórax (Fig. 9A), de ahí que se indica que tienen un cuerpo asimétrico.

El número de setígeros torácicos puede variar en algunos géneros, desde los espirórbinos, que tienen cinco o menos, hasta algunos serpúlinos con siete, ocho, nueve, 14 o hasta 19 setígeros torácicos. A diferencia de los demás serpúlidos, en los espirórbinos no existen septos intersegmentales que evidencien la segmentación torácica (Knight-Jones & Fordy 1979).

Los setígeros torácicos tienen una prolongación de tejido dorsal, llamada membrana torácica, que puede extenderse hasta los últimos setígeros torácicos y se une ventralmente formando un mandil (Figs. 1A, 2A). La cobertura de la membrana torácica es variable, pero cuando menos cubre desde el segundo setígero. Su extensión es variable e incluso algunas especies tienen fusionada dorsalmente la membrana torácica, formando una especie de túnel dorsal (*e.g.*, *Neodexiospira*, *Ficopomatus uschakovi*, Figs. 1E, 2D).

El abdomen de los serpúlidos contiene muchos más segmentos que el tórax. Debido a la progresión del surco fecal, desde la superficie ventral del abdomen hacia la superficie dorsal del tórax, se involucra un torcimiento de 180 grados en la zona de transición (generalmente asetígera) entre el tórax y abdomen; de este modo, las setas abdominales son neuropodiales y los uncinos notopodiales (Fig. 1C). En el caso de los espirórbinos, la inversión setal no es tan evidente debido a que esta subfamilia sufre un torcimiento de 90 grados en la zona asetígera (Fig. 9A) para adaptarse al tubo espiralado (Knight-Jones & Fordy 1979). El abdomen termina en un pigidio que circunda el ano.

Tubo

Los tubos de los serpúlidos están formados de carbonato de calcio ($CaCO_3$), en sus dos formas minerales, calcita y aragonita, pero nunca forman una capa nacarada como en las conchas de los moluscos. El tubo es el sitio donde los serpúlidos pasan toda su vida, ocupando solamente una parte anterior del mismo, aunque pueden adentrarse profundamente en el tubo cuando son molestados (ten Hove & van der Hurk 1993). El tubo es formado por la acción de glándulas tubulares (*e.g.*, *Hydroides*, *Spirorbis*) o túbulo-racemosas (*e.g.*, *Serpula*, *Spirobranchus*) que se encuentran en el pliegue del collar peristomial; además, en el peristomio de *Serpula* existen dos sacos ventrales que secretan material calcáreo (Hedley 1956a-b).

La forma general de los tubos en la mayoría de los serpúlinos (subfamilia Serpulinae) no ha sido explícita en las descripciones o se registra muy variable, en algunos casos pueden ser rectos, torcidos irregularmente o espiralados (Kupriyanova *et al*. 2019). Los tubos pueden ser lisos (Fig. 2J) o tener varias ornamentaciones externas: una o más costillas longitudinales con diverso grado de desarrollo (Figs. 1B, 2I, L), llegando a formar crestas denticuladas (Fig. 2H) y dientes anteriores (Fig. 2F, *e.g.*, *Spirobranchus*); peristomas, que son una ampliación con forma de collar alrededor del tubo indicando posiciones previas de la boca del tubo (*e.g.*, *Ficopomatus*, *Bathyvermilia*, Fig. 2G); costillas

transversales (Fig. 1B), como elevaciones anulares del tubo, menos pronunciadas que los peristomas (Bastida-Zavala & ten Hove 2002); e hileras de alveolos, que son pequeñas aberturas que corren a lo largo del tubo intercaladas entre las costillas longitudinales (*e.g.*, *Spirobranchus*, Figs. 2I, 8K).

Los colores de los tubos en muchas especies son blancos (Fig. 2G–H, J–K), pero también pueden ser amarillos (Fig. 2L), rosas (Fig. 2F, M) o bandas pardas (Fig. 2I). Asimismo, casi todos los serpúlidos tienen tubos cuyo interior es liso, pero en algunos géneros (*e.g.*, *Spiraserpula*, Figs. 1L, 2N–P) puede haber ornamentaciones internas como las tábulas, costillas longitudinales internas, espinas, etc. (Pillai & ten Hove 1994).

Aún falta caracterizar mejor los tubos de los serpúlidos, pues se conoce que muchos tubos son específicos de algunos géneros o especies (*e.g.*, *Pseudovermilia fuscostriata*, Fig. 2I), mientras que otros presentan cierto grado de variabilidad intraespecífica (*e.g.*, *Pseudovermilia occidentalis*, ten Hove 1975). Por otro lado, la estructura interna y la composición mineralógica de los tubos pueden representar caracteres muy útiles para separar géneros (ten Hove & Zibrowius 1986, Pillai & ten Hove 1994), e incluso son de gran relevancia en el registro fósil (Wrigley 1951, Jäger 1993, 2004, Jäger & Breton 2002, Ippolitov *et al*. 2014).

Pedúnculo y opérculo

La mayoría de los serpúlidos poseen un pedúnculo y opérculo, siendo este último la estructura más útil para su identificación. Ontogenéticamente, el pedúnculo surge a partir de un radiolo, que en algunos casos conserva las pínulas (*e.g.*, *Apomatus*, *Filograna*, Fig. 1G, I) o las pierde, incrementando su grosor a la vez que se refuerza el opérculo (*e.g.*, *Ficopomatus*, *Hydroides*, *Serpula*, *Bathyvermilia*, *Pseudovermilia*, Fig. 2D). El opérculo y el pedúnculo que lo sostiene pueden normalmente presentarse duplicados en algunas especies, es decir, un opérculo en cada lóbulo (*e.g.*, *Apomatus, Filograna*), o eventualmente pueden encontrarse dos o más opérculos en un mismo organismo (*e.g.*, *Hydroides*).

El pedúnculo puede incluir algunos caracteres como son unas prolongaciones laterales delgadas llamadas alas (*e.g.*, *Pomatostegus*, *Spirobranchus*, Fig. 8A–B, D, G), o procesos globulares o digitados distales (*e.g.*, *Crucigera*, Fig. 5M), así como una constricción con diverso grado de profundidad (*e.g.*, *Hydroides*, Fig. 3A, F–I, K–N), o tener una forma acintada (*e.g.*, *Metavermilia*, Fig. 1N–O). La constitución del pedúnculo es generalmente carnosa, pero en algunos casos puede ser completamente calcárea, incluyendo el opérculo (*e.g.*, *Pyrgopolon*, Fig. 8U) o parcialmente quitinizada (*e.g.*, *Hydroides minax*). Ten Hove (1984) discutió ampliamente sobre las implicaciones filogenéticas de la inserción y desarrollo del pedúnculo opercular.

La forma del opérculo es muy variable, aunque existen patrones generales en algunos géneros. La mayoría de los serpúlidos tienen una región opercular basal carnosa o membranosa y una placa distal quitinosa (Figs. 4A–P, 6H, 8A) o calcárea (Fig. 8D–J). El opérculo puede tener forma globosa (*e.g.*, *Apomatus, Hyalopomatus*, *Protis*, Figs. 1H, 6N, 8Q–S), de cono (*e.g.*, *Pseudovermilia, Vermiliopsis*, Fig. 6H, K–L), de embudo con radios distales (*e.g.*, *Crucigera*, *Serpula*, Figs. 5M, 6B–F), como un doble embudo con espinas quitinosas (*e.g.*, *Hydroides*, Figs. 3A–N, 4A–P, 5A–L), con varias placas quitinosas sucesivas (*e.g.*, *Pomatostegus*, Fig. 8A), presentar distalmente una placa calcárea plana, o ligeramente cóncava, o cónica y lisa, o plana y con cuernos (*e.g.*, *Spirobranchus*, Fig. 8B, D–J, N). Cuando la placa opercular es calcárea puede presentar un talón que consiste en una lámina calcárea interna; este talón puede tener formas y tamaño diversos (*e.g.*, *Spirobranchus, Spirorbis, Vinearia*, Figs. 8O, 9J, N, R–U, V–X, CC, EE). Entre los espirórbinos existe también una gran variedad de formas de opérculo, en particular entre las especies que incuban en el opérculo (Fig. 9G–R, U); también en estas especies se distinguen opérculos juveniles (Fig. 9S–T) de opérculos de adultos incubadores (Fig. 9R) (Bailey & Harris 1968, Knight-Jones *et al*. 1979).

La ornamentación del opérculo de las especies del género *Hydroides* es la más variable entre los serpúlidos, pudiendo presentar espinas con igual tamaño y forma (homoceros) o diferentes (heteroceros), ser completamente lisas o presentar espínulas internas, laterales y/o externas; pueden presentarse desde una espínula por espina hasta más de una docena de ellas, con diferente longitud, forma y, por su posición, ubicarse basal, medial o distalmente (Fig. 3A). Asimismo, se pueden presentar "alas" o proyecciones laterales (Figs. 3B, 4A), o incluso capítulos subdistales en las espinas (Figs. 4C, 5D). Por otro lado, el disco central puede

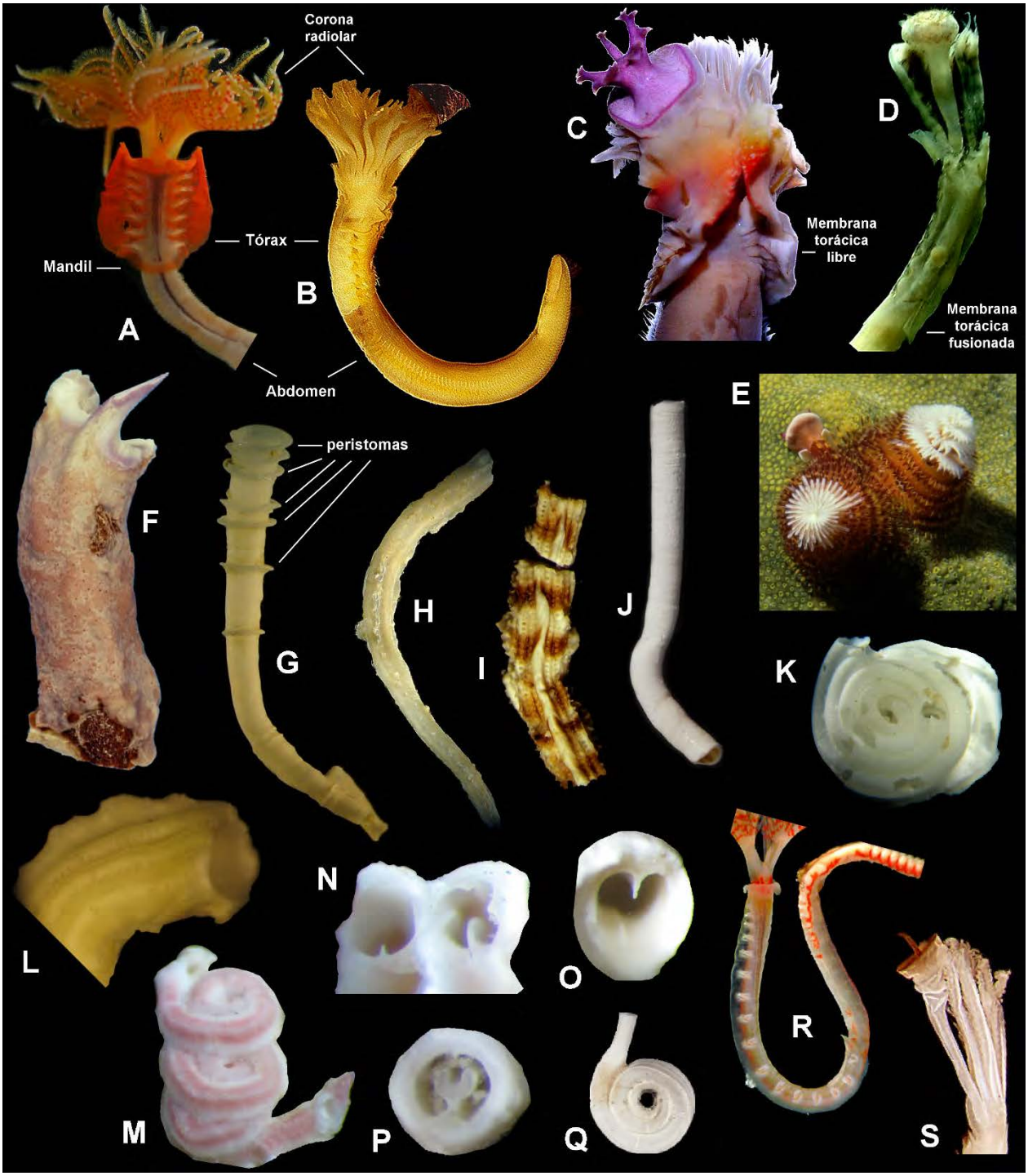


Figura 2. Serpúlidos: A) *Protula balboensis*, cuerpo completo, VV, B) *Vermiliopsis annulata*, cuerpo completo, VL, C) *Spirobranchus* cf. *corniculatus*, tórax y opérculo, VD, D) *Ficopomatus uschakovi*, tórax y opérculo, VD, E–F) *Spirobranchus giganteus*, *in vivo* y tubo, G) *Bathyvermilia kupriyanovae*, tubo, H) *Placostegus californicus*, tubo, I) *Pseudovermilia fuscostriata*, tubo, J) *Protula superba*, tubo, K) *Turbocavus secretus*, tubo, L) *Serpula madrigalae*, tubo, M–N) *Spiraserpula caribensis*, tubos, O) *S. karpatensis*, tubo, P) *S. ypsilon*, tubo, Q) *Spirodiscus grimaldi*, tubo, R) *Turbocavus secretus*, tórax, S) *Filogranula revizaee*, opérculo. Modificados de Q: Kupriyanova & Nishi (2011), R: Prentiss *et al*. (2014), S: Nogueira & Abbud (2009). Créditos de fotos: A: Betel Martínez, E: Humberto Bahena.

tener una espina lisa, con espínulas accesorias (Fig. 3A) o estar desprovisto de ella (Fig. 5E). En algunas especies se ha encontrado cierta variación intraespecífica del opérculo, pues se han registrado variaciones en el tamaño de los opérculos y en el número y forma de algunas de sus ornamentaciones, aunque casi siempre se mantiene el patrón morfológico. En algunos casos se presentan "quimeras bioperculadas", término acuñado por ten Hove & Ben-Eliahu (2005) para un estado ontogenético en el género *Hydroides* que posee dos opérculos de diferente tipo, un pequeño opérculo con espinas simples indiferenciadas (tipo *H. "priscus"*), presente en el lóbulo radiolar, opuesto al de un opérculo típico de tal especie (*e.g.*, *H. dirampha*).

Setas y uncinos

Los serpúlidos tienen setas cuya forma varía de acuerdo con la ubicación en el cuerpo del organismo. Se presume una obvia serie de transformación de las setas de los serpúlidos, cuyo esquema general incluye las setas más simples: las capilares (Fig. 7G, X), que muy probablemente fueron el estado original de las setas limbadas (Fig. 7H, W), seguidas por una variación de estas últimas en setas geniculadas, es decir, con una curvatura pronunciada (Fig. 7Z), que a su vez pudieron derivar en setas con aleta y lámina (Fig. 7D–E, U–V) y subsecuentemente a setas bayoneta (Fig. 7A); asimismo, por reducción de la porción aguda de una seta geniculada pudieron derivar las setas con forma de trompeta aplanada (Fig. 7K–L, ten Hove 1984). Las setas tipo "Apomatus" (Fig. 7I, Y) posiblemente también derivan de las setas geniculadas, ya que se curvan ligeramente, pero además poseen una zona proximal pilosa y una lámina distal compuesta de una palizada de dientes romos regulares (ten Hove 1984, ten Hove & Pantus 1985). Por su parte, las setas tipo "Spirobranchus" (Fig. 7C), que tienen una zona pilosa proximal, derivan de las setas bayoneta.

Varios tipos de setas se encuentran en setígeros de distintas regiones del cuerpo de los serpúlidos. En el collar, o primer setígero, además de las setas capilares y/o limbadas que casi todas las especies poseen, se presentan setas particulares que en conjunto se denominan "setas especiales del collar", por encontrarse exclusivamente en este sitio y ser diferentes al resto de las setas torácicas. Estas setas pueden ser con forma de sierra (*e.g.*, *Ficopomatus*, Fig. 7F), tipo aleta y lámina (*e.g.*, *Salmacina, Pileolaria*, Fig. 7D–E, U–V), tipo bayoneta (*e.g.*, *Serpula, Hydroides*, Fig. 7A) o de tipo "Spirobranchus" (*e.g.*, *Laminatubus alvini, Spirobranchus*, Fig. 7C). Algunas especies no tienen setas exclusivas del collar o incluso carecen de setas en el collar (*e.g.*, algunas especies de *Spirobranchus*). Los demás setígeros torácicos pueden llevar notosetas capilares (Fig. 7G, X), limbadas (Fig. 7H, W) y en ocasiones setas tipo "Apomatus" (Fig. 7I, Y).

Los setígeros abdominales pueden contener, dependiendo de la especie, neurosetas geniculadas (Fig. 7Z), limbadas y de trompeta aplanada (*e.g.*, *Crucigera*, *Hydroides*, *Serpula* y *Spiraserpula*; Fig. 7K–L). No obstante, ten Hove & Kupriyanova (2009: 25–26), han llamado la atención sobre la confusa terminología de las setas abdominales "geniculadas" y "con forma de trompeta" en la literatura basada en microscopia óptica, ya que usando microscopía electrónica encontraron que algunos géneros (*e.g.*, *Galeolaria*) si tienen verdaderas setas trompeta (con un hueco entre las dos hileras de dientes), mientras que otros géneros tienen setas geniculadas aplanadas, cuya hoja distal no es uniforme, si no que varía entre géneros de la siguiente manera (*sensu* ten Hove & Kupriyanova 2009: 26):

A) En forma de hoz: seta abdominal que va desde bastante recta a tener forma de hoz (tipo "Apomatus"), con un borde cóncavo largo bordeado por dientes redondeados muy regulares (*e.g.*, *Apomatus*, *Protula*).

B) Como plano triangular: tiene una fuerte curvatura, en forma de rodilla, con dentición en el exterior de una hoja ancha triangular distal (*e.g.*, *Chitinopoma*, *Filogranula*).

C) Geniculada plana y estrecha: es como la anterior, pero con la hoja distal no está tan doblada y es más alargada (*e.g.*, *Filograna*, *Josephella*, *Salmacina*, *Vermiliopsis*).

D) Seta retrogeniculada: es como la anterior, pero con un gancho recurvado dirigido proximalmente (*e.g.*, *Protula balboensis*, *Neomicrorbis*).

Generalmente, las setas abdominales se vuelven progresivamente más largas hacia el pigidio, y las setas abdominales posteriores

tienden a ser capilares verdaderos (e.g., *Hydroides*) o setas modificadas alargadas, pero no dobladas (ten Hove & Kupriyanova 2009).

Los uncinos de los serpúlidos son de menor variedad y complejidad que los de los sabélidos; generalmente son placas simples denticuladas embebidas profundamente en el tejido, con sólo el margen dentado sobresaliendo de la pared corporal (Fig. 7M–O, R–T, AA). Presentan formas cuadradas o trapezoidales, con una (Fig. 7Q), dos (Fig. 7BB) o más hileras de dientes (Fig. 7P, CC–DD). En ocasiones el diente basal, también llamado principal, es más grande y está bifurcado (*e.g.*, *Pseudovermilia*, Fig. 7N). Los detalles finos de las setas y uncinos deben revisarse con un aumento de 100x, o bien con microscopía de barrido.

Otros caracteres

Si se estudian los serpúlidos en vivo (Fig. 2A, C, E) se pueden obtener más caracteres morfológicos externos. Por ejemplo, puede ser útil el patrón de coloración (Fig. 2A, E, 8V)) de la corona radiolar (Devantier *et al*. 1986) y la pigmentación de los segmentos abdominales en algunos taxones; así, algunos serpúlidos presentan bandas de pigmento (Fig. 2D) sobre los radiolos, mientras que en otros se observan sólo manchas redondeadas (Fig. 2A) sin llegar a formar un patrón bandeado. El número y tipo de ocelos en la membrana del collar, en la corona radiolar y en el embudo opercular (ten Hove & Nishi 1996) se pierden con facilidad en el alcohol, por lo que observar ejemplares en vivo permitiría registrar esta y otras características que pueden servir para determinar mejor las especies (ten Hove & Kupriyanova 2009, Bok *et al*. 2017).

Claves de identificación

Las siguientes claves de identificación son modificaciones a la versión previa de este capítulo (Bastida-Zavala 2009), las cuales se basaron parcialmente en las claves de ten Hove (1973, para *Pyrgopolon*), Knight-Jones *et al*. (1979, para espirórbinos), Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a), Bastida-Zavala & ten Hove (2002, 2003 para *Hydroides*), Bastida-Zavala (2008), y Rzhavsky *et al*. (2018, para espirórbinos); además se consultaron numerosas descripciones originales y redescripciones. También se hicieron ciertas modificaciones basadas en algunos dilemas de las claves de ten Hove & Kupriyanova (2009), para incluir géneros recientemente registrados en América tropical, así como la inclusión de *Turbocavus* Prentiss, Vasileiadou, Faulwetter, Arvanitidis & ten Hove, 2014.

Después de cada especie se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en cuatro grandes regiones: Pacífico oriental tropical (**P**), el sur de California y costa occidental de Baja California (**B**), el golfo de México (**G**), y el mar Caribe (**C**). Asimismo, cuando una especie es cuestionable en alguna de las regiones se indicó con la **Q**. Al final de cada clave puede haber comentarios particulares que son señalados con un exponente.

Clave para las subfamilias de Serpulidae

Debido a que las subfamilias Filograninae y Serpulinae no son monofiléticas, se consideran aquí como Serpulinae *sensu lato*. En cambio, sí son incluidas las subfamilias Ficopomatinae y Spirorbinae (ver sección de Sistemática).

1 Tubo recto, sinuoso o torcido irregularmente (Figs. 2F–J, 6Q, 8K–L, Q); con cinco o más setígeros torácicos; cuerpo simétrico (Fig. 2A–D) **2**

– Tubo totalmente enrollado en espiral (Fig. 9C–F); con cinco o menos setígeros torácicos; cuerpo asimétrico (Fig. 9A) ..... Spirorbinae Chamberlin, 1919

– Tubo parcial (Fig. 2K, Q) o irregularmente enrollado (Fig. 2M); con 5–19 setígeros torácicos; cuerpo simétrico (Fig. 2A–D, R) ..... Serpulinae Rafinesque, 1815 (en parte)

2(1) Serpúlidos que habitan principalmente en aguas salobres o dulceacuícolas ..... Ficopomatinae Pillai, 1960 … setas del collar con una o dos hileras de dientes grandes, sin expansión media (Fig. 7F) ..... *Ficopomatus* Southern, 1921

– Serpúlidos que viven principalmente en aguas marinas; setas del collar de otro tipo .... Serpulinae Rafinesque, 1815 (en parte)

Clave para las especies de la subfamilia Ficopomatinae Pillai, 1960

1 Opérculo con 3–5 hileras de espinas transparentes (Fig. 6O–P); espinas sin espínula basal; membranas torácicas fusionadas dorsalmente (Fig. 2D) ……
..... *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960)[1] (G, C, P)
– Opérculo con 1–7 hileras de espinas pardo oscuras o negras (Fig. 6L–M), o sin espinas (Fig. 6N); membranas torácicas libres **2**

2(1) Opérculo cóncavo con espinas curvas (Fig. 6L–M), espinas con una espínula interna basal (Fig. 6M), raramente sin ninguna espina ..... *F. enigmaticus* (Fauvel, 1923)[2] (G, B)
– Opérculo bulboso o ligeramente cóncavo, sin espinas (Fig. 6N) .....
..... *F. miamiensis* (Treadwell, 1924)[3] (G, C, P)

Comentarios

1) *Ficopomatus uschakovi* es una especie exótica en América tropical, descrita originalmente de Sri Lanka (antiguamente Ceilán). Ha sido encontrada en lagunas costeras y marinas, en un ámbito de salinidad de 19.39–35, incrustado a raíces de mangle, muelles flotantes, placas de PVC, rocas litorales, etc., y ha sido registrada en el norte de Brasil (de Assis *et al*. 2008), el Pacífico sur de México (Bastida-Zavala & García-Madrigal 2012), Venezuela (Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2012), el Caribe colombiano (Arteaga-Flórez *et al*. 2014), así como el norte del golfo de México y la costa oriental de Estados Unidos (Bastida-Zavala *et al*. 2017).
2) *Ficopomatus enigmaticus*, una especie exótica en América, es nativa del sur de Australia, fue registrada desde comienzos del siglo veinte (Fauvel 1933) como una especie invasora en la bahía de San Francisco, Estados Unidos. Se ha encontrado en lagunas costeras y marinas, con un ámbito de salinidad de 13–48 (Bianchi & Morri 2001). Recientemente se ha registrado su expansión en Los Ángeles (Pernet *et al*. 2016); en el norte del golfo de México y la costa oriental de Estados Unidos (Bastida-Zavala *et al*. 2017). Las diferentes poblaciones en el mundo deben ser revisadas con detalle, apoyadas con herramientas moleculares, ya que en Australia descubrieron especies simpátricas en lo que se pensaba era una población uniforme de *F. enigmaticus* (Styan *et al*. 2017).
3) *Ficopomatus miamiensis*, especie nativa del golfo de México y mar Caribe, fue registrada como especie exótica en las lagunas costeras aledañas a Mazatlán, Sinaloa, en el noroeste de México (Salgado-Barragán *et al*. 2004), y posteriormente registrada en La Paz, Baja California Sur (Tovar-Hernández *et al*. 2012). Ha sido encontrada en lagunas salobres y estanques de acuacultura, con un ámbito de salinidad de 27–46 (Bastida-Zavala *et al*. 2016).

Clave para los géneros de Serpulinae Rafinesque, 1815 *sensu lato*

1 Sin opérculo (Figs. 1M, 2A) **2**
– Con opérculo (Figs. 1A, H, 2B–C) **7**

2(1) Tubo forma, en su mayor parte, círculos concéntricos cada vez más amplios (Fig. 2K), y una sección distal recta o sinuosa; setas torácicas muy particulares, con una base plegada o con múltiples dobleces y un eje ranurado que se extiende hasta la punta capilar (Fig. 7EE); con 7–19 setígeros torácicos (Fig. 2R); con un número inusual de setígeros abdominales (hasta 335) … *Turbocavus* Prentiss *et al*., 2014 ..... *T. secretus* Prentiss *et al*., 2014[1] (C)
– Tubo recto, sinuoso o torcido irregularmente (Figs. 2F–J, 6Q, 8K–L, Q); setas torácicas tipo "Apomatus" o limbadas (Fig. 7H–I); con 7–14 setígeros torácicos; con un número menor a 200 setígeros abdominales **3**

3(2) Setas del collar limbadas (Fig. 7H) o capilares (Fig. 7G), nunca especiales (sin modificaciones en la sección media); uncinos con diente principal muy largo (Fig. 7R–S) ....
..... **4**
– Setas del collar especiales (con modificaciones en la sección media), con limbo distal (Fig. 7E); uncinos con diente principal corto (Fig. 7M) **5**

4(3) Con 7–9 setígeros torácicos ..... *Protula* Risso, 1826
– Con 11–14 setígeros torácicos ..... *Filogranella* Ben Eliahu & Dafni, 1979 ...
..... *Filogranella* sp. *sensu* Fosså & Nilsen, 1996[2] (C)

5(3) Tubo con costillas u otras estructuras longitudinales internas, por lo menos en las porciones más antiguas del mismo (Figs. 1L, 2N–P); setas especiales del collar del tipo bayoneta (Fig. 7A) ..... *Spiraserpula* Regenhardt, 1961 (en parte)
– Tubo sin estructuras longitudinales internas; setas especiales del collar del tipo "aleta y limbo" (Fig. 7E) **6**

6(5) Especies que forman colonias de pequeños tubos (Fig. 6T); con 6–12 setígeros torácicos .....
..... *Salmacina* Claparède, 1870
– Especies solitarias; con siete setígeros torácicos ..... *Protis* Ehlers, 1887 (en parte)

7(1) Pedúnculo opercular como un radiolo modificado, sin pínulas (Figs. 1H, 6B–H) **8**
– Pedúnculo opercular como un radiolo no modificado, conserva las pínulas (Fig. 1G, I) **23**

8(7) Pedúnculo opercular duro y calcificado (Fig. 8U) ..... *Pyrgopolon* de Montfort, 1808[3]
– Pedúnculo opercular suave, carnoso, nunca calcificado **9**

9(8) Pedúnculo opercular con procesos digitales (Fig. 5M) o alas (Fig. 8A–B, D, G) **10**
– Pedúnculo opercular sin procesos digitales ni alas **12**

10(9) Pedúnculo con procesos digitales ..... *Crucigera* Benedict, 1887 …
... pedúnculo con cuatro procesos digitales (Fig. 5M); embudo opercular con 43–52 radios ...
..... *C. websteri* Benedict, 1887 (G, C, P, B)
– Pedúnculo opercular con alas **11**

11(10) Opérculo con una columna quitinosa de discos concéntricos estelados (Fig. 8A).....
..... *Pomatostegus* Schmarda, 1861
– Opérculo con una placa opercular calcárea distal (Fig. 8B, D–J) .....
..... *Spirobranchus* Blainville, 1818[4]

12(9) Tubo con costillas u otras estructuras longitudinales internas, por lo menos en las porciones más antiguas del mismo (Figs. 1L, 2N–P) .....
..... *Spiraserpula* Ragenhardt, 1961 (en parte)
– Tubo sin costillas longitudinales internas **13**

13(12) Setas del collar tipo bayoneta (Fig. 7A); setas abdominales con forma de trompeta aplanada (Fig. 7K) **14**
– Setas del collar ausentes, o si están presentes son de tipo "Spirobranchus" (Fig. 7C), o de tipo "aleta y limbo" (Fig. 7E), o limbadas (Fig. 7H); setas abdominales geniculadas (Fig. 7Z) . **15**

14(13) Opérculo como un embudo sencillo (Fig. 6B–F) ..... *Serpula* Linnaeus, 1767
– Opérculo complejo, con un embudo basal y un verticilo distal (Figs. 3A–M, 4A–P, 5A–L) .....
..... *Hydroides* Gunnerus, 1768

15(13) Collar sin setas **16**
– Collar con setas **17**

16(15) Opérculo piriforme (en forma de pera), comprimido lateralmente, con una placa quitinosa y muchas espinas (Fig. 1K) … *Rhodopsis* Bush, 1905 … *R. pusilla* Bush, 1905[5] (G, C)
– Opérculo en forma de un cono inverso, con una placa distal quitinosa y sin espinas (Fig. 8P) ..... *Placostegus* Philippi, 1844

17(12) Tórax sin setas tipo "Apomatus" **18**
– Tórax con setas tipo "Apomatus" (Fig. 7I) **20**

18(17) Setas del collar tipo "Spirobranchus" (Fig. 7C), o únicamente limbadas (Fig. 7H); membrana torácica se extiende hasta el último setígero torácico formando un mandil (Figs. 1A, 2A); opérculo con dos partes, un ámpula proximal bulbosa y una placa distal con una cutícula dura (Fig. 1J) ..... *Laminatubus* ten Hove & Zibrowius, 1986[6]
– Setas del collar de tipo "aleta y limbo" (Fig. 7E); membrana torácica corta, llega hasta el setígero 2–3 (Fig. 1H); opérculo globular (Fig. 8S–T) **19**

19(18) Opérculo como un ámpula con una placa distal quitinosa (Fig. 8T) .... *Pseudochitinopoma* Zibrowius, 1969 … … con siete setígeros torácicos, incluyendo el collar ..... *P. occidentalis* (Bush, 1905)[7] (B)
– Opérculo globular y suave (Fig. 8R); con seis setígeros torácicos, incluyendo el collar (Fig. 1H) ..... *Hyalopomatus* Marenzeller, 1878

20(17) Pedúnculo opercular en forma de cinta (Fig. 1N–O), es decir, plano en sección transversal … *Metavermilia* Bush, 1905 ..... *M. acanthophora* (Augener, 1914)[8] (P, Q)
– Pedúnculo redondo en sección transversal **21**

21(20) Inserción del pedúnculo en la posición del segundo radiolo; especies batiales o abisales ..... *Bathyvermilia* Zibrowius, 1973
– Inserción del pedúnculo en la posición del primer radiolo; especies sublitorales **22**

22(21) La membrana torácica finaliza en los setígeros 3–5; uncinos torácicos con el diente anterior entero (Fig. 7M) ..... *Vermiliopsis* Saint-Joseph, 1894
– Membrana torácica finaliza en el segundo setígero; uncinos torácicos con el diente anterior bifurcado (Fig. 7N) ..... *Pseudovermilia* Bush, 1907

23(7) Tubo libre, no incrustado en un sustrato duro (Fig. 2Q); especies batiales y abisales **24**
– Tubo incrustado en sustratos duros; especies de aguas litorales y sublitorales, muy pocas batiales **25**

24(23) Tubo enrollado en una espiral plana (Fig. 2Q); setas abdominales aplanadas y geniculadas … *Spirodiscus* Fauvel, 1909 ..... *S. grimaldii* Fauvel, 1909[9] (Bermudas, P)
– Tubo curvado, nunca enrollado; setas abdominales capilares ..... … *Bathyditrupa* Kupriyanova, 1993 ..... *B. hovei* Kupriyanova, 1993[10] (P, C)

25(23) Cinco setígeros torácicos … *Josephella* Caullery & Mesnil, 1896 … opérculo como una copa membranosa delicada (Fig. 1I) .... *J. marenzelleri* Caullery & Mesnil, 1896[11] (P, Q; G, Q; C, Q)
– Seis a 12 setígeros torácicos; opérculo de otra forma **26**

26(25) Setas especiales del collar del tipo "aleta y limbo" (Fig. 7E) **27**
– Setas del collar simples y limbadas aguzadas (Fig. 7G–H) **29**

27(26) Forman colonias de tubos ramificados (Fig. 6T); con dos opérculos membranosos con forma de cuchara, pedúnculo opercular sin engrosamiento subdistal (Fig. 1G) ..... … *Filograna* Berkeley, 1835 ..... *F. implexa* Berkeley, 1828[12] (P, Q)

– Tubos nunca forman colonias de tubos ramificados; con 1–6 opérculos globulares membranosos (Fig. 8R) y a veces una placa quitinosa distal (Fig. 1F) **28**

28(27) Con un sólo opérculo con una base membranosa y una placa distal plana o como embudo ligeramente deprimido, dispuesto sobre un engrosamiento esférico del pedúnculo opercular (Fig. 1F) ..... *Filogranula* Langerhans, 1884

– Con 1–6 opérculos globulares membranosos (Fig. 8Q) ..... *Protis* Ehlers, 1887[13] (en parte)

29(26) Sólo siete setígeros torácicos; membrana torácica hasta el séptimo setígero torácico; opérculo esférico, a veces colapsado (Fig. 8S) ..... *Apomatus* Benedict, 1887

– Siete a nueve setígeros torácicos; membrana torácica hasta el quinto setígero torácico; opérculo ovoidal con una proyección distal..... ..... Género A Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo, 2000a (C)

Comentarios

1) *Turbocavus secretus* fue descrita de las Islas Vírgenes de Estados Unidos y de las Antillas Holandesas, en fondos someros y sublitorales, hasta 49 m (Prentiss *et al*. 2014).
2) *Filogranella elatensis* Ben-Eliahu & Dafni, 1979 fue descrita del Mediterráneo; mientras que Fosså & Nilsen (1996) registraron a *Filogranella* sp. en el Caribe, aunque dicho registro deberá confirmarse y describirse formalmente.
3) *Sclerostyla* Mörch, 1863 fue sinonimizado con *Pyrgopolon*, un género usado primeramente para especies de serpúlidos fósiles (Jäger 1993, Jäger & Breton 2002, Jäger 2004).
4) Pillai (2009) sinonimizó a *Pomatoceros* Philippi, 1844 y *Pomatoleios* Pixell, 1913 con *Spirobranchus*, debido a que la ausencia de setas del collar (característica de *Pomatoleios*) también sucede, ocasionalmente, en varias especies de *Spirobranchus sensu stricto*; además de que la placa opercular calcárea de *Pomatoceros*, aunque no desarrolle grandes espinas, no se diferencia de la de *Spirobranchus*.
5) *Rhodopsis pusilla* es un serpúlido diminuto (longitud= 2.5 mm) descrito de Bermudas y al parecer cuenta con una amplia distribución y, en algunos casos (Bermudas, Antillas Holandesas, etc.), se le ha encontrado junto a *Josephella marenzelleri*, especie con la cual frecuentemente se ha confundido (ver Ben Eliahu & ten Hove 1989).
6) La primera especie del género, *Laminatubus alvini*, fue descrita a partir de cuatro zonas de ventilas hidrotermales en el Pacífico oriental (ten Hove & Zibrowius 1986); recientemente se describieron dos especies más en emanaciones frías de metano frente a Costa Rica y el golfo de California (Rouse & Kupriyanova 2021). Las tres especies habitan a profundidades batiales.
7) Kupriyanova *et al*. (2012) incluyeron nuevos registros de *P. occidentalis* para el Pacífico nororiental, incluyendo la bahía de Todos Santos, en Ensenada, Baja California; con lo cual esta especie tiene una distribución que va desde Alaska hasta Baja California.
8) *Metavermilia acanthophora* fue descrita para Australia (Augener 1914) y registrada para Galápagos y Centroamérica por Monro (1933) y Maurer & Williams (1988), respectivamente; cuando menos los ejemplares de Centroamérica podrían tratarse de una especie indescrita (ver Tabla 1). En el mar Caribe se ha encontrado cuando menos dos especies no descritas (Bastida-Zavala, obs. pers.).
9) *Spirodiscus grimaldii* fue descrita para fondos batiales cercanos a las islas Azores (Atlántico nororiental); Kupriyanova & Nishi (2011) con muestras provenientes del R/V Atlantis-II, la registraron frente a las Bermudas (estaciones 118 y A119), también en el batial. Otros ejemplares, provenientes de Galápagos y frente al Pacífico mexicano pertenecen, muy posiblemente, a una especie no descrita de *Spirodiscus* (ten Hove & Kupriyanova 2009).
10) *Bathyditrupa hovei* fue descrita para la trinchera Kuril-Kamchatka (Kupriyanova 1993); posteriormente, Kupriyanova *et al*. (2011) proporcionaron nuevos registros a profundidades batiales del Pacífico norte, incluyendo dos estaciones del R/V Vityaz (4279 y 4281), que se encuentran frente al Pacífico mexicano. Más recientemente, Kupriyanova & Ippolitov (2015) proporcionaron más registros, provenientes de estaciones del R/V Knorr frente a las Antillas menores (estación 288), y del R/V Atlantis-II frente a las Bermudas (estación 118) y Brasil (estación A155), igualmente en profundidades batiales.

11) La única especie del género de este pequeño serpúlido (longitud= 2 mm), *J. marenzelleri*, fue descrita del Atlántico europeo (Caullery & Mesnil 1896). Monro (1933) registró en Galápagos algunos ejemplares como *Josephella* sp., pero en mal estado. Asimismo, fue registrada para Bermudas, el Caribe y Brasil por Ben-Eliahu & ten Hove (1989), así como para Florida por Perkins (1998). Esta especie ha sido frecuentemente confundida con *Rhodopsis pusilla* (ver Ben-Eliahu & ten Hove 1989 y nota 6). Es probable que los registros en el Pacífico oriental, golfo de México y el mar Caribe sean especies no descritas aún.
12) *Filograna* es un género muy cercano a *Salmacina*, pero es diferente a éste por la presencia de un opérculo (*sensu* Gee 1963) o dos opérculos (*sensu* ten Hove & Kupriyanova 2009). La localidad tipo de *F. implexa* es Inglaterra, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical son cuestionables.
13) El género *Protis* se diagnosticó originalmente sin opérculo (Ehlers 1887); sin embargo, Kupriyanova (1993) describió a *P. polyoperculata* para la trinchera Kuriles-Kamchatka, una especie que cuenta hasta con seis opérculos.

Clave para las especies de Serpulinae

Apomatus Philippi, 1844[1]

1 Corona radiolar con siete radiolos por lóbulo..... ..... *Apomatus* sp. A *sensu* ten Hove & Wolf, 1984[2] (G)
– Corona radiolar con más de siete radiolos por lóbulo **2**

2(1) Corona radiolar con 18 radiolos por lóbulo; base de la corona radiolar más larga que el collar ..... *A. similis* Marion & Bobretzky, 1875[3] (B, Q; P, Q)
– Corona radiolar con 12–39 radiolos por lóbulo; base de la corona radiolar corta, está oculta por el collar ..... *A. geniculatus* (Moore & Bush, 1904)[4] (B; P, Q)

Comentarios
1) El género *Apomatus* requiere una profunda revisión debido a que no están claras las diferencias entre sus especies (ten Hove & Wolf 1984).
2) Es el único registro de este género en el golfo de México, basado en un sólo ejemplar determinado por ten Hove & Wolf (1984), para el norte del golfo de México.
3) *Apomatus similis* ha sido registrada para el golfo de California (Treadwell 1937, de León-González *et al*. 1993); sin embargo, fue descrita de Francia, por lo que es posible que los registros en México pertenezcan a *A. geniculata* o, en aguas someras, a una especie indescrita.
4) *Apomatus geniculatus*, descrita en el sublitoral (110–140 m) de Japón, fue registrada para aguas someras de la bahía de La Paz (Sheperd 1972 *In*: Bastida-Zavala 2008), aunque se ha confirmado su presencia en California en fondos sublitorales a batiales (Bastida-Zavala 2008). *Apomatus timsii* Pixell, 1912, fue descrita para Departure Bay, Vancouver, Canadá y posteriormente sinonimizada con *A. geniculatus* (Bastida-Zavala 2008); al parecer sólo son diferentes por la forma de las setas abdominales, una característica muy variable entre los serpúlidos (ten Hove & Kupriyanova 2009).

Bathyvermilia Zibrowius, 1973

1 Tubo circular en sección transversal, con peristomas (Fig. 2G), incrustado en los tallos de esponjas de cristal y en varillas artificiales; opérculo distalmente cóncavo (Fig. 6A) .... *B. kupriyanovae* Bastida-Zavala, 2008[1] (B)
– Tubo cuadrangular en sección transversal, liso y sin peristomas, libre, no incrustado en sustratos duros; opérculo distalmente convexo, en ocasiones con una protuberancia central ..... *B. gregrousei* Kupriyanova & Ippolitov, 2015[2] (B)

Comentarios
1) *Bathyvermilia kupriyanovae* fue descrita frente a California, en fondos batiales (4,100 m), asociada a esponjas de cristal (Bastida-Zavala 2008); por su cercanía a Baja California es muy posible que también se encuentre en zonas batiales del Pacífico mexicano.

2) *Bathyvermilia gregrousei* fue descrita para el Atlántico norte, pero también registrada en profundidades batiales y abisales del océano Índico y del Pacífico (Kupriyanova & Ippolitov 2015); tres estaciones mencionadas en ese trabajo, provenientes del R/V Vityaz (4265, 4279 y 4281), se encuentran frente a la costa de Baja California Sur, en profundidades batiales y abisales (3,315–4,370 m).

Filogranula **Langerhans, 1884**

1) Opérculo subcilíndrico con una placa distalmente cóncava y con una espina central curva y gruesa (Fig. 1F); con 12 radiolos; tubo desconocido .... *Filogranula* sp. A *sensu* ten Hove & Wolf (1984)[1] (G)
– Opérculo con un bulbo casi cilíndrico y una placa distal con una espina central recta, delgada y distalmente aguzada (Fig. 2S), que a veces puede faltar; con 14–16 radiolos; tubo con una costilla longitudinal ..... *F. revizaee* Nogueira & Abbud, 2009[2] (C)

Comentarios

1) *Filogranula* sp. A fue registrada por ten Hove & Wolf (1984) para el sublitoral (73–106 m) del norte del golfo de México (Florida). Por falta de la descripción del tubo no puede determinarse si es alguna de las especies de *Filogranula* descritas o una nueva especie.
2) *Filogranula revizaee* fue descrita del sublitoral (100–258 m) del sureste de Brasil, por Nogueira & Abbud (2009), e incluyeron el registro, como *Omphalopoma* sp. de Zibrowius (1970), también del sureste de Brasil (120–250 m).

Hyalopomatus **Marenzeller, 1878**

1 Tubo liso, sin ornamentaciones; setas del collar con una ligera muesca entre la base denticulada y la zona limbada ..... *H. mironovi* Kupriyanova, 1993[1] (B)
– Tubo con una costilla longitudinal; setas del collar tipo aleta y lámina (Fig. 7E) **2**

2(1) Opérculo suboval a redondeado (Fig. 8R) ..... *H. biformis* (Hartman, 1960)[2] (B)
– Opérculo piriforme o ausente..... ..... *H. sombrerianus* (McIntosh, 1885) y *H. langerhansi* Ehlers, 1887[3] (G, C)

Comentarios

1) *Hyalopomatus mironovi* fue descrita de la trinchera Kuriles-Kamchatka (Kupriyanova 1993); sin embargo, también se encontró en el mismo ambiente batial (4,100 m) que *Bathyvermilia kupriyanovae* (Bastida-Zavala 2008), siendo posible que también se encuentre en zonas batiales del Pacífico mexicano.
2) Hartman (1960) describió esta especie como *Vermiliopsis biformis*, de la cuenca batial de Santa Catalina, sur de California (1,280 m). Bastida-Zavala (2008) proporcionó nuevos registros para Alaska y el sur de California, incluyendo San Diego, en el sublitoral (116 m), siendo muy posible que también se encuentre en fondos sublitorales y batiales del Pacífico mexicano.
3) McIntosh (1885) describió a *Serpula sombreriana* para la zona batial (710–855 m) frente a las islas Sombrero y Santo Tomás, Antillas Menores, con un ejemplar deteriorado y sin opérculo; sin embargo, ten Hove (*In*: Ben-Eliahu & Fiege 1996) y ten Hove & Kupriyanova (2009), lo transfirieron tentativamente a *Hyalopomatus* sin mayor argumentación. En caso de que se demuestre que la atribución fue correcta, revisando ejemplares topotípicos, y su descripción empate con la de *H. langerhansi*, descrita de la zona batial (531–1,566 m) frente a la Habana, Cuba, esta última especie devendría en sinónimo menor de *H. sombrerianus* (Ben-Eliahu & Fiege 1996).

Hydroides **Gunnerus, 1768**[1]

1 Espinas del verticilo sin espínulas laterales y con sus puntas distalmente expandidas (Figs. 3E, 4H) **2**
– Espinas del verticilo con espínulas laterales y con sus puntas sin expansiones distales (Figs. 3F, J, 4B, D–E, 5D) **4**
– Espinas del verticilo sin espínulas laterales y con sus puntas sin expansiones distales (Figs. 3B, G, 4A, K, M, 5J–L), a veces con alas (Figs. 3B, 4A) **15**

2(1) Espinas del verticilo con puntas redondeadas (Fig. 3E); setas bayoneta con dos dientes mayores y denticulación proximal (Fig. 7B) ..... *H. microtis* Mörch, 1863 (G, C)
– Espinas del verticilo con puntas aplanadas en algún sentido (Fig. 2D); setas bayoneta con dos dientes mayores, pero sin denticulación proximal (Fig. 7A) **3**

3(2) Puntas de las espinas del verticilo aplanadas en sentido lateral, casi con la forma de T (Fig. 4H) ..... *H. dirampha* Mörch, 1863[2] (B, P, G, C)
– Puntas de las espinas del verticilo con una proyección distal que forma una punta dirigida hacia adentro y otra hacia afuera, semejante a un pico para cavar (Fig. 4I) .... *H. dolabrus* Tovar-Hernández *et al*., 2016 (P)
– Espinas dorsales con algunas espínulas laterales que cambian su posición, en espinas ventrales, formando una espínula externa simple o bifurcada (Fig. 5C) .... *H. panamensis* Bastida-Zavala & ten Hove, 2003 (P) (en parte)

4(1) Espinas del verticilo con un par de espínulas laterales (Figs. 3F, 4B, D–E, P, 5D) **5**
– Espinas del verticilo con más de un par de espínulas laterales (Figs. 3C, J, L, 4J, O, 5A–B) . **11**

5(4) Espinas del verticilo rectas (Figs. 3F, 5P) **6**
– Espinas del verticilo curvándose hacia adentro (Figs. 4B, D–E, 5C) **7**

6(5) Embudo opercular formado por radios (Fig. 3F)..... *H. mucronata* Rioja, 1958 (G)
– Embudo opercular sin radios, sólo con 3–6 procesos romos (Fig. 4P) .... *H.* cf. *mucronata sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (G, C)

7(5) Radios del embudo opercular distalmente redondeados (Fig. 4B) .... *H. bispinosa* Bush, 1910 (G, C)
– Radios del embudo opercular con punta aguzada (Figs. 4D–E, 5C–D) **8**

8(7) Espinas del verticilo con una protuberancia distal pronunciada, en vista lateral las espinas parecen la cabeza de un ave rapaz (Fig. 5C–D) ..... *H. parva* (Treadwell, 1901) (G, C)
– Espinas sin protuberancia distal (Figs. 4D–E) **9**

9(8) Espinas dorsales con algunas espínulas laterales que cambian su posición, en espinas ventrales, formando una espínula externa simple o bifurcada (Fig. 5C) .... *H. panamensis* Bastida-Zavala & ten Hove, 2003 (P) (en parte)
– Espínulas laterales con espínulas laterales situadas a la mitad de la longitud de las espinas (Fig. 4D–E) **10**

10(9) Espinas del verticilo simétricas; embudo con 22–32 radios largos y aguzados (Fig. 4E) .... *H. crucigera* Mörch, 1863 (P)
– Espinas del verticilo con arreglo asimétrico, las dorsales son más grandes; embudo con 21–58 radios cortos (Fig. 4D) ..... *H. chilensis* Hartmann-Schröder, 1962 (P)

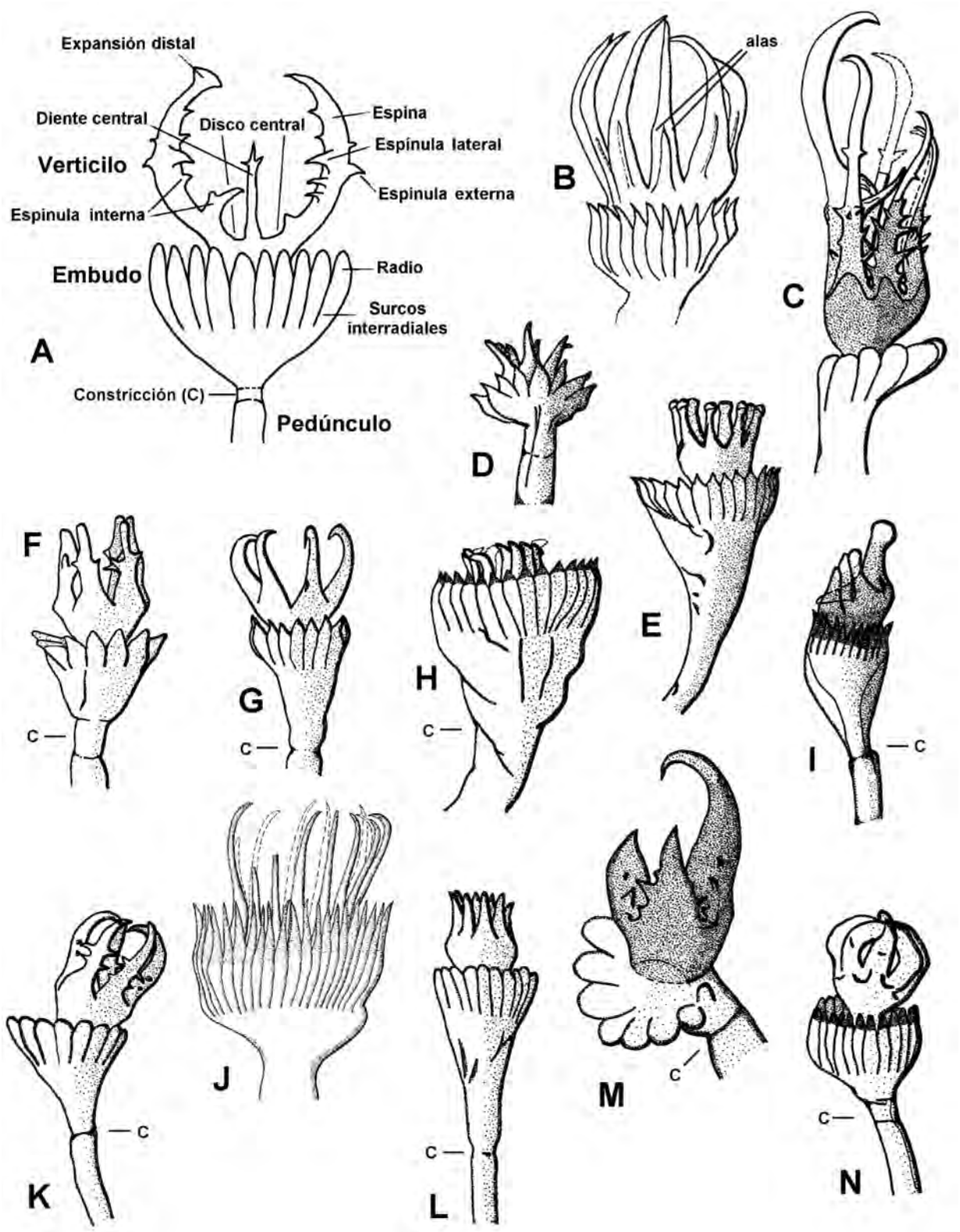


Figura 3. Serpúlidos del género *Hydroides*: A) Esquema del opérculo de *Hydroides*, B–N) opérculos, VL: B) *H. floridana*, C) *H. lambecki*, D) *H. humilis*, E) *H. microtis*, F) *H. mucronata*, G) *H.* cf. *operculata*, H) *H. protulicola*, I) *H. salazarvallejoi*, J) *H. spongicola*, K) *Hydroides* sp. 1, L) *Hydroides* sp. 2, M) *Hydroides* sp. 3, N) *Hydroides* sp. 4. Modificados de A–C, E–N: Bastida-Zavala & ten Hove (2002); D: Bastida-Zavala (2008).

11(4) Embudo opercular con radios aguzados; espinas del verticilo con más de seis pares de espínulas laterales (Fig. 5A–B) ..... *H. ochotereana* Rioja, 1941 (P)
– Embudo opercular con radios romos o redondeados; espinas del verticilo con cinco pares o menos de espínulas laterales (Figs. 3C, K, M, 4J, O) **12**

12(11) Espinas del verticilo complejas, con muchas espínulas externas; las basales pardo-oscuras y las distales hialinas; espínulas internas alargadas (Figs. 3C, 4O) **13**
– Espinas del verticilo simples, sin espínulas externas; patrón de color uniforme; espínulas internas cortas o ausentes (Figs. 3K, M, 4J) **14**

13(12) Embudo opercular con 17–28 radios; espinas del verticilo con 5–7 espínulas externas (Fig. 4O) ..... *H. mongeslopezi* Rioja, 1958 (G, C)
– Embudo opercular con 11–14 radios; espinas del verticilo con 3–5 espínulas externas (Fig. 3C) ..... *H. lambecki* Bastida-Zavala & ten Hove, 2002 (C)

14(12) Con diez o más espinas del verticilo, rectas o curvándose hacia fuera (Fig. 4J) .... *H. elegans* (Haswell, 1883)[3] (B, P, G, C)
– Con 7–9 espinas del verticilo, curvándose hacia adentro (Fig. 3K) .... *Hydroides* sp. 1 *sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (Q, C)
– Con cinco espinas del verticilo muy gruesas, rectas; una espina es más grande que las demás, curvándose hacia adentro (Fig. 3M) .... *Hydroides* sp. 3 *sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (C)

15(1) Radios con puntas lateralmente expandidas en forma de T (Fig. 4K) .... *H. gairacensis* Augener, 1934[4] (C, G, P)
– Radios con puntas redondeadas (Fig. 3L), romas (Fig. 3N) o aguzadas (Figs. 3D, H, 4F–G, 5H) **16**

16(15) Espinas del verticilo similares en forma y tamaño (Figs. 3D, H, L, N) **17**
– Verticilo con una o más espinas dorsales más grandes (ganchos) que las otras (Figs. 3I, 4C, F–G, L, N) **30**

17(16) Radios con puntas redondeadas (Fig. 3L) .... *Hydroides* sp. 2 *sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (C)
– Radios con puntas romas (Fig. 3N) .... *Hydroides* sp. 4 *sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (C)
– Radios con puntas aguzadas **18**

18(17) Espinas del verticilo rectas o hacia afuera (Fig. 3D, H) **19**
– Verticilo con al menos la espina dorsal, si no es que todas, curvándose hacia adentro **21**

19(18) Collar con setas bayoneta con sólo 2–3 dientes grandes y aguzados (Fig. 7A) .... *H. plateni* (Kinberg, 1867)[5] (en parte) (C)
– Collar con setas bayoneta con dos dientes cortos, aguzados o romos, seguidos por muchos dentículos pequeños (Fig. 7B) **20**

20(19) Verticilo con 8–16 espinas; embudo opercular con 16–37 radios (Fig. 3H) .... *H. protulicola* Benedict, 1887 (en parte) (G)
– Verticilo con 7–10 espinas; embudo opercular con 12–20 radios (Fig. 3D) .... *H. humilis* (Bush, 1905) (P)

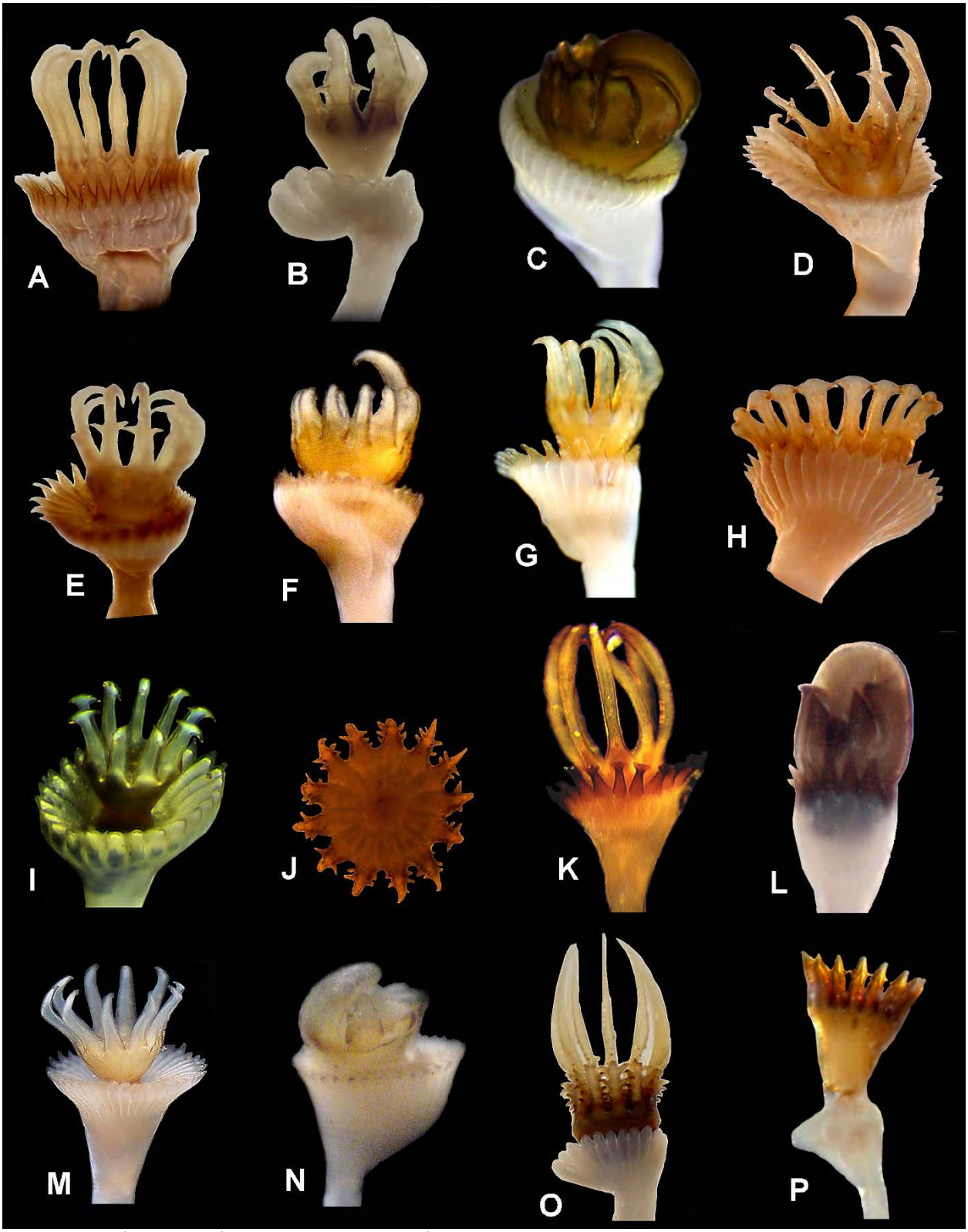


Figura 4. Serpúlidos del género *Hydroides*: A–P) opérculos, VL, A) *H. alatalateralis*, B) *H. bispinosa*, C) *H. brachyacantha*, D) *H. chilensis*, E) *H. crucigera*, F) *H. deleoni*, G) *H. dianthus*, H) *H. dirampha*, I) *H. dolabrus*, J) *H. elegans*, K) *H. gairacensis*, L) *H. glandifera*, M) *H. gracilis*, N) *H. inermis*, O) *H. mongeslopezi*, P) *H.* cf. *mucronata*. Crédito de foto: I: María Ana Tovar-Hernández.

21(18) Espina dorsal curvándose hacia adentro, espinas ventrales curvándose hacia afuera (Figs. 4G, 5H) **22**
– Todas las espinas curvándose hacia adentro, a veces las puntas de las espinas están torcidas (Figs. 5F, L) **23**

22(21) Espinas del verticilo sin espínulas externas ni alas (Fig. 4G) .... *H. dianthus* (Verrill, 1873)[6] (en parte) (G, C)
– Espinas del verticilo con espínulas externas (cuando menos las ventrales) y alas (Fig. 5H) .... *H. sanctaecrucis* Krøyer *in* Mörch, 1863[7] (en parte) (C, G, P)

23(21) Puntas de las espinas torcidas en dirección de las manecillas del reloj (Figs. 5F, L) **24**
– Puntas de las espinas no torcidas **25**

24(23) Espinas del verticilo con una protuberancia subdistal pronunciada; verticilo con 8–10 espinas; embudo opercular con 19–29 radios (Fig. 5F) ..... *H. recurvispina* Rioja, 1941 (P)
– Espinas del verticilo sin una protuberancia subdistal pronunciada; verticilo con 8–16 espinas; embudo opercular con 16–37 radios (Fig. 3H) ..... *H. protulicola* Benedict, 1887 (en parte) (G)
– Espinas del verticilo sin una protuberancia subdistal pronunciada; verticilo con 5–10 espinas; embudo opercular con 16–22 radios (Fig. 5L) .... *H. trompi* Bastida-Zavala & ten Hove, 2003 (P)

25(23) Espinas del verticilo sin espínula interna (Fig. 4M) *H. gracilis* (Bush, 1905) (en parte) (B)
– Espinas del verticilo con espínula interna (Fig. 3A) **26**

26(25) Corona radiolar con más de 29 pares de radiolos; embudo opercular con 45–61 radios (Fig. 3J) ..... *H. spongicola* Benedict, 1887 (G, C)
– Corona radiolar con menos de 25 pares de radiolos; embudo opercular con menos de 51 radios **27**

27(26) Espinas del verticilo sin alas; verticilo con siete espinas; embudo opercular con menos de 20 radios (Fig. 3G) ..... *H.* cf. *operculata sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002)[8] (G)
– Espinas del verticilo sin alas; verticilo con 9–11 espinas; embudo opercular con 26–51 radios (Fig. 5E) ..... *H. plateni* (Kinberg, 1867)[5] (en parte) (C)
– Espinas del verticilo con alas; embudo opercular con más de 30 radios; verticilo con más de ocho espinas (Fig. 3B) **28**

28(27) Espínula interna larga, cruza el punto medio del disco central (Fig. 3A) .... *H. alatalateralis* (Jones, 1962)[9] (C, P)
– Espínula interna corta, nunca cruza el punto medio del disco central **29**

29(28) Alas ocupando menos de la mitad de la longitud de las espinas del verticilo (Fig. 3B) .... *H. floridana* (Bush, 1910) (G)
– Alas ocupando más de la mitad de la longitud de las espinas del verticilo .... *H. elegantula* Bush, 1910 (C)

30(16) Verticilo con dos o más ganchos dorsales (Fig. 5I) **31**
– Verticilo con un gancho dorsal (Fig. 4C) **35**

31(30) Todas las espinas curvándose hacia adentro **32**
– Espinas dorsales curvándose hacia adentro, espinas ventrales curvándose hacia afuera (Figs. 4G, 5H) **34**

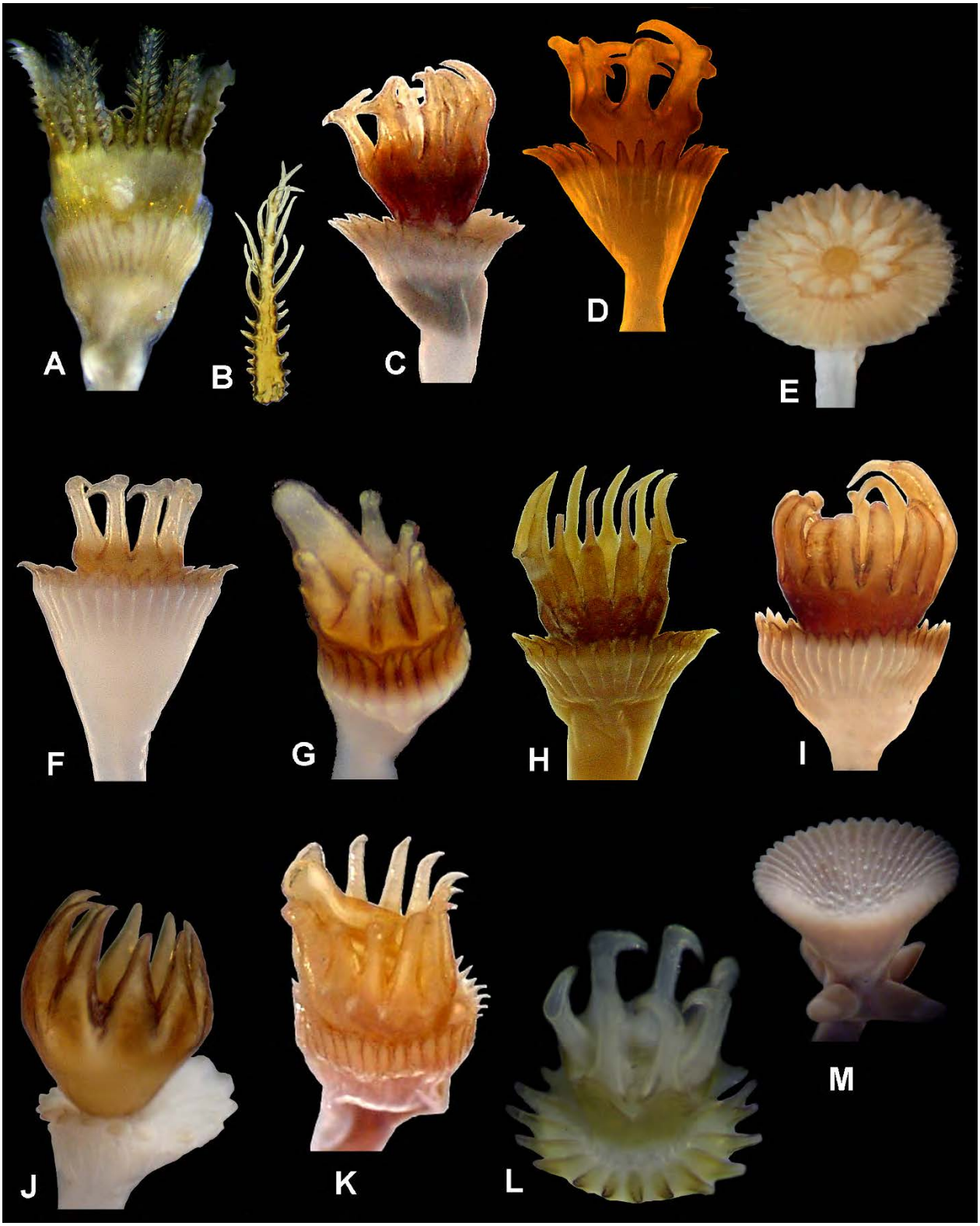


Figura 5. Serpúlidos del género *Hydroides*: A–L) opérculos, VL, A–B) *H. ochotereana*, opérculo y detalle de una espina opercular, C) *H. panamensis*, D) *H. parva*, E) *H. plateni*, F) *H. recurvispina*, G) *H. salazarvallejoi*, H) *H. sanctaecrucis*, I) *H. similis*, J) *H. similoides*, K) *H. tenhovei*, L) *H. trompi*, M) *Crucigera websteri*, opérculo.

32(31) Espinas sin espínula interna (Fig. 4M) ..... *H. gracilis* (Bush, 1905) (en parte) (B)
– Espinas con espínula interna **33**

33(32) Radios con puntas aguzadas (Fig. 5I) ..... *H. similis* (Treadwell, 1929) (P)
– Radios con puntas romas; verticilo con 11–13 espinas, 2–3 espinas dorsales más grandes que las otras (Fig. 5J) ..... *H. similoides* Bastida-Zavala & ten Hove, 2002 (G, C)

34(31) Espinas del verticilo sin espínulas externas ni alas (Fig. 4G) .....
..... *H. dianthus* (Verrill, 1873)[6] (en parte) (C)
– Espinas del verticilo con espínulas externas (cuando menos las ventrales) y alas (Fig. 5H) .....
..... *H. sanctaecrucis* Krøyer *in* Mörch, 1863[7] (en parte) (C, P)

35(30) Gancho parcialmente fusionado a las espinas adyacentes (Figs. 3I, 4L, 5G) **36**
– Gancho libre **38**

36(35) Espinas ventrales sin espínula interna (Fig. 4L) ..... *H. glandifera* Rioja, 1941 (P)
– Espinas ventrales con espínula interna **37**

37(36) Espinas ventrales con punta roma o redondeada (Fig. 3I, 5G) .....
..... *H. salazarvallejoi* Bastida-Zavala & ten Hove, 2002[10] (C, P)
– Espinas ventrales con punta aguzada (Fig. 5K) .....
..... *H. tenhovei* Bastida-Zavala & de León-González, 2002 (P)

38(35) Espinas del verticilo muy gruesas, ligeramente curvadas, con punta redondeada o roma (Fig. 4N) ..... *H. inermis* Monro, 1933 (P)
– Espinas ventrales del verticilo delgadas, con puntas variables **39**

39(38) Espinas ventrales con punta subapical curvada hacia adentro y una protuberancia pronunciada (Fig. 4C) ..... *H. brachyacantha* Rioja, 1941[11] (P; C, Q)
– Espinas ventrales apicalmente curvadas hacia adentro, sin una protuberancia pronunciada (Fig. 4F) ..... *H. deleoni* Bastida-Zavala & ten Hove, 2003 (P)

Comentarios

1) Durante gran parte del siglo veinte el género *Hydroides* fue tratado como masculino; sin embargo, siguiendo la última versión del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ 1999, artículo 30.1.4.4.), se revertió la decisión para ser tratado como femenino, debido a que el autor (Gunnerus 1768) estableció el nombre genérico con *H. norvegica* como su especie tipo, el cuál es femenino (*norvegicus* sería en masculino). En consecuencia, muchos nombres específicos cambiaron su declinación a partir de la revisión de cada caso realizada por Read *et al*. (2017).
2) *Hydroides dirampha* fue descrita de Santo Tomás, Islas Vírgenes, pero se ha registrado en toda la franja circum(sub)tropical del mundo; incluido el Pacífico oriental tropical. Bastida-Zavala *et al*. (2017) discutieron sobre los registros históricos de la especie y sugieren un trabajo filogeográfico, apoyado con un análisis molecular, para discernir sobre el origen de esta especie, que por el momento se mantiene como una especie criptogénica (= sin certeza de su origen).
3) *Hydroides elegans* se describió de Sídney, Australia, pero, igual que *H. dirampha*, se le ha encontrado en aguas tropicales y templadas de todo el mundo, incluido el mar Caribe, golfo de México y el Pacífico oriental tropical. Bastida-Zavala *et al*. (2017) discutieron sobre los registros históricos de la especie y sugieren un trabajo filogeográfico, apoyado con un análisis molecular, para discernir sobre el origen de esta especie, que por el momento se mantiene como una especie criptogénica.
4) *Hydroides gairacensis* fue descrita del Caribe colombiano y se ha registrado en el mar Caribe, desde Florida hasta el sur de Brasil, excepto en el golfo de México (Bastida-Zavala & ten Hove 2002); en el Pacífico oriental tropical se ha registrado sólo en cuatro sitios y ocasiones (Panamá, Ecuador, Baja California Sur y Oaxaca), siempre con ejemplares únicos, por lo que se considera que han sido introducciones incidentales vía el Canal de Panamá (Bastida-Zavala *et al*. 2016), por lo que en el Pacífico oriental tropical esta especie se considera exótica.

5) *Hydroides plateni* fue descrita de La Plata, Argentina y se ha registrado en Uruguay y Brasil, hasta el norte de Rio de Janeiro (Bastida-Zavala & ten Hove 2002).
6) Existe un registro de *H. dianthus* para la isla Socorro, en el Pacífico mexicano (Holguín-Quiñones 1994); sin embargo, los ejemplares no están disponibles para confirmar la identificación. Por otro lado, Link *et al*. (2009) la registraron como una especie exótica en Japón. Recientemente, Sun *et al*. (2017) confirmaron que *H. dianthus* es una especie invasora muy exitosa y, contrario a la idea de que esta especie es nativa del Atlántico americano (*e.g*., Zibrowius 1971, Bastida-Zavala & ten Hove 2002), se propone que su origen es Mediterráneo, por la alta diversidad de haplotipos encontrada ahí; asimismo, se detectó una especie críptica, *H.* cf. *dianthus*, proveniente de Texas, que fue introducida al mar Negro recientemente.
7) *Hydroides sanctaecrucis* es un serpúlido que ha sido registrado como especie invasora, siendo transportado como incrustante, principalmente por barcos y yates. Su primer registro como especie exótica fue por Long (1974); sin embargo, algunos años antes, Lakshmana Rao (1969) describió a *H. vizagensis* del noreste de la India, cuya descripción y figuras corresponden a *H. sanctaecrucis*, una opinión compartida por Elena Kupriyanova y Harry ten Hove (com. pers. 2016). Los registros siguieron por Bastida-Zavala & ten Hove (2002, 2003) para el Pacífico de Panamá y Oaxaca. Después de ello se ha registrado en el norte de Australia y Singapur (Lewis *et al*. 2006), en el golfo de California (Tovar-Hernández *et al*. 2012). Se consideraba que su colonización se restringía a marinas y puertos (Bastida-Zavala 2009); sin embargo, ya se ha encontrado en lagunas costeras de Oaxaca y Chiapas (Bastida-Zavala *et al*. 2016) y, al menos en las del istmo de Tehuantepec, está formando agregaciones masivas (Bastida-Zavala, obs. pers.).
8) *Hydroides* cf. *operculata* fue registrado en Campeche, golfo de México (Bastida-Zavala & ten Hove 2002), aunque la especie nominal fue descrita de Berbera, Somalia, en el océano Índico occidental (Treadwell 1929); sólo la revisión de más ejemplares de Campeche podría discernir si se trata de la especie nominal, una especie aún no descrita o un juvenil de una especie de la región.
9) *Hydroides alatalateralis* fue descrita de Port Royal, Jamaica y se ha registrado en todo el mar Caribe (Bastida-Zavala & ten Hove 2002); en el Pacífico oriental tropical sólo se ha registrado una vez, con un ejemplar único, para bahía Málaga, Colombia (Laverde-Castillo 1988), considerándose una introducción incidental vía el Canal de Panamá (Bastida-Zavala *et al*. 2016), por lo que en el Pacífico oriental tropical esta especie se considera exótica.
10) *Hydroides salazarvallejoi* fue descrita de Santa Marta, Caribe colombiano y se ha registrado en el suroriente y suroccidente del mar Caribe (Bastida-Zavala & ten Hove 2002); en el Pacífico oriental tropical sólo se ha registrado en tres sitios (Costa Rica, Panamá y Ecuador), con un total de siete ejemplares (Bastida-Zavala & ten Hove 2002), considerándose una introducción incidental vía el Canal de Panamá (Bastida-Zavala *et al*. 2016), por lo que en el Pacífico oriental tropical esta especie se considera exótica.
11) *Hydroides brachyacantha* fue descrito del Pacífico mexicano pero registrado en varios lugares del mundo: Hawái (Straughan 1969), Brasil (Zibrowius 1970), Venezuela (Díaz Díaz & Liñero Arana 2001), Caribe suroriental, Brasil (Bastida-Zavala & ten Hove 2002), California, Pacífico oriental tropical (Bastida-Zavala & ten Hove 2003) y Australia (Lewis *et al*. 2006). Cuando menos los registros en el Caribe y Brasil corresponden a una especie distinta, nombrada como *H.* cf. *brachyacantha* (*sensu* Bastida-Zavala & ten Hove 2002), de la cual sólo se diferencian por el desarrollo de las protuberancias subdistales de las espinas del verticilo; aunque este rasgo cae dentro de la variabilidad registrada en la literatura. Después de la revisión de los *Hydroides* de Australia, por Sun *et al*. (2015), se describió una nueva especie, *H. amri* Sun *et al*., 2015, que previamente había sido identificada como *H. brachyacantha*, y, al parecer, sería muy similar a un taxón de Hawái que también había sido determinado como *H. brachyacantha* (Bastida-Zavala *et al*. 2016). Luego se demostró que diferentes poblaciones registradas fuera del Pacífico oriental tropical son parte de un complejo de especies (Sun *et al*. 2016).

Laminatubus ten Hove & Zibrowius, 1986

1 Setas del collar tipo "Spirobranchus" (Fig. 7C) ..... *L. alvini* ten Hove & Zibrowius, 1986[1] (P)
– Setas del collar únicamente limbadas (Fig. 7H) .....
..... *L. paulbrooksi* Rouse & Kupriyanova, 2021, *L. joycebrooksae* Rouse & Kupriyanova, 2021[2]

Comentarios

1) *Laminatubus alvini* habita ventilas hidrotermales del Pacífico oriental, entre 2,200 y 2,600 m de profundidad (ten Hove & Zibrowius 1986, Rouse & Kupriyanova 2021).
2) Las dos especies son morfológicamente indistinguibles, pero muestran una clara divergencia en las secuencias del citocromo b mitocondrial; ambas habitan en emanaciones frías de metano, pero a profundidades batiales diferentes, formando dos clados hermanos: *Laminatubus joycebrooksae* encontrado en profundidades someras (1,000 m), frente a Costa Rica, y *L. paulbrooksi* a mayor profundidad (1,400–2,400 m), frente a Costa Rica y en el golfo de California (Rouse & Kupriyanova 2021).

Placostegus **Philippi, 1844**

1 Tubo con una costilla longitudinal **2**
– Tubo con tres costillas longitudinales, sin costillas transversales; opérculo proximalmente bulboso, distalmente cóncavo ..... *P. assimilis* McIntosh, 1885[1] (C)

2(1) Tubo sin costillas transversales; opérculo proximalmente bulboso, distalmente cóncavo y zigomorfo (Fig. 8P) ..... *P. californicus* Hartman, 1969[2] (B)
– Tubo con costillas transversales en su sección media-posterior; opérculo desconocido .... *P. incomptus* Ehlers, 1887[3] (G)

Comentarios

1) *Placostegus assimilis* se describió del sureste de Bermudas, a profundidades batiales (790 m) (McIntosh, 1885).
2) *Placostegus californicus* fue descrita para el sublitoral (48–80 m) del sur de California (Hartman 1969) y registrada hasta San Diego (Bastida-Zavala 2008); es muy posible que su distribución se extienda también a las aguas sublitorales de Baja California.
3) *Placostegus incomptus* se describió para Florida y al norte de La Habana, Cuba, en fondos sublitorales (183–235 m) (Ehlers 1887).

Pomatostegus **Schmarda, 1861**

1 Setas del collar tipo "Spirobranchus" con hombros anchos (Fig. 7C) .... *P. stellatus* (Abildgaard, 1789)[1] (C, G; P, Q)
– Setas del collar tipo "Spirobranchus" con hombros cortos ..... *P. kroyeri* Mörch, 1863[1] (P)

Comentarios

1) Las diferencias en los tubos y opérculo entre ambas especies de *Pomatostegus* son muy sutiles, aunque las setas del collar probaron su utilidad para diferenciarlas (Sánchez-Ovando, obs. pers.).

Protis **Ehlers, 1887**

1 Corona radiolar con 20 radiolos ..... *P. simplex* Ehlers, 1887[1] (C)
– Corona radiolar con 40 radiolos ..... *P. pacifica* Moore, 1923[2] (B)
– Corona radiolar con 18–24 radiolos por lóbulo .... *P. hydrothermica* ten Hove & Zibrowius, 1986[3] (P)

Comentarios

1) Zibrowius (1969) consideró que *P. simplex*, descrita de la costa occidental de Florida (1,566 m) debe ser un sinónimo menor de *P. arctica* (Hansen, 1878), descrita entre Islandia y Noruega (2,127 m), ya que las diferencias usadas para la separación no son significativas. Ben Eliahu & Fiege (1996) y Kupriyanova & Jirkov (1997) registraron ejemplares operculados y no operculados de *P. arctica*. Se requiere una revisión comparativa de ambas especies para confirmar su sinonimia.

2) Zibrowius (1969) consideró que *P. arctica* y *P. pacifica*, descrita para los cañones submarinos de California (hasta 787 m) son muy parecidas, con apenas ligeras diferencias en los uncinos; sin embargo, se requiere una comparación de ejemplares recientemente recolectados para confirmar su sinonimia. Es muy posible que *P. pacifica* se encuentra en zonas batiales del Pacífico mexicano.
3) *Protis hydrothermica* vive en ventilas hidrotermales y a profundidades batiales (2,447–2,620 m) (ten Hove & Zibrowius 1986).

Protula **Risso, 1826**[1]

1 Con nueve setígeros torácicos; radiolos con una hilera sencilla de pínulas .... *P. setosa* (Bush, 1910)[2] (G)
– Con siete setígeros torácicos; radiolos con dos hileras de pínulas **2**

2(1) Uncinos lisos (Fig. 7S); membrana torácica estrecha ..... *P. atypha* Bush, 1905[3] (B)
– Uncinos con dientes (Fig. 7R); membrana torácica bien desarrollada (Fig. 2A) **3**

3(2) Radiolos con un proceso redondeado al final de la membrana interradiolar (Fig. 6R–S) .... *P. balboensis* Monro, 1933[4] (P, G, C)
– Radiolos sin procesos al final de la membrana interradiolar (Fig. 1A) **4**

4(3) Tubo con costillas longitudinales (Fig. 1B) **5**
– Tubo sin costillas longitudinales (Fig. 2J) **6**

5(4) Tubo con dos (quizás tres) costillas longitudinales; con 28–30 radiolos por lóbulo .... *P. longiseta* Schmarda, 1861[5] (C)
– Tubo con cinco costillas longitudinales; con 23 radiolos por lóbulo .... *P. antennata* Ehlers, 1887[5] (G)

6(4) Tubo liso o tuberculado **7**
– Tubo anulado (con peristomas o costillas transversales irregulares) **8**

7(6) Tubo liso (Fig. 2J); corona con 45–56 radiolos por lóbulo ..... *P. superba* Moore, 1909[6] (B)
– Tubo con textura áspera; corona con 20 radiolos por lóbulo ... *P. diomedeae* Benedict, 1887 (G)

8(6) Corona con 12 radiolos por lóbulo ..... *P. alba* Benedict, 1887[5] (C)
– Corona con 25–50 radiolos por lóbulo ..... *P. submedia* Augener, 1906[7] (C)
– Corona con 40 radiolos por lóbulo; con bandas oscuras . *P. appendiculata* Schmarda, 1861[8] (C)

Comentarios

1) Muy posiblemente "*Protula* es el género más problemático entre los serpúlidos y sus especies han sido descritas basado en diferencias sutiles en la forma del collar, número y arreglo de los radiolos, e incluso el tamaño corporal y del tubo" (ten Hove & Kupriyanova 2009). Una revisión global del género es muy urgente. Por lo anterior, esta clave para las especies de *Protula* debe usarse con precaución y, de preferencia, comparar con material topotípico.
2) Ten Hove (com. pers. 1999) revisó el material tipo de *Salmacinopsis setosa* (Bush, 1910), descrita para Bermudas, y confirmó la presencia de la membrana torácica, que llega hasta el sexto setígero, y más de cinco pares de radiolos. La única característica diagnóstica de esta especie es la hilera sencilla de pínulas en los radiolos (no pareadas). En el resto de los serpúlidos las pínulas son pareadas, por lo que este carácter necesita ser evaluado. Ten Hove & Kupriyanova (2009) consideraron inválido el género *Salmacinopsis*, cuya especie debería referirse a *Protula*, además indican que *Membranopsis inconspicua* Bush, 1910, también descrito de Bermudas a partir de un ejemplar sin corona radiolar, es sinónimo de *P. setosa*.
3) *Protula atypha* aparentemente tiene uncinos torácicos y abdominales sin dientes; Monro (1933: 1089) consideró que esta especie es un estado juvenil insuficientemente caracterizado.

4) *Protula balboensis* fue descrita de Balboa, Panamá y posteriormente registrada en diversas localidades del Pacífico oriental tropical, desde el golfo de California hasta Colombia (Monro 1933, Bastida-Zavala *et al*. 2016), pero también ha sido registrado en el golfo de México y mar Caribe, incluyendo Cuba, Florida, Texas (Perkins 1998, Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo 2000a, Bastida-Zavala *et al*. 2017), e incluso un registro cuestionable en Brasil (Zibrowius 1970). Según Bastida-Zavala *et al*. (2016), se debe considerar como una posiblemente especie exótica en el golfo de México y mar Caribe.
5) Augener (1925: 39–42) revisó el ejemplar tipo de *P. longiseta*, descrito de un arrecife coralino de Jamaica por Schmarda (1861), considerando a *P. antennata* como un sinónimo menor, a pesar de que proviene de fondos batiales (530 m) cerca de Morro Light, Florida (Ehlers 1887). Asimismo, Augener (1925) sugirió que *P. alba* Benedict, 1887 es idéntica a *P. longiseta*; sin embargo, basado en las descripciones originales, hay diferencias en las características del tubo y el número de radiolos; además, de acuerdo con Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a: 817), la descripción de Benedict (1887) es muy breve por lo que deben revisarse ejemplares topotípicos de *P. alba* y *P. antennata*, para confirmar la sinonimización de Augener (1925).
6) Bastida-Zavala (2008) revisó ejemplares de *P. superba* del sur de California, incluido San Diego, provenientes de aguas sublitorales (52–94 m); por ello es muy posible que se encuentre también en el sublitoral de Baja California.
7) *Protula submedia* fue descrita del mar Caribe en fondos batiales (237–364 m); Hartman (1959) la supuso sinónima de *P. diomedeae*, pero de acuerdo con Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a: 817), ambas especies son distintas.
8) Augener (1925: 38–39) revisó el ejemplar tipo de *P. appendiculata*, descrito de un arrecife coralino de Jamaica por Schmarda (1861), considerando que debería ser transferido al género *Subprotula*, establecido por Bush (1910); sin embargo, *S. longiseta* Bush, 1910 y sus combinaciones son *taxones inquirenda* (ver Tabla 1). Asimismo, ten Hove & Kupriyanova (2009) consideran cuestionable a *P. appendiculata*, debido a su breve descripción, que no permite diferenciarse de otras especies del género. Asimismo, hay que considerar que *P. longiseta* y *P. appendiculata*, fueron descritas del mismo sitio (Jamaica) por Schmarda (1861).

Pseudovermilia **Bush, 1907**

1 Opérculo negro o pardo oscuro (Fig. 6I–J) **2**
– Opérculo pardo claro, amarillo o hialino (Fig. 6G–H) **3**

2(1) Tubo con una cresta e hileras longitudinales de alveolos; opérculo con espinas arborescentes (Fig. 6I) ..... *P. multispinosa* (Monro, 1933) (C, G, P)
– Tubo con una cresta longitudinal y surcos transversales, a veces con peristomas; opérculo con una espina curva simple (Fig. 6J), con varias espinas menores o sin espinas .... *P. occidentalis* (McIntosh, 1885) (C, G, P)
3(1) Opérculo globular a piriforme, carnoso, nunca quitinoso .... *P. madracicola* ten Hove, 1989[1] (C)
– Opérculo en forma de embudo, con una base carnosa y una sección distal quitinosa **4**

4(3) Tubo sin costillas transversales, ni peristomas, ni alveolos; boca del tubo con un diente medio y dos alas laterales conchiformes ..... *P. conchata* ten Hove, 1975[2] (B; P, Q)
– Tubo con costillas transversales y/o peristomas y/o alveolos, la boca del tubo no presenta alas laterales **5**

5(4) Tubo blanco con bandas pardas transversas (Fig. 2I), en ocasiones completamente pardo; opérculo con surcos anulados profundos, a veces con una espina distal simple o ramificada (Fig. 6H) ..... *P. fuscostriata* ten Hove, 1975 (G, C)
– Tubo totalmente blanco; opérculo con surcos anulados sutiles o liso **6**

6(5) Tubo con o sin costillas transversales, sin costillas longitudinales y un par de surcos longitudinales; opérculo con hasta 10 septos (tabiques que dividen internamente el opérculo) ..... *P. holcopleura* ten Hove, 1975 (C)
– Tubo con surcos transversales someros, con tres costillas longitudinales, sin surcos longitudinales; opérculo con 5–24 septos ..... *P. harryi* Nogueira & Abbud, 2009[3] (C)

Comentarios
1) *Pseudovermilia madracicola* fue descrita para Bonaire y registrada en Curazao y en el Caribe colombiano (ten Hove 1989), en arrecifes sublitorales (4–40 m) asociado a corales del género *Madracis*.
2) *Pseudovermilia conchata* fue descrita para California (ten Hove 1975), en fondos sublitorales a batiales (42–310 m); sin embargo, es posible que su distribución se extienda también a los fondos sublitorales de Baja California (Bastida-Zavala 2008). Muchos ejemplares litorales o del sublitoral somero, registrados en México como *P. conchata* (*e.g.*, Bastida-Zavala 1993, de León-González *et al*. 1993), son en realidad *P. occidentalis* o *Vermiliopsis multiannulata*.
3) *Pseudovermilia harryi* fue descrita del sublitoral (138–258 m), entre São Paulo y Rio de Janeiro, Brasil, por Nogueira & Abbud (2009).

Pyrgopolon de Montfort, 1808

1 Tubo con 6–12 costillas longitudinales irregulares; embudo opercular somero ..... *P. differens* (Augener, 1922) (C)
– Tubo con tres o menos costillas longitudinales; embudo opercular profundo (Fig. 8U) 2

2(1) Tubo con costillas transversales muy prominentes, con 3–5 costillas longitudinales más o menos evidentes ..... *P. semiannulata* (ten Hove, 1973) (C)
– Tubo sin costillas transversales prominentes, con tres costillas longitudinales de tamaño y forma variables ..... *P. ctenactis* (Mörch, 1863)[1] (C, G, P)

Comentarios
1) *Pyrgopolon ctenactis* fue descrito de Santo Tomás, Islas Vírgenes, en el sublitoral (13–53 m), sobre sustratos coralinos (ten Hove 1973). El mismo taxón se ha encontrado con cierta frecuencia en el Pacífico oriental tropical: Bahía Octavia, Pacífico colombiano (Wrigley 1951), costa occidental de Baja California Sur (de León-González 1990), sur del golfo de California (de León-González *et al*. 1993), isla Guadalupe, Baja California, en Guerrero y Oaxaca (Bastida-Zavala 2008, Bastida- Zavala *et al*. 2016), en el sublitoral (6–30 m), sobre conchas de *Spondylus princeps* y *S. calcifer* y rocas. No se ha detectado como parte de la fauna incrustante de barcos, por lo que se hace necesaria una revisión de ejemplares del Caribe y del Pacífico oriental para saber si son la misma especie (Bastida-Zavala *et al*. 2016).

Salmacina Claparède, 1870[1]

1 Radiolos con puntas infladas subdistalmente (presencia de células agrandadas) ..... *S. ceciliae* Nogueira & ten Hove, 2000[2] (C)
– Radiolos con puntas infladas distalmente (sin células agrandadas) **2**

2(1) Setas del collar con tres tamaños diferentes ..... *S. amphidentata* Jones, 1962[3] (C)
– Setas del collar con tamaños similares entre sí **3**

3(2) Setas del collar con dientes que incrementan gradualmente su tamaño; con 20 setígeros abdominales ..... *S. huxleyi* (Ehlers, 1887)[4] (G, C)
– Setas del collar con 3–6 dientes grandes; con 26–29 setígeros abdominales ..... *S. tribranchiata* (Moore, 1923)[5] (B, P)

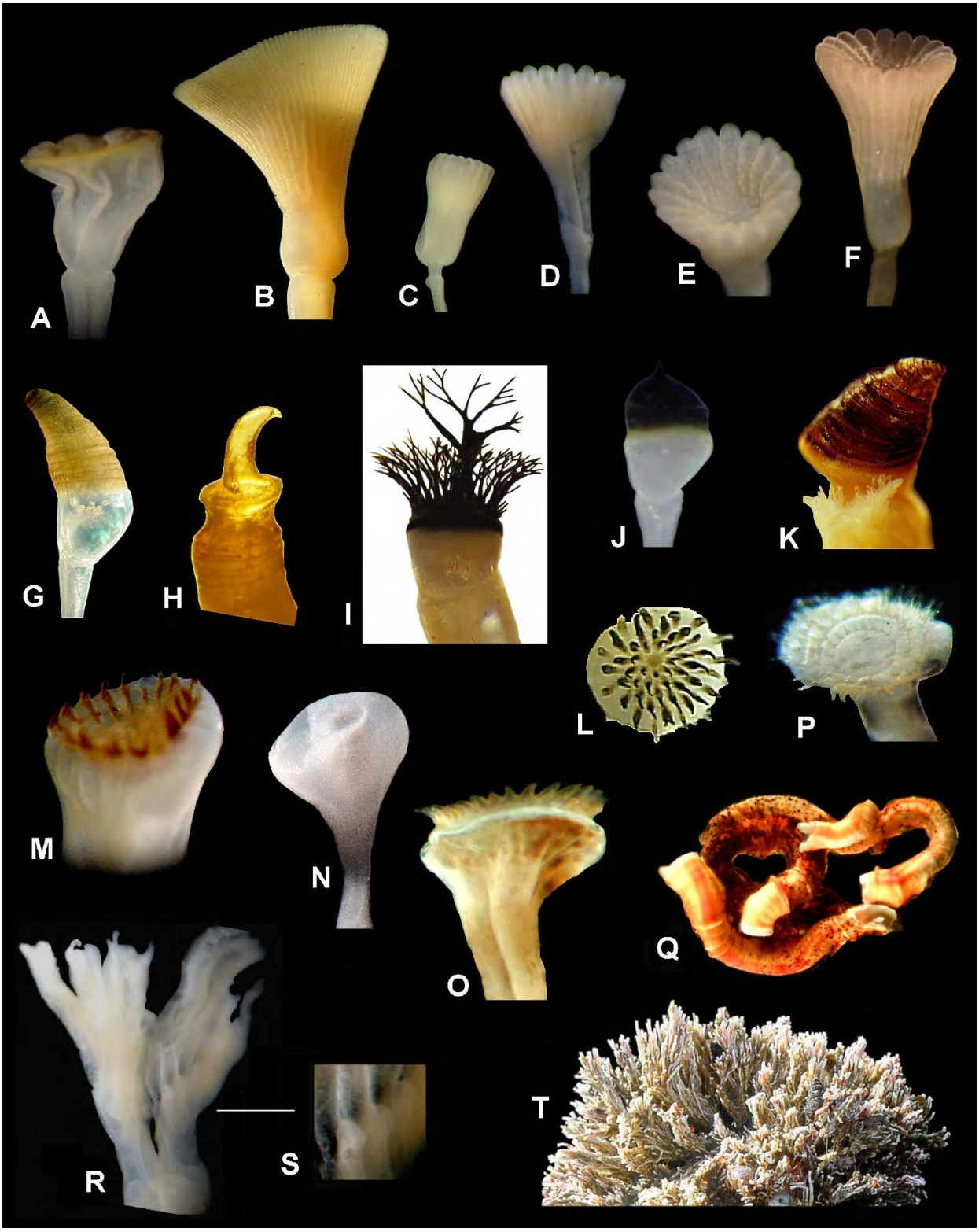


Figura 6. Serpúlidos: A–O) Opérculos: A) *Bathyvermilia kupriyanovae*, B) *Serpula columbiana*, C) *S.* cf. *hartmanae*, D–E) *S. madrigalae*, F) *S. vossae*, G) *Pseudovermilia conchata*, H) *P. fuscostriata*, I) *P. multispinosa*, J) *P. occidentalis*, K) *Vermiliopsis annulata*, L–M) *Ficopomatus enigmaticus*, vistas anterior y lateral, N) *F. miamiensis*, O–P) *F. uschakovi*, opérculos, vistas lateral y anterior, Q) tubos, R–S) *Protula balboensis*, corona radiolar y detalle basal de los radiolos, T) *Salmacina tribranchiata*, agregación de tubos. Modificado de P: Arteaga-Flórez *et al*. (2014).

Comentarios

1) Las diferencias entre las distintas especies de *Salmacina* son muy sutiles y ameritan una revisión detallada (Nogueira & ten Hove 2000). Dos nombres, frecuentemente registrados en las costas de América, *S. dysteri* y *S. incrustans*, son considerados registros cuestionables, debido a que fueron descritas para Europa.
2) *Salmacina ceciliae* fue descrita del sublitoral (3–10 m), frente a Sao Paulo, Brasil, por Nogueira & ten Hove (2000); incluyendo una amplia discusión de la problemática con las especies de *Salmacina* del mundo.
3) Nogueira & ten Hove (2000) indicaron que la presencia de tres diferentes tamaños de las setas del collar en *S. amphidentata* deberá confirmarse con microscopía electrónica de barrido.
4) *Filograna huxleyi* Ehlers, 1887, descrita de las islas Tortugas y Loggerhead Key, Florida, en el sublitoral (35 m), fue transferida a *Salmacina* porque no posee opérculo (Nogueira & ten Hove 2000: 158).
5) *Filograna tribranchiata* Moore, 1923, fue descrito en fondos sublitorales (69–81 m) de la isla Santa Rosa, al sur de California, mencionando un opérculo: "the right dorsal [radiole], usually bearing a spoon-shaped operculum" (Moore 1923: 250); sin embargo, Monro (1933: 1090–1091), revisando una colonia intermareal de las Galápagos, situó la especie en *Salmacina* (como *S. dysteri tribranchiata)* al no encontrar un opérculo, sino una punta expandida en todos los radiolos. De acuerdo a Bastida-Zavala *et al*. (2016, 2017), *S. tribranchiata* se distribuye desde Alaska hasta las islas Galápagos, desde el intermareal hasta 116 m, además de encontrarse ocasionalmente en placas de incrustantes (= fouling); sin embargo, esta aparente amplia distribución deberá ser corroborada con estudios morfológicos más finos, apoyados con análisis moleculares.

Serpula **Linnaeus, 1758**[1]

1 Embudo opercular con 55–160 radios (Fig. 6B); tubo sin costillas longitudinales .... *S. columbiana* Johnston, 1901[2] (B)
– Embudo opercular con menos de 35 radios; tubo con costillas longitudinales **2**

2(1) Tubo con cuatro filas de alveolos (Fig. 2L); embudo opercular (Fig. 6D) de 17 radios, con tubérculos en la superficie interna (Fig. 6E) ..... *S. madrigalae* Bastida-Zavala, 2012[3] (C)
– Tubo sin alveolos; embudo opercular con más de 17 radios, sin tubérculos en la superficie interna (Fig. 6F) **3**

3(2) Embudo opercular con más de 20 radios (Figs. 6F) **4**
– Embudo opercular con 18 radios (Fig. 6C) **5**

4(3) Embudo opercular con 15–25 radios; tubo blanco con 3–5 costillas longitudinales .... *S. concharum* Langerhans, 1880[4] (C, Q)
– Embudo opercular con 21–33 radios (Fig. 6F); tubo blanco a pardo con 6–8 costillas longitudinales ..... *S. vossae* Bastida-Zavala, 2012[5] (C)

5(3) Embudo opercular alargado, con 18 radios; pedúnculo con una fuerte constricción (Fig. 6C); tubo con dos costillas longitudinales y un peristoma .... *S.* cf. *hartmanae* Reish, 1968[6] (B)
– Embudo opercular corto, con 18 radios; pedúnculo sin una fuerte constricción; tubo desconocido ..... *Serpula* sp. A ten Hove & Wolf, 1984 (G)

Comentarios

1) Hasta el momento no hay ninguna especie de *Serpula* registrada en el Pacífico oriental tropical, salvo los ejemplares de *Serpula* sp., registrados por Tovar-Hernández *et al*. (2019: 6, fig. 2F–G) en la bahía de La Paz, Baja California Sur, los cuales, al menos a partir de las fotografías, es más probable que sean ejemplares de *Hydroides elegans* que perdieron el verticilo, una situación frecuente en esta especie de *Hydroides*, que de igual manera había sido confundida con *Serpula* por Lakshmana Rao (1969).
2) *Serpula columbiana* fue descrita para Puget Sound, Washington y registrada en el sublitoral (15–60 m), desde Alaska hasta California (Kupriyanova 1999, Bastida-Zavala 2008); por lo anterior, se

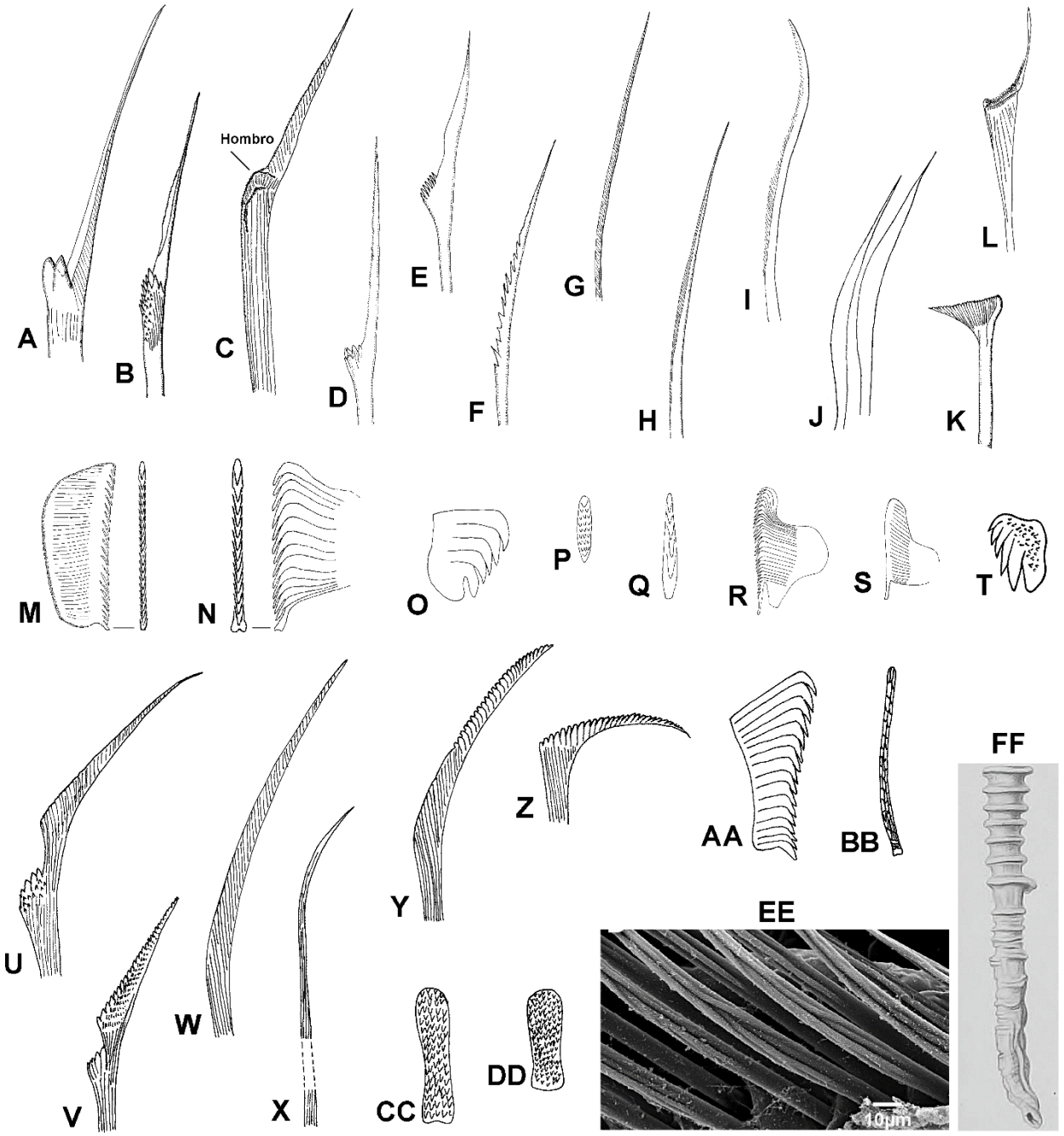


Figura 7. Serpúlidos: Setas y uncinos, todos en vista lateral excepto cuando se indica lo contrario: A) Seta bayoneta, B) seta bayoneta con base espinulosa, C) seta tipo "Spirobranchus", D–E) setas tipo aleta y lámina, F) seta denticuladas del collar de *Ficopomatus*, G) seta capilar, H) seta limbada, I) seta tipo "Apomatus", J) setas geniculadas casi rectas, K–L) setas tipo trompeta aplanada, M–N) uncinos con diente basal entero y bifurcado, VL y VF, O) uncino torácico, P–Q) uncinos mutiseriados y uniseriados, VF, R–S) uncinos de *Protula pacifica* y *P. atypha*, T) *Spiraserpula paraypsilon*, uncino torácico con dentículos laterales. Setas y uncinos de espirórbinos: U–V) setas tipo aleta y lámina, W) seta limbada, X) seta capilar, Y) seta tipo "Apomatus", Z) seta geniculada, AA) uncino en vista lateral, BB–DD) uncinos biseriado y mutiseriados, VF, EE) *Turbocavus secretus*, setas torácicas, FF) *Vermiliopsis annulituba*, tubo. Modificadas de A–B, K, N–Q: Bastida-Zavala & ten Hove (2002, 2003); C, L–M: Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a); D–I, R–S: Bastida-Zavala (2008); T: Pillai & ten Hove (1994); U, W–BB: Knight-Jones & Fordy (1979); V, CC–DD: Bailey & Harris (1968), EE: Prentiss *et al*. (2014), FF: Augener (1906).

considera posible que su distribución también se extienda a los fondos sublitorales de la costa occidental de Baja California.

3) *Serpula madrigalae* fue descrita para el sublitoral (18 m) de la isla Caicos (Bastida-Zavala 2012).

4) *Serpula concharum* fue descrita de la isla Madeira, registrándose en fondos litorales a batiales (0–500 m) del Atlántico de España y del Mediterráneo (Rioja 1931, Zibrowius 1968, Bianchi 1981); el registro de Rullier & Amoureux (1979) que hicieron para el sur de Salvador de Bahia, Brasil, a 33 m de profundidad, es cuestionable y, debido al número de radios que registran (20–22) podría tratarse de *S. vossae* o alguna especie aún no descrita.

5) *Serpula vossae* fue descrita para el sublitoral (15–130 m) del Caribe noroccidental y las Bahamas (Bastida-Zavala 2012).

6) *Serpula hartmanae* fue descrita para las islas Marshall (Reish 1968) y se ha registrado en el Pacífico occidental tropical (Imajima & ten Hove 1984). El único ejemplar, registrado en el intermareal de la isla Guadalupe, Baja California, se encuentra en aguas templadas y con fuertes surgencias, además de estar lejos de cualquier ruta de navegación comercial (Bastida-Zavala 2008).

Spiraserpula **Ragenhardt, 1961**[1]

1 Tubo con costilla interna dorsal o ventral **2**
– Tubo con costillas internas dorsal y ventral **3**

2(1) Tubo con costilla dorsal no serrada, en forma de V invertida (Fig. 1L) ..... *S. singularis* Pillai & ten Hove, 1994 (C)
– Tubo con costilla ventral lisa, raramente con espinas dorsales ..... *S. nudicristata* Pillai & ten Hove, 1994 (C)

3(1) Costilla dorsal serrada, la ventral en forma de Y (Fig. 2P) **4**
– Costilla dorsal no serrada, la ventral serrada **5**

4(3) Hasta siete pares de radiolos; uncinos torácicos sin tubérculos laterales; más de 100 segmentos abdominales ..... *S. ypsilon* Pillai & ten Hove, 1994[1] (G, C)
– Hasta 11 pares de radiolos; uncinos torácicos con tubérculos laterales (Fig. 7T); menos de 100 segmentos abdominales ..... *S. paraypsilon* Pillai & ten Hove, 1994 (C)

5(3) Tubo con costillas accesorias (Fig. 2N) **6**
– Tubo sin costillas accesorias (Fig. 2O) **7**

6(5) Tubo con costillas accesorias dorsolaterales; tubo blanco; con opérculo ..... *S. plaiae* Pillai & ten Hove, 1994 (C)
– Tubo con costillas accesorias laterales (Fig. 2N); tubo rosado o con bandas longitudinales rosadas (Fig. 2M); sin opérculo ..... *S. caribensis* Pillai & ten Hove, 1994[1] (G, C)

7(5) Con opérculo; abdomen con unos 40 setígeros .... *S. karpatensis* Pillai & ten Hove, 1994[1] (C)
– Sin opérculo; abdomen con unos 50 setígeros ..... *S. zibrowii* Pillai & ten Hove, 1994 (C)

Comentarios

1) Después de la descripción de ocho especies de *Spiraserpula*, principalmente del Caribe suroriental, no se habían vuelto a registrar, con excepción de *S. caribensis*, *S. karpatensis* y *S. ypsilon*, que Bastida-Zavala (2012) las registró en nuevos sitios en el Caribe mexicano, hondureño, panameño, así como al norte de Venezuela y en Trinidad y Tobago. En el Pacífico oriental tropical no hay ninguna especie de *Spiraserpula* registrada; sin embargo, se recomienda revisar muestras sublitorales y, de manera rutinaria, se debe observar con atención la parte interna de los tubos calcáreos.

Spirobranchus **Blainville, 1818**[1]

1 Tubo con hileras de alveolos entre las costillas (Fig. 8K) **2**
– Tubo sin alveolos (Fig. 8C, M) **3**

2(1) Tubo con tres costillas longitudinales y alveolos presentes a lo largo del tubo (Fig. 8K); opérculo globular o piriforme, con placa calcárea delgada (Fig. 8I–J), a veces con una ligera depresión media distal ..... *S. minutus* (Rioja, 1941)[2] (P, G, C)
– Tubo con una costilla longitudinal, con pequeños alveolos en la parte más vieja del tubo (Fig. 8C); opérculo ovoidal o piriforme, con placa calcárea muy ancha y proyectada (Fig. 8B) .... *S. americanus* (Day, 1973) (G)

3(1) Opérculo sin cuernos, sólo una placa calcárea plana o ligeramente cóncava (Fig. 8O, W) **4**
– Opérculo con cuernos (Fig. 8D–H, N) **6**

4(3) Tubo rosa con tres costillas longitudinales, la media sobresale como una espina corta sobre la entrada (Fig. 8L) ..... *Spirobranchus* sp. *sensu* Keppel *et al*. (2019) (P)
– Tubo de otro color, con una sola costilla media **5**

5(4) Tubo blanco, la costilla longitudinal es somera y sobresale como una visera sobre la entrada del tubo (Fig. 8M) ..... *S. crosslandi* (Pixell, 1913)[3] (P, Q)
– Tubo blanco-purpúreo o azulado, la costilla longitudinal sobresale como una espina larga y aguzada sobre la entrada (Fig. 8X) ..... *S. lirianeae* Brandão & Brasil, 2020[4] (C)
– Tubo gris-azulado la costilla longitudinal sobresale como una espina corta sobre la entrada .. .. *S.* cf. *kraussii sensu* Sánchez-Ovando (obs. pers.)[4] (P)

6(3) Opérculo con siete cuernos con puntas bífidas o trífidas (Fig. 8N) .... *S. polycerus* (Schmarda, 1861) (C)
– Opérculo con cinco o menos espinas **7**

7(6) Opérculo con cinco espinas cortas y anchas (Fig. 1Q) ..... *S. spinosus* Moore, 1923 (B)
– Opérculo con tres o menos espinas **8**

8(7) Pedúnculo opercular con alas cortas, generalmente fimbriadas; opérculo con tres grupos de cuernos ramificados (Fig. 8E) ..... *S. dendropoma* Mörch, 1863[5] (C)
– Pedúnculo opercular con alas grandes, no fimbriadas (Fig. 8D, G) **9**

9(8) Opérculo con tres espinas grandes y anchas, emergiendo desde el mismo tallo corto (Fig. 8D) ..... *S.* cf. *corniculatus sensu* Sánchez-Ovando (obs. pers.)[6] (P, B)
– Opérculo con 2–3 espinas que no emergen desde un tallo común, sino de manera independiente desde la base de la placa opercular (Fig. 8F–H) **10**

10(9) Opérculo con 2–3 espinas grandes y delgadas, generalmente ramificadas; cuando presenta la tercera espina esta es someramente bifurcada (Fig. 8F) .... *S. giganteus* (Pallas, 1766) (C; P, Q)
– Opérculo con dos espinas largas y una tercera espina profundamente bifurcada (Fig. 8G–H) ..... *S. incrassatus* Krøyer *in* Mörch, 1863 (P)
– Opérculo con dos cuernos anchos, a veces con las puntas hendidas, así como un par de cuernos más pequeños (Fig. 1P)..... *S. augeneri* ten Hove, 1970[7] (C)

Comentarios

1) Incluye a las especies de *Pomatoceros* y *Pomatoleios*, géneros sinonimizados con *Spirobranchus* por Pillai (2009).

2) *Spirobranchus minutus* puede incluir a *Pomatoceros (Pomatoleios) caerulescens* Augener, 1922 (ver Tabla 1).
3) Rioja (1947b) registró varios ejemplares de *S. crosslandi* para Topolobampo y Navachiste, Sinaloa, como incrustantes; sin embargo, es muy probable que se trata de una especie aún no descrita, o bien, de *S.* cf. *kraussii sensu* Sánchez-Ovando (obs. pers.), encontrada en Panamá (Bastida-Zavala 2008).
4) Un trabajo reciente, que incluyó análisis moleculares, concluyó que *S. kraussii* (Baird, 1865), que era considerada una especie circumtropical (ver Bastida-Zavala *et al*. 2017), en realidad se restringe a aguas templado-frías de Sudáfrica y el sur de Mozambique (Simon *et al*. 2019); mientras que los ejemplares registrados en el golfo Pérsico como *S. kraussii*, se trataba de una nueva especie: *S. sinuspersicus* Pazoki, Rahimian, Struck, Katouzian & Kupriyanova, 2020 (Pazoki 2020). Los ejemplares de Panamá, como *S.* cf. *kraussii sensu* Sánchez-Ovando (obs. pers.), corresponden a una especie aún por describir, que es además diferente de la especie *S. lirianeae* descrita por Brandão & Brasil (2020), para la isla Cataguases, en la región de Río de Janeiro.
5) *Spirobranchus dendropoma* fue sinonimizado con *S. tetraceros* (Schmarda, 1861) por ten Hove (1970); sin embargo, es poco probable que esta última especie, descrita de New South Wales, Australia, en aguas templadas, se encuentre en el golfo de México y mar Caribe (Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo 2000a, Bastida-Zavala 2009), además de no haberse encontrado en la fauna incrustante o asociada a marinas y puertos. Recientemente, Brandão & Brasil (2020) y Rodrigues *et al*. (2020) registraron a *S. tetraceros* en la región de Río de Janeiro, incluyendo ejemplares recolectados en placas de PVC; no obstante, Fiege & ten Hove (1999), ten Hove & Kupriyanova (2009) y Kupriyanova *et al*. (2015) consideraron que *S. tetraceros* es un complejo de especies que, en todo caso, se restringe al Indo-Pacífico occidental. De este modo los nombres locales y/o regionales deben conservarse en lo que se realiza una revisión global de este complejo de especies, incluyendo el uso de herramientas moleculares.
6) *Spirobranchus* cf. *corniculatus* (= *S.* cf. *gaymardi sensu* Bastida-Zavala 2008), pertenecería al complejo *S. corniculatus* (Grube, 1862) que discutieron Fiege & ten Hove (1999). Recientemente, Willette *et al*. (2015), después de un estudio morfológico y molecular con amplia cobertura geográfica (Indo-Pacífico occidental), sinonimizaron a *S. gaymardi* (Quatrefages, 1866) y *S. cruciger* (Grube, 1862) con *S. corniculatus*, tres taxones que, a pesar de que tienen opérculos diferentes, no se les encontró evidencia genética que coincidiera con las diferencias morfológicas y distribuciones geográficas. Por ello, se considera que *S. corniculatus* es una especie polimórfica y deberá comprobarse que los ejemplares registrados para el Pacífico oriental tropical (Sánchez-Ovando, obs. pers.), son esa misma especie o una posible nueva especie.
7) Marsden (1992) comprobó que dos poblaciones de *S. polycerus*, en Barbados, están aisladas reproductivamente. Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a) consideraron que *S. polycerus augeneri*, la población con 2–3 cuernos, debería elevarse a nivel de especie y separarse de *S. polycerus*, la población con siete cuernos, estatus específico que ya usó Bastida-Zavala (2009).

Vermiliopsis **Saint-Joseph, 1894**[1]

1 Tubo desconocido; opérculo con 1–3 septos internos (Fig. 6K) ..... *V. annulata* (Schmarda, 1861)[2, 3] (G, C)
– Tubo sin costillas longitudinales, con peristomas (Fig. 7FF); opérculo con dos septos internos ..... *V. annulituba* (Augener, 1906)[3] (C)
– Tubo con costillas longitudinales (Fig. 1B), en ocasiones con peristomas o costillas transversales **2**

2(1) Tubo con superficie muy rugosa y placas superpuestas, similares a peristomas, que se elevan en una costilla longitudinal; opérculo con 8–14 septos internos ..... *V. multiannulata* (Moore, 1923)[4] (en parte) (B, P)
– Tubo con más de una costilla longitudinal; opérculo con más de ocho septos internos (Fig. 6K) **3**

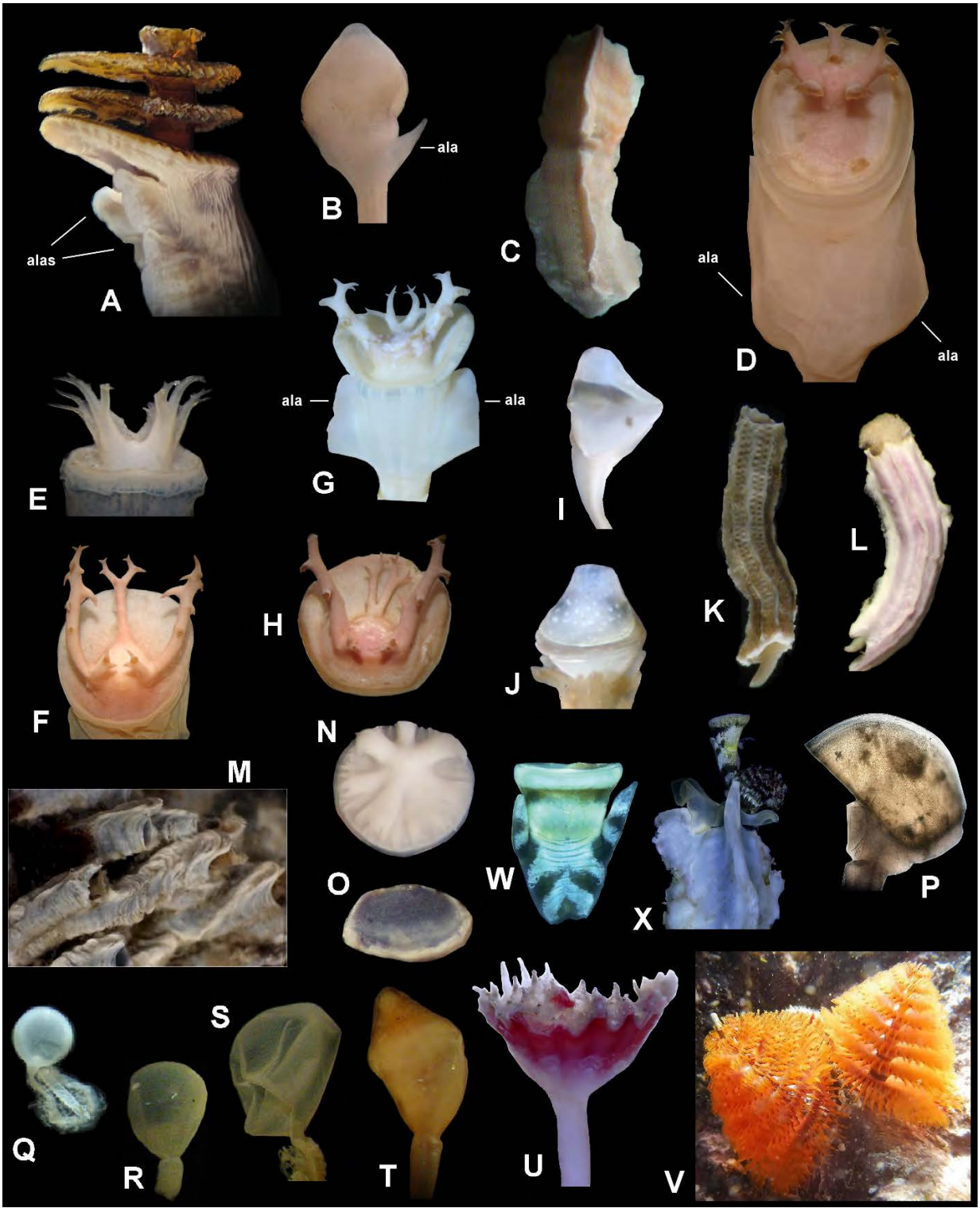


Figura 8. Serpúlidos: A–B, D–J, N–U) Opérculos: A) *Pomatostegus stellatus*, B–C) *Spirobranchus americanus*, opérculo y tubo, D) *S.* cf. *corniculatus*, E) *S. dendropoma*, F) *S. giganteus*, G–H) *S. incrassatus*, I–K) *S. minutus*, opérculos y tubo, L) *Spirobranchus* sp., tubo, M, O) *S.* cf. *kraussii*, tubos y placa opercular, N) *S. polycerus*, P) *Placostegus californicus*, Q) *Protis* sp., opérculo, R) *Hyalopomatus biformis*, opérculo, S) *Apomatus geniculata*, T) *Pseudochitinopoma occidentalis*, U) *Pyrgopolon ctenactis*, V) *Spirobranchus incrassatus*, *in vivo*, W–X) *S. lirianeae*, opérculo y tubo. Modificado de L: Keppel *et al*. (2019), Q: Kupriyanova *et al*. (2014), W–X: Brandão & Brasil (2020). Crédito de foto: V: Betsabé Pérez-Hernández.

3(2) Tubo con 3–4 costillas longitudinales; opérculo con 8–14 septos internos (Fig. 6K) .... *V. multiannulata* (Moore, 1923)[4] (en parte) (B, P)
– Tubo con cinco costillas longitudinales **4**

4(3) Opérculo con 13 septos internos ..... *V. bermudensis* (Bush, 1905)[5] (G)
– Opérculo con 1–5 septos internos ..... *V. zibrowii* Nogueira & Abbud, 2009[6] (C)

Comentarios

1) Las especies de *Vermiliopsis* requieren una revisión profunda, ya que se describieron muchas especies, a veces con ejemplares únicos, incluso de la misma localidad (*e.g.*, Bermudas) con pequeñas variaciones del opérculo y tubo. Por lo anterior, la clave sólo incluye los taxones que pueden diferenciarse con algún carácter, aunque no necesariamente de manera absoluta.
2) *Vermiliopsis annulata* fue descrita de Jamaica, en un arrecife coralino, lamentablemente los tubos se perdieron (Schmarda 1861: 28); no obstante, debido a que presentan cinco costillas longitudinales, se han sinonimizado con este taxón, cuando menos a *Paravermilia amblia* Bush, 1907, descrita de Bermudas, *P. intermedia* Bush, 1907, descrita de Bermudas, *P. ehlersiana* Bush, 1910, descrita de Florida y *Vermilia glandulata* Treadwell, 1936, descrita de Bermudas (ver ten Hove & San Martin 1995: 21); sin embargo, esta sinonimización deberá revisarse, toda vez que es común encontrar especies de *Vermiliopsis* con cinco costillas longitudinales (*e.g.*, *V. zibrowii*). Hartman (1942: 91) revisó los ejemplares tipo de *Paravermilia amblia* y *P. intermedia*, indicando que la segunda es sinónima menor de la primera.
3) *Vermiliopsis annulituba* fue descrita de la isla Martinica, en fondos batiales (382 m), incluyendo la descripción y dibujo del tubo y opérculo, el cual presenta peristomas (Augener 1906: 185, lám. 8, fig. 154–155). Hartman (1959: 605) sinonimizó esta especie con *V. annulata*, aunque hay una gran diferencia en el hábitat y distribución batimétrica donde se encuentran ambas especies.
4) *Vermiliopsis multiannulata* fue descrita frente al faro de Point Pinos y a la isla San Nicolas, en fondos sublitorales (36–103 m), con un tubo "very rough, with overlapping plates that rise to a median ridge" (Moore 1923: 252–253); mientras que Bastida-Zavala (2008) y Bastida-Zavala *et al*. (2016) registraron a *V. multiannulata* para el sublitoral (2–30 m) del Pacífico mexicano, pero con 3–4 costillas longitudinales y peristomas.
5) Hartman (1942: 90) revisó los ejemplares tipo de *V. bermudensis*, descrita de Bermudas, y a partir de la figura del opérculo se sabe que tiene 13 septos internos; además sinonimizó a *Pseudovermilia pileum* Bush, 1907, descrita también de Bermudas, con *V. bermudensis*; sin embargo, ten Hove (1975) indicó que *P. pileum* es un sinónimo menor de *P. occidentalis*.
6) *Vermiliopsis zibrowii* fue descrita del sublitoral (50–258 m) del sureste de Brasil, por Nogueira & Abbud (2009), y consideraron que el registro del sureste de Brasil, como *Vermiliopsis* sp., de Zibrowius (1970) se trata de *V. zibrowii*.

Clave para tribus y géneros de Spirorbinae Chamberlin, 1919[1]

1 Los embriones son incubados en el opérculo (Fig. 9G–M, O, U) **2**
– Los embriones son incubados en el tubo **10**
– Los embriones son incubados en un saco unido a un proceso epitelial que surge del surco dorsal del tórax … Tribu Romanchellini Knight-Jones, 1978 … tubo generalmente dextrógiro; con tres tori torácicos y vestigios del cuarto ..... *Protolaeospira* Pixell, 1922

2(1) Los embriones se incuban en una cámara opercular invertida, usada sólo para una incubación (Fig. 9G–M, O) … Tribu Januini Knight-Jones, 1978 … con 3–4 tori torácicos **3**
– Con embriones incubados en una copa cuticular formada por la invaginación del ámpula opercular, la cual puede ser usada en más de una incubación (Fig. 9O, R, U, GG); con dos tori torácicos … Tribu Pileolariini Knight-Jones, 1978 ..... **6**

3(2) Tubo levógiro (desde la apertura del tubo, éste gira en el sentido contrario de las manecillas del reloj) (Fig. 9D) … *Leodora* Saint-Joseph, 1894 … opérculo con una, dos o tres cámaras de incubación en serie ..... *L. knightjonesi* (de Silva, 1965)[2] (C, Q)
– Tubo dextrógiro (desde la apertura del tubo, éste gira en el sentido de las manecillas del reloj) (Fig. 9C, E–F) **4**

4(3) Márgenes del collar fusionados dorsalmente (Fig. 1E); cámara de incubación opercular subcilíndrica en vista lateral (Fig. 9L–O) ..... *Neodexiospira* Pillai, 1970[3]
– Márgenes del collar no fusionados dorsalmente (Fig. 9A) **5**

5(4) Con setas torácicas tipo "Apomatus" (Fig. 7Y) ..... *Janua* Saint-Joseph, 1894
– Con setas torácicas limbadas (Fig. 7W), nunca tipo "Apomatus" .... *Pillaiospira* sp. *sensu* Salazar-Vallejo & López-Muraira (1984) (P)

6(2) Sin setas tipo "Apomatus" ..... *Simplaria* Knight-Jones, 1984[4]
– Con setas tipo "Apomatus" (Fig. 7Y) **7**

7(6) Los embriones incubados se encuentran entre dos o más placas operculares, cada una con un talón periférico (lámina calcárea interna) que se articula con la placa inferior (Fig. 9GG) … *Vinearia* Knight-Jones, 1984[5] ..... *V. koehleri* (Caullery & Mesnil, 1897)[6] (C, Q)
– Los embriones incubados se encuentran en una sola placa opercular (Fig. 9AA) **8**

8(7) La cámara de incubación es una placa opercular en forma de nido, con techo y abertura lateral, o bien una copa abierta (Fig. 9AA) ..... *Nidificaria* Knight-Jones, 1984[7]
– La cámara de incubación no tiene forma de nido o de copa abierta **9**

9(8) Placa opercular en forma de domo, fusionada a un talón aplanado y periférico ....*Bushiella* Knight-Jones, 1973 … placa distal generalmente retenida e incluso fusionada (particularmente el talón) a la cámara de incubación debajo de ella .... *B. (Jugaria)* Knight-Jones, 1978
– Placa opercular en forma de casco militar, con un talón no muy periférico (Fig. 9P–Q), aunque a menudo es excéntrico (Fig. 9R–U) y puede ser inconspícuo o ausente; la placa distal se desecha una vez que se forma completamente la cámara de incubación .... *Pileolaria* Claparède, 1868

10(1) Los embriones se incuban dentro del tubo al cual se adhieren posteriormente por un filamento … Tribu Spirorbini Chamberlin, 1919 … con tres tori torácicos (Fig. 9A); setas del collar del tipo "aleta y limbo" (Fig. 7U) ..... *Spirorbis* Daudin, 1800
– Los embriones se incuban adheridos directamente a la pared del tubo .... Tribu Circeini Knight-Jones, 1978 … **11**

11(10) Nunca hay más de dos tori torácicos; setas del collar limbadas (Fig. 7W) .... *Circeis* Saint-Joseph, 1894
– Con tres tori torácicos, aunque en juveniles pueden ser sólo dos … *Paradexiospira* Caullery & Mesnil, 1897 … setas del collar del tipo "aleta y limbo" (Fig. 7U) .... *P. vitrea* (Fabricius, 1780)[8] (B)

Comentarios

1) Por mucho tiempo se ha pensado que los espirórbinos tienen una amplia distribución geográfica (Knight-Jones *et al*. 1979, Rzhavsky *et al*. 2018); por ello, se han introducido a las costas de América tropical, muchos nombres de especies provenientes de otras latitudes, además de sinonimizar muchos de los nombres dados a taxones locales. De ahí que en estas claves se recuperan muchos nombres que habían sido ubicados en las sinonimias, a la espera de una subsecuente revisión de las especies, además de aclarar los límites morfológicos de los géneros.

2) *Leodora knightjonesi* fue descrita de Sri Lanka (de Silva 1965).
3) *Neodexiospira* había sido sinonimizado con *Dexiospira* Caullery & Mesnil, 1897 (Knight-Jones 1972: 5), pero como este último nombre fue usado antes por Ehrenberg (1858: 309), para un género de protozoario foraminífero (Knight-Jones 1984: 110), quedó como nombre válido del género el que estableció Pillai (1970: 143).
4) *Simplicaria* Knight-Jones, 1973, fue un nombre usado por Suter (1893: 148), para un género de gasterópodo, por lo que *Simplaria* fue introducido para sustituirlo en estos espirórbinos (Knight-Jones 1984: 112).
5) *Duplicaria* Vine, 1972, fue un nombre previamente ocupado por *Duplicaria* Dall, 1908, un género de gasterópodo, por lo que *Vinearia* fue introducido como nombre genérico válido para estos espirórbinos (Knight-Jones 1984).
6) *Vinearia koehleri* fue descrita cerca de Marsella, en el Mediterráneo (Caullery & Mesnil 1897).
7) *Nidularia* Knight-Jones, 1978, fue un nombre usado por Targioni-Tozzetti (1868: 727), para un género de hemípteros, por lo que *Nidificaria* fue introducido como nombre genérico válido para estos espirórbinos (Knight-Jones 1984: 111).
8) *Paradexiospira vitrea* fue descrito de Groenlandia, pero se ha registrado en el Pacífico oriental, desde Alaska hasta Morro Bay, California central (Knight-Jones *et al*. 1979); se incluye en las claves, de manera precautoria, debido a su cercanía con la costa occidental de Baja California.

Clave para las especies de Spirorbinae

Bushiella (Jugaria) Knight-Jones, 1978

1 Tubo con una costilla longitudinal o ninguna; sección distal de la cámara de incubación y la placa distal planos, ligeramente cóncavos o convexos; con un espacio entre la placa terminal y la parte distal de la cámara de incubación; el talón no alcanza la mitad de la pared lateral de la cámara de incubación ..... *B. (J.) granulata* (Linnaeus, 1767)[1] (P, Q)
– Tubo con 1–3 costillas longitudinales; sección distal de la cámara de incubación y la placa distal fuertemente abovedados (forman un domo); sin espacio entre la placa terminal y la parte distal de la cámara de incubación; el talón alcanza cuando menos la mitad de la pared lateral de la cámara de incubación .... *B. (J.) quadrangularis* (Stimpson, 1854)[2] (P, Q)

Comentarios
1) *Bushiella (J.) granulata* fue descrita de Groenlandia y registrada en el océano Ártico (Rzhavsky *et al*. 2018); sin embargo, en el Pacífico Rioja (1942b) la registró en el Pacífico mexicano, pero es improbable que esta especie se encuentre en el Pacífico oriental tropical.
2) *Bushiella (J.) quadrangularis* fue descrita del Atlántico canadiense y registrada en diversos sitos del océano Ártico (Rzhavsky *et al*. 2018); en el Pacífico se registró desde Alaska hasta Centroamérica (Knight-Jones *et al*. 1979), pero es poco probable que la especie habite en el Pacífico oriental tropical.

Circeis Saint-Joseph, 1894

1 Tubo ligeramente porcelánico y opaco; planoespiral sobre sustratos planos, en sustratos filamentosos o irregulares el tubo forma espirales superpuestas o con el extremo anterior erecto; talón opercular cónico; setas del collar fuertemente geniculadas (la lámina casi perpendicular al eje setal); se incrusta sobre algas laminariales (kelp) y sustratos duros .. .. *C. armoricana* Saint-Joseph, 1894[1] (P, Q)
– Tubo claramente porcelánico y semitransparente; espirales iniciales son planoespirales, otras se superponen o ascienden sobre el sustrato; talón opercular espatulado; setas del collar geniculadas en un ángulo aproximado de 45 grados; se incrusta sobre hidrozoos y briozoos erectos ..... *C. spirillum* (Linnaeus, 1758)[2] (C, Q)

Comentarios

1) *Circeis armoricana* fue descrita de la Bretaña francesa y registrada en el Pacífico norte y el océano Ártico (Knight-Jones *et al*. 1991, Rzhavsky *et al*. 2018); también ha sido registrada en el golfo de California y Guerrero por Rioja (1942b, 1963), pero es poco probable que esta especie, principalmente ártica, se encuentre en el Pacífico oriental tropical.
2) *Circeis spirillum* fue descrita del Atlántico europeo y registrada en el Pacífico norte y el océano Ártico (Knight-Jones *et al*. 1991, Rzhavsky *et al*. 2018); también ha sido registrada en los arrecifes de Veracruz por Rioja (1958), no obstante, es improbable que esta especie ártica se encuentre en el golfo de México.

Janua **Saint-Joseph, 1894**

1 Talón juvenil desconocido; placa opercular plana o ligeramente convexa, con una espina distal desviada hacia un extremo (Fig. 9K) ..... *J. unicornis* (Bailey & Harris, 1968)[1] (P)
– Talón juvenil pequeño, como un pasador delgado (Fig. 6I), a veces sin talón (Fig. 9G–H) **2**

2(1) Placa opercular plana y completamente lisa, sin cresta distal (Fig. 9H–I) .... *J. heterostropha* (Montagu, 1803)[2] (P, Q; C, Q)
– Placa opercular con una cresta distal que remata en una proyección parecida al pico de una jarra (Fig. 9G) ..... *J. epichysis* Bailey, 1970[3] (C)

Comentarios

1) *Janua unicornis* fue descrita para las islas Galápagos y, aunque la descripción es breve, Bailey & Harris (1968: 180) indican que esta especie incuba 6–8 huevos en una cámara opercular.
2) *Janua pagenstecheri* (Quatrefages, 1866), descrita de Francia, y *Spirorbis pusilloides* Bush, 1905, descrita de Arcachon, Francia, fueron sinonimizadas (Rzhavsky *et al*. 2014: 92–96) con *Janua heterostropha*, descrita del Reino Unido, con registros en todo el mundo (Rzhavsky *et al*. 2014); no obstante, consideramos que, cuando menos, los registros para América tropical (Rioja 1941b, 1942b, Bailey & Harris 1968, Knight-Jones *et al*. 1979) son cuestionables.
3) *Janua epichysis* fue descrita para las Antillas y su descripción indica que esta especie incuba sus embriones en una cámara opercular (Bailey 1970: 73–75).

Neodexiospira **Pillai, 1979**

1 Placa opercular cóncava y talón bastante grande, con dos procesos laterales (= "alas"), opaco, que puede ser visto a través de la pared de la cámara incubadora (Fig. 9J) .... *N. steueri* (Sterzinger, 1909)[1] (C, Q)
– Placa opercular con talón sin procesos laterales, puede estar bilobulado o con procesos basales (Fig. 9M–N) **2**

2(1) Talón largo, con cuatro procesos basales ensanchados ..... *N. formosa* (Bush, 1905)[1] (C)
– Talón corto, bilobulado (Fig. 9M–N) **3**

3(2) Cámara de incubación translúcida y frágil (Fig. 9M, O); talón con forma de espátula asimétrica (Fig. 9M–N); láminas de las setas del collar con estriación cruzada (Fig. 7V) ... . *N. pseudocorrugata* (Bush, 1904)[2] (P, Q; G, Q; C, Q)
– Cámara de incubación opaca (Fig. 9L); talón con forma de espátula simétrica; láminas de las setas del collar sin estriación cruzada (Fig. 7U) ..... *N. brasiliensis* (Grube, 1871)[3] (C, B)

Comentarios

1) Bailey (1970: 75) consideró que *N. formosa*, descrita de Bermudas, podría ser *N. steueri*, descrita para el golfo de Suez, pero que ella registra para las Antillas Menores y Puerto Rico. La descripción de Bush (1905: 251–252) es breve; sin embargo, los dibujos de los opérculos son diferentes (Lám. 43, Figs. 1, 23,

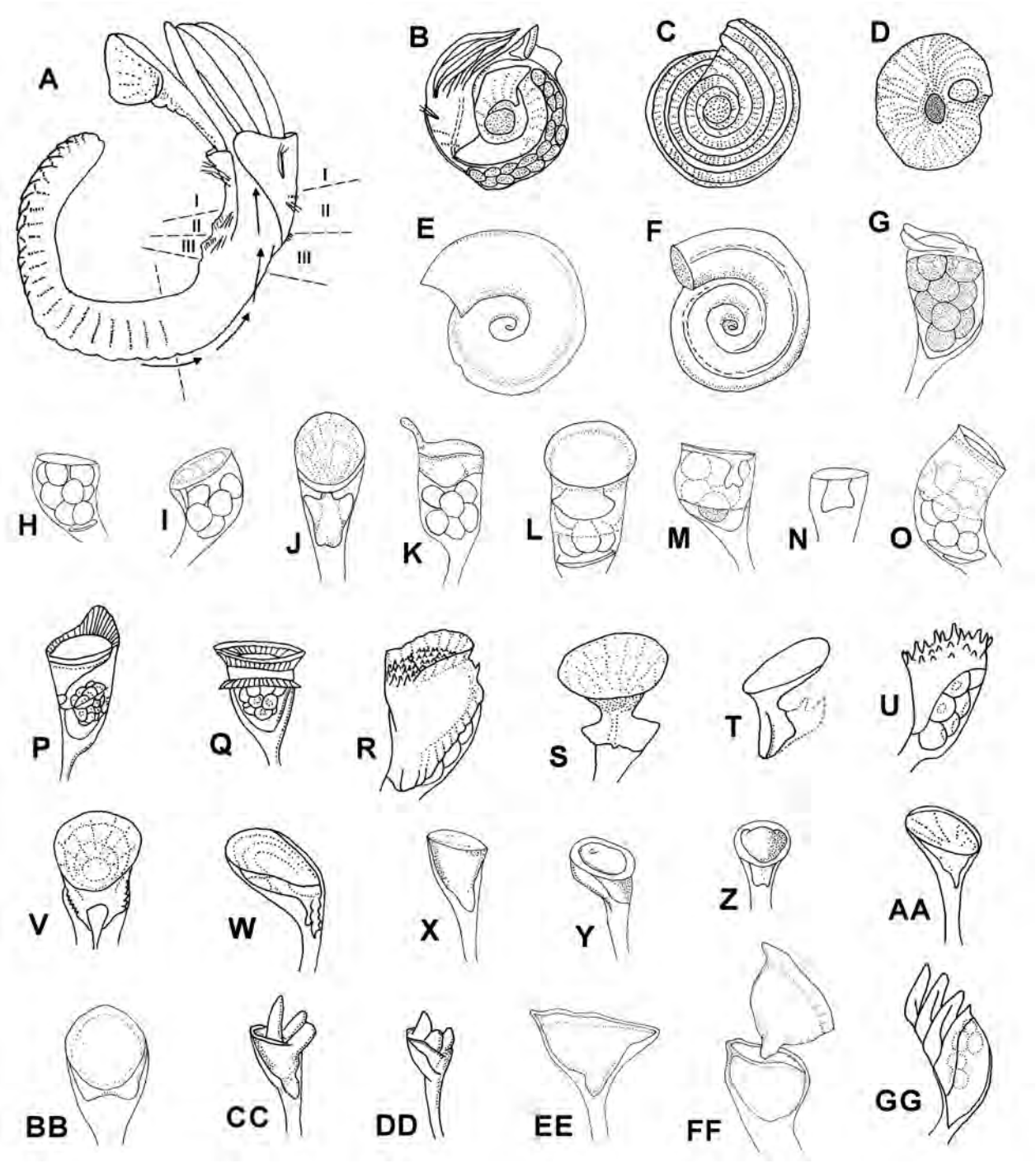


Figura 9. Serpúlidos, subfamilia Spirorbinae: A) Esquema del cuerpo completo, VL, B) cuerpo enrollado con cápsula embrionaria dentro del tubo, C, E–F) tubos dextrógiros, D) tubo levógiro, G–GG) opérculos en diversas vistas. C) *Janua unicornis*, D) *Protolaeospira (P.) translucens*, E) *Spirorbis rothlisbergi*, F) *S. spatulatus*, G) *Janua epichysis*, H–I) *J. heterostropha*, J) *Neodexiospira steueri*, K) *Janua unicornis*, L) *Neodexiospira brasiliensis*, M–O) *N. pseudocorrugata*, P) *Pileolaria berkeleyana*, Q) *P. helenpixelli*, R–T) *P. militaris*, opérculo adulto y juveniles, respectivamente, U) *P. spinifer*, V) *Protolaeospira (P.) eximia*, W) *P. (P.) translucens*, X–Z) *Spirorbis bushi*, AA) *S. claparedei*, BB) *S. placophora*, CC–DD) *S. tricornigerus*, EE–FF) *S. tuberculatus*, GG) *Vinearia koehleri*. Modificadas de A: Knight-Jones & Fordy (1979); B: Bailey (1969); C–D, I, K, W, AA, EE–FF: Bailey & Harris (1968); E–F, U: Knight-Jones (1978); G, J, M: Bailey (1970); H, L, N–O, V, GG: Knight-Jones *et al*. (1979); P–Q, CC–DD: Rioja (1942b).

25 y 30), especialmente su Fig. 30 que muestra la cámara de incubación desde abajo, observándose un talón con cuatro procesos basales.

2) *Neodexiospira pseudocorrugata* fue establecido por Bush (1905: 250) como el nombre nuevo para *Spirorbis corrugatus* (no Montagu 1803) *sensu* Caullery & Mesnil (1897), una especie con tubo dextrógiro registrada en Europa, mientras que en *S. corrugatus* (Montagu, 1803), descrito de Inglaterra, el tubo es levógiro (Bush 1905: 248). Bailey (1970) registró erróneamente la autoría de *S. (Janua) corrugatus*, muy posiblemente para referirse al mismo taxón con tubos dextrógiros de Caullery & Mesnil (1897). En cualquier caso, los registros de *N. pseudocorrugata* son cuestionables en América tropical.

3) *Neodexiospira brasiliensis* fue descrita para Desterro (ahora Florianópolis), Brasil, en aguas templadas sobre algas, por Grube (1872: 52–53), aunque su descripción fue muy breve y sin ilustraciones. Un siglo después, Knight-Jones *et al*. (1975a) revisaron los ejemplares tipo de Grube, además de sinonimizar a *Spirorbis bellulus* Bush *In:* Moore & Bush, 1904, descrita para el fondo sublitoral (115–136 m) de la bahía Suruga, Japón; sin embargo, la redescripción que hicieron Knight-Jones *et al*. (1975a: 94–96) de *Janua (Dexiospira) brasiliensis*, se basó principalmente en el holotipo y paratipos de *S. bellulus* (!). Por fortuna, ilustró el opérculo del tipo de *J. (D.) brasiliensis* (Knight-Jones *et al*. 1975a, Fig. 4B01), el cual se observa diferente a *S. bellulus*. Posteriormente, Knight-Jones *et al*. (1979: 433) registraron esta especie sobre el mejillón *Mytilus* y el alga *Ulva*, ambos recolectados en los muelles flotantes para yates de la marina de Long Beach y cerca de varios puertos del sur de California. De comprobarse que es la misma especie de Brasil debería considerarse como una especie exótica para el sur de California.

Nidificaria **Knight-Jones, 1984**

1 La cámara de incubación tiene forma de nido; especie sublitoral ..... *N. nidica* (Knight-Jones, 1978) (C)

– La cámara de incubación tiene forma de copa abierta; especie abisal ..... *N. levensteinae* (Bailey-Brock & Knight-Jones, 1977)[1] (P)

Comentarios

1) *Nidificaria levensteinae* fue descrita de varias estaciones del R/V "Vitjas", en fondos abisales (4,370–6,096 m) del océano Pacífico (Bailey-Brock & Knight-Jones 1977); una de las estaciones, la 4281, se ubicó a unos 1,000 km al oeste del Pacífico mexicano.

Pileolaria **Claparède, 1868**

1 Con tres o más costillas longitudinales **2**

– Con menos de tres costillas longitudinales **3**

2(1) Talón juvenil excéntrico, corto y delgado, con forma de diente; cámara de incubación con dos hileras curvadas de espinas distales, nunca forman una cresta ..... *P. quasimilitaris* (Bailey, 1970) (C)

– Talón juvenil excéntrico, corto y obtuso; cámara de incubación con algunas espinas distales arregladas en una hilera transversa o están fusionadas para formar una cresta ... . *P. tiarata* Knight-Jones, 1978[1] (B)

3(1) Con una costilla longitudinal ..... *P. morchi* (Levinsen, 1883)[2, 3] (P, Q)

– Sin costillas longitudinales **4**

4(3) Cámara de incubación simétrica, con una lámina transparente media y una cresta distal (Fig. 9Q) ..... *P. helenpixelli* (Rioja, 1942)[4] (P)

– Cámara de incubación asimétrica (Fig. 9P, R, U) **5**

5(4) Talón juvenil excéntrico y aplanado, o como un cono o tubérculo, con proyecciones que a veces forman un espolón (Fig. 9S–T); calcificación de la cámara de incubación más larga que su ancho (Fig. 9P, R, U) **6**

– Talón juvenil ausente; calcificación de la cámara de incubación formando un tope somero al menos tan largo como ancho **9**

6(5) Superficie de la placa distal lisa, sin espinas, aunque puede llevar una pequeña cresta asimétrica (Fig. 9P) ..... *P. berkeleyana* (Rioja, 1942)[3] (P)
– Superficie de la placa distal con espinas, cortas o largas (Fig. 9R, U) **7**

7(6) Talón juvenil pequeño, simple y casi céntrico; cámara de incubación del adulto sin cresta distal (Fig. 9U) ..... *P. spinifer* Knight-Jones, 1978 (P)
– Talón juvenil robusto, con 1–2 alas; cámara de incubación del adulto con cresta distal ..... (Fig. 9R) **8**

8(7) Talón juvenil con dos alas laterales y espolón medio (Fig. 9S–T); cámara de incubación del adulto rodeado tres cuartas partes por una cresta distal y su base puede ser espinulosa (Fig. 9R) ..... *P. militaris* Claparède, 1868[4] (P, Q)
– Talón juvenil con una sola ala y sin espolón; cámara de incubación del adulto con forma de sombrero con una hilera doble de espinas distales muy largas, a veces fusionadas para formar alas periféricas ..... *P. alata* Knight-Jones, 1978 (C)

9(5) Borde distal de la cámara de incubación muy simétrico, superficie de la placa distal lisa y sin espinas ..... *P. marginata* Knight-Jones, 1978 (B)
– Borde distal asimétrico, con o sin espinas ..... *P. lateralis* Knight-Jones, 1978 (P)

Comentarios

1) *Pileolaria tiarata* fue registrada para la isla San Clemente, sur de California, sobre el alga coralina *Lithothrix aspergillum*, en el intermareal (Knight-Jones 1978: 217–218); por ello es posible que su distribución se extienda también a la costa occidental de Baja California.
2) *Pileolaria moerchi* fue descrita del Atlántico norte (Groenlandia e Islandia), originalmente ubicado en *Spirorbis* (Levinsen 1884: 208); sin embargo, de acuerdo a Bush (1905: 240) el opérculo es una cámara de incubación, además de que no encontró diferencias entre los ejemplares de Atlántico norte con los del Pacífico norte. En cualquier caso, los registros en el Pacífico oriental tropical (Rioja 1942b, 1963) son cuestionables.
3) Rzhavsky *et al*. (2018: 150) sinonimizaron a *P. rosepigmentata* (Uchida, 1971), *P. morchi* y *Spirorbis tuberculatus* con *P. berkeleyana*, aunque matizaron que podría tratarse de una especie sumamente variable o bien un complejo de especies; sin embargo, la sinonimización no incluyó la comparación con los ejemplares tipo o topotípicos, por lo que deben mantenerse válidos los nombres locales en tanto no haya una revisión profunda. De este modo, *S. tuberculatus* se mantiene en el género *Spirorbis*; por su parte, *P. rosepigmentata*, especie descrita de Japón y registrada en Florida por Perkins (1998), es poco probable que se encuentre en América tropical (ver Tabla 1).
4) Knight-Jones *et al*. (1979: 437) sinonimizaron a *Spirorbis (Pileolaria) helenpixelli* con *P. militaris*, una especie descrita del golfo de Nápoles, Italia (Claparède 1870); sin embargo, cuando menos la ornamentación de la placa opercular, en especial la lámina transparente media, justifica que sean consideradas especies diferentes (Rioja 1942b: 143–145).

Protolaeospira **Pixell, 1922**

1 Talón con un espolón medio, en vista lateral (Fig. 9V); habita en sustratos duros y madera ..... *P. eximia* Bush, 1905 (P)
– Talón sin espolón, en vista lateral (Fig. 9W); habita sobre rocas y caparazones de langostas ..... *P. translucens* (Bailey & Harris, 1968)[1] (P)

Comentarios

1) Knight-Jones *et al*. (1979) sinonimizaron a *P. translucens*, descrita de las islas Galápagos, con *P. capensis* Day, 1961, una especie del sur de África; sin embargo, son diferentes, ya que la placa

opercular de *P. translucens* es cóncava (Bailey & Harris 1968: 165, Figs. 3a, 6j), mientras que la de *P. capensis* es convexa (Knight-Jones *et al*. 1979: 450, Fig. 7Bc–d).

Simplaria **Knight-Jones, 1984**

1 Placa opercular delgada, con cresta distal, festoneada irregularmente, que rodea menos de la mitad de la placa; en ocasiones con pequeños tubérculos o espinas sin orden aparente ..... *S. pseudomilitaris* (Thiriot-Quiévreux, 1965)[1] (P, Q)
– Placa opercular ancha, con cresta distal, que rodea más de la mitad de la placa, es asimétrica pues la altura de la misma va reduciéndose; con espinas que continúan por el margen posterior y sobre la placa ..... *S. regalis* (Bailey & Harris, 1968)[1] (P)

Comentarios

1) Knight-Jones *et al*. (1979: 441) sinonimizó a *S. regalis* con *S. pseudomilitaris*; sin embargo, la primera tiene una cámara de incubación y placa opercular con diferente forma y ornamentación (Bailey & Harris 1968: 172–173, Figs. 3f, 11h), al de los ejemplares revisados por Knight-Jones *et al*. (1979: Fig. 5H) para el Pacífico oriental (Panamá, Costa Rica y el sur de California); incluso ambos taxones son diferentes a *S. pseudomilitaris sensu stricto*, descrita de Tolón, Francia, que además ha sido registrada por todo el mundo en aguas tropicales y templadas; no obstante, los registros para el Pacífico oriental tropical son cuestionables.

Spirorbis **Daudin, 1800[1]**

1 Tubos con alveolos, con una costilla longitudinal que termina en punta sobre la boca del tubo y dos costillas laterales muy someras ..... *S. antillarum* Augener, 1922[2] (C)
– Tubos sin alveolos y 1–3 costillas longitudinales **2**

2(1) Tubos con 2–3 costillas longitudinales (Fig. 9C) **3**
– Tubos lisos (Fig. 9D–E) o con una costilla longitudinal (Fig. 9F) **5**

3(2) Setas del collar sin estrías cruzadas (Fig. 7U) ..... *S. bidentatus* Bailey & Harris, 1968 (P; C, Q)
– Setas del collar con estrías cruzadas (Fig. 7V) **4**

4(3) Tubo siempre dextrógiro (Fig. 9C, E–F); opérculo cóncavo, en ocasiones con protuberancias distales, con un talón entero terminal ..... *S. marioni* (Caullery & Mesnil, 1897)[3] (P)
– Tubo enroscado en ambos sentidos, aunque generalmente es levógiro (Fig. 9D); opérculo siempre plano y liso distalmente, con un talón con una bifurcación subterminal ..... *S. bifurcatus* Knight-Jones, 1978[4] (B)

5(2) Tubo dextrógiro **6**
– Tubo levógiro **9**

6(5) Setas del collar con estrías cruzadas (Fig. 7V) **7**
– Setas del collar sin estrías cruzadas (Fig. 7U) **8**

7(6) Tubo sin costillas longitudinales; opérculo liso, ligeramente convexo, con un talón masivo con un ligero estrechamiento (Fig. 9X–Z) ..... *S. bushi* Rioja, 1942[3] (P)
– Tubo con una costilla longitudinal; opérculo con tres protuberancias como tubérculos o cuernos, con un talón masivo con forma de diamante (Fig. 9CC–DD) ..... *S. tricornigerus* Rioja, 1942[3] (P)

8(6) Talón opercular masivo, más largo que el diámetro de la placa; tubo con un reborde periférico (Fig. 9E) ..... *S. rothlisbergi* Knight-Jones, 1978[4] (B)
– Talón opercular pequeño, aplanado; tubo con una costilla longitudinal media (Fig. 9F) .... *S. spatulatus* Knight-Jones, 1978[5] (B)

9(5) Tubo con costillas transversales; opérculo cóncavo, con forma de taza, con una delgada cresta distal que lo rodea casi en su totalidad (Fig. 9EE); talón grueso (Fig. 9EE–FF) .... *S. tuberculatus* Bailey & Harris, 1968 (P)
– Tubo liso, sin costillas transversales **10**

10(9) Opérculo cóncavo y simétrico o ligeramente asimétrico .... *S. variabilis* Bush, 1905[4] (B; P, Q)
– Opérculo cóncavo y muy asimétrico **11**

11(10) Talón opercular corto y delgado (Fig. 9AA) .... *S. claparedei* (Caullery & Mesnil, 1897)[6] (P, Q)
– Talón opercular ancho y bilobulado en vista frontal (Fig. 9BB) .... *S. placophora* Bailey & Harris, 1968 (P)

Comentarios

1) En el género *Spirorbis* se han establecido algunos subgéneros, como *S. (Spirorbis)* Daudin, 1800, *S. (Spirillum)*, *S. (Spirorbella)* Chamberlin, 1919 y *S. (Velorbis)* Knight-Jones & Knight-Jones, 1995; sin embargo, *S. (Spirorbella)* sólo agrupa a los *Spirorbis* que tienen tubos dextrógiros, un carácter que tiene poca utilidad para agrupar especies (Knight-Jones 1978: 202); asimismo, hay otras especies de *Spirorbis* que no han sido agrupadas en algún subgénero (WoRMS 2021). Por lo anterior, en esta clave se obviaron todos los subgéneros de *Spirorbis*.
2) *Spirorbis antillarum* fue descrito de la isla Santo Tomás, en las Antillas Menores (Augener 1922: 51). Knight-Jones *et al*. (1975a) consideraron que la falta de figuras y la descripción tan breve hacían que esta especie pudiera caer en la descripción de otras especies. Si bien es cierto que la descripción de *S. antillarum* es breve y que Augener indicó que tiene un opérculo similar a *S. corrugatus* "Deckel-form ähnlich *corrugatus*", por las características del tubo (con alveolos y tres costillas longitudinales) es diferente a cualquier otro *Spirorbis* del mar Caribe.
3) De acuerdo con Knight-Jones *et al*. (1979), *S. marioni*, descrita del Pacífico de Panamá, incluiría a *S. tricornigerus* y, tal vez, *S. bushi*, no obstante, hay características en el tubo y opérculo que separan a las tres especies (Rioja 1963), por lo que una revisión cuidadosa de estas especies es necesaria.
4) En esta clave se incluyen tres especies, *S. bifurcatus*, *S. rothlisbergi* y *S. variabilis*, las primeras dos descritas para California (Knight-Jones 1978), y la última de Alaska (Bush 1905), porque es posible que su distribución se extienda también a la costa occidental de Baja California. Sin embargo, los registros de *S. variabilis* en el Pacífico oriental tropical (Rioja 1942b, 1960) son cuestionables.
5) *Spirorbis spatulatus* fue descrita de Punta Banda, Baja California, sobre el alga parda *Macrocystis pyrifera*, además de encontrarla en otros sitios del sur de California, incluyendo algunos tubos levógiros en la isla Santa Cruz, California (Knight-Jones 1978).
6) *Spirorbis claparedei* fue descrita de la Patagonia (Hartman 1959), por lo que se considera dudoso su registro en el Pacífico oriental tropical (Bailey & Harris 1968).

Agradecimientos

Agradecemos a María Ana Tovar-Hernández (UANL), Erica Keppel (Smithsonian Institution), Nancy Prentiss (University of Maine), Catalina Arteaga-Flórez (INVEMAR), Elena Kupriyanova (Australian Museum), Eihjiro Nishi (Yokohama National University), Ivison Cordeiro Brandão y Ana Claudia dos Santos Brasil (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro) y a Betsabé Pérez-Hernández (UMAR), por autorizarnos a reproducir algunas de sus imágenes. Asimismo, uno de nosotros (JRBZ) agradece de manera especial a Emilia González y Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR, Chetumal), por su generosidad y hospitalidad durante su estancia de verano del 2019, parte de la cual usó para concluir este capítulo. La cuidadosa y crítica revisión de María Ana Tovar-Hernández y Catalina Arteaga-Flórez permitió mejorar la calidad y presentación del

presente capítulo. Esta nueva versión del capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Arteaga-Flórez C, Fernández-Rodríguez V & Londoño-Mesa MH 2014 First record of the polychaete *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960) (Annelida, Serpulidae) in the Colombian Caribbean, South America. ZooKeys 371: 1–11.

Augener H 1906 Westindische Polychaeten. *In*: Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea, and on the coast of the United States, 1877–1880, by the U.S.S. Coast Survey Steamer Blake. Bull Mus Comp Zool, Harvard Univ 43(4): 91–197.

Augener H 1914 Polychaeta. II. Sedentaria. Michaelsen, W. & Hartmeyer, R. Die fauna Südwest-Australiens 5(1): 1–170.

Augener H 1922 Üeber litorale polychaeten von Westindien. Ges Natur Freunde Berlin, Spitzber, pp: 38–53.

Augener H 1925 Üeber Westindishe und einige andere Polychaeten-Typen von Grube (Oersted), Krøyer, Mörch und Schmarda. Publ Univ Zool Mus København (39): 1–47.

Bailey JH 1969 Methods of brood protection as a basis for reclassification of the Spirorbinae (Serpulidae). Zool J Linn Soc 48: 387–407.

Bailey JH 1970 Spirorbinae (Polychaeta) from the West Indies. Stud Fauna Stud Fauna Curaçao other Caribb Isl 32: 58–81.

Bailey JH & Harris MP 1968 Spirorbinae (Polychaeta: Serpulidae) of the Galapagos Islands. J Zool, London 155: 161–184.

Bailey JH & Knight-Jones P 1977 Spirorbidae (Polychaeta) collected by R. V. "Vitjas" from abyssal depths of the Pacific Ocean. J Zool, London 181: 315–321.

Bastida-Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México. Rev Inv Cient, UABCS 4(1): 11–39.

Bastida-Zavala JR 1995 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, B.C.S., México. Rev Zool ENEPi, UNAM (6): 9–29.

Bastida-Zavala JR 2008 Serpulids (Annelida: Polychaeta) from the Eastern Pacific, including a brief mention of Hawaiian serpulids. Zootaxa 1722: 1–61.

Bastida-Zavala JR 2009 Serpulidae Rafinesque, 1815. *In*: de León-González, J.A., J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & V-Solís-Weiss (eds.) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp: 521–554.

Bastida-Zavala JR 2012 *Serpula* and *Spiraserpula* (Polychaeta: Serpulidae) from the Tropical Western Atlantic and Gulf of Guinea. ZooKeys 198: 1–23.

Bastida-Zavala JR & de León-González JA 2002 A new species of *Hydroides* (Polychaeta: Serpulidae) from western Mexico. J Mar Biol Ass UK 82: 389–394.

Bastida-Zavala JR. & García-Madrigal S 2012 First record in the Tropical Eastern Pacific of the exotic species *Ficopomatus uschakovi* (Polychaeta, Serpulidae). ZooKeys 238: 45–55.

Bastida-Zavala JR & Salazar-Vallejo SI 2000a. Serpúlidos (Polychaeta: Serpulidae) del Caribe noroccidental con claves para la región del Gran Caribe: *Salmacina, Ficopomatus, Pomatoceros, Pomatostegus, Protula, Pseudovermilia, Spirobranchus* y *Vermiliopsis*. Rev Biol Trop 48(4): 807–840.

Bastida-Zavala JR & Salazar-Vallejo SI 2000b. Serpúlidos (Polychaeta: Serpulidae) del Caribe noroccidental: *Hydroides* y *Serpul*a. Rev Biol Trop 48(4): 841–858.

Bastida-Zavala JR & ten Hove HA 2002 Revision of *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Western Atlantic Region. Beaufortia 52(9): 103–178.

Bastida-Zavala JR & ten Hove HA 2003 Revision of *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Eastern Pacific Region and Hawaii. Beaufortia 53(4): 67–110.

Bastida-Zavala JR, McCann LD, Keppel E & Ruiz GM 2017 The fouling serpulids (Polychaeta: Serpulidae) from United States coastal waters: an overview. Europ J Taxon 344: 1–76.

Bastida-Zavala JR, Rodríguez Buelna A, de León-González JA, Camacho-Cruz KA & Carmona I 2016 New records of sabellids and serpulids (Polychaeta: Sabellidae, Serpulidae) from the Tropical Eastern Pacific. Zootaxa 4184(3): 401–457.

Benedict JE 1887 Descriptions of ten species and one new genus of the Annelids from the dredgings of the U.S. Fish Commission Steamer Albatross. Proc US Nat Mus 9: 547–553.

Ben-Eliahu MN & D Fiege 1996 Serpulid tube-worms (Annelida: Polychaeta) of the Central and Eastern Mediterranean with particular attention to the Levant Basin. Senckenberg Mar 28(1–3): 1–51.

Ben-Eliahu MN & HA ten Hove 1989 Redescription of *Rhodopsis pusilla* Bush, a little known but widely distributed species of Serpulidae (Polychaeta). Zool Scr 18(3): 381–395.

Bianchi CN 1981 Policheti Serpuloidei. Guideper il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane. AQ/1/96, Consiglio Nazionale delle Ricerche, Genova 5: 1–187.

Bianchi CN & Morri C 2001 The battle is not to the strong: serpulid reefs in the lagoon of Orbetello (Tuscany, Italy). Estuar Coast Shelf Sci 53: 215–220.

Bok MJ, Porter ML, ten Hove HA, Smith R & Nilsson DE 2017 Radiolar eyes of serpulid worms (Annelida, Serpulidae): Structures, function, and phototransduction. Biol Bull 233(1): 39–57.

Brandão IC & ACS Brasil 202 On a new species of *Spirobranchus* Blainville, 1818 (Annelida: Serpulidae) and considerations on the genus along the Brazilian coast. Pap Avulsos Zool 60: 1–17.

Bruschetti M 2019 Role of reef-building, ecosystem engineering polychaetes in shallow water ecosystems. Diversity 11(168): 1–19.

Bush KJ 1905 Tubicolous annelids of the tribes Sabellides and Serpulides from the Pacific Ocean. *In:* Harriman Alaska Expedition 12. With cooperation of Washington Academy of Sciences, Doubleday, Page & Co, New York, pp: 169–346.

Bush KJ 1907 Descriptions of the two genera of tubicolous annelids, *Paravermilia* and *Pseudovermilia*, with species from Bermuda referable to them. Amer J Sci 28(134): 131–136.

Bush KJ 1910 Description of new serpulids from Bermuda with notes on known forms from adjacent regions. Proc Acad Nat Sci Phil 62: 490–501.

Capa M, Bybee D & Bybee S 2010 Integrative taxonomy reveals cryptic species within *Sabellastarte* Krøyer, 1856 (Sabellidae: Annelida) and establishes the systematics of the genus. Org Divers Evol, 10: 351–371.

Caullery M & Mesnil F 1896 Note sur deux serpuliens nouveaux (*Oriopsis metchnikowi* n.g., n.sp. et *Josephella marenzelleria* n.g., n. sp.). Zool Anz, 10: 482-486.

Caullery M & Mesnil F 1897 Études sur la morphologie comparée et la phylogénie des espèces chez les Spirorbes. Bull Sci France Belgique 30: 185–233.

CINZ (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica) 1999 Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. 4a ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.

Claparède E 1870 Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Supplément. Mém Soc Phys Hist Nat Genève 20(2): 365–542.

Day JH 1973 New Polychaeta from Beaufort with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA Tech Rep, Seattle, 140 pp.

Dean HK 2004 Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). Rev Biol Trop 52(2): 131–181.

Dean HK 2012 A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.

de Assis JE, Alonso C & Christoffersen ML 2008 First record of *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960) Serpulidae (Polychaeta: Annelida) for the Western Atlantic. Rev Nord Biol 19(1): 51–58.

de León-González JA 1990 Dos serpúlidos nuevos para el Pacífico mexicano y duplicidad opercular en *Hydroides crucigerus* (Polychaeta: Serpulidae). Rev Biol Trop 38: 335–338.

de León-González JA, Leija Tristán A & Salazar-Vallejo SI 1993 Epifauna del ostión espinoso *Spondylus princeps unicolor* (Mollusca: Bivalvia), de Puerto Escondido, golfo de California. Rev Biol Trop 41(3): 877–881.

De Silva PHDH 1965 New species and records of Polychaeta from Ceylon. Proc Zool Soc London, 144(4): 537–563.

Devantier LM, Reichelt RE & Bradbury RH 1986 Does *Spirobranchus giganteus* protect host *Porites* from predation by *Acanthaster planci*: predator pressure as a mechanism of coevolution? Mar Ecol Prog Ser 32: 307–310.

Díaz Díaz O & Liñero-Arana I 2001 Poliquetos asociados a substratos artificiales sumergidos en la costa nororiental de Venezuela. II: Serpulidae y Spirorbidae. Bol Inst Oceanogr Venezuela, Univ Oriente 40(1-2): 9–20.

Ehlers E 1887 Report on the Annelids. Reports on the results of dredging, under the direction of L.F. Pourtalès, during the years 1868-1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean Sea, in the U.S. Coast Survey Steamer "Blake". Mem Mus Comp Zool, Harvard 15: 1–335.

Ehrenberg CG 1858 Fortschreitende Erkenntniss massenhafter mikroskopischer Lebensformen in den untersten silurischen Thonschichten bei Petersburg; Weitere Mittheilungen über andere massenhafte mikroskopische Lebensformen der ältersten silurischen Grauwachen-Thone bei Petersburg. Monatsbericht der Königlichen Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1858: 295–311, 324–337.

Fauvel P 1933 Histoire de la *Mercierella enigmatica* Fauvel, Serpulien d'eau saumâtre. Arch Zool exp gén 75: 185–193.

Fauvel P 1943 Annélides polychètes de Californie recueillies par L. Diguet. Mém Mus Natl Hist Nat Paris, Nouv Ser 18(1): 1–32.

Fauvel P 1953 Annélides polychètes de la Croisière du "Président Théodore Tissier" aux Antilles (1951). Bull Inst Océanogr Monaco (1033): 1–23.

Fiege D & ten Hove HA 1999 Redescription of *Spirobranchus gaymardi* (Quatrefages, 1866) (Polychaeta: Serpulidae) from the Indo-Pacific with remarks on the *Spirobranchus giganteus* complex. Zool J Linn Soc 126: 355–364.

Fitzhugh K 1989 A systematic revision of the Sabellidae – Caobangiidae - Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). Bull Amer Mus Nat Hist (192): 1–104.

Fosså SA & Nilsen AJ 1996 Einzellige Organismen, Schwämme, marine Würmer und Weichtiere im Korallenriff und für das Korallenriff-Aquarium. Korallenriff-Aquarium 5. Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim, 352 pp.

García-Hernández JE & Hoeksema BW 2017 Sponges as secondary hosts for Christmas tree worms at Curaçao. Coral Reefs 36: 1243.

Gee JM 1963 On the taxonomy and distribution in South Wales of *Filograna*, *Hydroides* and *Mercierella* (Polychaeta: Serpulidae). Ann Mag Nat Hist Ser 13, 6(72): 705–715.

Gómez P, Mercado JA, Mitchell LM & Salazar-Vallejo SI

1997 Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca, México. Rev Biol Trop 45(3): 1067–1074.

Grube AE 1872 Kritischen Uebersicht der bisher beschriebenen Terebellen mit und sprach über Terebellides anguicomus und einige Serpulaceen. Jber Schles Ges vaterl Kult, Breslau 49: 48–53.

Grube AE 1878 Annulata Semperiana. Beiträge zur Kenntniss der Annelidenfauna der Philippinen, nach den von Herrn Prof. Semper Mitgebrachten Sammlungen. Mém Acad Imp Sci St Petersburg, 7a ser, 25(8): 1–300.

Hartman O 1942 A review of the types of polychaetous annelids at the Peabody Museum of Natural History, Yale University. Bull Bingham Oceanogr Coll 8: 1–98.

Hartman O 1952 Fouling serpulid worms, new to the Gulf of Mexico. Texas J Sci 1: 63–64.

Hartman O 1954 Marine annelids from the Northern Marshall Islands. Geol Survey Profes Paper 260: 619–643.

Hartman O 1959 Catalogue of the Polychaetous annelids of the world. Occ Pap Allan Hancock Found 23: 1–979.

Hartman O 1960 Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins off southern California. Allan Hancock Pac Exp 22(2): 69–216.

Hartman O 1969 Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.

Hartmann-Schröder G 1971 Zur Unterscheidung von *Neopomatus* Pillai und *Mercierella* Fauvel (Serpulidae, Polychaeta). (Mit neuen Beiträgen zur Kenntnis der Ökologie und der Rohrenform von *Mercierella enigmatica* Fauvel). Mitt Hamb Zool Mus Inst 67: 7–27.

Hedley RH 1956a. Studies of serpulid tube formation. I. The secretion of the calcareous and organic components of the tube by *Pomatoceros triqueter*. Quart J Micr Sci 97: 411–419.

Hedley RH 1956b. Studies of serpulid tube formation. II. The calcium-secreting glands in the peristomium of *Spirorbis*, *Hydroides* and *Serpula*. Quart J Micr Sci 97: 421–427.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1999 Systematics and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. Oceánides 13(2): 25–38.

Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC & Solís-Weiss V 2003 Commented checklist of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. Bull So Calif Acad Sci 102(1): 1–16.

Hoeksema BW, Lau YW & ten Hove HA 2015 Octocorals as secondary hosts for Christmas tree worms off Curaçao. Bull Mar Sci 91(4): 489–490.

Holguín-Quiñones OE 1994 Comunidades bentónicas marinas. *In*: Ortega-Rubio A & Castellanos-Vera A (eds) La isla Socorro, reserva de la biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México, Publ, 8, pp: 225–245.

Humann P 1992 Reef creature identification. Florida, Caribbean, Bahamas. New World Publications, Inc., Jacksonville, Florida, 320 pp.

Ibarzábal DR 1986 Lista de especies de poliquetos bentónicos cubanos. Rep Invest Inst Oceanol Cuba (45): 1–17.

Imajima M 1976 Serpulid polychaetes from Tanega-shima, Southwest Japan. Mem Natl Sci Mus, Tokyo (9): 123–143.

Imajima M & ten Hove HA 1984 Serpulinae (Annelida, Polychaeta) from the Truk Islands, Ponape and Majuro Atoll, with some other new Indo-Pacific records. Proc Jap Soc Syst Zool (27): 35–66.

Ippolitov AP, Vinn O & Kupriyanova EK 2014 Written in stone: history of serpulid polychaetes through time. Mem Mus Victoria 71: 123–159.

Jäger M 1993 Danian Serpulidae and Spirorbidae from NE Belgium and the SE Netherlands: K/T boundary extinction, survival, and origination patterns. Contr Tert Quatern Geol 29(3–4): 73–137.

Jäger M 2004 Serpulidae und Spirorbidae (Polychaeta sedentaria) aus Campan und Maastricht von Norddeutschland, den Niederlanden, Belgien und angrenzenden Gebieten. Geol. Jahrbuch A157: 121–249.

Jäger M & Breton G 2002 Un tube géant de serpulide, *Pyrgopolon (Septenaria) marechali* n. sp. (Polychaeta) du Cénomanien inférieur (Crétacé supérieur) du Cap de la Hève (Normandie, France). Bull trimestral Soc Géol Normandie Amis Mus Havre 87: 39–45.

Jones ML 1962 On some Polychaetous Annelids from Jamaica, the West Indies. Bull Amer Mus Nat Hist 124(5): 169–212.

Jones ML, Petersen ME & Sterrer W 1986 Phylum Annelida. *In:* Sterrer W (ed) Marine fauna and flora of Bermuda: A systematic guide to the identification of marine organisms. Wiley, New York, pp: 232–258.

Jones CG, Lawton JH & Shachak M 1994 Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373–386.

Keppel E, Keith I, Ruiz GM & Carlton JT 2019 New records of native and non-indigenous polychaetes (Annelida: Polychaeta) in the Galapagos Islands. Aquat Invasions 14(1): 59–84.

Knight-Jones P 1972 New species and a new subgenus of Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from Kenya. J Zool, London 166: 1–18

Knight-Jones P 1973 Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from South-Eastern Australia. A new genus, four new subgenera and seven new species. Bull Brit Mus (Nat Hist) 24(4): 231–259.

Knight-Jones P 1978 New Spirorbidae (Polychaeta: Sedentaria) from East Pacific, Atlantic, Indian and Southern Oceans. Zool J Linn Soc 64: 201–240.

Knight-Jones P 1981 Behaviour, setal inversion and phylogeny of Sabellida (Polychaeta). Zool Scr 10: 183–202.

Knight-Jones P 1984 A new species of *Protoleodora* (Spirorbidae: Polychaeta) from Eastern U.S.S.R., with

a brief revision of related genera. Zool J Linn Soc 80: 109–120.
Knight-Jones P & Fordy MR 1979 Setal structure, functions and interrelationships in Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria). Zool Scr 8: 119–138.
Knight-Jones P & Knight-Jones W 1977 Taxonomy and ecology of British Spirorbidae (Polychaeta). J Mar Biol Ass UK 57: 453–499.
Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Buzhinskaya G 1991 Distribution and interrelationships of Northern spirorbid genera. Bull Mar Sci 48(2): 189–197.
Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Dales RP 1979 Spirorbidae (Polychaeta Sedentaria) from Alaska to Panama. J Zool, London 189: 419–458.
Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Kawahara T 1975a A review of the genus *Janua*, including *Dexiospira* (Polychaeta: Spirorbinae). Zool J Linn Soc 56: 91–129.
Knight-Jones P, Knight-Jones EW, Thorp CH & Gray PW G 1975b Immigrant spirorbids (Polychaeta Sedentaria) on the Japanese *Sargassum* at Portsmouth, England. Zool Scr 4: 145-149.
Kudenov JD 1980 Annelida: Polychaeta (bristleworms). *In:* Brusca RC (ed) Common intertidal invertebrates of the Gulf of California 2a ed. University of Arizona Press, Tucson, pp: 77–123
Kupriyanova EK 1993 Deep-water Serpulidae (Annelida, Polychaeta) from the Kurile-Kamchatka trench: 1. Genus *Hyalopomatus*. Zool Zhurn 72(1): 145–152.
Kupriyanova EK 1999 The taxonomic status of *Serpula* cf. *columbiana* Johnson, 1901 from the American and Asian coasts of the North Pacific Ocean (Polychaeta: Serpulidae). Ophelia 50(1): 21–34.
Kupriyanova EK 2003 Live history evolution in Serpulimorph polychaetes: a phylogenetic analysis. *In:* Sigvaldadóttir E, Mackie ASY, Helgason GV, Reish DJ, Svavarsson J, Steingrímsson SA & Guđmundsson G (eds) Advanced in Polychaete Research. Hydrobiologia 496: 105–114.
Kupriyanova EK & Ippolitov AP 2015 Deep-sea serpulids (Annelida: Polychaeta) in tetragonal tubes: on a tube convergence path from the Mesozoic to Recent. Zootaxa 4044(2): 151–200.
Kupriyanova EK & Jirkov IA 1997 Serpulidae (Annelida, Polychaeta) of the Arctic Ocean. Sarsia 82: 203–236.
Kupriyanova EK & Nishi E 2011 New records of the deep-sea *Nogrobs grimaldi* (Serpulidae: Annelida). Mar Biodiv Rec 4: 1–4.
Kupriyanova EK & Rouse GW 2008 Yet another example of paraphyly in Annelida: molecular evidence that Sabellidae contains Serpulidae. Mol Phy Evol 46: 1174–1181.
Kupriyanova EK, Bailey-Brock J & Nishi E 2011 New records of Serpulidae (Annelida, Polychaeta) collected by R/V "Vityaz" from bathyal and abyssal depths of the Pacific Ocean. Zootaxa 2871: 43–60.
Kupriyanova EK, Macdonald TA & Rouse GW 2006 Phylogenetic relationships within Serpulidae (Sabellida, Annelida) inferred from molecular and morphological data. Zool Scr 35: 421–439.
Kupriyanova EK, Rzhavsky AV & ten Hove HA 2019 Serpulidae Rafinesque, 1815. *In*: Purschke G, Böggemann M & Westheide W (eds) Handbook of Zoology. Annelida, Volume 2: Pleistoannelida, Sedentaria II. De Gruyter, Germany, pp: 213–275.
Kupriyanova EK, ten Hove HA & Nishi E 2012 A taxonomic revision of *Pseudochitinopoma* Zibrowius, 1969 (Annelida, Serpulidae) with description of two new species. Zootaxa 3507: 57–78.
Kupriyanova EK, Bastida-Zavala R, Halt MN, Lee M & Rouse GW 2008 Phylogeny of the *Serpula–Crucigera-Hydroides* clade (Serpulidae: Annelida) using molecular and morphological data: implications for operculum evolution. Invertebr Syst 22: 1–13.
Kupriyanova EK, Sun Y, ten Hove HA, Wong E & Rouse G 2015 Serpulidae (Annelida) of Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia. Zootaxa 4019(1): 275–353.
Kupriyanova EK, ten Hove HA, Sket B, Zakšek V, Trontelj P & Rouse GW 2009 Evolution of the unique freshwater cave-dwelling tube worm *Marifugia cavatica* (Annelida: Serpulidae). Syst Biodiv 7(4): 389–401.
Kupriyanova EK, Vinn O, Taylor PD, Schopf JW, Kudryavtsev AB & Bailey-Brock J 2014 Serpulids living deep: calcareous tubeworms beyond the abyss. Deep-Sea Res I, 90: 91–104.
Lakshmana Rao MV 1969 Fouling serpulids from some Indian harbours. J Timber Dev Ass India 15(2): 1–20.
Laverde-Castillo JJA 1988 Notas sobre algunos serpúlidos (Annelida, Polychaeta) de Bahía Málaga, Pacífico colombiano. An Inst Inv Mar Punta Betín 18: 83–93.
Laverde-Castillo JJA & Rodríguez-Gómez H 1987 Lista de los poliquetos registrados para el Caribe colombiano, incluyendo comentarios sobre su zoogeografía. An Inst Inv Mar Punta Betín 17: 95–112.
Lechapt J-P 1992 *Neovermilia anoperculata*, nouvelle espèce bathyale de Nouvelle-Calédonie (Polychaeta, Serpulidae). Bull Mus Natl Hist Nat Paris, 4a ser 14(2): 443–448.
Lehrke J, ten Hove HA, Macdonald TA, Bartolomaeus T & Bleidorn C 2007 Phylogenetic relationships of Serpulidae (Annelida: Polychaeta) based on 18S rDNA sequence data, and implications for opercular evolution. Org Divers Evol 7: 195–206.
Levinsen GMR 1884 Systematisk-geografisk-Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Vidensk Medd Naturh Foren Kjøbenhavn Aaret 1883: 92–350.
Lewis JA, Watson C & ten Hove HA 2006 Establishment of the Caribbean serpulid tubeworm *Hydroides sanctaecrucis* Krøyer [in] Mörch, 1863, in northern Australia. Biol Invasions 8: 665–671.
Link H, Nishi E, Tanaka K, Bastida-Zavala R, Kupriyanova EK & Yamakita T 2009 *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae), an alien species introduced into Tokyo Bay, Japan. JMBA2, Biodiv Rec 2: 1–6.
Liñero-Arana I & Díaz-Díaz O 2012 Presencia del poliqueto exótico *Ficopomatus uschakovi* (Polychaeta:

Serpulidae) en Venezuela: descripción y comentarios sobre su distribución. Interciencia 37(3): 234–237.
Long ER 1974 Marine fouling studies off Oahu, Hawaii. The Veliger 17(1): 23–36.
López-García E, San Martín Peral G, Caldera de Codina P & Capa Corrales M 1997 La fauna de anélidos poliquetos del Parque Nacional de Coiba (Panamá). *In*: Castroviejo S (ed) Flora y fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá): Inventario preliminar. DECI & Agencia Española Cooperación Internacional, pp: 57–73.
Macdonald TA 2003 Phylogenetic relations among spirorbid subgenera and the evolution of opercular brooding. Hydrobiologia 496: 125–143.
Mak PMS 1982 The coral associated polychaetes of Hong Kong, with special reference to the serpulids. *In:* Morton BS & Tseng CK (eds) Proceedings of the First International Marine Biology Workshop: The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China, 1980. Hong Kong University Press, pp: 595–617.
Marsden JR 1992 Reproductive isolation in two forms of the serpulid polychaete, *Spirobranchus polycerus* (Schmarda) in Barbados. Bull Mar Sci 51: 14–18.
Maurer D & Williams S 1988 Deep-sea polychaetous Annelida from Central America to the Antarctic Peninsula and South Sandwich Islands. Int Revue Ges Hydrobiol 73(5): 659–701.
Maurer D, Vargas J & Dean H 1988 Polychaetous annelids from the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Int Revue Ges Hydrobiol 73(1): 43–59.
McIntosh WC 1885 Report of the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.S.M. Challenger during the years 1873-76. Zoology, 12(34): 1–554.
Monro CCA 1933 The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". Proc Zool Soc London 1933: 1039–1092.
Montagu G 1803 Testacea Britannica or natural history of British shells, marine, land, and fresh-water, including the most minute: Systematically arranged and embellished with figures. J White, London, 2: 293–606.
Moore JP 1923 The Polychaetous Annelids dredged by the U.S.S. "Albatross" off the coast of Southern California in 1904. IV. Spionidae to Sabellariidae. Proc Acad Nat Natl Sci Phil 75: 179–259.
Moore JP & Bush KJ 1904 Sabellidae and Serpulidae from Japan, with descriptions of new species of *Spirorbis*. Proc Acad Nat Sci Phila 56(1): 157–179.
Mörch OAL 1863 Revisio Critica Serpulidarum. Naturhist Tidsskr Copenhagen (3): 347–470.
Nishi E 1996 Serpulid polychaetes associated with living and dead corals at Okinawa Island, Southwest Japan. Publ Seto Mar Biol Lab 37(3/6): 305–318.
Nishi E & Nishihira M 1996 Age-estimation of the Christmas tree worm *Spirobranchus giganteus* (Polychaeta, Serpulidae) living buried in the coral skeleton from the coral-growth band of the host coral. Fish Sci 62(3): 400–403.
Nogueira JMM & Abbud A 2009 Three new serpulids (Polychaeta: Serpulidae) from the Brazilian Exclusive Economic Zone. Zoosymposia 2: 201–227.
Nogueira JMM & ten Hove HA 2000 On a new species of *Salmacina* Claparède, 1870 (Polychaeta: Serpulidae), from São Paulo State, Brazil. Beaufortia 50(8): 151–161.
Pazoki S, Rahimian H, Struck TH, Katouzian AR & Kupriyanova EK 2020 A new species of the *Spirobranchus kraussii*-complex (Annelida, Serpulidae) from the Persian Gulf and Gulf of Oman. Zootaxa 4748(3): 401–430.
Perkins TH 1998 Checklists of selected shallow-water marine invertebrates of Florida. Fla Mar Res Inst Tech Rep 3: 79–122.
Perkins TH & Savage T 1975 A bibliography and checklist of polychaetous annelids of Florida, the Gulf of Mexico, and Caribbean Region. Fla Mar Res Publ (14): 1–62.
Pernet B, Barton M, Fitzhugh K, Harris LH, Lizárraga D, Ohl R & Whitcraft CR 2016 Establishment of the reef-forming tubeworm *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Annelida: Serpulidae) in southern California. BioInvasions Rec 5(1): 13–19.
Pillai TG 1960 Some marine and brackish-water serpulid polychaeta from Ceylon, including new genera and species. Ceylon J Sci (Bio Sci) 3(1): 1–40.
Pillai TG 1970 Studies on a collection of spirorbids from Ceylon, together with a critical review and revision of spirorbid systematics, and an account of their phylogeny and zoogeography. Celyon J Sci (Bio Sci) 8(2): 100–172.
Pillai TG 1972 A review and revision of the systematics of the genera *Hydroides* and *Eupomatus* together with an account of their phylogeny and zoogeography. Ceylon J Sci (Bio Sci) 10(1): 7–31.
Pillai TG 2008 *Ficopomatus talehsapensis*, a new brackish-water species (Polychaeta: Serpulidae: Ficopomatinae) from Thailand, with discussions on the relationships of taxa constituting the subfamily, opercular insertion as a taxonomic character and their taxonomy, a key to its taxa, and zoogeography. Zootaxa 1967: 36–52.
Pillai TG 2009 Description of new serpulid polychaetes from the Kimberleys of Australia and discussion of Australian and Indo-West Pacific species of *Spirobranchus* and superficially similar taxa. Rec Austr Mus 61(2): 93–199.
Pillai TG & ten Hove HA 1994 On recent species of *Spiraserpula* Regenhardt, 1961, a serpulid polychaete genus hitherto known only from Cretaceous and Tertiary fossils. Bull Nat Hist Mus Zool Ser 60(1): 39–104.
Pixell HLM 1913 Polychaeta of the Indian Ocean, together with some species from the Cape Verde Islands. The Serpulidae, with a classification of the genera *Hydroides* and *Eupomatus*. Trans Linn Soc London, Zool 16: 69–92.
Prentiss NK, Vasileiadou K, Faulwetter S, Arvanitidis C &

ten Hove HÁ 2014 A new genus and species of Serpulidae (Annelida, Polychaeta, Sabellida) from the Caribbean Sea. Zootaxa 3900(2): 204–222.

Read GB, ten Hove HA, Sun Y & Kupriyanova EK 2017 *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Annelida, Serpulidae) is feminine: a nomenclatural checklist of updated names. ZooKeys 642: 1–52.

Reish DJ 1968 The polychaetous annelids of the Marshall Islands. Pac Sci 22(2): 208–231.

Renaud JC 1956 A report on some polychaetous annelids from the Miami-Bimini area. Amer Mus Novit (1812): 1–40.

Rioja E 1919 Una curiosa anomalía del "*Hydroides norvegica*" Gunn. y algunas consideraciones acerca de la filogenia de los serpúlidos. Bol Soc Esp Hist Nat 19: 445–449.

Rioja E 1931 Estudio de los poliquetos de la Península Ibérica. Mem Acad Cienc Exactas Fis, Nat Madrid 2: 1–471.

Rioja E 1934 Consideraciones acerca de la sistemática de los géneros *Serpula, Crucigera* e *Hydroides* (Anel., Serp.). Bol Soc Esp Hist Nat 34: 205–209.

Rioja E 1941a. Estudios anelidológicos II. Observaciones acerca de varias especies del género *Hydroides* Gunnerus (sensu Fauvel) de las costas mexicanas del Pacífico. An Inst Biol, UNAM 12: 161–175.

Rioja E 1941b. Estudios anelidológicos, III. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. An Inst Biol, UNAM 12: 669–746.

Rioja E 1942a. Estudios anelidológicos IV. Observaciones sobre especies de serpúlidos de las costas del Pacífico de México, con descripción de una especie nueva del género *Hydroides*. An Inst Biol, UNAM 13: 125–135.

Rioja E 1942b. Estudios Anelidológicos V. Observaciones de algunas especies del género *Spirorbis* Daudin, de las costas mexicanas del Pacífico. An Inst Biol, UNAM 13(1): 137–153.

Rioja E 1944 Estudios Anelidológicos XII. Observaciones acerca del opérculo de *Hydroides crucigera* Mörch y descripción de un caso de duplicidad de este órgano. An Inst Biol, UNAM 15: 409–414.

Rioja E 1945 Estudios Anelidológicos XIII: Un nuevo género de serpúlido de agua salobre de México. An Inst Biol, UNAM 16: 411–417.

Rioja E 1946 Estudios Anelidológicos XIV: Observaciones sobre algunos poliquetos de las costas del Golfo de México. An Inst Biol, UNAM 17: 193–203.

Rioja E 1947a. Estudios Anelidológicos XVI. Evolución y significado sistemático del opérculo de los Serpulidae. An Inst Biol, UNAM 18: 189–196.

Rioja E 1947b. Estudios Anelidológicos XVII: Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. An Inst Biol, UNAM 18(1): 197–224.

Rioja E 1948 Estudios Anelidológicos XVIII: Observaciones y datos sobre algunos anélidos poliquetos del Golfo de California y costas de Baja California. An Inst Biol, UNAM 18: 517–526.

Rioja E 1957 Estudios Anelidológicos XXI. Observaciones acerca de algunas especies de Serpúlidos de los géneros *Hydroides* y *Eupomatus* de las costas mexicanas del Golfo de México. An Inst Biol, UNAM 28: 247–266.

Rioja E 1958 Estudios Anelidológicos XXII. Datos para el conocimiento de la fauna anélidos poliquetos de las costas orientales de México. An Inst Biol, UNAM 29: 219–301.

Rioja E 1960 Estudios Anelidológicos XXIII: Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de las islas de Revillagigedo. An Inst Biol, UNAM 30: 243–259.

Rioja E 1961 Estudios Anelidológicos XXIV. Adiciones a la fauna de anélidos poliquetos de las costas orientales de México. An Inst Biol, UNAM 31: 289–316.

Rioja E 1963 Estudios Anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol, UNAM 33(1–2): 131–229.

Rodrigues AR, Skinner LF & Brasil ACS 2020 Do morphological similarities and human-induced dispersal explain the non-native occurrence of Serpulidae (Annelida) in Southwest Atlantic? Taxonomic detailing is the key. Pap Avulsos Zool 60: 1–5.

Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford University Press, Hong Kong, 354 pp.

Rouse GW & Kupriyanova EK 2021 *Laminatubus* (Serpulidae, Annelida) from eastern Pacific hydrothermal vents and methane seeps, with description of two new species. Zootaxa 4915(1): 1–027.

Rullier F 1974 Quelques annélides polychétes de Cuba recueillies dans des éponges. Trav Mus Hist Nat Grigore Antipa 14: 9–77.

Rullier F & Amoreux L 1979 Campagne de la Calypso au large des Cotes Atlantiques de L´Amerique du Sud (1961-1962). I. Annelides Polychetes. Ann Inst Oceanogr 55: 146–218.

Rzhavsky AV, Kupriyanova EK & Sikorski AV 2018 Field guide to calcareous tubeworms (Polychaeta, Serpulidae) of the Arctic Ocean. KMK Scientific Press, Moscú, 188 pp.

Rzhavsky AV, Kupriyanova EK, Sikorski AV & Dahle S 2014 Calcareous tubeworms (Polychaeta, Serpulidae) of the Arctic Ocean. KMK Scientific Press, Moscú, 199 pp.

Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75: 9–97.

Salazar-Vallejo SI & López-Muraira IG 1983 Estudio preliminar sobre la epifauna de *Hesperocidaris asteriscus* (Echinodermata: Echinoidea). Cienc Mar, 9(2): 109–119.

Salgado-Barragán J, Méndez N & Toledano-Granados A 2004 *Ficopomatus miamiensis* (Polychaeta: Serpulidae) and *Styela canopus* (Ascidiacea: Styelidae), non-native

species in Urías estuary, SE Gulf of California, Mexico. Cah Biol Mar 45: 167–173.

Schmarda LK 1861 Neue Wirbellose thiere Beobachtet und Gesammelt auf einer Reise um Die erde 1853 Bis 1857. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. Leipzing 1: 1–164.

Schwan IDS, Brasil ACDS, Neves D & Dias GM 2016 The invasive worm *Hydroides elegans* (Polychaeta - Serpulidae) in southeastern Brazil and its potential to dominate hard substrata. Mar Biol Res 12(1): 96–103.

Schwindt E 2003 Arrecifes en la laguna costera Mar Chiquita. Ciencia Hoy 13(74): 36–41.

Schwindt E & Iribarne OO 1998 Reef of *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta; Serpulidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. Boll Soc d'Hist Nat Balears 41: 35–40.

Schwindt E, Bortolus A & Iribarne OO 2001 Invasion of a reef-builder polychaete: direct and indirect impacts on the native benthic community structure. Biol Invasions 3: 137–149

Simon CA, van Niekerk HH, Burghardt I, ten Hove HA & Kupriyanova EK 2019 Not out of Africa: *Spirobranchus kraussii* (Baird, 1865) is not a global fouling and invasive serpulid of Indo-Pacific origin. Aquat Invasions 14(2): 221–249.

Skinner LF, Tenorio AA, Penha FL & Soares DC 2012 First record of *Spirobranchus giganteus* (Pallas, 1766) (Polychaeta, Serpulidae) on Southeastern Brazilian coast: new biofouler and free to live without corals? Pan-Amer J Aquat Sci 7(3): 117–124.

Smith R 1984 Development and settling of *Spirobranchus giganteus* (Polychaeta; Serpulidae). *In:* Hutchings, PA (ed) Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983. Linnean Society of New South Wales, pp: 461–483.

Song DS 2006 Christmas colors: colormorph distribution of *Spirobranchus giganteus* Pallas 1766 on Moorea, French Polynesia. Stud Res Pap, Fall 2006, UCB Moorea Class: Biology and Geomorphology of Tropical Islands, Berkeley Natural History Museum, UC Berkeley, 12 pp.

Steinbeck J & Ricketts EF 1941 Phylum Annelida. Class Polychaeta. *In*: Sea of Cortez, a leisurely journal of travel and research. Paul P Appel, California, pp. 348–370.

Straughan D 1969 Serpulidae (Annelida: Polychaeta) from Oahu, Hawaii. Bull So Calif Acad Sci 68(4): 229–240.

Styan CA, McCluskey CF, Sun Y & Kupriyanova EK 2017 Cryptic sympatric species across the Australian range of the global estuarine invader *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae, Annelida). Aquat Invasions 12(1): 53–65.

Suter H 1893 Check-list of the New Zealand land and freshwater Mollusca. Trans Proc R Soc New Zealand, 26: 139–154.

Sun Y, Kupriyanova EK & Qiu JW 2012 COI barcoding of *Hydroides*: a road from impossible to difficult. Invertebr Syst 26: 539–547

Sun Y, Wong E, Tovar-Hernández MA, Williamson JE & Kupriyanova EK 2016 Is *Hydroides brachyacanthus* (Serpulidae, Annelida) a widespread species? Invertebr Syst 30: 41–59.

Sun, Y, Wong E, Keppel E, Williamson JE & Kupriyanova EK 2017 A global invader or a complex of regionally distributed species? Clarifying the status of an invasive calcareous tubeworm *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) using DNA barcoding. Mar Biol 164(28): 1–12.

Sun Y, Wong E, Ahyong ST, Williamson JE, Hutchings PA & Kupriyanova EK 2018 Barcoding and multi-locus phylogeography of the globally distributed calcareous tubeworm genus *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Annelida, Polychaeta, Serpulidae). Mol Phylogenet Evol 127: 732–745.

Targioni-Tozzetti A 1868 Introduzione alla seconda memoria per gli studi sulle cocciniglie, e catalogo dei generi e delle specie della famiglia dei coccidi. Atti della Soc Italiana Sci Nat, 11, 694–738.

ten Hove HA 1970 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: I – The genus *Spirobranchus*. Stud Fauna Curaçao Caribb Isl 32: 1–57.

ten Hove HA 1973 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: II – The genus *Sclerostyla*. Stud Fauna Curaçao Caribb Isl 43: 1–21.

ten Hove HA 1974 Notes on *Hydroides elegans* (Haswell, 1883) and *Mercierella enigmatica* Fauvel, 1923, alien serpulid polychaetes introduced into the Netherlands. Bull Zool Mus Univ Amsterdam 4(5): 45–51.

ten Hove HA 1975 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: III – The genus *Pseudovermilia*. Stud Fauna Curaçao Caribb Isl 47: 46–101.

ten Hove HA 1979 Tube worm. Yearb Sci Techn, McGraw-Hill, 1979: 400–402.

ten Hove HA 1984 Towards a phylogeny in serpulids (Annelida: Polychaeta). *In:* Hutchings PA (ed) Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983. Linnean Society of New South Wales, pp: 181–196.

ten Hove HA 1989 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean, IV – *Pseudovermilia madracicola* sp. n., a symbiont of corals. *In*: Studies in Honour of Dr. Pieter Wagenaar Hummelinck. Found. Sci. Res. Surinam Neth. Antilles, Amsterdam, 123: 135–144.

ten Hove HA & Ben-Eliahu. MN 2005 On the identity of *Hydroides priscus* Pillai 1971 — Taxonomic confusion due to ontogeny in some serpulid genera (Annelida: Polychaeta: Serpulidae). Senckenber Biol 85(2): 127–145.

ten Hove HA & Jansen-Jacobs MJ 1984 A revision of the genus *Crucigera* (Polychaeta; Serpulidae); a proposed methodical approach of serpulids, with special reference to variation in *Serpula* and *Hydroides*. *In:* Hutchings PA (ed) Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983. Linnean Society of New South Wales, Sydney, pp: 143–180.

ten Hove HA & Kupriyanova EK 2009 Taxonomy of Serpulidae (Annelida, Polychaeta) The state of affairs.

Zootaxa 2036: 1–126.

ten Hove HA & Nishi E 1996 A redescription of the Indo-West Pacific *Spirobranchus corrugatus* Straughan, 1967 (Serpulidae, Polychaeta), and an alternative hypothesis on the nature of a group of Middle Miocene microfossils from Poland. Beaufortia 46(5): 83–96.

ten Hove HA & Pantus FJA 1985 Distinguishing the genera *Apomatus* Philippi, 1844 and *Protula* Risso, 1826 (Polychaeta: Serpulidae). A further plea for a methodical approach to serpulid taxonomy. Zool Meded 59: 419–437.

ten Hove HA & San Martín G 1995 Serpulidae (Polychaeta) procedentes de la I Expedición Cubano-Española a la Isla de la Juventud y Archipiélago de los Canarreos (Cuba). Stud Nat Hist Caribb Region 72: 13–24.

ten Hove HA & van den Hurk P 1993 A review of Recent and fossil serpulid "reefs"; actuopaleontology and the 'Upper Malm' serpulid limestones in NW Germany. Geol Mijnbouw 72(1): 23–67.

ten Hove HA & Weerdenburg JCA 1978 A generic revision of the brackish-water serpulid *Ficopomatus* Southern 1921 (Polychaeta: Serpulinae), including *Mercierella* Fauvel 1923, *Sphaeropomatus* Treadwell 1934, *Mercierellopsis* Rioja 1945 and *Neopomatus* Pillai 1960. Biol Bull 154: 96–120.

ten Hove HA & Wolf PS 1984 Family Serpulidae Johnston, 1865. *In:* Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor, Mobile, 7 vols, pp: 55.1–55.34

ten Hove HA & Zibrowius H 1986 *Laminatubus alvini* gen. et sp. n. and *Protis hydrothermica* sp. n. (Polychaeta, Serpulidae) from the bathyal hydrothermal vent communities in the eastern Pacific. Zool Scr 15: 21–31.

Tilic E, Sayyari E, Stiller J, Mirarab S & Rouse G 2020 More is needed—Thousands of loci are required to elucidate the relationships of the 'flowers of the sea' (Sabellida, Annelida). Mol Phyl Evol 151: 1–9.

Tovar-Hernández MA, Méndez N & Villalobos-Guerrero TF 2009 Fouling polychaete worms from the southern Gulf of California: Sabellidae and Serpulidae. Syst Biodivers 7(3): 319–336.

Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA 2019 Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. Rev Mex Biodiv 90: e902764.

Tovar-Hernández MA, Villalobos-Guerrero TF, Kupriyanova EK & Sun Y 2016 A new fouling *Hydroides* (Annelida, Sabellida, Serpulidae) from southern Gulf of California. J Mar Biol Ass UK, 96(3): 693–705.

Tovar-Hernández MA, Villalobos-Guerrero TF, Yáñez-Rivera B, Aguilar-Camacho JM & Ramírez-Santana ID 2012 Guía de invertebrados acuáticos exóticos en Sinaloa. Geomare, A.C., U.S. Fish and Wildlife Service & Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mazatlán, Sinaloa, 41 pp.

Treadwell AL 1914 Polychaetous annelids of the Pacific Coast in the collections of the Zoological Museum of the University of California. Univ Cal Publ Zool 13(8): 175–234.

Treadwell AL 1924 Polychaetous annelids collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918 Univ Iowa Stud, Stud Nat Hist 10(4): 3–23.

Treadwell AL 1929 New species of polychaetous annelids in the collections of the American Museum of Natural History, from Porto Rico, Florida, Lower California, and British Somaliland. Am Mus Novit 392: 1–13.

Treadwell AL 1937 The Templeton Crocker Expedition. VIII. Polychaetous Annelids from the West Coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. Zoologica, New York, 22: 139–160.

Uchida H 1978 Serpulid tube worms (Polychaeta, Sedentaria) from Japan with the systematic review of the group. Bull Mar Park Res Sta 2(1–2): 1–98.

Willette DA, Iñiguez AR, Kupriyanova EK, Starger CJ, Varman T, Toha AH, Maralit BA & Barber PH 2015 Christmas tree worms of Indo-Pacific coral reefs: untangling the *Spirobranchus corniculatus* (Grube, 1862) complex. Coral Reefs 34: 899–904.

WoRMS (World Register of Marine Species) 2019 Serpulidae Rafinesque, 1815. Consultado el 20 de febrero de 2021 en: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=988

Wrigley A 1951 Some Eocene serpulids. Proc Geol Ass, London 62(3): 177–202.

Zibrowius H 1968 Étude morphologique, systematique et écologique, des Serpulidae (Annelida Polychaeta) de la région de Marseille. Rec Trav St Mar End Bull 43(59): 81–253.

Zibrowius H 1969 Review of some little known genera of Serpulidae (Annelida: Polychaeta). Smith Contr Zool (42): 1–22.

Zibrowius H 1970 Contribution a l'ètude des Serpulidae (Polychaeta Sedentaria) du Brésil. Bol Inst Oceanogr S Paulo 19: 1–32.

Zibrowius H 1971 Les espèces Méditerranée du genre *Hydroides* (Polychaeta Serpulidae). Remarques sur le prétendu polymorphisme de *Hydroides uncinata*. Tethys 2: 691–746.

Tabla 1. Relación de nombres inválidos y registros cuestionables de serpúlidos en los litorales de América tropical. En esta tabla el Pacífico oriental tropical fue abreviado así: POT.

Taxón	Registros	Comentario
Apomatus geniculatus (Moore & Bush, 1904)	Bahía Falsa, La Paz (Sheperd 1972 *In*: Bastida-Zavala 2008), asociado a cultivo de ostiones	Localidad tipo: Suruga Bay, Japón. Cabe la posibilidad de que los registros de aguas sublitorales a batiales (68–770 m), en el POT, pertenezcan a *A. geniculatus*; pero en aguas someras (<50 m), es muy posible que sea una especie aún no descrita (Bastida-Zavala 2008). Se mantiene en la clave por precaución.
A. similis Marion & Bobretzky, 1875	Arena Bank, Baja California Sur (Treadwell 1937), a 90 m; Puerto Escondido, Baja California Sur (de León-González *et al*. 1993), 30 m, sobre *Spondylus princeps*	Localidad tipo: Marsella, Francia. Es posible que el registro de Treadwell (1937: 156–157) se trate de un ejemplar muy grande y maduro de *A. geniculatus*, debido a que tiene unos 60 radiolos por lóbulo (Bastida-Zavala 2008 registra 12–39 radiolos por lóbulo), o bien se trata de una especie indescrita. Asimismo, los ejemplares registrados por de León-González *et al*. (1993: 879) deben revisarse para determinar si se trata de *A. geniculatus* o una especie indescrita. Se mantiene en la clave por precaución.
Crosslandiella multispinosa Monro, 1933 y *C. multispinosa inarmata* Monro, 1933	Isla Gorgona, Colombia (Monro 1933), 73 m	Localidad tipo: Isla Gorgona, Colombia. Esta especie y subespecie sublitorales fueron reasignadas al género *Pseudovermilia* por ten Hove (1975: 72). Por el número de registros en el Caribe, se considera que la especie es nativa de ahí y exótica en el POT.
Ehlerprotula antennata (Ehlers, 1887)	Frente a Florida (Ehlers, 1887)	Localidad tipo: Cerca de Morro Light, Florida. Uchida (1978: 75) estableció el género *Ehlerprotula* para la especie de Ehlers (1887) por la presencia de un par de "antenas" o "palpos"; sin embargo, ten Hove & Kupriyanova (2009) consideraron insuficientes las evidencias para dejarlo como un género distinto y lo mantuvieron en *Protula*.
Filograna implexa Berkeley, 1835	Sonora (Kudenov 1980), intermareal	Localidad tipo: Weymouth, Inglaterra. Kudenov (1980: 122) menciona que esta especie gregaria tiene un opérculo; sin embargo, colecciones etiquetadas como *F. implexa* del POT no tenían opérculo y fueron determinadas como *Salmacina tribranchiata* (Bastida-Zavala 2008). Se mantiene en la clave por precaución.
Hydroides albiceps (Grube, 1870)	Isla Coiba, Panamá (López-García *et al*. 1997)	Localidad tipo: Golfo de Suez. Por comunicación personal de María Capa se revisaron fotos de estos ejemplares, determinándose que pertenecen a *H. brachyacantha* (Bastida-Zavala 2008: 53).
H. californicus Treadwell, 1929	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1941a)	Localidad tipo: Baja California. Fue sinonimizado con *H. crucigera* por Rioja (1944).
H. (Eupomatus) dianthoides Augener, 1922	Haití y Veracruz, golfo de México (Augener 1922)	Localidad tipo: Haití y Veracruz, golfo de México. Los ejemplares tipo de Augener (1922) pertenecen a dos especies distintas: el ejemplar de Veracruz (no estudiado a detalle) pertenecería a *H. dianthus*, mientras que los dos ejemplares de Haití son *H. sanctaecrucis* (Hartman 1959, Bastida-Zavala & ten Hove 2002).
H. exaltata (Marenzeller, 1885)	Isla Coiba, Panamá (Monro 1933), 9 m	Localidad tipo: Enoshima, Japón. Monro (1933: 1083) registró a esta especie del Indo-Pacífico occidental, sin diagnosis ni figura. Es poco probable que esta especie se encuentre en el POT.
H. lunulifera (Claparède, 1870)	Antón Lizardo, Veracruz (Rioja 1961)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Fue sinonimizado con *H. dirampha* por Zibrowius (1971).
H. malleophorus Rioja, 1942a	Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942a)	Localidad tipo: Mazatlán, Sinaloa. Fue sinonimizado con *H. dirampha* por Bastida-Zavala (2008).

Taxón	Registros	Comentario
H. norvegica Gunnerus, 1768	Texas (Hartman 1952); Florida (Renaud 1956); Veracruz (Rioja 1961); bahía de Batabanó, Cuba (Rullier 1974), 3 m	Localidad tipo: Región de Trøndelag, Noruega. Zibrowius (1971) y ten Hove (1974) resolvieron la confusión que había entre *H. elegans* e *H. norvegica*, siendo que la primera especie tiene múltiples dentículos en la base de las setas del collar, mientras que la segunda sólo tiene dos dientes grandes. De este modo, *H. norvegica* tiene una distribución restringida al norte de Europa, mientras que *H. elegans* se ha encontrado en muchas localidades tropicales y templadas de todo el mundo, pero generalmente restringida a puertos, marinas y bahías eutrofizadas (Bastida-Zavala *et al*. 2016, 2017).
H. uncinatus Philippi, 1844	Isla Taboga, Panamá (Monro 1933)	Localidad tipo: Mediterráneo. Es considerado *nomen nudum* por Zibrowius (1971: 693–696), debido a su breve descripción y una figura poco informativa, además de que el nombre se ha usado para cuando menos 10 taxones que se describieron subsecuentemente.
Josephella marenzelleri Caullery & Mesnil, 1896	Islas Galápagos (Monro 1933); Florida (Perkins 1998)	Localidad tipo: Normandía, Francia. Es una especie europea de aguas templadas y los registros en el POT (Monro 1933: 1090) y el golfo de México (Ben-Eliahu & ten Hove 1989, Perkins 1998: 95), podrían tratarse de especies distintas.
Membranopsis inconspicua Bush, 1910	Bermudas (Bush 1910)	Localidad tipo: Bermudas. De acuerdo a ten Hove & Kupriyanova (2009), el ejemplar tipo no tiene corona radiolar, pero cuenta con nueve setígeros torácicos y una membrana torácica bien desarrollada; por ello consideraron que es un sinónimo de *Salmacinopsis setosa* Bush, 1910, un taxón pobremente descrito de Bermudas, que presenta también nueve setígeros torácicos y que muy probablemente pertenezca a *Protula*.
Mercierellopsis prietoi Rioja, 1945	Veracruz y Tabasco (Rioja 1945)	Localidad tipo: Tecolutla, Veracruz, y laguna del Carmen (o de Santa Ana), Tabasco. Esta especie de aguas salobres fue reasignada al género *Ficopomatus* por ten Hove & Weerdenburg (1978: 106).
Metavermilia acanthophora (Augener, 1914)	Isla Santiago (antes James), Galápagos (Monro 1933), 9–11 m; Centroamérica (Maurer & Williams 1988), aguas profundas	Localidad tipo: Shark Bay, Australia. Monro (1933: 1085) y Maurer & Williams (1988: 692) registraron esta especie como *Vermiliopsis acanthophora* en aguas someras (Monro) y profundas (Maurer & Williams); sin embargo, es poco probable que se trate de la misma especie toda vez que la especie nominal ha sido registrada en el Indo-Pacífico occidental, desde el intermareal hasta 17 m (Imajima 1976, Kupriyanova *et al*. 2015). Ten Hove (1975: 69) revisó los ejemplares de Monro (1933) y estos coinciden con la descripción de *Pseudovermilia occidentalis*. Bastida-Zavala (2008) consideró que el registro de Maurer & Williams (1988) podría tratarse de *P. occidentalis*; sin embargo, por la profundidad debe tratarse de otra especie. Se mantiene en la clave por precaución.
Olga elegantissima Jones, 1962	Port Royal, Jamaica (Jones 1962)	Localidad tipo: Port Royal Kays, Jamaica. Jones (1962: 202–204) estableció el género *Olga* basado en un ejemplar carente de setas del collar, aunque reconoció su similitud con *Spirobranchus*; sin embargo, ten Hove (1970: 22) demostró que *S. giganteus*, basado en una población de casi 100 ejemplares de una localidad, puede carecer, con una baja frecuencia (n= 3), de setas en uno de los lados del collar, o incluso faltarle por completo (n= 1).
Olgaharmania glandifera (Rioja, 1941a)	Acapulco, Guerrero (Rioja 1941a-b)	Localidad tipo: Acapulco, Guerrero. Esta especie fue reasignada al género *Hydroides* por Bastida-Zavala & ten Hove (2002: 105).

Taxón	Registros	Comentario
Pomatoceros (Pomatoleios) caerulescens Augener, 1922	Banco de Campeche, golfo de México (Augener 1922)	Localidad tipo: Banco de Campeche, golfo de México. Augener (1922) describió esta especie sin setas de collar, por lo que Hartman (1959) lo transfirió al género *Pomatoleios*; sin embargo, muy probablemente es sinónimo de *S. minutus*, descrita del Pacífico mexicano, que además ha sido registrada en el golfo de México, incluyendo la zona de Campeche (Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo 2000a), en ocasiones formando parte de la fauna incrustante de muelles y barcos (Lewis *et al*. 2006, Bastida-Zavala *et al*. 2016, 2017); asimismo, *S. minutus* tiene pocas setas del collar y, en ocasiones, carece por completo de ellas (Bastida-Zavala 2008, Bastida-Zavala *et al*. 2017).
Pomatostegus stellatus (Abildgaard, 1789)	Balboa e islas Taboga y Coiba, Panamá (Monro 1933); Arena Bank, Baja California Sur (Treadwell 1937); arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur (Fauvel 1943); isla Curichichi, Colombia (Laverde-Castillo 1988); arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur (Bastida-Zavala 1995); Tangolunda y La Entrega, Oaxaca (Gómez *et al*. 1997); isla de Coiba, Panamá (López-García *et al*. 1997); Baja California Sur (Bastida-Zavala 2008)	Localidad tipo: Antillas. Esta especie fue frecuentemente registrada en el POT; sin embargo, casi todos los registros se pueden asignar a *P. kroyeri*, la única especie de este género descrita para el POT (Sánchez-Ovando, obs. pers.). Sin embargo, el ejemplar de Treadwell (1937: 157) fue recolectado a 90 m, aunque su ejemplar estaba muy dañado, habiendo perdido el opérculo, por lo que este registro es dudoso en cuanto a que sea de este género.
Protis sombreriana non (McIntosh, 1885), *sensu* Treadwell (1924)	Expedición Barbados-Antigua, Antillas Menores (Treadwell (1924)	Localidad tipo: Antillas Menores. Treadwell (1924: 22) parecía haber encontrado la especie de McIntosh (1885), quien describió a *Serpula sombreriana* sin opérculo; sin embargo, el ejemplar de Treadwell es diferente por la forma de los uncinos torácicos y por carecer de setas del collar, por lo que Treadwell (1924) la transfirió al género *Protis*, la cual, se caracteriza por presentar setas del collar de tipo "aleta y limbo". Por tal razón esta especie de Treadwell tiene el estatus de *taxon inquirendum*.
Protula longisetoides Rioja, 1942a; *Subprotula longiseta* Bush, 1910; *Vermiliopsis longiseta* (Bush, 1910)	Bermudas (Bush 1910)	Localidad tipo: Bermudas. Rioja (1942a: 134), propuso que *Subprotula longiseta* Bush, 1910, es un taxón que debe transferirse al género *Protula*; sin embargo, la combinación ya estaba previamente ocupada por *P. longiseta* Schmarda, 1861 y, como esta última tiene prioridad, propuso el nombre de *P. longisetoides*. No obstante, ten Hove & Kupriyanova (2009: 102) consideraron tentativamente que la especie de Bush (1910) en realidad debería ser transferida a *Vermiliopsis*; aunque Bush (1910) indicó que sus nueve ejemplares no tenían opérculo. En WoRMS (2021) se mantiene con el estatus de *taxon inquirendum*.
P. tubularia (Montagu, 1803)	Puerto Refugio, Baja California (Steinbeck & Ricketts 1941); Acapulco, Guerrero (Rioja 1942a) y Puerto Refugio, Baja California (Rioja 1963), 110 m	Localidad tipo: Devon, Inglaterra. Los registros con este nombre, de aguas someras en el POT, muy posiblemente pertenecen a *P. balboensis*; sin embargo, el registro de Rioja (1963: 220–222) posiblemente se trate de otra especie del Pacífico, aunque es muy poco probable que se trate de *P. tubularia*. En cualquier caso, este género es muy problemático y amerita una profunda revisión (ten Hove & Kupriyanova 2009).

Taxón	Registros	Comentario
Pseudovermilia conchata ten Hove, 1975	Bahía de La Paz (Bastida-Zavala 1993); Puerto Escondido, Baja California Sur (de León-González *et al*. 1993), 30 m, sobre *Spondylus princeps*; costa de Oaxaca (Gómez *et al*. 1997); golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999)	Localidad tipo: California. Es posible que su distribución se extienda también a las aguas sublitorales o batiales de la costa occidental de Baja California. Sin embargo, muchos registros litorales y sublitorales de *P. conchata* en el Pacífico mexicano (*e.g*., Bastida-Zavala 1993, de León-González *et al*. 1993) son en realidad *P. occidentalis* o alguna especie de *Vermiliopsis*. Otros registros (*e.g*., Gómez *et al*. 1997, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999) aún deben ser confirmados. Se mantiene en la clave por precaución.
P. pileum Bush, 1907	Bermudas (Bush 1907)	Localidad tipo: Bermudas. Ten Hove (1975: 60–61) revisó el ejemplar tipo y adicionales de *P. pileum*, y los sinonimizó con *P. occidentalis*.
Salmacina dysteri (Huxley, 1855)	Veracruz (Rioja 1946); bahías de San Francisquito y Los Ángeles, Baja California (Steinbeck & Ricketts 1941), intermareal; golfo de México (Hartman 1954, Perkins & Savage 1975)	Localidad tipo: Carmarthen Bay, Gales. Las diferencias entre las distintas especies de *Salmacina* son muy sutiles (Nogueira & ten Hove 2000); sin embargo, *S. dysteri* no debe seguirse registrando en las aguas tropicales de América, ya que es una especie del norte de Europa. Los registros en el golfo de México pueden pertenecer a cualquiera de las otras tres especies descritas para la región: *S. amphidentata*, *S. ceciliae* o *S. huxleyi*; mientras que los registros del POT pueden asignarse a *S. tribranchiata*.
S. incrustans Claparède, 1870	Arrecifes de Veracruz (Rioja 1959); bahía de Batabanó, Cuba (Rullier 1974); golfo de México y Caribe (Perkins & Savage 1975); Colombia (Laverde-Castillo & Rodríguez Gómez 1987)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Mismos comentarios que para *S. dysteri*. *Salmacina incrustans* no debe seguirse registrando en las aguas tropicales de América, toda vez que es una especie descrita del Mediterráneo. Del mismo modo, los registros en el golfo de México y mar Caribe pueden pertenecer a cualquiera de las otras tres especies descritas para la región.
Schizocraspedon sp.	Ecuador-Perú (Maurer & Williams 1988), batial o abisal; Costa Rica (Maurer *et al*. 1988), 14 m	Localidad tipo de *S. furcifera* (Grube, 1878): Bohol, Filipinas. Bush (1905: 225) estableció el género *Schizocraspedon* para la especie de Grube (1878); sin embargo, Bastida-Zavala & ten Hove (2002: 105) la reasignaron a *Hydroides*. Maurer & Williams (1988: 692) incluyeron a *Schizocraspedon* sp. en su trabajo sobre poliquetos de aguas profundas (batial y abisal), entre Ecuador y Perú; mientras que Maurer *et al*. (1988: 48) la encontraron en el sublitoral del golfo de Nicoya, subsistiendo el registro hasta el listado de Dean (2004: 165); sin embargo, los ejemplares de Costa Rica fueron revisados por el primer autor (JRBZ) y corresponden a dos especies distintas: *Hydroides recurvispina* e *H. humilis*. El registro de aguas profundas seguramente se trata de otra especie.
Serpula concharum Langerhans, 1880	Sur de Salvador de Bahia, Brasil (Rullier & Amoureux 1979), 33 m	Localidad tipo: Isla Madeira, Atlántico oriental. Es una especie que se ha registrado en el Atlántico español y el Mediterráneo (Rioja 1931, Zibrowius 1968, Bianchi 1981). Es poco probable que esta especie se encuentre en las costas de Brasil, pero se mantiene en la clave por precaución.
S. vermicularis Linnaeus, 1767	Florida (Rullier 1974), 5 m	Localidad tipo: Europa occidental. Actualmente se considera que *S. vermicularis* es una especie restringida a aguas templado-frías del Atlántico norte y Mediterráneo (ten Hove & Kupriyanova 2009, Bastida-Zavala 2012).

Taxón	Registros	Comentario
Spirobranchus caeruleus (Schmarda, 1861)	Isla Marigalante, Antillas Menores (Fauvel 1953), 30 m; arrecifes de Veracruz (Rioja 1958), sobre conchas, algas y madreporarios; Guaymas, Sonora, Mazatlán, Sinaloa y Zihuatanejo, Guerrero (Rioja 1963)	Localidad tipo: Nueva Zelanda y Cabo de Buena Esperanza, Sudáfrica. Este taxón, descrito originalmente en el género *Placostegus*, ha sido muy confundido debido a la brevedad de la descripción de Schmarda (1861: 29–30) y por haberlo registrado en dos regiones muy distantes. Tiene el estatus de *taxon inquirendum* ya que, de acuerdo a Day (1973: 131), los ejemplares de Sudáfrica se podrían atribuir a *S. kraussii*, mientras que los de Nueva Zelanda, de acuerdo a WoRMS (2021) pertenecerían a otra especie, *S. cariniferus*. Asimismo, se considera que los registros de *S. caeruleus* en el Atlántico americano deberían ser *S. americanus* (WoRMS 2021) Rioja (1958: 296; 1963: 220) sinonimizó a *S. minutus* con *S. caeruleus*; no obstante, *S. minutus* difiere de *S. caeruleus* en el patrón de coloración del opérculo y la forma de la sección distal del mismo, por lo que *S. minutus* se mantiene como una especie válida, la cual debido a que puede formar parte de la fauna incrustante de barcos, se ha registrado en las costas tropicales del Pacífico y Atlántico de América (Bastida-Zavala *et al*. 2016, 2017).
S. crosslandi (Pixell, 1913)	Topolobampo y Navachiste, Sinaloa (Rioja 1947b), incrustantes; arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur (Bastida-Zavala 1995), 17 m	Localidad tipo: Ras Shangani y Chwaka, Tanzania. Rioja (1947b: 215–221) y Bastida-Zavala (1995: 25), indican que la especie de Pixell (1913) fue descrita del mar Rojo, cuando en realidad fue de Tanzania. *Spirobranchus crosslandi* fue sinonimizada con *S. kraussii* (Hartman 1959); sin embargo, un trabajo reciente, incluyendo análisis moleculares, indica que *S. kraussii* se restringe a aguas templado-frías de Sudáfrica y el sur de Mozambique (Simon *et al*. 2019), por lo que cabría esperar se valide el nombre de la especie de Pixell (1913) para África oriental tropical. Un posterior análisis del ejemplar de Cabo Pulmo indica que se trata de *S. minutus* (Bastida-Zavala 2008); sin embargo, los ejemplares de Rioja (1947b) están perdidos y, a partir de su descripción, podría considerarse como una especie indescrita. Se mantiene en la clave por precaución.
S. cf. *gaymardi sensu* Bastida-Zavala (2008)	Baja California, Colima y Oaxaca (Bastida-Zavala 2008), 0–10 m	Después de la revisión de los mismos ejemplares, Sánchez-Ovando *et al*. (en prep. b) consideraron que se trata de una posible nueva especie cercana al complejo *Spirobranchus corniculatus*.
S. giganteus (Pallas, 1766)	Islas Taboga y Perlas, Panamá; isla Gorgona, Colombia; islas Galápagos, Ecuador (Monro 1933); arrecife de Cabo Pulmo y La Paz, Baja California Sur (Fauvel 1943); Baja California Sur, Sinaloa y Guerrero (Rioja 1963); arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur (Bastida-Zavala 1995); Cacaluta, Oaxaca (Gómez *et al*. 1997); isla de Coiba, Panamá (López-García *et al*. 1997)	Localidad tipo: Antillas. Esta especie fue frecuentemente registrada en el POT; sin embargo, los registros pueden pertenecer a dos especies distintas, descritas de la región: *S. incrassatus* y *S.* cf. *corniculatus*.
S. quadricornis (Grube, 1878)	Isla Santa Catalina, Baja California Sur (Hernández-Alcántara *et al*. 2003)	Localidad tipo: Ubay, Filipinas. Hernández-Alcántara *et al*. (2003: 9) incluyeron el registro de Treadwell (1914) de *S. quadricornis* de la isla Santa Catalina, Baja California Sur; sin embargo, fue un error, ya que el registro de Treadwell (1914) corresponde a Avalon, en la isla Santa Catalina, en el sur de California, y sus ejemplares posiblemente pertenecen a *S. spinosus* (Bastida-Zavala *et al*. 2016).

Taxón	Registros	Comentario
S. tetraceros (Schmarda, 1861)	Islas de Curazao, Granada y Española, Antillas, así como en el POT (ten Hove 1970); Caribe colombiano (Laverde-Castillo & Rodríguez-Gómez 1987); sur de Brasil (Rodrigues *et al*. 2020)	Localidad tipo: Nueva Gales del Sur, Australia. *Spirobranchus dendropoma*, descrito para la isla Santo Tomás, fue sinonimizado con *S. tetraceros* por ten Hove (1970: 3), aunque posteriormente *S. dendropoma* fue considerada como una especie válida por Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000: 821–823). *Spirobranchus tetraceros* se considera parte de un complejo de especies (ten Hove & Kupriyanova 2009). Los ejemplares del sur de Brasil, registrados como *S. tetraceros*, tienen varias diferencias con *S. dendropoma*, por lo que podría tratarse de una especie distinta.
S. triqueter (Linnaeus, 1758)	Bermudas (Jones *et al*. 1986)	Localidad tipo: Mar del Norte. Es poco probable que los registros en el Atlántico occidental tropical de *S. triqueter* (como *Pomatoceros*) sean correctos. Cuando menos el registro de Jones *et al*. (1986) para Bermudas en realidad se trata de *S. polycerus* (ten Hove, com. pers. 1999).
Vermiliopsis cornuta Rioja, 1948	La Paz, Baja California Sur (Rioja 1948)	Localidad tipo: La Paz, Baja California Sur. Fue considerado un sinónimo menor de *Pseudovermilia occidentalis* por ten Hove (1975: 59).
V. glandigera Gravier, 1906	Isla Coiba (Monro 1933), 9 m	Localidad tipo: Yibuti, mar Rojo. *Vermiliopsis glandigera* junto con *V. infundibulum* forman un gran complejo de especies (ten Hove & Kupriyanova 2009); sin embargo, para el POT se describió a *V. multiannulata*, un nombre disponible para la región en espera de la revisión de este género.
V. infundibulum (Philippi, 1844)	Isla Marigalante, Antillas Menores (Fauvel 1953), 30–80 m	Localidad tipo: Mar Mediterráneo. Mismo comentario de la especie anterior. Para el mar Caribe se describió a *V. annulata*, un nombre que engloba cuando menos dos especies distintas (ten Hove & Kupriyanova 2009).
V. multiannulata (Moore, 1923)	Acapulco, Guerrero (Rioja 1941b); Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942a); Zihuatanejo (Guerrero), Puerto Vallarta (Jalisco), Topolobampo (Sinaloa) y Guaymas (Sonora) (Rioja 1963)	Localidad tipo: Faro de Point Pinos, California. Después de revisar el material tipo, ten Hove (1975: 70) indicó que solo el holotipo pertenece a *V. multiannulata*, mientras que los cotipos son *Pseudovermilia conchata*. Rioja (1941b: 734, 1942a: 130, 1963: 220) registró a *V. multiannulata* en varias localidades del Pacífico mexicano, registros que Bastida-Zavala (2008: 54) consideró que pertenecerían a *P. occidentalis*, aunque los ejemplares revisados por Rioja están perdidos. No obstante, cuando menos los ejemplares de Acapulco (Rioja 1941b: 734, lám. 9, figs. 29–36) si se ajustan a la descripción de *V. multiannulata*. Por lo anterior, esta especie se mantiene en la clave como una especie válida, aunque se requiere una revisión profunda del género.
Spirorbinae		
Bushiella (Jugaria) granulata (Linnaeus, 1767)	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942b)	Localidad tipo: Groenlandia. Rioja (1942b: 139 registró esta especie como *Spirorbis (Pileolaria) granulatum*; sin embargo, es poco probable que esta especie del Ártico se encuentre en el POT; pero se mantiene en la clave por precaución.
B. (J.) quadrangularis (Stimpson, 1854)	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Knight-Jones *et al*. 1979)	Localidad tipo: Boca de Fundy Bay, New Brunswick, Canadá. Knight-Jones *et al*. 1979: 443), consideraron que el registro de Rioja (1942b), como *Spirorbis (Pileolaria) granulatum*, es en realidad esta especie; sin embargo, es poco probable que la misma especie del Atlántico canadiense se encuentra en las aguas cálidas del POT. Se mantiene en la clave por precaución.

Taxón	Registros	Comentario
Circeis armoricana Saint-Joseph, 1894	Acapulco (Guerrero) y Mazatlán (Sinaloa) (Rioja 1942b); Guaymas (Sonora), isla de la Asunción y La Paz (Baja California Sur) y Acapulco (Guerrero) (Rioja 1963)	Localidad tipo: Dinard, Bretaña, Francia. Rioja (1942b: 147 y 1963: 225), registró este taxón como *Spirorbis (Circeis) spirillum* y *S. (Dexiospira) spirillum*, respectivamente; en ambos casos indicando que se trataba de la variación *armoricanus*. Posteriormente, Knight-Jones *et al*. (1979: 427–428) sinonimizaron estos registros con *Circeis armoricana*. Recientemente, Rzhavsky *et al*. (2018) consideraron que *C. armoricana* y *C. spirillum* son especies válidas, separables por la forma de crecimiento del tubo y con una distribución restringida al océano Ártico, incluyendo a Alaska y el norte de Europa, por lo que es poco probable que, cualquiera de ambos taxones, se encuentren en aguas tropicales del Pacífico mexicano. No obstante, se mantienen en la clave por precaución.
C. spirillum (Linnaeus, 1758)	Islas Verde y Santiaguillo, Veracruz (Rioja 1958)	Localidad tipo: Atlántico europeo. Es poco probable que esta especie del Atlántico europeo se encuentre en el golfo de México, por ello el registro de Rioja (1958: 298) se considera cuestionable (ver especie previa), pero se mantiene en la clave por precaución.
Dexiospira corrugatus (Montagu, 1803)	Rada del Instituto de Oceanología, Cuba (Ibarzábal 1986), 2 m	Localidad tipo: Milton, Inglaterra. Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000b: 844) revisaron el mismo ejemplar registrado por Ibarzábal (1986: 16), el cual tenía un tubo espiralado de manera irregular, pero muy grande para ser de espirórbino; el ejemplar se determinó como *Hydroides bispinosa*.
Janua heterostropha (Montagu, 1803)	Islas Galápagos (Bailey & Harris 1968); La Paz, Baja California Sur (Knight-Jones *et al*. 1979)	Localidad tipo: Reino Unido. Los registros de esta especie en el POT fueron con el nombre de *J. pagenstecheri* (Quatrefages, 1866), o bien de *Spirorbis pusilloides* Bush, 1905, descritas de Francia; ambas fueron sinonimizadas con *J. heterostropha* por Rzhavsky *et al*. (2014: 92). En vista de que su distribución es el norte de Europa y el océano Ártico, sus registros en el POT son cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.
Leodora knightjonesi (de Silva, 1965)	Antillas Menores y Puerto Rico (Bailey 1970)	Localidad tipo: Sri Lanka, océano Índico. Los registros de este taxón en el Caribe son muy cuestionables (Bailey 1970: 62–69), toda vez que la distribución nativa de la especie está al norte del océano Índico. Se mantiene en la clave por precaución.
Neodexiospira foraminosa (Bush *in* Moore & Bush, 1904)	Bermudas (Bush 1905, como *Spirorbis formosus*)	Localidad tipo: Honshu, Japón. Al parecer hay una fuerte confusión con las localidades tipo y sinonimias. *Neodexiospira foraminosa* fue descrita de Japón, toda vez que Bush (*in* Moore & Bush, 1904: 177) indicó claramente que los ejemplares provienen de la estación 3,730 del Albatross, a 62 m; sin embargo, WoRMS (2021) indican que su localidad tipo es Bermudas; en tanto, Bush (1905: 251–252) complementó la descripción de *N. foraminosa*, además de describir a *N. formosa*, esta si de Bermudas y la corriente del Golfo. Posteriormente, Bailey (1970: 75) consideró que algunas figuras de la descripción de Bush (1905) corresponderían a *N. steueri*, descrita para el golfo de Suez. Por precaución se mantendrán en la clave a *N. formosa* y *N. steueri*, no así *N. foraminosa*, que formalmente no ha sido registrada en América tropical.
N. pseudocorrugata (Bush, 1905)	Antillas Menores, Puerto Rico y Florida (Bailey 1970); isla Coiba, Panamá (López-García *et al*. 1997)	Localidad tipo: Italia. Bush (1905: 250) estableció este nombre nuevo para los registros de *Spirorbis corrugatus* (no Montagu) realizados por Caullery & Mesnil (1897) para Italia. Los registros para Florida y mar Caribe y la isla Coiba, en Panamá, se consideran cuestionables, pero se mantiene en la clave por precaución.

Taxón	Registros	Comentario
N. steueri (Sterzinger, 1909)	Antillas Menores y Puerto Rico (Bailey 1970)	Localidad tipo: Golfo de Suez. Los registros para el mar Caribe (Bailey 1970), se consideran cuestionables, ya que es poco probable que esta especie del mar Rojo se encuentre en el Caribe. Se mantiene en la clave por precaución.
Pileolaria militaris Claparède, 1868	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942b)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Es poco probable que los registros de Rioja (1942b: 139–142) pertenezcan a la especie del Mediterráneo; de hecho, Rioja (1942b: 142) mencionó diferencias en el opérculo de sus ejemplares comparados con los de España. Por su parte, Bailey (1970: 70–72) consideró posible que los ejemplares de Rioja (1942b) sean en realidad *P. quasimilitaris*, descrita por ella para las Antillas; sin embargo, es poco probable que esta última especie tenga una distribución anfiamericana. En cualquier caso, se mantiene en la clave por precaución.
P. morchi (Levinsen, 1884)	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942b); isla Espíritu Santo, Baja California Sur (Rioja 1963)	Localidad tipo: Mar del Norte. Es poco probable que esta especie, registrada como *Spirorbis morchi*, del norte de Europa se encuentre en el POT, por lo que los registros de Rioja (1942b: 142–143, 1963: 222) se consideran cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.
P. rosepigmentata (Uchida, 1971)	Florida (Perkins 1998)	Localidad tipo: Hokkaido, Japón. Esta especie japonesa es poco probable que se encuentre en el golfo de México; sin embargo, Knigth-Jones *et al*. (1975b) la registraron sobre frondas de *Sargassum muticum* en Portsmouth, Inglaterra, aunque sólo se trataba de ejemplares juveniles que fueron similares a la especie japonesa.
Protolaeospira racemosa Pixell, 1912	Ensenada, Baja California, e isla de la Asunción, Baja California Sur (Rioja 1963)	Localidad tipo: Isla de Vancouver, Canadá. Knight-Jones *et al*. (1979: 450) sinonimizaron la especie de Pixell con *P. (Protolaeospira) eximia*, descrita de California.
Simplaria pseudomilitaris (Thiriot-Quiévreux, 1965)	Islas de las Perlas, Panamá, y varias localidades de Costa Rica (Knight-Jones *et al*. 1979)	Localidad tipo: Tolón, Francia, y ha sido registrada por todo el mundo (Knight-Jones *et al*. 1979). Los registros para el POT son cuestionables, pero se mantiene en la clave por precaución.
Spirorbis (Laeospira) borealis Daudin, 1800	Guaymas, Sonora, y Topolobampo y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1963)	Localidad tipo: Francia. De acuerdo a Rzhavsky *et al*. (2018), esta especie se considera un sinónimo menor de *S. (Spirorbis) spirobis* (Linnaeus, 1758). Es poco probable que este último taxón, que se distribuye en el norte de Europa y el océano Ártico, se encuentre por igual en aguas tropicales del Pacífico oriental.
S. claparedei (Caullery & Mesnil, 1897)	Islas Santa Cruz, Marchena, Rábida (Jarvis), Santiago (James) y Pinzón (Duncan), Galápagos (Bailey & Harris 1968)	Localidad tipo: Cabo de Hornos, Chile. Es poco probable que una especie de aguas frías se encuentre en las islas Galápagos, por lo que se consideran cuestionables los registros de Bailey & Harris (1968: 167). Asimismo, este taxón no está incluido en la base de datos de WoRMS (2021). Se mantiene en la clave por precaución.

Taxón	Registros	Comentario
S. (Janua) corrugatus Caullery & Mesnil, 1897	Antillas y Florida (Bailey 1970)	Localidad tipo: Milton, Inglaterra (de *S. corrugatus* Montagu, 1803). Al parecer, Bailey (1970: 72) se equivocó al darle la autoría de la especie, como *S. (Janua) corrugatus*, a Caullery & Mesnil (1897); pero antes Bush (1905) cambió el nombre al taxón de Caullery & Mesnil (1897), como *S. pseudocorrugatus* Bush, 1905 (ver *Neodexiospira pseudocorrugata* en esta tabla). En tanto, *S. corrugatus* tiene un complejo historial de sinonimias y ubicación en distintos géneros y de hecho aparece en dos ocasiones en WoRMS (2021), en una como especie válida y en otra como sinónimo de *S. (Spirorbis) rupestris* Gee & Knight-Jones, 1962. En cualquiera de los casos, tanto *S. corrugatus* como *Neodexiospira pseudocorrugata*, se describieron en el Atlántico europeo y es poco probable que se encuentren en Florida, el mar Caribe, o en el POT.
S. variabilis Bush, 1905	Acapulco, Guerrero (Rioja 1942b); isla Socorro (Rioja 1960)	Localidad tipo: Puerto de Sitka, Alaska. Es poco probable que esta especie nativa de las aguas frías de Alaska se encuentre en el POT, por lo que los registros de Rioja (1942b: 138–139, 1960: 256) se consideran cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.
S. (Dexiospira) pusilloides (Bush, 1905) o *S. (Janua) pusilloides* (Bush, 1905)	Acapulco, Guerrero (Rioja 1941b); Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942b)	Localidad tipo: Arcachón, Francia. Fue sinonimizada con *Janua heterostropha* (Rzhavsky *et al*. 2014: 92). Es poco probable que esta especie del Atlántico europeo se encuentre en el POT, por ello los registros de Rioja (1941b: 739, 1942b: 151–152) se consideran cuestionables.
S. (Spirorbis) bidentatus Bailey & Harris, 1968	Islas Aruba y San Eustaquio, Caribe (Knight-Jones *et al*. 1979)	Localidad tipo: Bahía de la Academia, isla Santa Cruz, Galápagos. Es poco probable que esta especie del POT se encuentre en el Caribe o en las islas Canarias, por lo que los registros de Knight-Jones *et al*. (1979: 425), en estos sitios, son cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.
Vinearia koehleri (Caullery & Mesnil, 1897)	Islas de Curazao y Puerto Rico (Bailey 1970)	Localidad tipo: La Ciotat, cerca de Marsella, Francia. Es poco probable que esta especie del Mediterráneo, que ha sido registrada en los tres océanos tropicales (Knight-Jones & Fordy 1979), se encuentre en el Caribe, por lo que los registros de Bailey (1970: 69–70) son cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.

51. Siboglinidae Caullery, 1914

María Ana Tovar-Hernández[1] & Sergio I. Salazar-Vallejo[2]

1) Laboratorio de Biosistemática, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León
maria_ana_tovar@yahoo.com
2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Siboglinidae integra a un particular grupo de poliquetos tubícolas conocidos previamente como pogonóforos (frenulados y vestimentíferos) que dependen de bacterias simbiontes internas para su nutrición (Fig. 1). Estos animales son organismos marinos bentónicos que se distribuyen en todas las profundidades marinas. En Florida se ha reportado una especie a 24 m de profundidad (Southward & Cutler 1986), mientras que en la zona hadal de la trinchera Izu-Bonin en Japón se tiene el registro a mayor profundidad de un siboglínido: 9735 m (Ivanov 1957). Son buenos representantes de las comunidades de ventilas hidrotermales, manantiales fríos y en huesos de ballenas y otros vertebrados en descomposición.

La historia de la familia se remonta a la revisión de los materiales recolectados durante la expedición holandesa de la Siboga, realizada en Indonesia, que permitió a Maurice Caullery reconocer un novedoso patrón morfológico en un gusano muy largo y muy delgado, sin boca y sin tubo digestivo, por lo que propuso el género *Siboglinum* y la familia Siboglinidae (Caullery, 1914), aunque la breve nota original requirió treinta años para ser extendida cabalmente en una monografía con la descripción formal de la primera especie de dicho género, *Siboglinum weberi* (Caullery 1944).

Antes de la publicación de dicha monografía, Uschakov (1933) describió *Lamellisabella zachsi,* quien la consideró como miembro de los Sabellidae y a la que emplazó en una nueva subfamilia (Lamellisabellinae). Johansson había terminado una monografía que incluyó a los sabélidos y en un par de notas (Johansson 1937, 1939) rechazó la afinidad propuesta por Uschakov y formó una nueva clase a la que denominó Pogonophora en la que incluyó a *Lamellisabella*, y a la que Ivanov (1951) agregó *Siboglinum*. Ivanov no pudo notar, por la publicación casi simultánea en los estándares de esa época, que Pearse (1949 cit. Hartman 1954) había propuesto que el grupo fuera reconocido como un nuevo phylum, y junto con Petrunkevitch, propusieron otro nombre para el filo, Brachiata (Ivanov & Petrunkevitch 1955). Luego, en la monografía del grupo (Ivanov 1963), la tabla de contenido lo reconoce como clase Pogonophora Johansson, 1937 mientras que en el contenido se indica como Phylum Pogonophora Beklemishev, 1944.

La extrema delgadez del cuerpo, combinada con la falta de tubo digestivo y el desconocimiento de la región posterior, complicó mucho la comprensión e interpretación del cuerpo de los pogonóforos y por ello sus afinidades fueron tan inestables. Hartman (1954) consideró que los géneros entonces conocidos podrían asimilarse a varias familias de poliquetos, tales como los sabélidos (*Lamellisabella, Spirobrachia* Ivanov, 1952), a los terebélidos (*Birsteinia* Ivanov, 1952*, Polybrachia* Ivanov, 1952), o a los anfarétidos (*Heptabrachia* Ivanov, 1952). Los ríftinos o vestimentíferos (*Lamellibrachia* Webb, 1969) no fueron conocidos sino hasta fines de los 1960.

Esta reflexión sobre las afinidades con los anélidos no fue seguida y el grupo fue considerado inicialmente como deuterostomado (Ivanov 1963). Casi al mismo tiempo, Webb (1964) describió la región posterior como segmentada y provista con setas; esta parte conocida ahora como opistosoma es frágil y suele romperse con facilidad, lo que explica que en las décadas anteriores fue omitida en las descripciones. Webb (1969) describió *Lamellibrachia barhami* para aguas profundas del sur de California y la ubicó en un nuevo taxón: Vestimentifera, dentro de Pogonophora. Se trata de un animal con una corona, un opérculo y dos pliegues o alas laterales prominentes que se conoce como vestimento. Nørrevang (1970) confirmó que

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

los animales presentan un cordón nervioso ventral y desde entonces la familia es considerada dentro de la división de los protostomados. Más tarde, con el descubrimiento y exploración de las ventilas hidrotermales en las Galápagos, Jones (1981) describió *Riftia pachyptila*, una especie que alcanza tallas mayores a 1.5 m y en 1985, elevó Vestimentifera a nivel de filo y proporcionó una clasificación completa para estos organismos.

Como era de esperar, la falta de tubo digestivo en las especies del grupo llamó mucho la atención. Por ello, hubo varios estudios tempranos acerca de los mecanismos para incorporar compuestos orgánicos disueltos en el agua (Southward & Southward 1968, 1980). Estudios posteriores mostraron que en el interior del cuerpo de los siboglínidos había una estructura ricamente irrigada con abundancia de bacterias quimioautotróficas; dicha estructura fue denominada originalmente como región con bacteriocitos (Southward 1982) y luego renombrada como trofosoma cuando se le ligó con la alimentación. Entonces, los siboglínidos combinan la incorporación de materia orgánica disuelta con los productos de la actividad bacteriana en el trofosoma; las bacterias mutualistas obtienen energía de compuestos de azufre en las ventilas hidrotermales, o de metano en los manantiales fríos. Debe resaltarse que los juveniles pueden presentar tubo digestivo (Southward 1988, Gardiner & Jones 1994) y a partir de los rudimentos del mismo se genera el trofosoma.

No obstante, *Osedax* es uno de los descubrimientos más interesantes de las últimas décadas porque carece de trofosoma. Se trata de un siboglínido diminuto con la región posterior del cuerpo arborescente, asociado comúnmente a huesos de ballena por su alto contenido en lípidos (Higgs *et al*. 2011). Fue descubierto en los restos de una ballena gris a 2891 m de profundidad en California (Rouse *et al*. 2004), aunque el rango batimétrico incluye aguas someras y se extiende entre los 15 m y los 3328 m de profundidad (Taboada *et al*. 2015, Shimabukuro & Sumida 2019). Hoy en día el género *Osedax* está compuesto por 27 especies (Eilertsen *et al*. 2020), siendo el único género de Polychaeta en el que todas sus especies tienen secuencias genéticas. *Osedax* también coloniza huesos de vaca sumergidos (Jones *et al*. 2008), tortugas, peces, aves y otros mamíferos marinos (Rouse *et al*. 2018). Se han descrito varias especies para la Antártida (Glover *et al*. 2013, Amon *et al*. 2014) y una en el Ártico, en la latitud 73ºN siendo el registro a mayor latitud (Eliertsen *et al*. 2020).

En lugar del trofosoma, *Osedax* adquirió un ovisaco posterior con un sistema ramificado muy vascularizado con apariencia de unas raíces. El interior del ovisaco, además de tener los ovarios, aloja bacterias del orden Oceanospirillales, cuya característica principal es la degradación heterotrófica de compuestos orgánicos complejos. El sistema de rizoides penetra en los huesos de las ballenas por disolución ácida (Tresguerres *et al*. 2013) y con la ayuda de las bacterias degradan las reservas de lípidos y proteínas de los huesos, algo que se ha documentado también para algunas especies de *Lamellibrachia* (Dattagupta *et al*. 2006). Esto ha sido demostrado con transcriptómica y expresión de varios genes de proteinasas y transportadores (Miyamoto *et al*. 2017).

Los machos de *Osedax* son pedomórficos; es decir, conservan rasgos larvales, son enanos y viven dentro del tubo de las hembras (Rouse *et al* 2004; Maderspacher 2015). El ovisaco, el sistema de rizoides y la degradación heterótrofa son únicos entre los metazoos y de ahí la relevancia del hallazgo. Una reducción extrema de los machos se muestra en la figura 2D.

A pesar de que *Osedax* fue encontrado originalmente en huesos de ballena gris de la bahía de Monterey, California, no existen registros en aguas mexicanas. Sin embargo, la distribución de estas ballenas abarca los mares de Okhotsk y Bering hasta el litoral occidental de la península de Baja California y el golfo de California (Mate *et al*. 2015), siendo las lagunas costeras las zonas de parto y crianza de estas ballenas, por lo que es altamente factible que las especies de *Osedax* descubiertas en California abarquen otras localidades del Pacífico oriental tropical.

Siboglinidae está conformada por 32 géneros y 178 especies (Pamungkas *et al*. 2019). Los estudios sobre la fauna de América tropical se pueden separar en los realizados en el Caribe, principalmente por Nielsen (1965), Southward (1966, 1968, 1972), Southward & Brattegard (1968) y por Gureeva (1981), y los realizados en el Pacífico oriental, que se deben principalmente a Kirkegaard

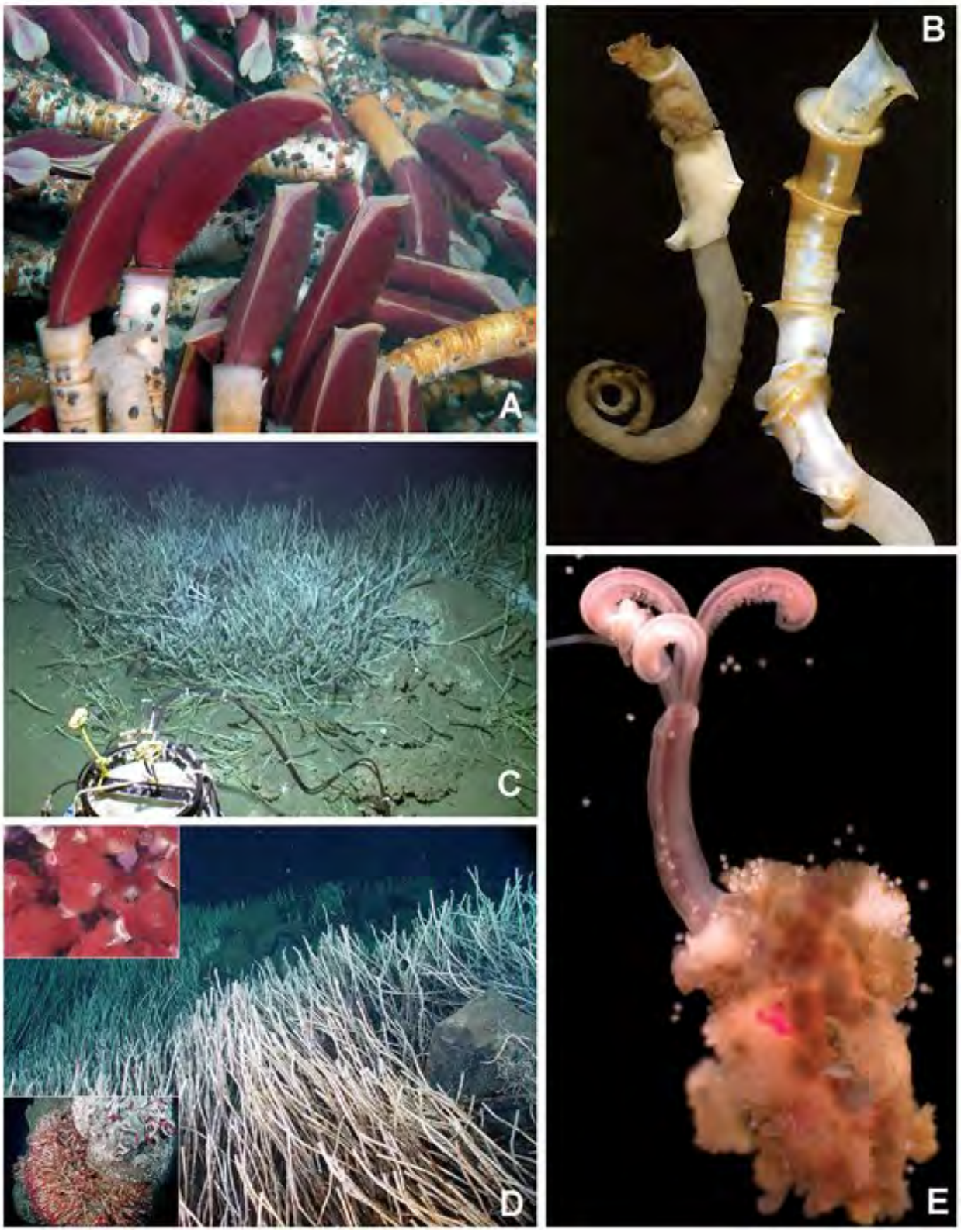


Figura 1. Representantes de Siboglinidae. A) *Riftia*, B) *Oasisia*, C) *Escarpia*, D) *Ridgeia*, E) *Osedax*. Todas de Deep-water chemosynthethic species (CoML ChEss Project). Creative commons license CC BY-NC 3.0.

(1956), Hartman (1961), Cutler (1965), Adegoke (1967) y Jones (1985), con lo que la lista ronda las 48 especies (38 en el golfo de México y Caribe, nueve en el Pacífico oriental tropical y uno en la costa occidental de la península de Baja California), por lo que nuestros mares tendrían un 27% de la fauna mundial del grupo descrita hasta la fecha. A 10 años de la publicación de la primera edición de este libro (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo 2009), ha habido un incremento en el número de publicaciones sobre el grupo. A pesar de ello, sólo existen dos nuevos registros de siboglínidos para América tropical: el reporte de *Lamellibrachia barhami* Webb, 1969 y la descripción de *L. donwalshi* Mccowin & Rouse, 2018, ambos para Costa Rica (Mccowin & Rouse 2018).

Actualmente se trabaja en la descripción de un par de especies para el golfo de México y en el reporte de algunas especies californianas de *Osedax* en Costa Rica (Rouse, com. pers.), por lo que la cifra seguramente será incrementada. Además, se ha demostrado gran capacidad de dispersión entre los ambientes que ocupan (Vrijenhoek 2010, Cowart *et al*. 2013, Huang *et al*. 2016). Por ejemplo, Taboada *et al*. (2015) encontraron un mismo haplotipo para *Osedax deceptionensis* en dos islas separadas por 1,600 km (Decepción y Georgia del Sur); *Osedax rubiplumus* tiene una distribución transoceánica en California, Japón, la Antártida y en el océano Índico (Zhou *et al*. 2020); y la distribución de *Sclerolinum contortum* Smirnov, 2000 se ha confirmado en los dos polos y a lo largo del Atlántico (Eichinger *et al*. 2013, Georgieva *et al*. 2015).

Sistemática

Anélidos o independientes

La primera evidencia que agrupó un vestimentífero (*Lamellibrachia)* dentro de Annelida fue la de Kojima *et al*. (1993) con base en un estudio molecular. Bartolomaeus (1995) describió que la estructura de los uncinos de los pogonóforos y vestimentíferos era similar a los presentes en los terebélidos y sabélidos y sugirió su inclusión dentro de Annelida, hipótesis que se confirmó en la filogenia morfológica de Rouse & Fauchald (1995), en la que los pogonóforos y los vestimentíferos forman un clado bien definido dentro de los anélidos. Estos últimos autores propusieron que ambos grupos podrían ser considerados como una sola familia, sugiriendo erróneamente que el nombre de la misma sería Lamellisabellidae. Poco después aplicaron el nombre original de Caullery, corrigieron dicha sugerencia a Siboglinidae y con base en una filogenia morfológica, demostraron que pogonóforos y vestimentíferos se agrupan dentro de un clado que incluye también a los sabélidos (Rouse & Fauchald 1997). Luego, las filogenias morfológicas de Rouse (2001) y Schulze (2003) confirmaban también la monofilia y la inclusión de Siboglinidae dentro de Annelida.

Por su parte, existen numerosos estudios moleculares con diferentes aproximaciones que también confirmaron la ubicación de Siboglinidae dentro de Annelida (Struck 2019): factor-1-alpha (McHugh 1997, Kojima 1998); citocromo oxidasa c subunidad I (Black *et al*. 1997, Glover *et al*. 2013), hemoglobinas (Negrisolo *et al*. 2001, Bailly *et al*. 2002), 18S y 28S rRNA (Halanych *et al*. 1998, 2001, Bleidorn *et al*. 2003, Passamaneck & Halanych 2006, Struck *et al*. 2008), análisis de multigenes (Brown *et al*. 1999, Colgan *et al*. 2006, Rousset *et al*. 2007, Struck *et al*. 2007), genomas mitocondriales (Boore & Brown 2000, Jennings & Halanych 2005) y filogenómica (Dordel *et al*. 2010, Struck *et al*. 2011, 2015, Struck 2013, Weigert *et al*. 2014, Andrade *et al*. 2015, Li *et al*. 2016).

De este modo, después de ser considerados como dos filos independientes (Pogonophora y Vestimentifera), hoy comprenden una familia monofilética, Siboglinidae, dentro de Annelida. Esta reducción de los phyla Pogonophora y Vestimentifera a Siboglinidae, y su aceptación por casi todos los científicos interesados en el tema, la calificó Read (2019) como una de las deflaciones de rangos taxonómicos superiores más notorias en la historia de la biología.

Ubicación en Annelida

Mientras que todos los datos morfológicos y moleculares respaldan claramente la ubicación de Siboglinidae dentro de Annelida, su posición filogenética precisa dentro de Annelida es aún incierta. Bartolomaeus (1995) sugirió que Siboglinidae estaba más relacionado a Sabellidae que a Terebellidae debido a la posesión de un par de nefridios anteriores, pero éste es un carácter homoplástico y también está presente en

Acrocirridae, Cirratulidae, Flabelligeridae y Sternaspidae (Rouse & Fauchald 1997).

El análisis morfológico de Rouse & Fauchald (1997) ubicó a Siboglinidae, Sabellariidae, Sabellidae y Serpulidae en un sólo clado. Pero, los caracteres empleados, como la fusión del peristomio con el prostomio fueron reversibles u homoplásticos, por lo que el soporte de este clado es bastante débil.

Rousset *et al*. (2004) restringió su análisis morfológico a los taxones de Canalipalpata. En él, Siboglinidae resultó el grupo hermano de un clado que incluye a Terebellida y Oweniidae, mientras que el resto de los taxa de Sabellida formaron un grupo hermano de este clado. Por otro lado, en el análisis combinado de rRNA 18S y 28S de Rousset *et al*. (2004), Siboglinidae resultó ser más cercano a los owénidos que a los sabélidos. De acuerdo con estos autores, los caracteres morfológicos que apoyan esa posición son las setas que emergen de la pared del cuerpo en los segmentos posteriores y la presencia de un cordón nervioso intra-epidérmico, aunque por lo menos el último carácter es considerado homoplástico (Struck, 2019).

Luego, un análisis combinado (morfología y molecular) de Zrzavy *et al*. (2009) ubicó a Siboglinidae en diferentes posiciones, ya sea como grupo hermano de Clitellata o junto a Oweniidae.

Con base en filogenómica, Siboglinidae fue ubicada dentro de Sedentaria, pero con posición incierta dentro del grupo (Struck *et al*. 2011, Struck 2013, Andrade *et al*. 2015). Los últimos estudios de filogenómica ubicaron a Siboglinidae como grupo hermano de Cirratulidae dentro de Sedentaria (Weigert *et al*. 2014, Struck *et al*. 2015). Y con histología, Karaseva *et al*. (2020), sugirieron que el obturáculo de *Oasisia* es homólogo a los labios dorsales de Sabellidae.

Linajes

En Siboglinidae existe una tendencia a favor del uso de clados sobre el reconocimiento de subfamilias como categorías de clasificación linneanas. Esta corriente proviene de Rouse (2001), que eliminó el nombre de Pogonophora como nombre de taxón, pero retuvo los nombres Frenulata, Monilifera (establecido por Ivanov 1991 como una subclase) y Vestimentifera, pues éstos fueron definidos de acuerdo con los principios de la taxonomía y los tres están contenidos dentro de Siboglinidae. El resto de los nombres, con la excepción de aquellos con el rango de género o especie, fueron considerados por Rouse (2001) como redundantes porque son taxones vacíos o representan ensambles para- o polifiléticos.

Así, de acuerdo con Rouse (1991), Monilifera (propuesto como subclase de Pogonophora por Ivanov 1991) está representado por especies con anillos de setas (uncinos) en el opistosoma, como en el holotipo de *Sclerolinum magdalenae* Southward, 1972. Vestimentifera incluye especies con un vestimento, como en el holotipo de *Riftia pachyptila*. Y Frenulata con especies con un anillo a mitad del tronco, como en el holotipo de *Siboglinum weberi* Caullery, 1914 (Rouse 1991).

Hoy en día, numerosos trabajos han optado por el uso de los clados Vestimentifera, Monilifera (*Sclerolinum*), *Osedax* y Frenulata (Hilário *et al*. 2011, Eichinger *et al*. 2013, Glover *et al*. 2013, Li *et al*. 2015), pero la ubicación de *Osedax* es aún motivo de controversia. Algunos trabajos infieren que *Osedax* es grupo hermano de Vestimentifera + *Sclerolinum* (Rouse *et al*. 2004, Glover *et al*. 2005, Pleijel *et al*. 2009, Li *et al*. 2015, 2016), mientras que otros sugieren que *Osedax* es más cercano a Frenulata (Glover *et al*. 2013, Rouse *et al*. 2015).

En otra vertiente, Southward *et al*. (2005) consideraron tres subclases (Frenulata o Perviata, Monilifera y Vestimentifera) y 13 familias (seis contienen sólo un género), aunque confundieron los niveles de familia (Siboglinidae) con clase (Pogonophora) al considerarlos equivalentes. Estos autores, caracterizaron también tres patrones morfológicos dependiendo del desarrollo del extremo anterior. Así, puede haber uno o muchos palpos provistos de pínulas (Siboglininae o Frenulata), sólo dos palpos lisos (Sclerolininae o Monilifera), o un par de lóbulos carnosos que llevan muchos tentáculos diminutos y un opérculo (Riftiinae o Vestimentifera). Si se considera que esta variación es equivalente a la que muestran los anfarétidos en el desarrollo de los tentáculos y las branquias, entonces estos patrones podrían incorporarse a la misma familia y ser consideradas como subfamilias. Bajo este razonamiento, en la versión previa de este capítulo (Tovar-Hernández

& Salazar-Vallejo 2009) se consideraron Sclerolininae, Siboglininae y Riftiinae como subfamilias (*Osedax* no fue incluido, pues las especies conocidas hasta entonces provenían de California, fuera del alcance geográfico de este libro). Por su parte, Smirnov (2008) usó Frenulata, Monilifera y Vestimentifera como subclases, y Sclerolinidae como familia. Karaseva *et al*. (2016) consideraron Vestimentifera como una subfamilia, compuesta por tres infrafamilias.

Se ha discutido mucho sobre el uso del Filocódigo *versus* la clasificación Linneana por lo que no profundizaremos aquí en ello (de Queiroz 2006, Kuntner & Agnarsson 2006, Fitzhugh 2010, de Araújo Costa *et al*. 2017). Sin embargo, en éste capítulo optamos por una posición ecléctica, proporcionando ambas clasificaciones al mismo nivel. Será el usuario del capítulo el que decida cuál de éstas usar.

Futuro

Se han realizado muchos estudios en detalle sobre los siboglínidos, incluyendo aspectos fisiológicos, reproductivos, ecológicos, ultraestructurales y de neuroanatomía, que junto con las frecuentes publicaciones sobre filogenia molecular, brindan la impresión de que hay mucha investigación en el grupo. Hay varias referencias disponibles para los interesados en profundizar en la familia (Hilário *et al*. 2011, Bright *et al*. 2015, Sherlock *et al*. 2015, Alfaro-Lucas *et al*. 2017). Aunque en nuestra región no se hayan generado colecciones importantes de siboglínidos, hay abundante material disponible en varias instituciones de los Estados Unidos, Rusia, e Inglaterra, no sólo de América tropical, sino de todo el mundo. Es importante hacer notar, que ningún latinoamericano encabeza o lidera los estudios de siboglínidos y tampoco hay colegas especializándose en la taxonomía de la familia, por lo que este vacío podría ser una buena oportunidad de estudio, especialización y trabajo para las futuras generaciones de poliquetólogos latinoamericanos.

Morfología

Polaridad. La falta del tubo digestivo ha complicado el definir la polaridad dorso-ventral en los siboglínidos. Hay cierto consenso en que el cerebro está reducido y desplazado ventralmente, por lo que la protuberancia (también llamado lóbulo cefálico) que se observa en algunos grupos correspondería con el prostomio, pero con una ubicación ventral.

Cuerpo. El cuerpo de Riftiinae (Vestimentifera) es robusto, puede alcanzar grandes tallas (hasta 1.5 m de largo con tubos de más de 2.5 m de largo) y una anchura de varios centímetros, y se divide en cuatro regiones: obturáculo, vestimento, tronco (que contiene el trofosoma, o región responsable del mutualismo trófico con bacterias) y opistosoma (Fig. 2A). El cuerpo de Slerolininae (Monilifera, *Sclerolinum*) (Fig. 2B) y Siboglininae (Frenulata o Perviata) puede ser muy largo y delgado (Fig. 2C), y el de *Osedax* es pequeño pero con un notorio sistema de raíces posterior (Fig. 2D). El cuerpo en estos tres grupos consta de un extremo anterior bien definido, a menudo provisto con palpos; un tronco y una región posterior: opistosoma en Riftiinae, Sclerolininae y Siboglininae (Fig. 2A–C) y raíces arborescentes en *Osedax* (Fig. 2D) (la región rizoidal contiene las gónadas femeninas y las bacterias mutualistas para asimilar los lípidos acumulados en los huesos que colonizan, pues los *Osedax* no presentan trofosoma).

Extremo anterior. En *Osedax* no se presenta un lóbulo prostomial prominente, y algunas especies tienen un reborde carnoso que se ha considerado ventral. En Siboglininae (Frenulata o Perviata) hay un prostomio bien desarrollado, cónico, pequeño y diferenciable del peristomio (Figs. 2C, 3A–B, D, F); en *Sclerolinum* (Sclerolininae o Monilifera) el lóbulo cefálico es muy pequeño (Fig. 2B), mientras que los Vestimentifera (Riftiinae) carecen de dicho lóbulo (Figs. 2A, 3C). El peristomio forma un anillo completo (Fig. 3A–B, D, F) y contiene los palpos en la mayoría de los siboglínidos, pero en Riftiinae la delimitación del peristomio es aún incierta. El peristomio puede llevar de uno hasta cientos de palpos, que pueden tener pínulas y bandas longitudinales de cilios (Siboglininae) (Figs. 2C, 3A–B, D, F), dos palpos lisos (Sclerolininae) (Fig. 2B), o un pedúnculo carnoso con muchos palpos diminutos y un opérculo para el tubo (Riftiinae) (Fig. 3C). Los palpos pueden distribuirse en una hilera (Fig. 3G–H), en dos hileras (Fig. 3I), en tres o más hileras (Fig. 3J), en espiral como ocurre en algunos sabélidos y serpúlidos (Fig. 3K) o estar libres uno de otro (Fig. 3G–J) o fusionados por la cutícula en algunos Siboglininae (Fig. 3K) y en todos los Riftiinae (Fig. 3L). En *Osedax*, los palpos son pinulados, lisos o pueden faltar por completo.

Vale la pena considerar que se han usado los términos palpo o tentáculo entre los poliquetos para las estructuras que permiten conseguir alimento. En los siboglínidos no hay tubo digestivo y sus palpos se originan en la prototroca de la larva, por lo que son estructuras peristomiales. Si bien los palpos de los siboglínidos no están relacionadas con la obtención de partículas alimenticias, estás estructuras están bien irrigadas y por lo menos en una especie de *Osedax*, hay confirmación de su función respiratoria (Huusgaard *et al*. 2012).

El pedúnculo carnoso en Riftiinae es una estructura que tiene forma de embudo (Fig. 3Z_4) y recibe el nombre de obturáculo; la región que sigue, semejante a una membrana torácica de serpúlido, se denomina vestimento (Figs. 2A, 3C). El obturáculo está rodeado por un lóbulo derecho y uno izquierdo. Cada lóbulo presenta palpos pinulados, que se agrupan en lamelas concéntricas. Las lamelas branquiales surgen dentro del margen anterior de la región del vestimento, por lo que su base es cubierta por los pliegues del collar. Los pliegues laterales del vestimento pueden rodear al tronco y están cubiertos con papilas que contienen placas cuticulares. Las proporciones de la longitud del obturáculo sobre el vestimento (O:V), así como las variaciones en el tamaño relativo de las branquias, las lamelas branquiales y de estructuras asociadas al opérculo, son de importancia diagnóstica. En Siboglininae el frénulo (brida o escotadura) consiste de un par de rebordes cuticulares que corren diagonalmente (Fig. 3B, D, F), algunas veces fusionados dorsal o ventralmente (Fig. 4Q), otras veces separados dorsal (Fig. 4I, X) y/o ventralmente (Fig. 4U); sin embargo, los Sclerolininae y Riftiinae no presentan frénulo, en su lugar tienen un parche o hilera de placas discontinuas. Los miembros de Riftiinae y Sclerolininae tienen una banda ciliada ventral en el extremo anterior que no rebasa el diafragma (Fig. 2A–B), pero en los Siboglininae, esta banda ciliada se extiende a partir del diafragma y es discontinua (Fig. 2C). La longitud relativa del extremo anterior, o parte anterior, puede usarse para separar especies cercanas.

Tronco. El extremo anterior está separado del tronco por un reborde o surco carnoso, el diafragma (Figs. 2A–C). El tronco es muy largo, cilíndrico y ocupa la mayor parte del cuerpo (Fig. 2A–C) aunque en *Osedax* apenas pueden reconocerse dos regiones por la pigmentación, no hay diafragma. En Siboglininae el tronco presenta dos regiones diferenciadas por una zona en la parte media del tronco que contiene dos anillos de uncinos que rodean al tronco (Figs. 2C, 3O). La región anterior, llamada región pre-anular o metamérica, presenta generalmente dos hileras de papilas pareadas (glándulas responsables de la formación del tubo), semejando parápodos, seguidas de hileras de papilas no pareadas y una zona de papilas alargadas (Fig. 3M) presente en muchas especies. La región posterior (post-anular) puede ser dos veces más larga que la pre-anular, pero es muy frágil, suele fragmentarse con facilidad y presenta papilas dispersas. Las papilas metaméricas y a veces también las papilas de la región post-anular presentan placas adhesivas en la parte superior (Fig. 3Q), que pueden ser ovales (Fig. 3S), circulares (Fig. 3T) o en forma de herradura (Fig. 3R), y dicha variación es importante para la identificación de algunas especies. También pueden presentar escudos glandulares opuestos a las papilas (Fig. 3N). El trofosoma se localiza en la región post-anular (Fig. 2A–C, sombreado en gris).

Los miembros de Sclerolininae tienen un cuerpo más uniforme que Siboglininae y existe poca diferenciación entre la región anterior y el tronco (Fig. 2B). El tronco tiene una región anterior pequeña con papilas ventrales pareadas, mientras que la región posterior tiene papilas dispersas equipadas con placas. En caso de tener anillos, éstos se localizan en la parte posterior del tronco (Fig. 2B). El trofosoma se localiza en la segunda mitad del tronco. En Riftiinae el tronco no se encuentra dividido en regiones, carece de anillos de uncinos y el trofosoma se distribuye a lo largo del tronco (Fig. 2A). Por su parte, *Osedax*, en vez de trofosoma cuenta con un ovisaco posterior donde se lleva a cabo el mutualismo trófico con bacterias y un sistema de rizoides (Figs. 2D, 3E).

Opistosoma. El opistosoma es la región posterior en Sclerolininae, Siboglininae y Riftiinae. Es una zona corta y multisegmentada (Fig. 2A–C). En Sclerolininae y Riftiinae, los segmentos anteriores del opistosoma forman anillos que contienen hileras de uncinos (una hilera simple en Sclerolininae y varias hileras en Riftiinae); en Siboglininae, los segmentos anteriores del opistosoma sólo presentan cuatro uncinos sin formar anillos. Los uncinos tienen un mango largo y grueso (Fig. 3W), cada uno con dos grupos de

dentículos curvos, uno anterior y uno posterior, cada grupo dirigido hacia dentro (Fig. 3U), por lo que su forma recuerda a los uncinos de sabélidos, pero en ellos los dentículos tienen la misma orientación.

El desarrollo de los parápodos cambia con la ontogenia y a menudo se limita al opistosoma. Así, los juveniles de algunos grupos pueden tener rebordes bajos con uncinos alineados y con ligeras diferencias entre los superiores y los inferiores. En esos casos, los superiores son menores y tienen menos dientes que los inferiores. Sin embargo, los adultos pierden los uncinos superiores y los inferiores toman un patrón más irregular que semejante a los observados entre los owénidos.

Pigidio. Dado que el tubo digestivo se limita a las fases tempranas del desarrollo, el extremo posterior no presenta ano y consta de un reborde cónico corto o más o menos alargado, pero sin relevancia para la identificación. La excepción son los miembros de *Osedax*, que como ya se indicó, tienen ramificaciones múltiples que penetran los huesos de ballenas u otros vertebrados, para incorporar la materia orgánica acumulada en los mismos.

Tubo. El tubo es formado por las glándulas epidérmicas del tronco que producen β-quitina cristalina, que es la misma que forma las setas de los anélidos. Las características del tubo tienen importancia diagnóstica e incluso Ivanov (1963) presentó una clave general para identificar las especies utilizando sólo el tubo.

En las especies de *Osedax* el tubo es mucoso, a menudo hialino, y delgado. En Frenulata y Monilifera los tubos son delgados (0.1–3 mm) y largos (hasta 1 m), parecen cabellos, filamentos algales o fibras delgadas, por lo que muchas veces son descartados mientras se separan las muestras. La coloración es muy variada, algunos son blancos, grisáceos o pardos, otros pueden ser transparentes o inclusive negros, o presentar tonos amarillos o rojizos, con bandas oscuras y claras. Los tubos de Vestimentifera generalmente se encuentran pegados a rocas o uno a otro en sus bases, son más gruesos que en Frenulata y Monilifera (1–30 mm), pueden alcanzar hasta 2 m de longitud y generalmente son blancuzcos, grises o pardos. En Frenulata y Vestimentifera los tubos pueden ser lisos o rugosos, segmentados (Fig. 3Z) o no segmentados (Fig. 3Y), algunas veces forman una serie de collares expandidos distalmente como embudos (Fig. 3X) y anillos (Fig. 3X, Z, Z_1). El tubo puede ser rígido o flexible colapsando el extremo anterior (Fig. $3Z_2$), como es el caso de algunos sabélidos. La anchura máxima del tubo es diagnóstica, especialmente para separar especies cercanas.

Claves

Los siboglínidos no fueron incorporados en las listas disponibles para los poliquetos del Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996) y del Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004); por ello, las claves siguientes se basan en una compilación nueva. Por la riqueza de especies, la clave del género *Siboglinum* se separa de las demás. Las ilustraciones son redibujadas de las descripciones originales. El diámetro máximo del tubo se indica con DM.

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una letra entre paréntesis, la cual refiere a la región en la que ha sido registrada: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México y **C** para el mar Caribe. Un asterisco, posterior al nombre científico, indica que la especie no se ha documentado para la región.

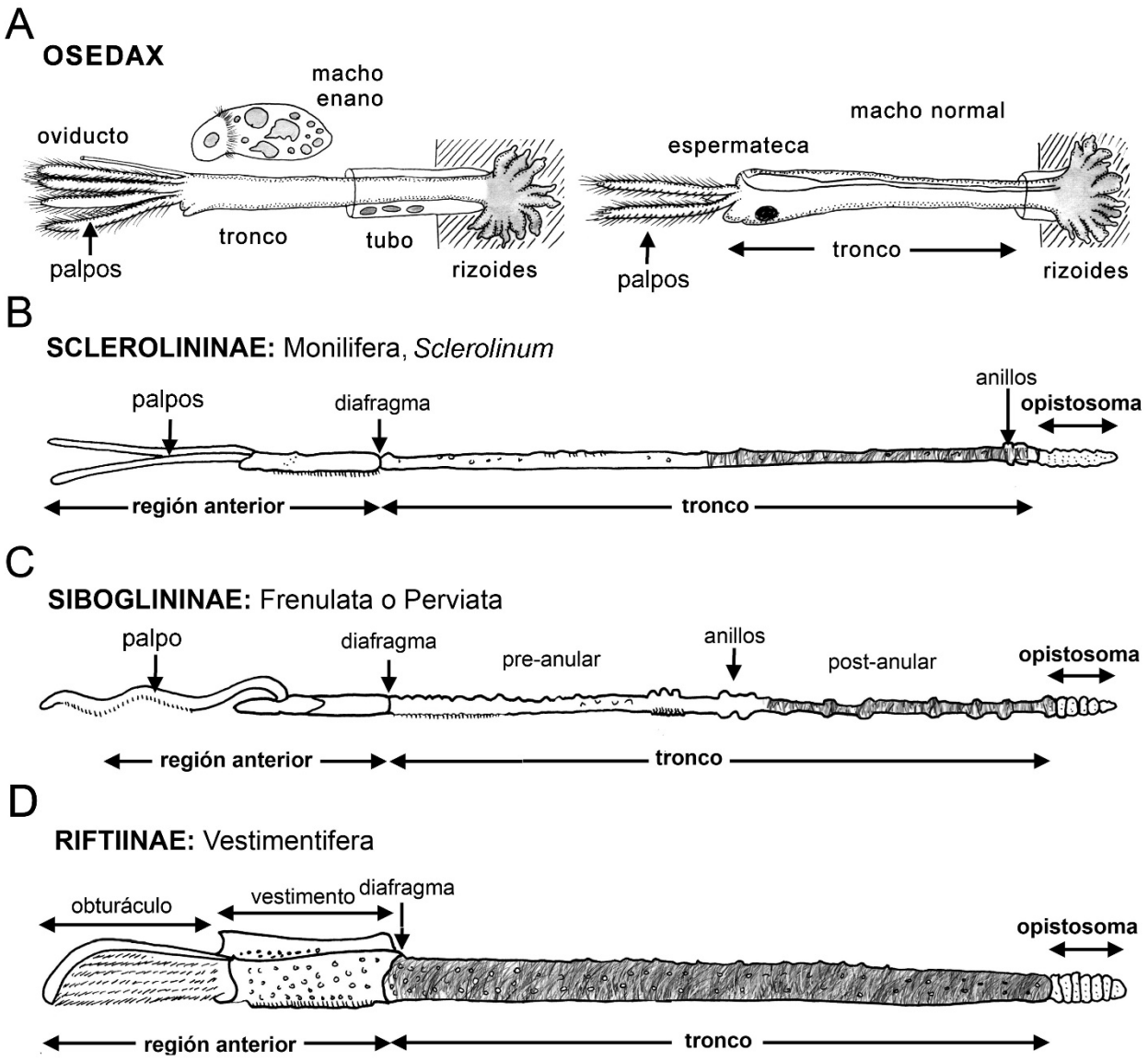


Figura 2. División corporal de Siboglinidae. A) Riftiinae, B) Sclerolininae, C) Siboglininae, D) *Osedax*. Modificada de Southward *et al*. (2005). Sombreado en gris se indica la extensión del trofosoma.

Clave para subfamilias[1] o clados[2]

1 Prostomio distintivo (Fig. 3A–B, D, F); con frénulo (escotaduras quitinosas diagonales) (Fig. 3B, D, F) ..... Siboglininae (=Frenulata o Perviata)
– Prostomio indistinto; sin frénulo **2**

2(1) Región posterior con opistosoma (Fig. 2A–C); segmentos anteriores del opistosoma con anillos de setas (uncinos) distribuidos en hileras (Fig. 2A); no se encuentran asociados a huesos de vertebrados **3**
- Región posterior con un sistema de raíces ramificado (Figs. 1E, 2D); sin palpos (en una especie) o con dos o cuatro palpos (Fig. 2D), lisos o con pínulas; encontrada sobre huesos de vertebrados ..... *Osedax* Rouse, Goffredi & Vrijenhoek, 2004[3]

3(1) Extremo anterior sin obturáculo (pedúnculo carnoso con muchos tentáculos diminutos y opérculo (Fig. 2A); con dos palpos dorsales lisos; en sedimentos o materia orgánica en descomposición: madera ..... Sclerolininae (=Monilifera, *Sclerolinum*)
- Extremo anterior con obturáculo (pedúnculo carnoso con muchos tentáculos diminutos y opérculo) (Figs. 1A, 2A, 3C); en sedimentos, ventilas hidrotermales y manantiales fríos . ..... Riftiinae (=Vestimentifera)

Comentarios
1) Ver Smirnov (2008) para una alternativa.
2) Ver Rouse (2001) para el uso de clados.
3) El género podría reconocerse como una subfamilia independiente. Ver Pleijel *et al*. (2009), Amon *et al*. (2014), Worsaae *et al*. (2016) y Rouse *et al*. (2018) para la filogenia.

Claves para especies de la subfamilia Sclerolininae Webb, 1964 (=Monilifera, *Sclerolinum*)

Sclerolinum **Southward, 1961[1]**

1 Placas del diafragma forman una línea discontinua (Fig. 4B) **2**
– Placas del diafragma dispersas, no alineadas (Fig. 4A); porción media del tubo con DM 0.4–0.5 mm ..... *S. major* Southward, 1972 (C)

2(1) En madera putrefacta; porción media de tubo con DM 0.15 mm .... *S. minor* Southward, 1972 (C)
– En fango **3**

3(2) Porción media del tubo con DM 0.3 mm; opistosoma con 18–20 segmentos, cada uno con 30–40 setas ..... *S. magdalenae* Southward, 1972 (C)
– Porción media del tubo con DM 0.2–0.4 mm; opistosoma con 3–5 segmentos, cada uno con 10–20 setas ..... *S. contortum* Smirnov, 2000[2] (G)

Comentarios
1) Ver Smirnov (2000) para una tabla con atributos de todas las especies conocidas a esa fecha y Smirnov (2008) para la propuesta de un género, *Archeolinum*, basado en un prostomio menor, que no parece suficiente para separar a las especies.
2) Se presenta a lo largo del Atlántico y alcanza ambos polos (Georgieva *et al*. 2015).

Claves para especies de la subfamilia Siboglininae Caullery, 1914[1] (=Frenulata o Perviata)
(modificado de Southward 1971)

1 Con un palpo **2**
– Con 2–4 palpos **3**
– Con más de cuatro palpos **11**

2(1) Palpo generalmente delgado (Fig. 4C); diafragma bien definido (Fig. 3D) ....*Siboglinum* Caullery, 1914
– Palpo tan grueso como la mitad del ancho corporal (Fig. 4D); diafragma mal definido, no fusionado dorsalmente; DM 0.8 mm ..... *Unibrachium colombianum* Southward, 1972 (C)

3(1) Tubo negro; con dos palpos; región prefrenular dos veces más larga que ancha .... *Crassibrachia* Southward, 1968 … **4**
– Tubo pardo o incoloro; con dos o más palpos; región prefrenular tres veces más larga que ancha.....**5**

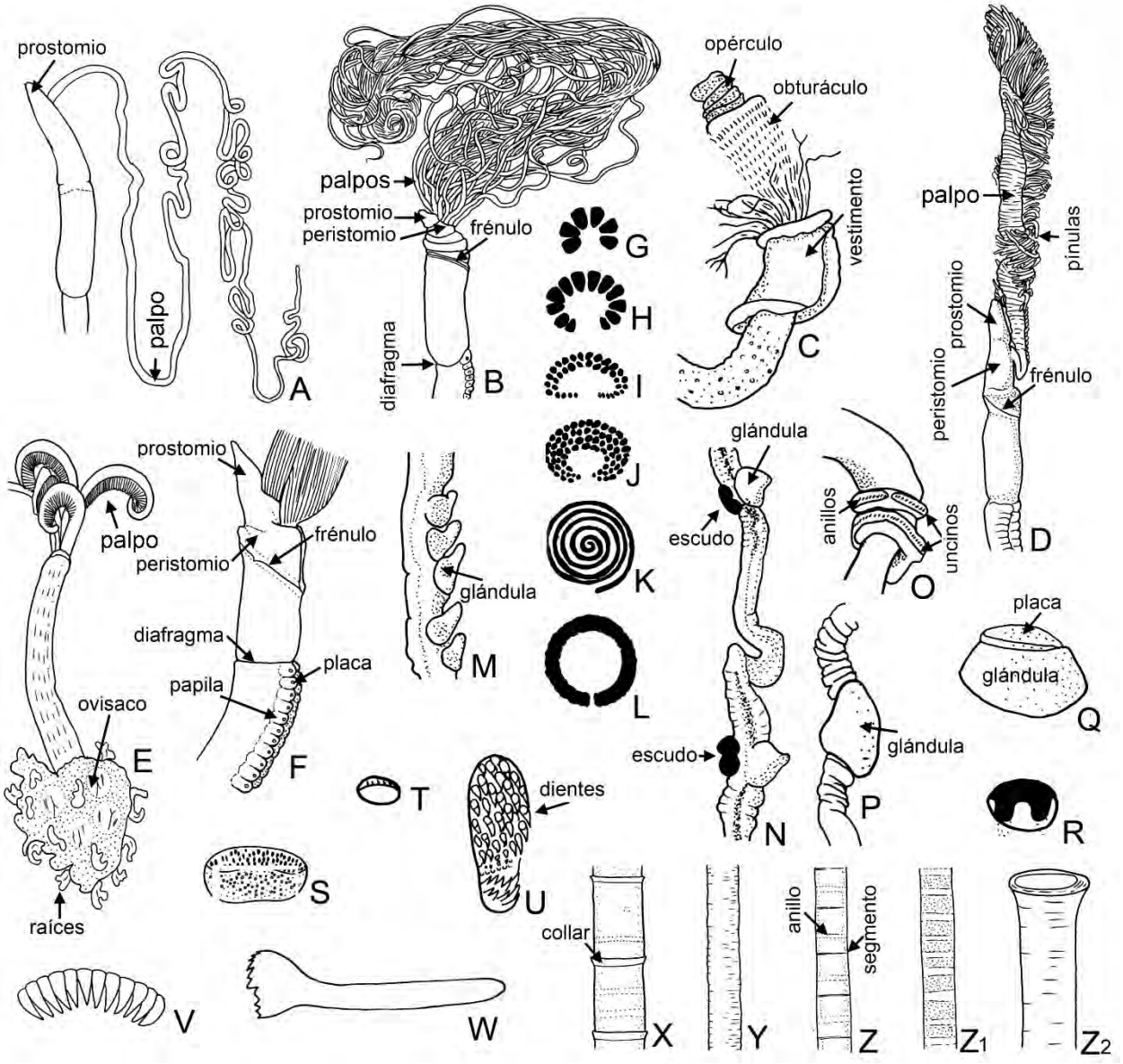


Figura 3. Estructuras corporales y tubos de Siboglinidae. A–F) región anterior, G–J) palpos no fusionados, K) palpos en espiral, L) palpos fusionados, M) zona de papilas alargadas, N) glándulas y escudos glandulares, O) anillos de uncinos, P) glándula piriforme, Q) glándula y placa, R) glándula en forma de herradura, S) glándula oval, T) glándula circular, U–V) dientes del uncino, W) uncino, X–Z_2) tubos. *Birsteinia* (H), *Lamellibrachia* (Q), *Lamellisabella* (L), *Nerilinum* (M–N), *Oligobrachia* (G), *Osedax* (C), *Polybrachia* (B, I–J, U), *Riftia* (C), *Siboglinum* (A, D, O–P, S, V), *Spirobrachia* (F, K). Modificada de A–B, D, F–R, T–U, Z_2: Ivanov (1963), C, W–Z_1: Southward (2000), S: Nielsen (1965), V: Hartman (1961).

4(3) Palpos sin banda glandular; frénulo con escotadura ventral en forma de U; con parches laterales de células epidérmicas debajo del diafragma (Fig. 4P); DM 0.28 mm .... *C. sandersi* Southward, 1968*[2]

– Palpos con una banda glandular ancha (Fig. 4Q); diafragma con escotadura ventral en forma de V; sin parches laterales debajo del diafragma; DM 0.23 mm .... *C. brasiliensis* Southward, 1968 (C)

5(3) Tubo liso, sin segmentación **6**

– Tubo segmentado con anillos pardos **7**

6 (5) Con dos palpos maculados (manchados) (Fig. 4R); tubo con anillos grisáceos, DM 0.45 mm ..... *Nereilinum punctatum* Nielsen, 1965 (C)
– Con tres palpos púrpura-rojizos (Fig. 4S); tubo incoloro con anillos amarillentos, DM 0.42 mm ..... *Oligobrachia erytrhocephala* Southward, 1972[3] (C)
– Con cuatro tentáculos sin manchas (Fig. 4W); tubo con anillos pardos y blancos, DM 0.55 mm ..... *Oligobrachia floridana* Nielsen, 1965 (C)

7(5) Con 2–4 palpos; papilas del tronco anterior generalmente con placas; tubo con diámetro anterior de 0.14–0.27 mm … *Diplobrachia* Ivanov, 1952 ..... **8**
– Con un palpo; papilas del tronco anterior generalmente sin placas; tubo con diámetro anterior de 0.08–0.10 mm … *Siboglinoides* Ivanov, 1961 ..... **10**

8(7) Frénulo continuo dorsal y ventralmente **9**
– Frénulo discontinuo dorsal y centralmente (Fig. 4U, X); con tres palpos; DM 0.14–0.16 mm ..... *D. floridensis* Southward, 1971 (C)

9(8) Escotadura ventral del frénulo con forma de U; con cuatro palpos; DM 0.27 mm .... *D. similis* Southward & Brattegard, 1968*[4]
– Escotadura ventral del frénulo con forma de V; con tres palpos; DM 0.20–0.25 mm .... *D. grenadiensis* Gureeva, 1981 (C)

10(7) Con glándulas piriformes (Fig. 3P) antes y después del diafragma; tubo con tres anillos por segmento, DM 0.08 mm ..... *S. columbiensis* Ivanov, 1971[5] (C)
– Con glándulas piriformes sólo después del diafragma (Fig. 4V); tubo con dos anillos por segmento; DM 0.09–0.10 mm ..... *S. caribbeanus* Southward, 1971 (C, G)

11(1) Con 7–12 palpos libres entre sí (Fig. 4G–J); tubo segmentado con anillos pardos .... *Polybrachia* Ivanov, 1952 … **12**
– Con 15–20 palpos, fusionados entre sí formando un cilindro hueco (Fig. 4L); tubo sin anillos **13**

12(11) Segmentos del tubo de 4–7 mm de largo .... *P. eastwardae* Southward & Brattegard, 1968*[6]
– Segmentos del tubo de menos de 1 mm de largo ..... | ..... *P. lepida* Southward & Brattegard, 1968*[7]

13(11) Tubo blanco-grisáceo, DM 0.8 mm; placas reniformes .... *Siphonobrachia ilyophora* Nielsen, 1965 (C)
– Tubo pardo; placas con forma de herradura (Fig. 3R) … *Lamellisabella* Uschakov, 1933 … con 22 palpos; escotadura ventral del diafragma en forma de U; tubo segmentado, DM 1.5 mm ..... *L. ivanovi* Kirkegaard, 1961[8] (P)

Comentarios

1) *Krampolinum galatheae* Kirkegaard, 1956 (frente a Colombia) y *Galathealinum mexicanum* Adegoke, 1967 (golfo de Tehuantepec a 3,531-3,603 m) fueron descritas con un tubo y no pueden ubicarse en la clave.
2) Descrita para el Atlántico norte (a la altura de Nueva Jersey: 38º33'N, 68º32'W).
3) Ver Smirnov (2014) para una clave a todas las especies de *Oligobrachia* Ivanov, 1957.
4) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 33º26.3'N, 75º55.2'W, 2,600 m.
5) *Siboglinoides columbiensis* Ivanov, 1971 y *S. caribbeanus* Southward, 1971 fueron sinonimizados por Gureeva (1981), prevaleciendo el nombre de Southward. Se mantienen en la clave por la diferencia de profundidad en la que se hallaron: *S. caribbeanus* se documentó entre 530 y 1,140 m, y *S. columbiensis* a 2,868–2,875 m.
6) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 33º26.3'N, 75º55.2'W, 2,600 m.
7) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte, 34º14.8'N, 75º46.7'W, 650 m.

8) Una forma indescrita reportada por Southward (1971) tiene un DM 0.5 mm, pero no se conoce el ejemplar.

Siboglinum **Caullery, 1914**[1]
(modificado de Southward 1971 y Smirnov 2015)

1 Frénulo seguido de 1–2 bandas longitudinales glandulares opacas **2**
– Frénulo seguido de una región sin bandas glandulares **3**

2(1) Palpo grueso, tan ancho como 0.5–0.6 de la región anterior; región anterior post-frenular con cinturón glandular epsiloide (con forma de Y); con células claras hinchadas detrás del diafragma (Fig. 4G); tubo con anillos blancos, no segmentado, DM 0.41 mm ..... *S.* (*Mergofilum*) *mergophorum* Nielsen, 1965 (C)
– Palpo delgado, tan ancho como 0.3–0.4 de la región anterior; región anterior post-frenular con dos bandas glandulares; tubo no segmentado, con anillos blancos, DM 0.46 mm ..... *S.* (*Taeniafilum*) *candidum* Southward & Brattegard, 1968*[2]

3(1) Tubo generalmente blanco, no segmentado; células opacas formando un anillo detrás del diafragma (Fig. 4I); tubo con anillos transparentes, incoloros, DM 0.21 mm ..... *S.* (*Subtilifilum*) *fulgens* Southward & Brattegard, 1968*[3]
– Tubo amarillo, rojo, pardo, raramente incoloro, generalmente anulado **4**

4(3) Tubo segmentado, por lo menos anteriormente, palpo grueso (0.4–1.2 veces la anchura de la región anterior) **5**
– Tubo no segmentado **10**

5(4) Bandas setales en espiral; tubo muy rígido, grueso, quebradizo; DM 0.10 mm; frénulo fusionado dorsalmente; región media del tubo con anillos parduzcos estrechos ..... *S.* (*Spirannulifilum*) *callosum* Ivanov, 1971 (C)
– Bandas setales en anillos, no en espiral; tubo blando o poco rígido ..... *S.* (*Ekmanifilum*) … **6**

6(5) Parte anterior del tubo con segmentos (Fig. 4Y) **7**
– Parte anterior del tubo no segmentada (Fig. 4Z); tubo rígido, liso, con anillos pardo-rojizos estrechos, DM 0.16 mm ..... *S.* (*E.*) *pholidotum* Southward & Brattegard, 1968*[4] (*partim*)

7(6) Tubo con segmentos cortos e indistintos, cada uno con 3–4 anillos; parte anterior 0.4 mm de largo; DM 0.16 mm; frénulo separado dorsalmente por un surco delgado (Fig. 4N); región media del tubo con anillos pardo-rojizos estrechos ..... *S.* (*E.*) *pholidotum* Southward & Brattegard, 1968* (*partim*)
– Tubo con segmentos formados por 6–9 anillos **8**

8(7) Frénulo continuo dorsalmente (Fig. 4N); tubo liso **9**
– Frénulo discontinuo dorsalmente (Fig. 4I, X); tubo rugoso, DM 0.18 mm ..... *S.* (*E.*) *southwardae* Gureeva, 1981 (C)

9(8) Tubo con 6–7 anillos amarillos por segmento, DM 0.14 mm ..... *S.* (*E.*) *bayeri* Southward, 1971 (G)
– Tubo con 8–9 anillos amarillos por segmento, DM 0.17 mm ..... *S.* (*E.*) *ekmani* Jägersten, 1956*[5]

10(4) Región anterior con surco segmental oblicuo; pínulas del palpo más cortas que la anchura del palpo ..... *S.* (*Nereilinoides*) … **11**
– Región anterior con surco segmental transverso, o sin surco; pínulas del palpo más largas que la anchura del palpo ..... *S.* (*Siboglinum*) … **12**

11(10) Células blancas detrás del diafragma en grupos laterales irregulares, unidas dorsal y centralmente por manchas blancas (Fig. 4K–L); tubo con anillos pardos en la parte media, blancos en la posterior, DM 0.5 mm .....
.....*S.* (*N.*) *gosnoldae* Southward & Brattegard, 1968*[6]
– Células blancas detrás del diafragma en grupos laterales pequeños, unidas sólo en la parte ventral (Fig. 2M); tubo con anillos largos, grises o pardo pálidos, DM 0.29 mm .....
.....*S.* (*N.*) *holmei* Southward, 1963*[7]

12(10) Uncinos con dentículos en una serie sencilla (Fig. 3V) .....
.....*S.* (*S.*) *veleronis* Hartman, 1961[8] (B)
– Uncinos con dentículos en dos o más series (Fig. 3U) **13**

13(12) Diafragma dorsalmente discontinuo (Fig. 4I)..... **14**
– Diafragma dorsalmente continuo (Fig. 4N); tubo liso **17**

14(13) Parte anterior corta, 0.6 mm de largo; palpo sin pínulas (Fig. 2C).....
.....*S.* (*S.*) *risillum* Ivanov, 1971 (C)
– Parte anterior larga, por lo menos de 1 mm de largo **15**

15(14) DM 0.11–0.13 mm **16**
– DM 0.14 mm; parte anterior de hasta 1.1 mm de largo; escotadura ventral en forma de U (Fig. 4F).....*S.* (*S.*) *angustum* Southward & Brattegard, 1968*[9]
– DM 0.19 mm; parte anterior 1.4–2.1 mm de largo; escotadura ventral en forma de V (Fig. 4O) .....*S.* (*S.*) *longicollum* Southward & Brattegard, 1968*[10]

16(15) Glándulas metaméricas indefinidas; parte anterior 1.35–1.46 mm de largo.....
.....*S.* (*S.*) *albatrossianum* Cutler, 1965 (P)
– Glándulas metaméricas bien definidas (Fig. 4T), 30–35 pares; parte anterior 0.69–0.77 mm de largo.....*S.* (*S.*) *ecuadoricum* Cutler, 1965 (P)

17(13) Escotadura ventral en forma de V..... **18**
– Escotadura ventral en forma de U; parte anterior de hasta 0.5 mm de largo; DM 0.14 mm
.....*S.* (*S.*) *nanum* Southward, 1972 (C)

18(17) Anillos del tubo dobles en la región media (Fig. 4Z_1); parte anterior de hasta 0.6 mm de largo; DM 0.11 mm..... *S.* (*S.*) *parvulum* Southward, 1972 (C)
– Anillos del tubo simples en la región media (Fig. 4Z_2); parte anterior 1.0 mm de largo; DM 0.16 mm ..... *S.* (*S.*) *oregoni* Southward, 1972 (C)

Comentarios

1) Smirnov (2014) propuso nueve subgéneros: *Siboglinum* (28 especies), *Ekmanifilum* (16 spp.), *Taeniafilum* (nueve spp.), *Subtilifilum* (ocho spp.), *Nereilinoides* (seis spp.), *Spirannulifilum* (dos spp.), *Mergofilum* (una especie), *Minifilum* (una especie), y *Varifilum* (una especie).
2) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 34º13.4'N, 75º46.6'W, 550 m.
3) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 33º06.2'N, 76º05.5'W, 2600 m.
4) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 33º59.2'N, 75º46.0'W, 1125-1325 m.
5) Descrita para el Estrecho de Skagerrak. Reportada por Southward & Brattegard (1969) para Cabo Hatteras, Carolina del Norte.
6) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 35º05.6'N, 75º06.8'W, 504 m.

7) Descrita para Dingle Bay, Irlanda.
8) Si los uncinos se observan de perfil, parecen tener una hilera sencilla de dentículos, por lo que el material debe examinarse para clarificar sus afinidades. Ivanov (1963) sólo ajustó la descripción original de Hartman (1961) y reprodujo las ilustraciones, pero no pudo insertarla en su clave.
9) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 36º08.8'N, 74º35.8'W, 1560 m.
10) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 35º05.6'N, 75º06.8'W, 504 m.

Riftiinae Jones, 1981[1] (=Vestimentifera)

1 Tubo y cuerpo afilándose hacia el extremo posterior **2**
– Tubo y cuerpo de anchura homogénea; opérculo blanco, liso; sin lamelas branquiales (Fig. 4Z_4-Z_5)..... *Riftia pachyptila* Jones, 1981 (P)

2(1) Opérculo blanco..... **3**
– Opérculo negro (Fig. 4Z_4, Z_5); sin lamelas branquiales ..... *Escarpia* Jones, 1985 … **7**

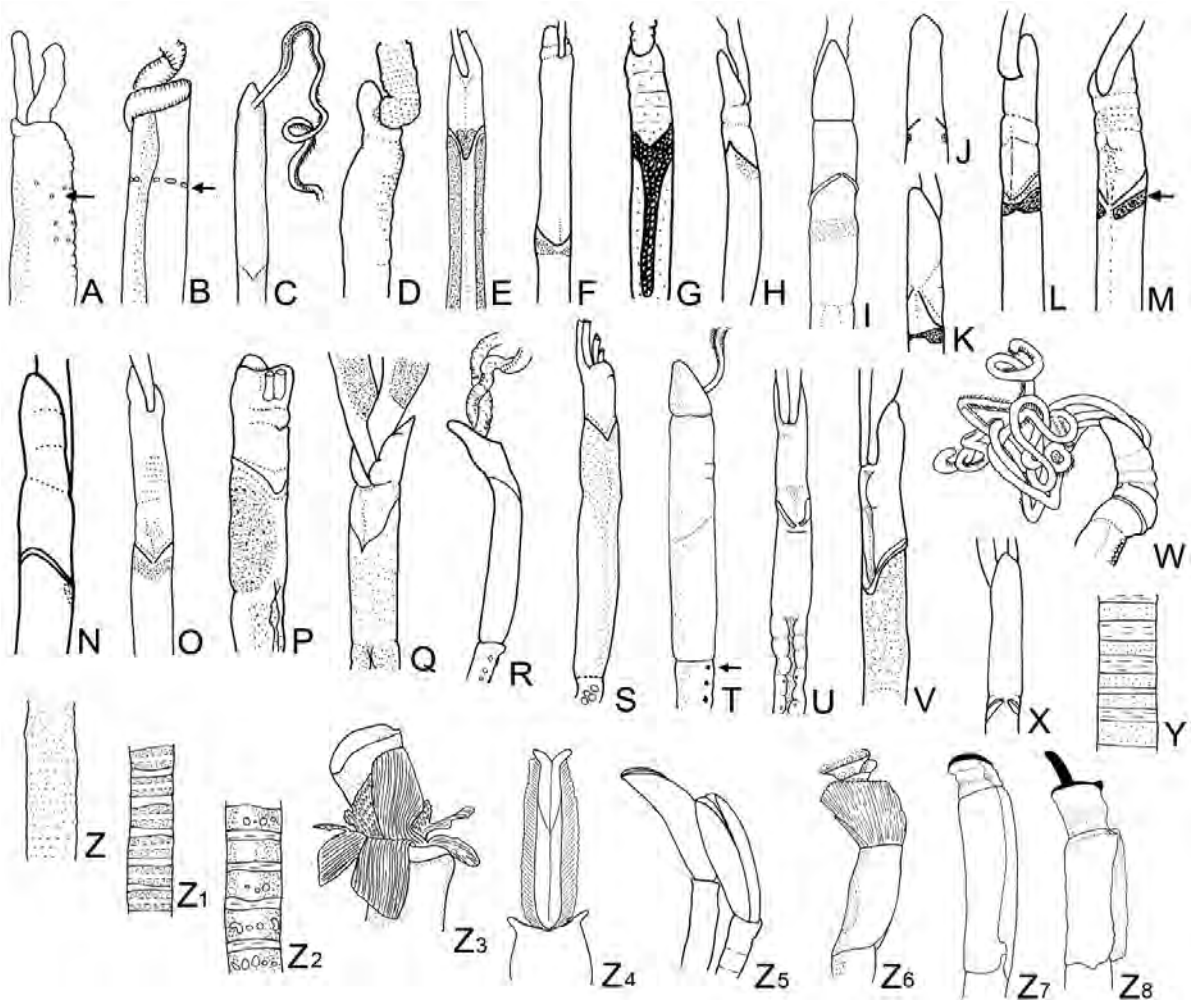


Figura 4. Región anterior y tubos de especies de Siboglinidae. A–X, Z_3–Z_8: región anterior; Y–Z: región anterior del tubo; Z_1–Z_2: región media del tubo. *Siboglinum major* (A), *S. magdalenae* (B), *S. albatrossianum* (C), *Unibrachium colombianum* (D), *S. candidum* (E), *S. angostum* (F, J), *S. mergophorum* (G), *S. bayeri* (H), *S. fulgens* (I), *S. gosnoldae* (K–L, Z), *S. holmei* (M), *S. nanum* (N), *S. longicollum* (O), *Crassibrachia sandersi* (P), *C. brasiliensis* (Q), *Nereilinum punctatum* (R), *Oligobrachia erytrhocephala* (S), *S. ecuadoricum* (T), *Diplobrachia floridiensis* (U, X), *S. caribbeanus* (V), *S. floridana* (W), *S. oregoni* (Y, Z_2), *S. parvulum* (Z_1), *Lamellibrachia barhami* (Z_3), *Riftia pachyptila* (Z_4–Z_5), *Oasia alvinae* (Z_6), *Escarpia laminata* (Z_7), *E. espicata* (Z_8). Todas modificadas de descripciones originales, excepto Z_3–Z_6, modificada de Southward (2006).

3(2) Opérculo formado por una copa deprimida (Fig. 4Z$_3$) **4**
– Opérculo formado por una copa deprimida y un reborde medio fusiforme con margen espinuloso; 45–50 pares de lamelas branquiales .... *Seepiophila jonesi* Gardiner, McMullin & Fisher, 2001 (G)
– Opérculo formado por una copa deprimida y un verticilo basal provisto de tres proyecciones (Fig. 4Z$_6$); 20 pares de lamelas branquiales..... ..... *Oasisia alvinae* Jones, 1985[2] (Fig. 1B) (P)

4(3) Con 4–6 pares de lamelas branquiales; tubo con peristomas tan largos como anchos .... *Lamellibrachia* Webb, 1969[3] … **5**
– Con 33 pares de lamelas branquiales; tubo blanco con collares oscuros definidos, peristomas 4–6 veces más anchos que largos ..... *Tevnia jerichonana* Jones, 1985 (P)

5(4) Tubo liso, sin anillos de crecimiento; 15-22 pares de lamelas branquiales; 4–8 pares de lamelas de la funda o revestimiento ..... *L. luymesi* van der Land & Nørrevang, 1975 (G)
– Tubo con anillos de crecimiento..... **6**

6(5) Tubo con bandas claras y oscuras; 19-25 pares de lamelas branquiales; 2–5 pares de lamelas de la funda o revestimiento ..... *L. barhami* Webb, 1969 (P)
– Tubo blanco anteriormente; 10–23 pares de lamelas branquiales; 5–11 pares de lamelas de la funda o revestimiento ..... *L. donwalshi* Mccowin & Rouse, 2018 (P)

7(2) Opérculo sin proyección alargada (Fig. 4Z$_7$) ..... *E. laminata* Jones, 1985 (G) (Fig. 1C)
– Opérculo con una gran proyección alargada (Fig. 4Z$_8$)..... *E. spicata* Jones, 1985 (P)

Comentarios

1) Ver Karaseva *et al*. (2016) para tablas e ilustraciones de los atributos de los géneros y una clasificación alterna, que no sigue el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.
2) Contiene cuatro haplotipos del COI que podrían considerarse como especies diferentes (Hurtado *et al*. 2002) pero no se han descrito a la fecha y se sigue reconociendo como una especie única (Karaseva *et al*. 2011). Además, COI y 16S parecen no funcionar para distinguir especies en otras regiones (Miglietta *et al*. 2010).
3) Hay otra especie indescrita en el golfo de México (Southward *et al*. 2011).

Agradecimientos

Agradecemos la revisión y sugerencias de Sergi Taboada (The Natural History Museum, London) y Rolando Bastida-Zavala (Universidad del Mar, México). Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto “Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático” financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Adegoke OS 1967 Pogonophora from the northeastern Pacific: First records from the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Pac Sci 21: 188–192.

Alfaro-Lucas JM, Shimabukuro M, Ferreira GD, Kitazato H, Fujiwara Y & Sumida PYG 2017 Bone eating *Osedax* worms (Annelida: Siboglinidae) regulate biodiversity of deep-sea whale-fall communities. Deep-Sea Res 146: 4–12.

Amon DJ, Wiklund H, Dahlgren T, Copley JT, Smith CR, Jamieson AJ & Glover AG 2014 Molecular taxonomy of *Osedax* (Annelida: Siboglinidae) in the Southern Ocean. Zool Scri 43: 405–417.

Andrade SCS, NovoM, Kawauchi GY, Worsaae K, Pleijel F, Giribet G. & Rouse GW 2015 Articulating “archiannelids”: phylogenomics and annelid relationships, with emphasis on meiofaunal taxa. Mol Biol & Evol 32: 2860–2875.

Bailly X, Jollivet D, Vanin S, Deutsch J, Zal F, Lallier F. & Toulmond A 2002 Evolution of the sufilde-binding function within the globin multigenic family of the deep-sea hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*. Mol Biol & Evol 19: 1421–1433.

Black MB, Halanych KM, Maas PAY, Hoeh WR, Hashimoto J, Desbruyères D, Lutz RA & Vrijenhoek RC 1997 Molecular systematics of vestimentiferan

tubeworms from hydrothermal vents and cold water seeps. Mar Biol 130: 41–149.

Bartolomaeus T 1995 Structure and formation of uncini in *Pectinaria koreni, Pectinaria auricoma* (Terebellida) and *Spirorbis spirorbis* (Sabellida): implications for annelid phylogeny and the position of the Pogonophora. Zoomorph 115: 161–177.

Bleidorn C, Vogt L. & Bartolomaeus T 2003 New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. Mol Biol & Evol 29: 279–288.

Boore JL & Brown WM 2000 Mitochondrial genomes of *Galathealinum*, *Helobdella* and *Platynereis*: sequence and gene arrangements comparisons indicate that Pogonophora is not a phylum and Annelida and Arthropoda are not sister taxa. Mol Biol Evol 17: 87–106.

Bright M, Klose J & Nussbaumer AD 2015 Giant tubeworms. Curr Biol 23: R225–R226.

Brown S, Rouse GW, Hutchings P & Colgan D 1999 Assessing the usefullness of histone H3, U2 snRNA and 28S rDNA in analyses oF polychaete relationships. Aust J Zool 47: 499–516.

Caullery M 1914 Sur les Siboglinidae, type nouveau d'invértebrés recueilli par l´Expedition du Siboga. CR Acad Sci Paris 158: 2014–2017.

Caullery M 1944 *Siboglinum* Caullery: Type nouveau d´invértebrés d´affinities à préciser. Siboga Exped 25bis: 1–26.

Colgan DJ, Hutchings PA & Braune M 2006 A multigene framework for polychaete phylogenetic studies. Org Div &Evol 6: 220–235.

Cowart DA, Huang C, Arnaud-Haond S, Carney SL, Fisher CR & Schaeffer SW 2013 Restriction to large scale gene flow vs. regional panmixia among cold seep *Escarpia* spp. (Polychaeta, Siboglinidae). Mol Ecol 22: 4147–4162.

Cutler EB 1965 Pogonophora from the Eastern Tropical Pacific, including two new species of *Siboglinum*. Pac Sci 19: 422–426.

Dattagupta S, Miles LL, Barnabei MS & Fisher CR 2006 The hydrocarbon seep tubeworm *Lamellibrachia luymesi* primarily eliminates sulfate and hydrogen ions across its roots to conserve energy and ensure sulfide supply. J Exp Biol 209: 3795–3805.

de Araújo Costa D, de Assis da Silva F, Christoffersen ML & Dutra Furtado G 2017 *Lizardia capricornia* new status (Polychaeta, Hesionidae), including morphological data and biogeographic notes. Rev Cien Saúde Nova Esperança 15(2): 5–10.

de Queiroz K 2006 The PhyloCode and the distinction between taxonomy and nomenclature. Syst Biol 55(1): 160–162.

Dordel J, Fisse F, Purschke G & Struck TH 2010 Phylogenetic position of Sipuncula derived from multi-gene and phylogenomic data and its implication for the evolution of segmentation. J Zool Syst Evol Res 48: 197–207.

Eichinger I, Hourdez S & Bright M 2013 Morphology, microanatomy and sequence data of *Sclerolinum contortum* (Siboglinidae, Annelida) of the Gulf of Mexico. Org Divers Evol 13: 311–329.

Eilertsen MH, Dahlgren TG, Rapp HT 2020 A new species of *Osedax* (Siboglinidae: Annelida) from colonization experiments in the Arctic deep sea. Frontiers Mar Sci 7 (443): 1-8.

Fauchald K 2009 Vestimentifera and Pogonophora (Annelida) of the Gulf of Mexico. *In:* Felder DL & Camp DK (eds) Gulf of Mexico–Origins, Waters, and Biota. Biodiversity. Texas A&M Univ Press, College Station, pp: 793–795.

Fitzhugh K 2010 Revised systematics of *Fabricia oregonica* Banse, 1956 (Polychaeta: Sabellidae: Fabriciinae): an example of the need for a uninomial nomenclatural system. Zootaxa 2647: 35–50.

Gardiner SL & Jones ML 1994 On the significance of larval and juvenile morphology for suggesting phylogenetic relationships of the Vestimentifera. Am Zool 34: 513–522.

Georgieva MN, Wiklund H, Bell JB, Eilersten MH, Mills RA, Little CTS & Glover AG 2015 A chemosynthetic weed: the tubeworm *Sclerolinum contortum* is a bipolar, cosmopolitan species. BMC Evol Biol 15: 280, 17 pp.

Glover AG, Källström B, Smith CR & Dahlgren TG 2005 World-wide whale worms? A new species of *Osedax* from the shallow north Atlantic. Proc. R. Soc. B. 272: 2587–2592.

Glover AG, Wiklund H, Taboada S, Avila C, Cristobo J, Smith CR, Kemp KM, Jamieson AJ & Dahlgren TG 2013 Bone-eating worms from the Antarctic: the contrasting fate of whale and wood remains on the Southern Ocean seafloor. Proc. Royal Soc. B280: 20131390.

Gureeva MA 1981 Pogonophory Karibskogo Morya (po materialam 14-go Reisa Nis "Akademik Kurchatov"). Trudy Inst Okeanol, Akad Nauk SSSR 115: 183–194.

Halanych KM 2005 Molecular phylogeny of siboglinid annelids (a.k.a. pogonophorans): a review. Hydrobiologia 535/536: 297–307.

Halanych KM, Lutz RA & Vrijenhoek RC 1998 Evolutionary origins and age of vestimentiferan tube-worms, Cah Biol Mar 39: 355–358.

Halanych KM, Feldman RA & Vrijenhoek RC 2001 Molecular evidence that *Sclerolinum brattstromi* is closely related to Vestimentiferans, not to Frenulate Pogonophorans (Siboglinidae, Annelida). Biol Bull 201: 65–75.

Hartman O 1954 Pogonophora Johansson, 1938. Syst Zool 3: 183–185.

Hartman O 1961 New Pogonophora from the Eastern Pacific Ocean. Pac Sci 15: 542–546.

Higgs ND, Little CTS & Glover AG 2011 Bones as biofuels: a review of whale bone composition with implications for deep-sea biology and paleaoanthropology. Proc R Soc B 278: 9–17.

Hilário A, Capa M, Dahlgren TG, Halanych KM, Little CTS, Thornhill DJ, Vema C & Glover AG 2011 New perspectives on the ecology and evolution of

siboglinid tubeworms. PLoS ONE 6(2): e16309.
Huang C, Schaeffer SW, Fisher CR & Cowart DA 2016 Investigation of population structure in Gulf of Mexico *Seepiophila jonesi* (Polychaeta, Siboglinidae) using cross-amplified microsatellite loci. PeerJ 2366, 18 pp.
Hurtado L, Mateos M, Lutz RA & Vrijenhoek RC 2002 Molecular evidence for multiple species of *Oasisia* (Annelida: Siboglinidae) at eastern Pacific hydrothermal vents. Cah Biol Mar 43: 377–380.
Huusgaard RS, Vismann B, Kühl M, Macnaugton M, Colmander V, Rouse GW, Glover AG, Dahlgren T & Worsaae K 2012 The potent respiratory system of *Osedax mucofloris* (Siboglinidae, Annelida) – A prerequisite for the origin of bone-eating *Osedax*? PLoS ONE 7(4): e35975.
Ivanov AV 1951 [On including the genus *Siboglinum* in the class Pogonophora]. Dokl Akad Nauk SSSR 76: 739–742.
Ivanov AV 1957 Neue Pogonophora aus die nordwestlichen Teil des Stillen Ozeans. Zool Jahrb Abt Syst 85: 431-500
Ivanov AV 1963 Pogonophora. Academic Press, London. 479 pp.
Ivanov AV 1991 Monilifera –a new subclass of Pogonophora. Dokl Akad Nauk SSSR 319: 505–507.
Ivanov AV & Petrunkevitch A 1955 On the assignment of the class Pogonophora to a separate phylum of Deuterostomia, Brachiata A. Ivanov, phyl. nov. Syst Zool 4: 177–178.
Jennings RM & Halanych KM 2005 Mitochondrial genomes of *Clymenella torquata* (Maldanidae) and *Riftia pachyptila* (Siboglinidae): evidence for conserved gene order in Annelida. Mol Biol & Evol 22: 210–222.
Johansson KE 1937 Über *Lamellisabella zachsi* und ihre systematische Stellung. Zool Anz 117: 23–26.
Johansson KE. 1939. *Lamellisabella zachsi* Uschakow, ein Vertreter einer neuen Tierklasse Pogonophora. Zool Bidr Uppsala 18: 253–268.
Jones ML 1981 *Riftia pachyptila*, new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galápagos Rift geothermal vents (Pogonophora). Proc Biol Soc Wash 93: 1295–1313.
Jones ML 1985 On the Vestimentifera, new phylum: Six new species, and other taxa, from hydrothermal vents and elsewhere. Bull Biol Soc Wash 6: 117–158.
Jones WJ, Johnson SB, Rouse GW & Vrijenhoek RC 2008 Marine worms (genus *Osedax*) colonize cow bones. Proc Biol Soc 275(1633): 387–391.
Karaseva NP, Malakhov VV & Galkin SV 2011 The morphology and anatomy of the vestimentiferan worm *Oasisia alvinae* Jones, 1985 (Annelida: Siboglinidae), 1. External morphology, obturaculae and tentacles. Russ J Mar Biol 37: 430–439.
Karaseva NP, Rimskaya-Korsakova NN, Galkin SV & Malakhov VV 2016 Taxonomy, geographical and bathymetric distribution of vestimentiferan tubeworms (Annelida, Siboglinidae). Zool Zh 95: 624–659 (trad Biol Bull 43: 937–969).
Karaseva NP, Rimskaya-Korsakova NN, Gantsevich MM 2020 Obturacula of Vestimentifera (Annelida, Siboglinidae) are homological to the dorsal lips of the Polychaete of the Family Sabellidae. Dokl Biol Sci 490: 16–18.
Kirkegaard JB 1956 Pogonophora: First records from the Eastern Pacific. Galathea Rep 2: 183–186.
Kojima S 1998 Paraphyletic status of polychaeta suggested by phylogenetic analysis based on the amino acid sequences of elongation factor-1[alpha]. Mol Biol & Evol 9: 255–261.
Kojima S, Hashimoto J, Hasegawa M, Murata S, Ohta S, Seki H & Okada N 1993 Close phylogenetic relationship between Vestimentifera (tube worms) and Annelida revealed by the amino acid sequence of elongation factor 1 alpha. J Mol Evol 37: 66–70.
Kuntner M & Agnarsson I 2006 Are the Linnean and Phylogenetic Nomenclatural Systems Combinable? Recommendations for Biological Nomenclature. Syst Biol 55(5): 774–784.
Li Y, Kocot KM, Schander CM, Santos SR, Thornhill DJ & Halanych KM 2015 Mitogenomics reveals phylogeny and repeated motifs in control regions of the deep-sea family Siboglinidae (Annelida). Mol Phyl & Evol 85: 221–229.
Li Y, Kocot KM, Whelan NV, Sanros SR, Waits DS, Thornhill DJ & Halanych KM 2016 Phylogenomics of tubeworms (Siboglinidae, Annelida) and comparative performance of different reconstruction methods. Zool Scrip 46(2): 200–213.
Maderspacher F 2015 Evolution: They never come back, or do they? Curr Biol 25(2): R62, 3 pp.
Mate BR, Ilyashenko YV, Bradford AL, Vertyankin VV, Tsidulko GA, Rozhnov VV & Irvine LM 2015 Critically endangered western gray whales migrate to the eastern North Pacific. Biol Lett 11: 20150071, 4 pp.
Mccowin MF & Rouse GW 2018 A new *Lamellibrachia* species and confirmed range extension for *Lamellibrachia barhami* (Siboglinidae, Annelida) from Costa Rica methane seeps. Zootaxa 4504(1): 1-22.
McHugh D 1997 Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids. Proc Nat Acad Sci USA 94: 8006–8009.
Miglietta MP, Hourdez S, Cowart DA, Schaeffer SW & Fisher C 2010 Species boundaries of Gulf of Mexico vestimentiferans (Polychaeta, Siboglinidae) inferred from mitochondrial genes. Deep-Sea Res 57(21-23): 1916–1925.
Miyamoto, N., Yoshida, M. A., Koga, H., & Fujiwara, Y 2017 Genetic mechanisms of bone digestion and nutrient absorption in the bone-eating worm Osedax japonicus inferred from transcriptome and gene expression analyses. BMC evolutionary biology, 17(1), 17.
Negrisolo E, Pallavicini A., Barbato R., Dewilde S, Ghiretti-Magaldi A, Moens L & Lanfranchi G 2001 The evolution of extracellular hemoglobins of

annelids, vestimentiferans, and pogonophorans. J Biol Chem 276: 26391–26397.
Nielsen C 1965 Four new species of Pogonophora from the Atlantic Ocean off Southern Florida. Bull Mar Sci 15: 964–986.
Nørrevang A 1970 On the embryology of *Siboglinum* and its implication for the systematic position of the Pogonophora. Sarsia 42: 7–16.
Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ 2019 Progress and perspectives in the discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. Helg Mar Res 73: 4.
Passamaneck Y & Halanych KM 2006 Lophotrochozoan phylogeny assessed with LSU and SSU data: evidence of lophophorate polyphyly. Mol Biol & Evol 40: 20–28.
Pleijel F, Dahlgren TG & Rouse WG 2009 Progress in systematics: from Siboglinidae to Pogonophora and Vestimentifera and back to Siboglinidae. Comp Rend Biol 332: 140–148.
Read G 2019 Part 1 Introduction. Handbook of Zoology. Purschke G, Böggemann M & Westheide (eds) Annelida. Vol 1. Basal groups and Pleistoannelida, Sedentaria I. De Gruyter.
Rouse GW 2001 A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta: Annelida) formerly the phyla Pogonophora and Vestimentifera. Zool J Linn Soc 132: 55–80.
Rouse GW & Fauchald K 1995 The articulations of annelids. Zool Scr 24: 269–301.
Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and Polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.
Rouse GW, Goffredi SK, Johnson SB & Vrijenhoek RC 2018 An inordinate fondness for *Osedax* (Siboglinidae: Annelida): Fourteen new species of bone worms from California. Zootaxa 4377: 451–489.
Rouse GW, Goffredi SK & Vrijenhoek RC 2004 *Osedax*: Bone-eating marine worms with dwarf males. Science 305: 668–671.
Rouse GW, Wilson NG, Worsaae K & Vrijenhoek RC 2015 A dwarf male reversal in bone-eating worms. Curr Biol 25: 236–241.
Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME 2007 A molecular phylogeny of annelids. Cladistics 23: 41–63.
Rousset V, Rouse GW, Siddall ME, Tillier A & Pleijel P 2004 The phylogenetic position of Siboglinidae(Annelida), inferred from 18S rRNA, 28S rRNA, and morphological data. Cladistics 20: 518–533.
Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67: 11–50.
Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75: 9–97.
Schulze A 2003 Phylogeny of Vestimentifera (Siboglinidae, Annelida) inferred from morphology. Zool Scri 32: 321–342.
Sherlock E, Neal L & Glover AG 2015 100 years of deep-sea tubeworms in the collections of the Natural History Museum, London. J Nat Sci Coll 2: 47–53.
Shimabukuro M & Sumida PYG 2019 Diversity of bone-eating *Osedax* worms on the deep Atlantic whale falls—bathymetric variation and inter-basin distributions. Mar Biodivers 49: 2587–2599.
Smirnov RV 2000 Two new species of Pogonophora from the Arctic mud volcano off northwestern Norway. Sarsia 85: 141–150.
Smirnov RV 2008 Morphological characters and classification of the subclass Monilifera (Pogonophora) and the problem of evolution of the bridle in pogonophorans. Russ J Mar Biol 34: 359–368.
Smirnov RV 2014 A revision of the Oligobrachiidae (Annelida: Pogonophora), with notes on the morphology and distribution of *Oligobrachia haakonmosbiensis* Smirnov. Mar Biol Res 10: 972–982.
Smirnov RV 2015 New species of *Siboglinum* (Annelida: Pogonophora) from the Antarctic Ocean. Proc Zool Inst RAS 319: 57–80.
Southward AJ & Southward EC 1968 Uptake and incorporation of labeled glycine by pogonophores. Nature 218: 875–876.
Southward AJ & Southward EC 1980 The significance of dissolved organic compounds in the nutrition of *Siboglinum ekmani* and other small species of Pogonophora. J Mar Biol Ass UK 60: 1005–1034.
Southward EC 1966 New records of Pogonophora from Central American Seas. Bull Mar Sci 16: 643–647.
Southward EC 1968 On a new genus of pogonophore from the Western Atlantic Ocean, with descriptions of two new species. Bull Mar Sci 18: 182–190.
Southward EC 1971 Pogonophora of the Northwest Atlantic: Nova Scotia to Florida. Smithson Contr Zool 88: 1–29.
Southward EC 1972 On some Pogonophora from the Caribbean and the Gulf of Mexico. Bull Mar Sci 22: 739–776.
Southward EC 1982 Bacterial symbionts in Pogonophora. J Mar Biol Ass UK 62: 889–906.
Southward EC 1988 Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera): Implications for relationship between Vestimentifera and Pogonophora. J Mar Biol Ass UK 68: 465–487.
Southward EC 2000 Class Pogonophora;. *In*: Beesley PL, Ross GJB & CJ Glasby (eds) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia, 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 331–351.
Southward EC & Brattegard T 1968 Pogonophora of the Northwest Atlantic: North Carolina region. Bull Mar Sci 18: 836–875.
Southward EC & Cutler JK 1986 Discovery of Pogonophora in warm shallow waters of the Florida Shelf. Mar Ecol Progr Ser 28: 287–289.

Southward EC 2006 Annelida, Polychaeta, Sabellida, Siboglinidae. *In*: Desbruyères D, Segonzac M & Bright M (eds) Handbook of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna. Denisia 18: 255–265.

Southward EC, Andersen AC & Hourdez S 2011 *Lamellibrachia anaximandri* n. sp., a new vestimentiferan tubeworm (Annelida) from the Mediterranean, with notes on frenulate tubeworms from the same habitat. Zoosystema 33: 245–279.

Southward EC, Schulze A & Gardiner SL 2005 Pogonophora (Annelida): Form and function. Hydrobiologia 535/536: 227–251.

Struck TH 2013 The impact of paralogy on phylogenomic studies –a case study on annelid relationships. PLoS ONE 8: e62892

Struck TH 2019 2 Phylogeny. Hand Book of Zoology. Purschke G, Böggemann M & Westheide (eds) Annelida. Vol 1. Basal groups and pleistoannelida, sendentaria I. De Gruyter.

Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke Franziska A, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM 2015 The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. Current Biol 25: 1993–1999.

Struck TH, Nesnidal MP, Purschke G & Halanych KM 2008 Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). Mol Biol & Evol 48: 628–645.

Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S, Hösel C, Kube M, Lieb B, Meyer A, Tiedemann R, Purschke G & Bleidorn C 2011 Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. Nature 471: 95–98.

Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C, McHugh D & Halanych KM 2007 Annelida phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evol Biol 7: 57.

Taboada S, Riesgo A, Bas M, Amedo MA, Cristobo J, Rouse WG & Avila C 2015 Bone-eating worms spread: Insights into shallow-water *Osedax* (Annelida, Siboglinidae) from Antarctic, Subantarctic, and Mediterranean waters. PLoS ONE 10(11): e0140341, 26 pp.

Tovar-Hernández MA & Salazar-Vallejo SI 2009 Siboglinidae Caullery, 1914. *In*: Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y de América Tropical. De León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo, V. Solís-Weiss (eds) Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, vol III: 555-567.

Tresgueres M, Katz S & Rouse GW 2013 How to ge tinto bones: proton pump and carbonic anhydrase in *Osedax* boneworms. Proc R Soc B 280: 20130625, 9 pp.

Uschakov P 1933 Eine neue Form aus der Familie Sabellidae (Polychaeta). Zool Anz 104: 205–208.

Vrijenhoek RC 2010 Genetic diversity and connectivity of deep-sea hydrothermal vent metapopulations. Mol Ecol 19: 4391–4411.

Webb M 1964 The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora). Sarsia 15: 33–36.

Webb M 1969 *Lamellibrachia barhami*, gen. nov., sp. nov. (Pogonophora), from the northeast Pacific. Bull Mar Sci 19: 18–47.

Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH 2014 Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. Mol Biol & Evol 31: 1391–1401.

Worsaae K, Rimskaya-Korsakova NN & Rouse GW 2016 Neural reconstruction of bone-eating *Osedax* spp. (Annelida) and evolution of the siboglinid nervous system. BMC Evol Biol 16: 83, 23 pp.

Zhou Y, Wang Y, Li Y, Shen C, Liu Z, Wang C. 2020. First report of *Osedax* in the Indian Ocean indicative of trans-oceanic dispersal through the Southern Ocean. Mar Biodivers 50(4): 1–9.

Zrzavy J, Riha P, Pialek L & Janouskovec J 2009 Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evol Biol 9: 189.

52. Sigalionidae Kinberg, 1856: Sigalioninae Kinberg, 1856 y otras subfamilias

Patricia Salazar-Silva[1] & Sergio I. Salazar-Vallejo[2]

1) Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas
salazarsilva01@yahoo.com
2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Los Sigalionidae son una familia de poliquetos, que se encuentran dentro del grupo comúnmente llamados gusanos escamosos (Acoetidae Kinberg, 1856, Aphroditidae Malmgren, 1867, Eulepethidae Chamberlin, 1919, Polynoidae Kinberg, 1856 y Sigalionidae Kinberg, 1856) por tener élitros, estructuras parecidas a escamas, sobre el dorso.

El nombre de la familia deriva de la del género tipo *Sigalion* Audouin & Milne-Edwards *in* Cuvier, 1830. La palabra deriva, a su vez, del griego Sigao, que significa silencio y al parecer fue nombrado en honor de Sigalion, supuesto dios griego del silencio, aunque no hay tal dios en el panteón griego. Los autores quizá tomaron el término Sigalion de la obra del Renacimiento francés "Gargantúa y Pantagruel" (Rabelais 1532), en la que se indica que "… los egipcios decían que Harpócrates, el dios del silencio, llamado Sigalion en griego, era astomo, esto es que no tenía boca …" Es posible que al notar el desarrollo lateral de los primeros setígeros, que se orientan hacia delante y bloquean la porción anterior de la cabeza, tuvieron la impresión de que los animales hallados no tenían boca. Mackie & Chambers (1990: 52, pie de su tabla 2) mencionaron, erróneamente, que "*Sigalion* es un nombre griego para el dios egipcio del silencio, mejor conocido como Harpócrates." En realidad, Harpócrates es un nombre griego que deriva del egipcio Harpajered o Harpakruthi, que significa Horus niño o sol del amanecer.

Los sigaliónidos pueden reconocerse de otros escamosos por tener neurosetas compuestas. Además, tienen palpos lisos y los élitros pueden llevar microtubérculos o papilas adhesivas con granos de arena; el segmento tentacular puede carecer o llevar hasta dos haces de setas capilares dirigidos hacia el frente, mientras que los parápodos birrámeos llevan, principalmente, notosetas simples y neurosetas compuestas. La mayoría son de color pálido, aunque algunos presentan bandas de pigmentación obscura sobre el prostomio, el dorso o sobre los élitros.

Los sigaliónidos son un grupo cosmopolita presente en zonas intermareales, submareales y hasta los 4,000 m en zonas abisales y batiales (Pettibone 1989, Kirkegaard 2001, Aungtonya 2005, Alalykina 2018). Son de vida libre, habitan principalmente fondos arenosos, algunos residen dentro de tubos resistentes construidos por ellos mismos con mucus y arena, otros cubren su dorso y élitros con granos de arena o fragmentos de conchas, espículas y foraminíferos (Pettibone 1997). En su hábitat, los sigaliónidos se distinguen de otros gusanos escamosos por sus cuerpos largos y por realizar movimientos ondulantes que les permiten escapar con rapidez entre el sedimento. Son organismos resistentes a la recolecta, pero si no son relajados antes de la fijación, por lo menos con hielo, tienden a fragmentarse, aunque sin desprenderse de sus élitros como lo hacen los polinoidos.

Como una adaptación a su modo de vida entre los sedimentos, Pernet (2000) señaló que *Sthenelais berkeleyi* Pettibone, 1971 así como en otras especies del género, las setas del primer segmento se arreglan en forma de un tubo, dirigido antero-dorsalmente, que funciona como un esnórquel de buceo para el intercambio de agua y facilitar la respiración mientras permanecen inmóviles entre el sedimento esperando a una presa.

A diferencia de otros gusanos escamosos, los sigaliónidos presentan neurosetas compuestas y los élitros no se alternan con cirros dorsales. Por sus hábitos alimenticios, los sigaliónidos se consideran depredadores activos, que se alimentan

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

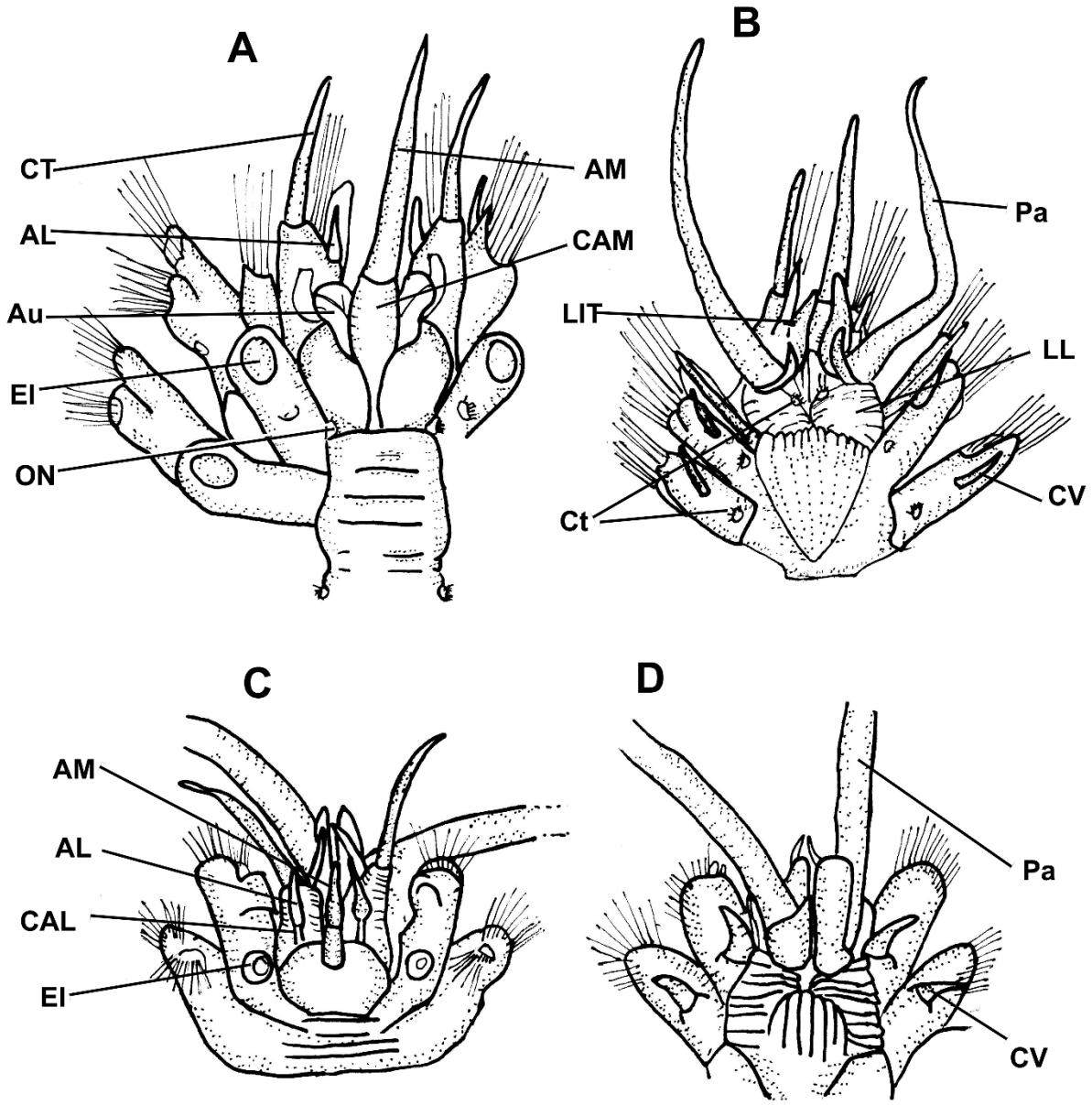


Figura 1. Sigalionidae, región anterior: A–B) prostomio con aurículas en la antena media y antenas laterales fusionadas a los parápodos tentaculares, vista dorsal (VD) y ventral (VV), respectivamente; C–D) prostomio sin aurículas en la antena media y antenas laterales frontales, VD y VV, respectivamente. Abreviaturas: AM= antena media, AL= antenas laterales, Au= aurículas, CAM= ceratóforo de antena media; CT= cirros tentaculares, Ct= ctenidio, CV= cirro ventral, El= elitróforo, LIT= lóbulo interno del tentaculóforo, LL= labios laterales, ON= órganos nucales, Pa= palpos. Redibujadas de Pettbone (1970b, 1971a).

de diversos invertebrados pequeños (Fauchald & Jumars 1979). Aunque sus estrategias reproductivas han sido escasamente documentadas, se sabe que la mayoría tiene sexos separados y fertilización externa. Particularmente, para las especies de *Pholoe* Johnston, 1839, se ha encontrado que estas retienen los gametocitos en las gónadas hasta la maduración y algunos pueden tener un desarrollo directo bajo los élitros o liberar las larvas (Blake 1995).

Los Sigalionidae se presentan con regularidad en muestreos de las comunidades bénticas, aunque son poco abundantes en aguas

someras y más abundantes en el talud. Hasta los trabajos de Aungtonya (2002, 2005) se tenían en el mundo unas 180 especies de 21 géneros, mientras que Alalykina (2018) refiere que son unas 227 especies de 28 géneros, considerando ya que Pisionidae Ehlers, 1901 fue sinonimizada con Sigalionidae. Para los litorales de América tropical el conocimiento de las especies es aún escaso; los registros para el golfo de México y mar Caribe (Perkins & Savage 1975, Salazar-Vallejo 1996) suman 28 especies, mientras que para el Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004) hay otras 25 especies, incluyendo algunas de la costa occidental de Baja California. Posteriores listas como las de Fauchald *et al*. (2009) registraron hasta 19 especies para el golfo de México. Las listas locales disponibles muestran que el conocimiento de los sigaliónidos es escaso porque sólo contienen el registro de tres a 13 especies: Bastida-Zavala *et al*. (2013), Morales de Anda *et al*. (2014) y Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo (2014).

Sistemática

La autoría de la familia corresponde a Kinberg (1856); esa publicación satisface los requisitos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica vigente (Art. 11.7). Sin embargo, este hecho ha sido pasado por alto y en muchos trabajos se refiere la autoría a Malmgren, 1867 (Fauchald & Rouse 1997) o Wolf (1984); en otros, la autoría se ha omitido (Chambers & Muir 1997) e inclusive en trabajos recientes se ha vuelto a asignar a Malmgren (Norlinder 2012, Gonzalez *et al*. 2018).

En el esquema de clasificación de Fauchald (1977), la familia Sigalionidae fue ubicada en el Orden Phyllodocida Dales, 1962 y en la superfamilia Aphroditacea Malmgren, 1867. Previo a este esquema, la jerarquía taxonómica de Sigalionidae ha variado de subfamilia a familia (Day 1967) a pesar de que Kinberg (1856), Malmgren (1865) y Levinsen (1883), la consideraban desde el siglo XIX como familia independiente.

La ubicación filogenética de los Sigalionidae fue propuesta por Rouse & Fauchald (1997), como parte del clado Phyllodocida, que se encuentra dentro del clado Aciculata, y este a su vez dentro de Palpata. La filogenia se basó en caracteres morfológicos que ubican a los Sigalionidae como el grupo hermano de los Aprhoditoidea, es decir, el grupo de gusanos escamosos con setas simples (Pleijel 2001). Otro trabajo de la filogenia de los afroditiformes es el de Wiklund *et al*. (2005) quienes concluyeron que la separación de Sigalionidae, Pholoidae Kinberg, 1858 y Pisionidae no está justificada, debido a que los Sigalionidae forman clados con *Pisione* Grube 1857 y con *Pholoe*. Por tanto, para que Sigalionidae sea monofilético debe incluir a estas dos otrora familias independientes. Así, Pisionidae y Pholoidae, serían sinónimos menores de Sigalionidae. En el mismo sentido, en una serie de publicaciones con análisis morfológicos y moleculares (Struck *et a*l. 2005, Wiklund *et. al*. 2005, Norlinder *et al*. 2012, Gonzalez *et al*. 2018), Sigalionidae incluye a Pisionidae y Pholoidae.

La única propuesta de subfamilias dentro de los Sigalionidae fue planteada por Chamberlin (1919) y enunciada formalmente por Pettibone (1997). Siguiendo a estos autores, su clasificación incluiría las subfamilias Sigalioninae Kinberg, 1856, con casi todos los géneros y Pelogeniinae Chamberlin, 1919, que incluiría a las formas que adhieren granos de sedimento sobre sus élitros o sobre alguna región de su dorso (Fig. 5A). El estudio filogenético reciente de Gonzalez *et al*. (2018) incluye dentro de Sigalionidae a los Pisionidae y Pholoidae quedando éstas como las subfamilias Pisioninae Ehlers, 1901 y Pholoinae Kinberg, 1858, respectivamente.

En esta contribución, seguimos el concepto moderno de Sigalionidae, pero las especies de Pisioninae serán tratadas en otro capítulo de este libro. Entre los trabajos de utilidad regional, se encuentran el de Hartman (1939), quien registró y describió varias de las especies del Pacífico oriental tropical; Nonato & Luna (1969) registraron algunas especies para el noreste de Brasil; Wolf (1984) hizo lo propio para el norte del golfo de México; Lana (1991) registró algunas especies para las costas del sureste de Brasil. Los trabajos de revisiones relevantes para los géneros de la familia y sus caracteres diagnósticos son los siguientes: Pettibone (1969, 1970a,b,c, 1971a,b, 1992) quien hizo detalladas revisiones de géneros y especies; Barnich & Fiege (2003) caracterizaron especies del Mediterráneo, algunas de ellas registradas en el Caribe; Aungtonya (2002, 2003) definió 20 géneros y revisó los caracteres genéricos mediante fotografías de microscopio electrónico; Wehe

(2007), en su revisión de las especies de la península Arábica, describió una lista de caracteres diagnósticos para 22 géneros; Gonzalez *et al.* (2018) presentaron una diagnosis para todos los géneros.

Morfología

Aunque en muchas de las descripciones originales de las especies, la terminología es distinta, la utilizada aquí es acorde con las propuestas estandarizadas en los trabajos de Pettibone (1997), Mackie & Chambers (1990), y la revisada por Aungtonya (2003, 2005).

Región cefálica. El prostomio es un lóbulo subglobular sobre los setígeros 1 y 2, en este se encuentran diversas estructuras. Una antena media que puede insertarse en la superficie dorsal y anterior del prostomio (Fig. 1A, C) o cerca de la parte posterior. Aurículas, en algunos géneros, la antena media puede tener un par de proyecciones que son estructuras parecidas a orejas y se insertan a los lados del ceratóforo (Fig. 1A). Las antenas laterales, si se presentan, son pareadas y se insertan sobre el margen anterior del prostomio (Fig. 1C) o emergen de los parápodos tentaculares (Fig. 1A). Los ojos pueden ser hasta dos pares, cada uno redondo o alargado. Los órganos nucales se localizan entre la parte posterior del prostomio y el segundo segmento; pueden estar ocultos o ser visibles parcialmente.

Los palpos son un par de apéndices largos, insertados ventralmente, afilados y lisos; en algunos géneros están rodeados en su base por delgados lóbulos o "palpal sheats". El tubérculo facial es una protuberancia sobre el labio superior, puede ser bulboso, liso o con papilas y es importante para separar géneros. Los labios pueden presentar estructuras como ctenidios o lóbulos delgados (Fig. 1B). La faringe es un tubo cilíndrico, eversible, distalmente lleva hasta 22 pares de papilas marginales y dos pares de maxilas curvadas.

Segmento tentacular. Es el primer segmento fusionado mediodorsalmente al prostomio, con un par de parápodos unirrámeos, dirigidos hacia el frente rodeando al prostomio, a estos setígeros también se les menciona como tentaculóforos y cada uno lleva un par de cirros tentaculares (Fig. 1A); de presentar notosetas, estas son simples.

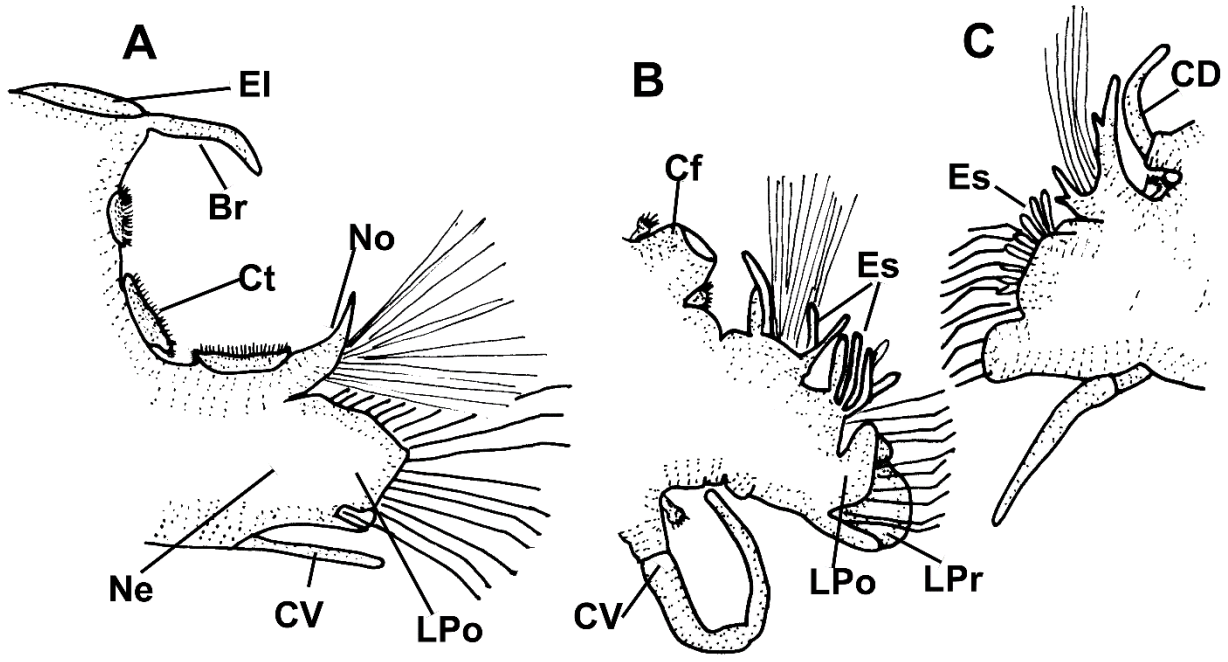


Figura 2. Parápodos: A) parápodo de segmento medio, vista posterior, con branquia y ctenidios; B) parápodo del segmento III, vista anterior, con cirróforo y estílodos; C) parápodo de segmento III, vista posterior con cirro dorsal y estilodos. Abreviaturas: Br= Branquia, CD= cirro dorsal, Cf= cirróforo, Ct= ctenidio, CV= cirro ventral, Es= estílodos, Ne= neurópodos, No= notópodo, LPr= Lobulo presetal, LPo= Lobulo postsetal. Redibujadas de Pettibone (1970a).

Otros atributos definidos por Aungtonya (2003) para los tentaculóforos son los lóbulos internos (Fig. 1B), que se localizan distalmente y pueden ser cortos, largos o en forma de L; las láminas internas, que son apéndices foliosos en el lado interno; las lamelas tentaculares, que constituyen apéndices en la parte media, pueden ser alargados y cónicos; y un reborde tentacular que son lamelas convexas extendidas dorsalmente.

Segmentos corporales. El cuerpo es subrectangular, atenuado hacia la parte posterior (Fig. 7A), con pocos o con numerosos segmentos. El segundo segmento lleva el primer par de élitros y el tercer segmento puede llevar o carecer de cirro dorsal. En la superficie ventral puede haber papilas cortas o largas principalmente en los miembros de Pelogeniinae (Figs. 5C, 6A–B).

Élitros. Son apéndices carnosos, laminares, semejantes a una escama; están presentes sobre el dorso formando dos hileras laterales (Figs. 7A-B). Los élitros se fijan en los elitróforos, mismos que se distinguen como una cicatriz cuando el élitro se ha desprendido (Figs. 2A, 5B); se perciben en los segmentos 2, 4, 5, 7 y continúan alternándose hasta los segmentos 25 o 27. En Pholoinae los elitróforos se continúan sin alternar hasta segmentos posteriores. Las branquias están presentes, laterales a los elitroforos (Fig. 2A), excepto en Pisioninae y Pholoinae.

La morfología de los élitros es de importancia a nivel de especie; su superficie puede ser lisa, con papilas digitiformes (Fig. 3A), microtubérculos, o contener partículas de sedimento fijadas por papilas adhesivas (Figs. 3B, 5D). Su margen puede ser entero (Fig. 3A) o con una incisión; también puede presentar papilas marginales filiformes, no ramificadas, formando un flequillo o "fringe" como es nombrado en la literatura en inglés (Figs. 3B, 5D-E), o pueden ser ramificadas, en forma bipinada (Fig. 3C–D) o palmada (Fig. 3E). En el margen también pueden presentar pequeños lóbulos que son extensiones del mismo élitro (Fig. 3B). En *Pholoides* Pruvot, 1895 los élitros, además de micropapilas en su superficie, pueden presentar anillos concéntricos. Los élitros están ausentes en Pisioninae y en *Metaxypsamma* Wolf, 1986.

Parápodos. La forma de los parápodos es relevante para distinguir géneros o especies (Fig. 2A–C); los notópodos pueden llevar ctenidios o estilodos (Fig. 2A–C), y en los neurópodos los lóbulos pueden ser oblicuos o subcónicos (Fig. 2A). Todos los neurópodos llevan un cirro ventral (Figs. 2A-B, 6A), estos pueden presentar pequeños lóbulos bulbosos y papilas. Los estilodos son proyecciones digitiformes asociadas a los notópodos y neurópodos, aunque también pueden estar presentes en la base de los cirros tentaculares (cirróforos); pueden ser papilados o lisos (Fig. 2B). Los cirros dorsales sólo están presentes en el segmento tres (Fig. 2C). En Pholoinae los parápodos carecen de estilodos y cirros dorsales.

Setas. Las notosetas son simples, lisas o espinuladas (Figs. 4B, 7C). Las neurosetas son simples o compuestas; estas últimas pueden ser falcígeros o espinígeros y en un mismo parápodo pueden presentarse varios tipos (Fig. 4A, C–G). Los espinígeros pueden presentar un manubrio espinoso o liso (Fig. 4C); la lámina puede ser corta o larga, lisa o canaliculada (Fig. 4C). Los falcígeros pueden presentar lámina corta (Figs. 4A, 6E-F, 7D), o larga (Figs. 4D-E, 6C-D), entera (Fig. 4D–E), o multiarticulada (Figs. 4F–G, 7E–G); las puntas pueden ser bidentadas (Figs. 4A, D–G, 7D), o enteras (Fig. 6C–F), y el manubrio puede ser liso (Fig. 4A, D, G) o con espinas (Figs. 4E–F, 7F).

Parte posterior. En la parte posterior se localiza el pigidio, el cual lleva un par de cirros anales desiguales o de igual tamaño.

Claves de identificación

Este trabajo contiene claves de identificación para todas las especies registradas en América tropical (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Fauchald *et al*. 2009). El estatus de las especies fue revisado de acuerdo a trabajos de revisión del grupo y en WoRMS (Read & Fauchald 2020).

Después de cada especie mencionada en las claves se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en cuatro grandes regiones: Mar Caribe (C), golfo de México (G), Pacífico oriental tropical (P) y costa occidental de Baja California (B). Las especies cuestionables en una región son indicadas con una Q. Al final de cada clave, indicados con un exponente en algunas especies, se incluyen comentarios sobre la localidad tipo y distribución de la especie en cuestión.

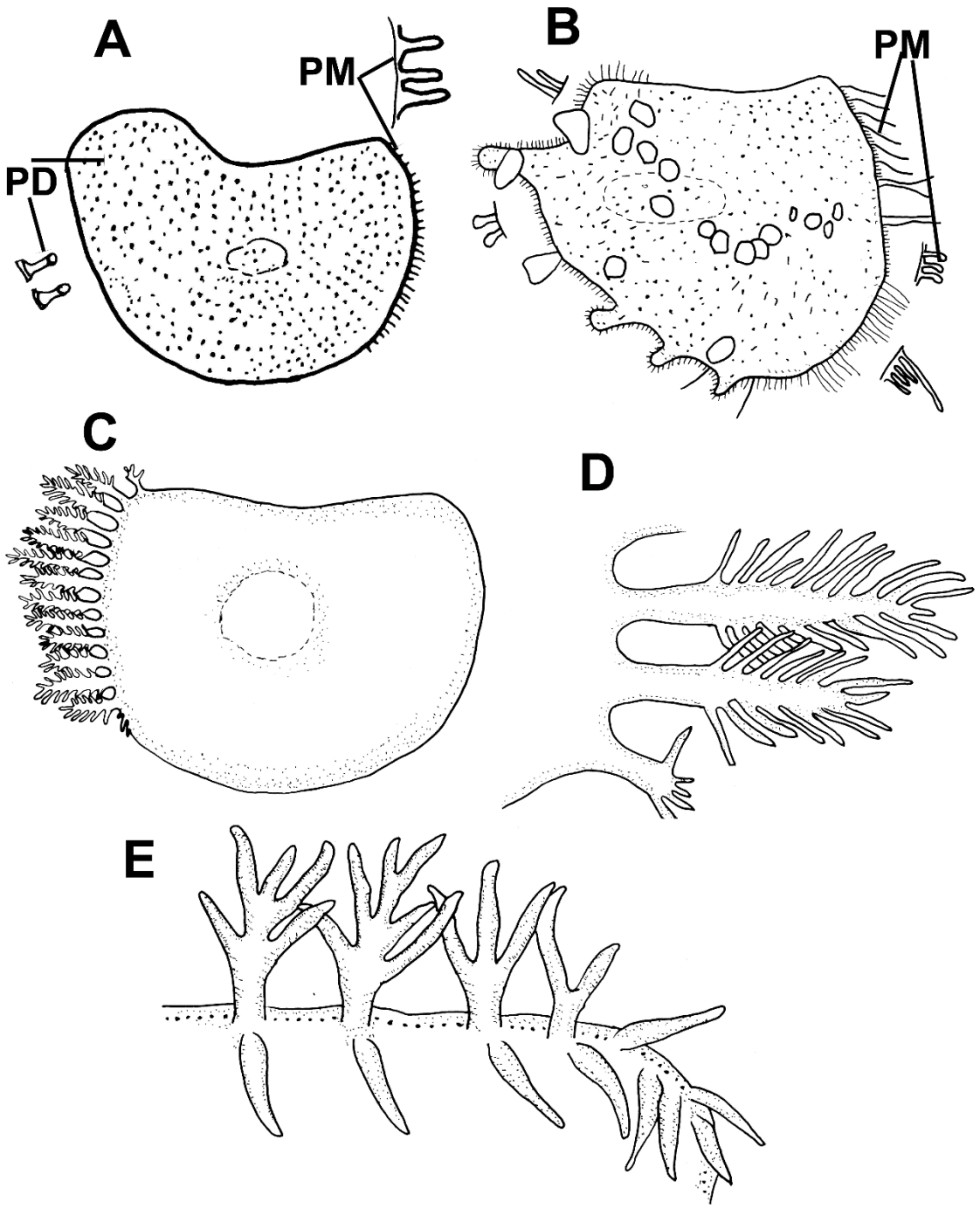


Figura 3. Ornamentación de élitros: A) élitro de segmento medio con la superficie papilada, margen entero con papilas cortas; B) élitro de segmento medio con gránulos del sedimento sobre la superficie, margen lobulado con papilas marginales filiformes largas; C) élitro de segmento medio con la superficie lisa, margen con papilas bipinadas; D) detalle de las papilas bipinadas; E) detalle de papilas marginales palmadas. Abreviaturas: PD= papilas digitiformes, PM= papilas marginales). Redibujadas de Pettibone (1997) y Hartman (1939).

Clave para subfamilias de Sigalionidae

1 Cuerpo con élitros; prostomio generalmente con 1–3 antenas **2**
– Cuerpo sin élitros; prostomio carece de antenas o tiene una antena media **5**

2(1) Élitros en todos los setígeros posteriores, sin alternarse; prostomio con 1–3 antenas ... **3**
–Élitros anteriores y posteriores alternados con tubérculos dorsales a lo largo del cuerpo; prostomio con una antena ..... Pholoinae Kinberg, 1858 *partim*

3(2) Élitros y dorso sin incrustraciones de arena u otras partículas, si presenta están dispersas y en pocos élitros; cuerpo no papilado **4**
– Élitros y dorso totalmente cubiertos con incrustaciones de granos de arena (Fig. 5A, D) o partículas foráneas; cuerpo papilado (Fig. 5C) ..... Pelogeniinae Chamberlin, 1919

4(3) Parápodos con glándulas hiladoras entre el notópodo y neurópodo, sin estilodos (Fig. 2A); neurosetas con lámina corta … Sthenelanellinae Aungtonya *In*: Gonzalez *et al*. (2018)[1] (monogenérica) ..... *Sthenelanella* Moore, 1910
– Parápodos sin glándulas hiladoras, con estilodos en los neurópodos (Fig. 2B); neurosetas de setígeros medianos con láminas largas o muy largas ..... Sigalioninae Kinberg, 1856

5(1) Prostomio reducido, desplazado posteriormente, sin antenas .. Pisioninae Ehlers, 1901[2]
– Prostomio evidente, anterior, con antena media … Pholoinae Kinberg, 1858[3] *partim* … parápodos unirrámeos con acícula y falcígeros cortos … *Metaxypsamma* Wolf, 1986 … ventralmente cada segmento con dos pares de papilas globulares .... *M. uebelackerae* Wolf, 1986[4] (G)

Comentarios
1) Gonzalez *et al*. (2018) indicó que la designación de la subfamilia Sthenelanellinae fue propuesta por Augtonya en un estudio filogenético no publicado.
2) Las especies de la subfamilia Pisioninae son incluidas en otro capítulo de este mismo libro.
3) Pholoidae es designado como Pholoinae dentro de Sigalionidae por Gonzalez *et al*. (2018).
4) *Metaxypsamma uebelackerae* es una especie intersticial y la única especie de Pholoinae que no tiene élitros.

Clave a géneros y especies de Pholoinae Kinberg, 1858
(modificada de Pettibone 1992)

1 Antena media anterior; élitros con papilas marginales diminutas enteras (no segmentadas); con más de 19 segmentos … *Pholoe* Johnston, 1839 .... *Pholoe glabra* Hartman, 1961[1] (P)
– Antena media occipital; élitros con papilas marginales largas; hasta 19 segmentos … *Taylorpholoe* Pettibone, 1992 ..... *T. hirsuta* (Rullier & Amoureux, 1979)[2] (G, C)

Comentarios
1) Localidad tipo California y con registros en Baja California Sur (Punta Concepción).
2) Originalmente nombrada como *Pholoe minuta hirsuta*, descrita de Brasil, asignada por Pettibone (1992) a su nuevo género *Taylorpholoe*, con registros en el golfo de México.

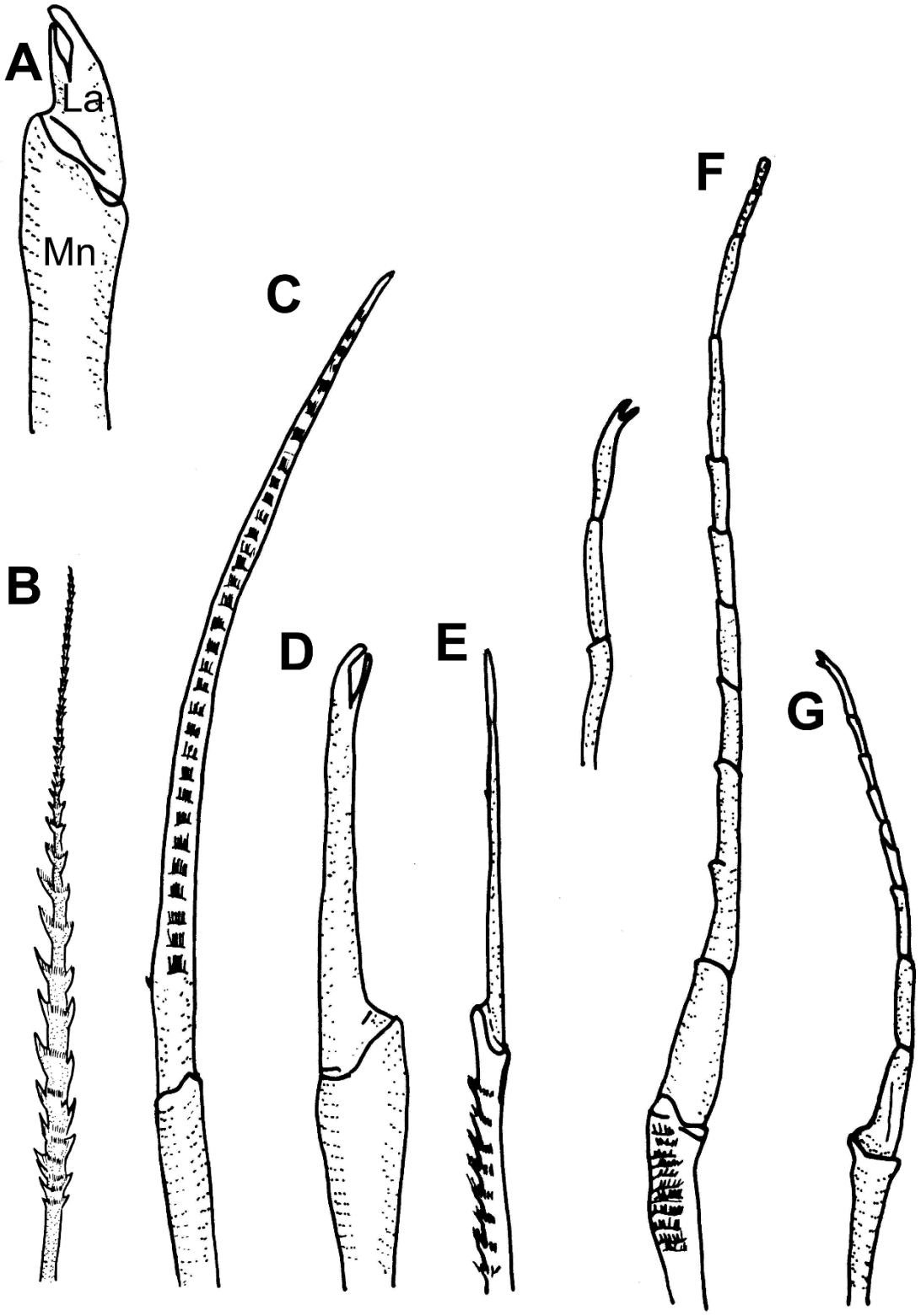


Figura 4. Tipo de setas: A) partes de una neuroseta compuesta; B) notoseta capilar; C–G) neurosetas compuestas: C) espinígero canaliculado; D) falcígero bidentado, manubrio sin espinas; E) falcígero entero, manubrio espinuloso; F) falcígero multiarticulado bidentado, manubrio con espinas; G) falcígero multiarticulado, manubrio liso. Abeviaturas: La: lámina, Mn= manubrio. Redibujadas de Pettibone (1970b).

Clave a géneros de Pelogeniinae Chamberlin, 1919

1 Segmento 3 con cirro dorsal ..... *Pelogenia* Schmarda, 1861
– Segmento 3 sin cirro dorsal **2**

2(1) Neurópodos del segmento 2 con lóbulo proyectado, delgado y largo; neurosetas espiníferos compuestos, puntas atenuadas y furcadas … *Psammolyce* Kinberg, 1856 … dorso liso en segmentos anteriores, después del segmento 20 con papilas y gránulos de arena ..... *P. flava* Kinberg, 1855[1] (C; G, Q)
– Neurópodos del segmento 2 sin lóbulo proyectado; neurosetas falcígeros compuestos ... **3**

3(2) Sin ojos; neurópodo del segmento 3 con lóbulo distal globoso … *Hartmanipsammolyce* Pettibone, 1997 … dorso con gránulos de sedimento y papilas compuestas; vientre con papilas largas en segmentos anteriores ..... *H. pendula* (Hartman, 1942)[2] (C)
– Con ojos; neurópodo del segmento 3 sin lóbulo distal globoso **4**

4(3) Tubérculo facial prominente; ceratóforo de la antena media con pequeños ctenidios … *Dayipsammolyce* Pettibone, 1997 … ventralmente bandas de largas papilas alternadas con bandas de pequeñas papilas hemisféricas ..... *D. ctenidophora* (Day, 1973)[3] (G)
– Tubérculo facial ausente o no prominente; ceratóforo de la antena media sin ctenidios .... *Neopsammolyce* Pettibone, 1997

Comentarios
1) La localidad tipo es el sur de Brasil (22°30'S, 40°55'W) y se ha registrado en varias zonas del Caribe, los registros en el golfo de México requieren confirmación.
2) La localidad tipo es Cuba.
3) La localidad tipo es Beaufort, Carolina del Sur, con múltiples registros en Florida.

Claves para especies de Pelogeniinae Chamberlin, 1919

Neopsammolyce **Pettibone, 1997**
(modificada de Pettibone 1997)

1 Primer par de élitros con muescas profundas; neurosetas de parápodos posteriores al segmento 3 con falcígeros de manubrio liso ..... *N. occidentalis* (McIntosh, 1885)[1] (C)
– Primer par de élitros sin muescas profundas; neurosetas de parápodos posteriores al tercer segmento con falcígeros de manubrio espinuloso **2**

2(1) Cirróforo del cirro ventral con papilas largas; ceratóforo de la antena media con pliegues laterales; falcígeros con punta bífida ..... *N. floccifera* (Augener, 1906)[2] (C)
– Cirróforo del cirro ventral sin papilas; ceratóforo de la antena media sin pliegues laterales; falcígeros con puntas enteras o bífidas ..... *N. spinosa* (Hartman, 1939)[3] (P; C, Q)

Comentarios
1) Descrita como *Psammolyce occidentalis* McIntosh, 1885, para la isla Sombrero, Antillas, sin más registros.
2) Descrita como *Psammolyce floccifera* Augener, 1906, para Dominica, con registros en el Caribe.
3) Descrita como *Psammolyce spinosa* Hartman, 1939, para bahía Chatham, isla de Coco, Costa Rica. Ha sido registrada para isla Clarión, Colima, además de registrarse ampliamente en el Caribe, incluyendo el Caribe mexicano; el registro de Nonato & Luna (1969) para Brasil es cuestionable.

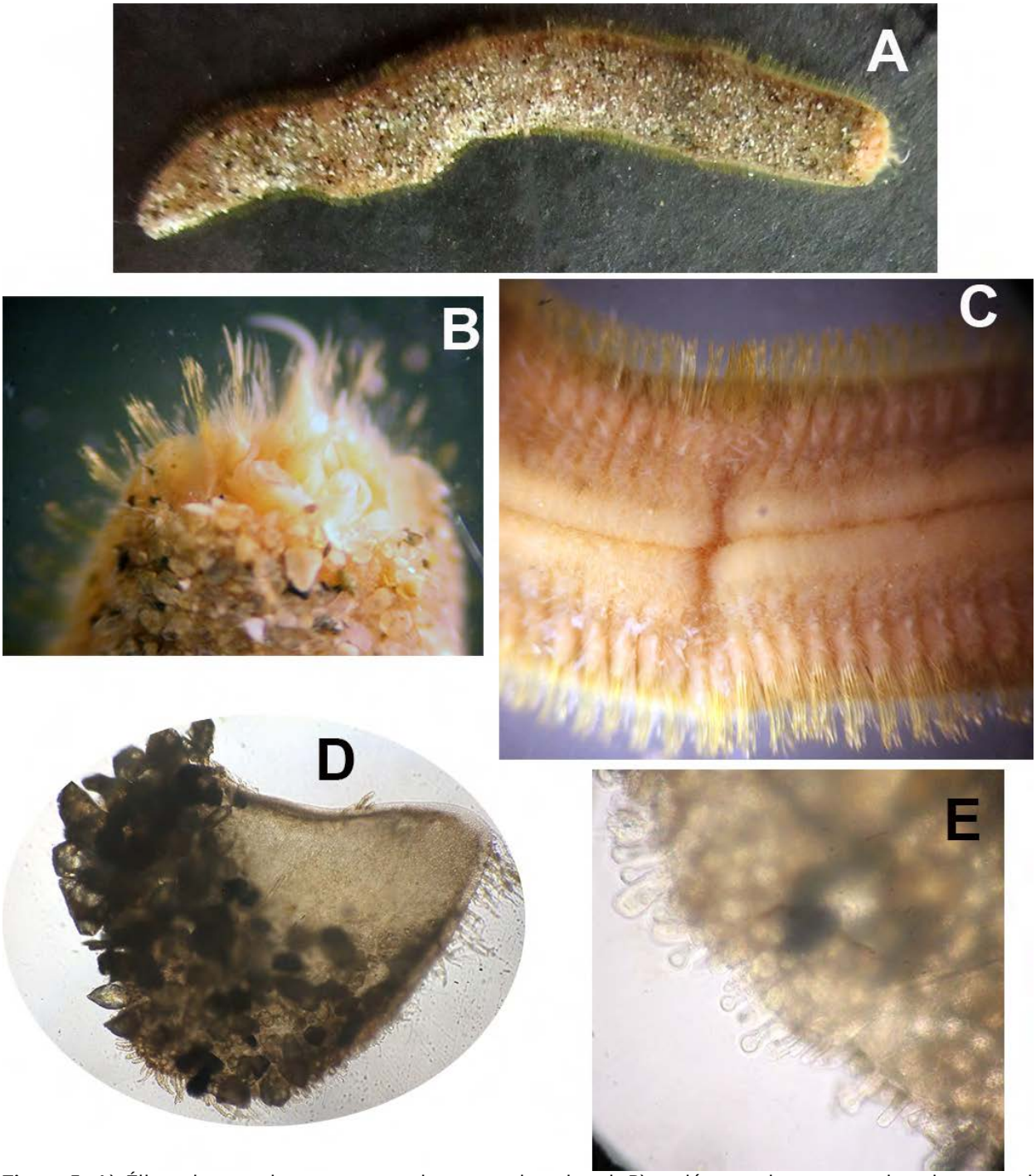


Figura 5. A) Élitros incrustados con granos de arena, vista dorsal; B) región anterior, mostrando primer par de elitroforos; C) superficie ventral del cuerpo cubierta de papilas; D) élitro del primer par, cubierto de granos de arena y margen con papilas filiformes; E) margen del élitro con papilas digitiformes.

Pelogenia **Schmarda, 1861**
(modificada de Pettibone 1997)

1 Cirro dorsal del setígero 3 con cirróforo menor que el cirrostilo **2**
– Cirro dorsal del setígero 3 con cirróforo igual o mayor que el cirrostilo **3**

2(1) Élitros con lóbulos marginales redondeados (Fig. 3B); segmento III con branquia larga en la base del cirróforo dorsal; dorso con escasas papilas compuestas .... *P. hartmanae* Pettibone, 1997[1] (C)
– Élitros sin lóbulos marginales redondeados, margen entero (Fig. 3A); segmento III con branquia corta en la base del cirróforo dorsal; dorso con abundantes papilas simples digitiformes ..... *P. anoculata* (Hartman, 1939)[2] (P, G, C)

3(1) Neurosetas compuestas con manubrios con pocas hileras de espínulas (0–3) **4**
– Neurosetas compuestas con manubrios con muchas hileras de espínulas (hasta 25) **5**

4(3) Ceratóforo de la antena media bulboso, prominente; ojos anteriores circulares; neurosetas del segmento I con manubrio espinuloso .... *P. fimbriata* (Hartman, 1939)[3] (P; G, Q; C, Q)
– Ceratóforo de la antena media no prominente; ojos anteriores alargados; neurosetas del segmento I con manubrio liso ..... *P. myops* (Hartman, 1939)[4] (P)

5(3) Segmento II proyectado hacia adelante, hendido mediodorsalmente .... *P. arenosa* (delle Chiaje, 1830)[5] (C, Q; P, Q)
– Segmento II proyectado hacia el prostomio, sin incisión mediodorsal .... *P. kinbergi* (Hansen, 1882)[6] (B, Q; G, Q)

Comentarios

1) Localidad tipo, puerto de Mayagüez, Puerto Rico; registrada sólo para la localidad tipo.
2) Descrita como *Psammolyce antipoda anoculata* Hartman, 1939. Su localidad tipo es Playa Blanca, Pacífico de Costa Rica. Cuenta con registros en el Caribe.
3) Descrita como *Psammolyce fimbriata* Hartman, 1939 de la isla Isabel, Nayarit (21°54' N, 105°53' W). Su registro es amplio en el Pacífico oriental tropical, los registros para el golfo de México y Caribe son cuestionables.
4) Descrita como *Psamolyce myops* de la isla Espíritu Santo, Baja California Sur. La especie fue sinonimizada por Pettibone (1997) con *P. fimbriata* (Hartman, 1939); aquí se mantienen separadas y se propone su revisión, ya que sus ilustraciones muestran diferencias.
5) Descrita como *Sigalion arenosum* delle Chiaje, 1830 del golfo de Nápoles, los registros en el Caribe y Pacífico oriental tropical son cuestionables.
6) Descrita como *Psammolyce kinbergi* de Brasil, los registros en el golfo de México y en la isla Cedros, Baja California, son cuestionables.

Clave para géneros de Sigalioninae Kinberg, 1856[1]

1 Prostomio sin antenas laterales ..... *Pholoides* Pruvot, 1895
– Prostomio con antenas laterales **2**

2 Antenas laterales en el margen anterior del prostomio (Fig. 1C) **3**
– Antenas laterales fusionadas a los parápodos tentaculares (Fig. 1A) **4**

3(2) Antenas sin ceratóforos ..... *Sigalion* Audouin & Milne-Edwards *In* Cuvier, 1830
– Antenas con ceratóforos (Fig. 1C) ..... *Euthalenessa* Darboux, 1900[2]

4(2) Ceratóforo de la antena media con aurículas (Fig. 1A)..... **5**
– Ceratóforos de la antena media sin aurículas (Fig. 1C)..... *Leanira* Kinberg, 1856

5(4) Neurosetas compuestas falcígeros, principalmente en parápodos medios **6**
– Neurosetas compuestas espinígeros (Fig. 4C), principalmente en parápodos medios **8**

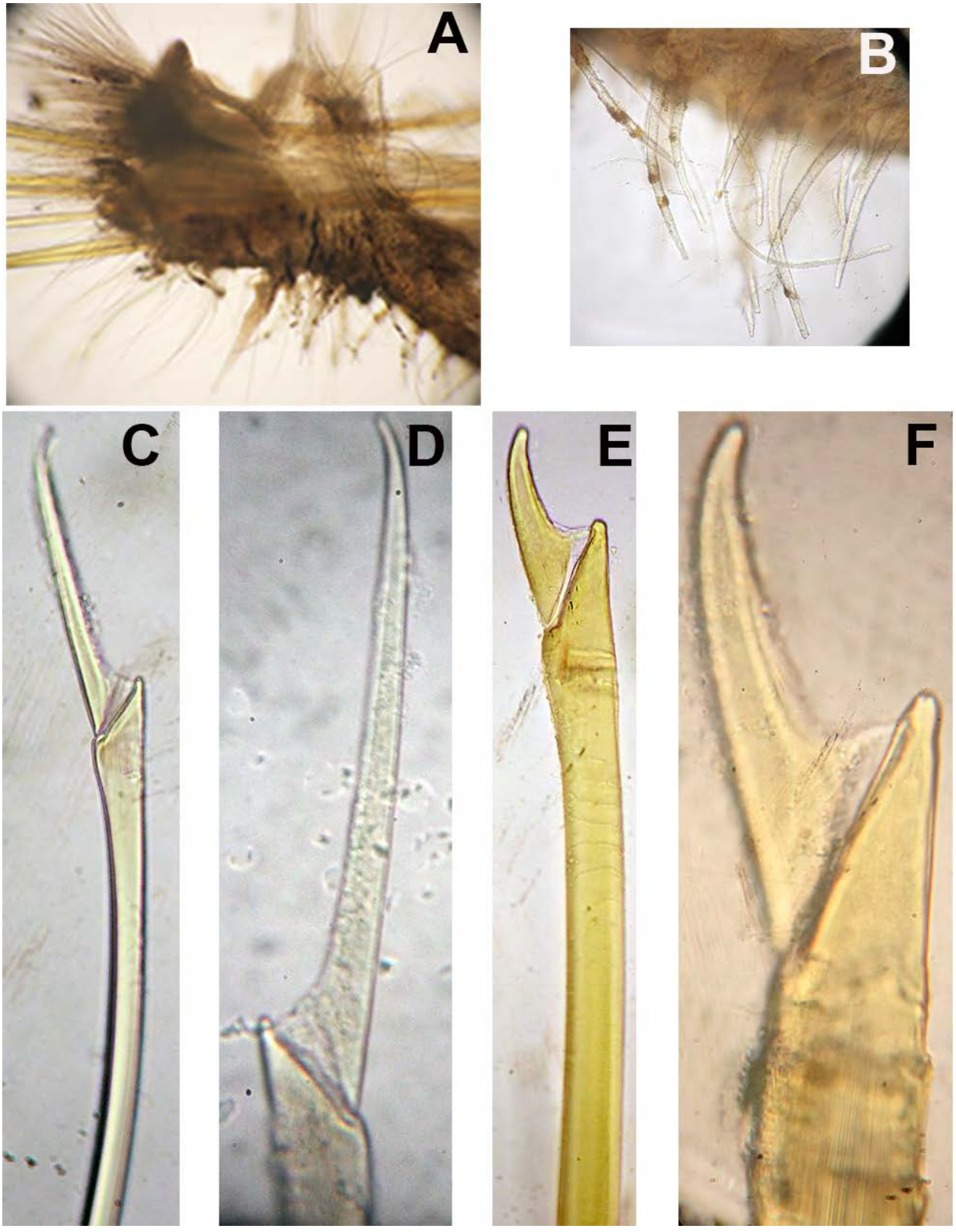


Figura 6. A) Parápodo con papilas largas en el neurópodo; B) papilas largas del neurópodo; C) neuroseta baja compuesta con punta larga; D) punta entera de la neuroseta; E) neuroseta compuesta gruesa; F) punta corta unidentada de la neuroseta.

6(5) Labios laterales de la boca sin ctenidios, cirros ventrales con papilas largas en la base ... . *Willeysthenelais* Pettibone, 1971[3]
– Labios laterales de la boca con ctenidios (Fig. 1B), cirros ventrales sin papilas largas en la base **7**

7(6) Parápodos con estilodos fimbriados o papilados ..... *Fimbriosthenelais* Pettibone, 1971
– Parápodos con estilodos no papilados (Fig. 2C) ..... *Sthenelais* Kinberg, 1856

8(5) Parápodo tentacular con lóbulo interno; neurópodo con lóbulo presetal cónico (Fig. 2A); segmento 3 con tubérculo dorsal ..... *Sthenolepis* Willey, 1905
– Parápodo tentacular sin lóbulo interno; neurópodo con lóbulo presetal redondeado (Fig. 2B); segmento 3 sin tubérculo dorsal ..... *Ehlersileanira* Pettibone, 1970

Comentarios
1) No se incluye *Neoleanira areolata* (McIntosh, 1885), descrita para Yedo, Japón, su introducción en la lista de especies del Pacífico oriental tropical parece ser un error porque no hay registros.
2) Dos especies se han registrado para el golfo de California: *Euthalenessa digitata*? McIntosh, 1885 y *E. djiboutiensis* (Gravier, 19001), la primera descrita de Admiralty Islands, Nueva Guinea, la segunda de Djibouti, golfo de Adén, océano Índico; el registro de ambas especies en las listas de América tropical es cuestionable.
3) *Willeysthenelais colorata* (Monro, 1924) descrita de Puerto Denison, Australia, fue sinonimizada con *W. diplocirrus* (Grube, 1875) de Filipinas por Pettibone (1971a). Los registros de Hartman (1939) para Panamá, Costa Rica y México son cuestionables.

Claves para especies de Sigalioninae Kinberg, 1858

Ehlersileanira Pettibone, 1970b

1 Élitros gruesos; cirro ventral con una papila corta basal; espinígeros articulados largos; más de 200 segmentos ..... *E. incisa* (Grube, 1877)[1] (G, Q)
– Élitros delgados; cirro ventral sin papila basal; espinígeros articulados cortos; menos de 200 segmentos ..... *E. simplex* (Ehlers, 1887)[2] (G)

Comentarios
1) Descrita como *Sthenelais incisa* del Congo, África. Los registros en el norte del golfo de México son cuestionables.
2) Descrita como *Sthenelais simplex* de Dry Tortugas, Florida. La especie fue sinonimizada por Augener (1918) con *E. incisa* del Congo, la sinonimia es cuestionable; aquí se mantienen separadas para usar el nombre local.

Fimbriosthenelais Pettibone, 1971

1 Branquias desde el segmento seis; vientre papilado; neurópodos posteriores con estilodos; élitros con microtubérculos y papilas, sin granos de arena .... *F. hobbsi* Pettibone, 1971[1] (G, C)
– Branquias desde el segmento cuatro; vientre liso; neurópodos posteriores sin estilodos; élitros con microtubérculos incrustados de granos de arena .... *F. minor* (Pruvot & Racovitza, 1895)[2] (G, Q)

Comentarios
1) Descrita de bahía Siguanea, isla de Pinos, Cuba, con varios registros en Florida y Alabama.
2) Descrita como *Sthenelais minor* de Francia. Los registros de Wolf (1984) para la Florida, son cuestionables, él mismo indicó diferencias en sus ejemplares, sugiriendo así la necesidad de clarificar la identidad de los registros.

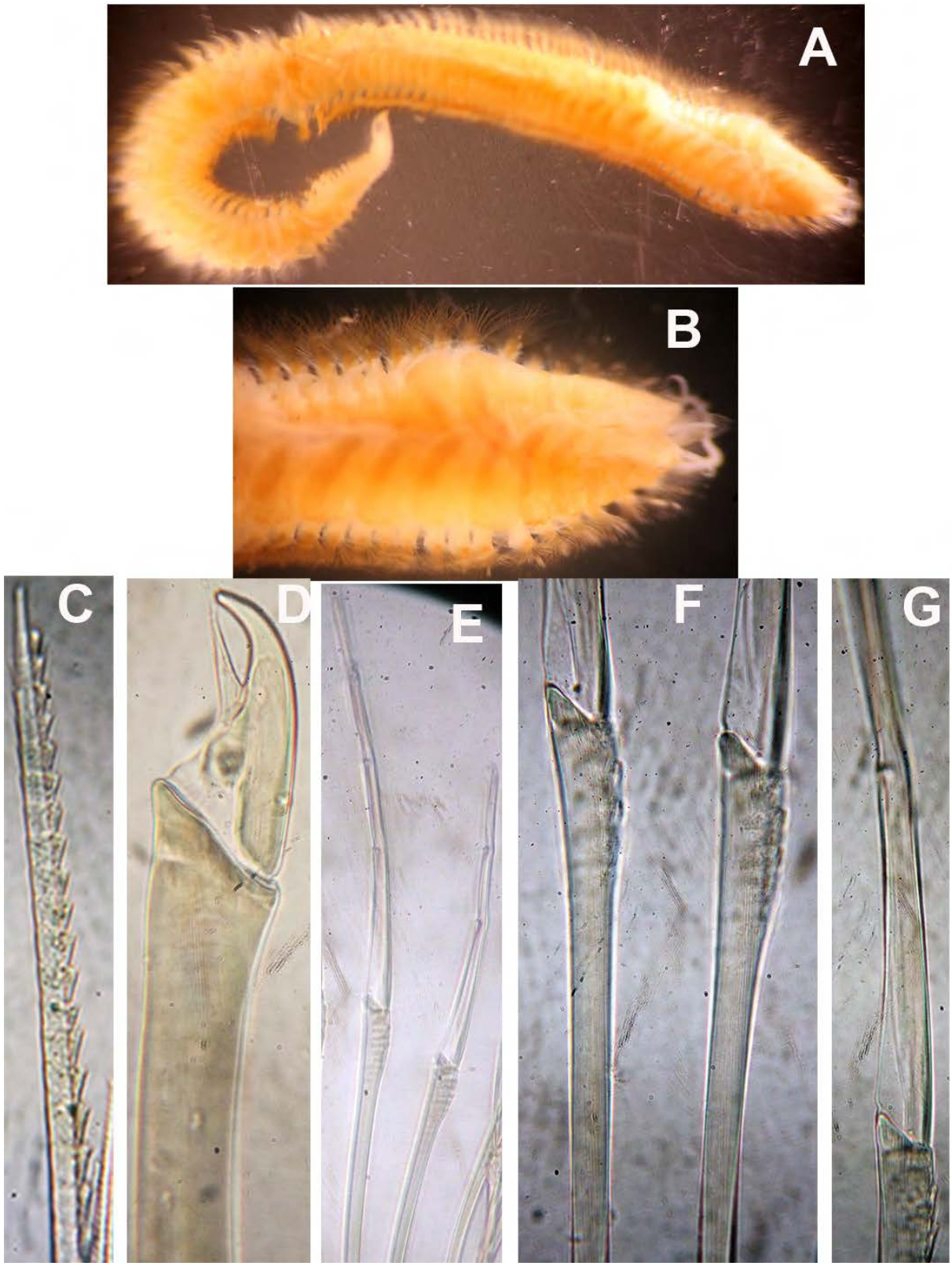


Figura 7. A) Cuerpo en vista dorsal con élitros lisos; B) región anterior con élitros traslapados; C) notosetas espinulosas; D) neuroseta compuesta: falcígero con punta bidentada; E) neurosetas articuladas; F) base de las neurosetas articuladas con espinas; G) región superior de las neurosetas articuladas.

Leanira **Kinberg, 1855**
(modificado de Pettibone 1970b)

1 Parápodos tentaculares con numerosos estilodos, antenas laterales se insertan medialmente sobre los parápodos tentaculares, élitros con una mancha subcircular oscura, cerca de la inserción al elitróforo ..... *L. cirrata* (Treadwell, 1934)[1] (C)
– Parápodos tentaculares sin estilodos, antenas laterales se insertan dorsalmente sobre los parápodos tentaculares, élitros sin mancha en la inserción del elitróforo .... *L. alba* Moore, 1910[2] (G, Q; P)

Comentarios
1) Descrita como *Eupholoe cirrata* Treadwell, 1934 de Puerto Rico.
2) Su localidad tipo es San Diego, California con varios registros en el golfo de California, Los registros en la Florida son cuestionables (golfo de México) y requieren ser corroborados.

Pholoides **Pruvot, 1895**

1 Tentaculóforo con lóbulo acicular proyectado; superficie ventral con papilas grandes; neurópodos con lóbulos aciculares presetales con dos papilas largas .... *P. asperus* (Johnson, 1897)[1] (P)
– Tentaculóforo sin lóbulo acicular proyectado; superficie ventral lisa; neurópodos con lóbulos aciculares presetales con papilas cortas .... *P. bermudensis* (Hartman & Fauchald, 1971)[2] (G, C)

Comentarios
1) Descrita de bahía Monterey, California, y con registros en islas Galápagos.
2) Descrita de las Bermudas y registros en la Florida y Cuba.

Sigalion **Audouin & Milne-Edwards *In*: Cuvier, 1830**[1]

1 Sin antena media **2**
– Con antena media[2] **3**

2(1) Neurópodos sin estilodos ..... *S. pourtalesi* Ehlers, 1887[3] (G)
– Neurópodos con dos estilodos redondeados ..... *S. arenicola* Verrill, 1880[4] (C)

3(1) Élitros con papilas marginales bipinadas (Fig. 3D); antena media atenuada; manubrio de las neurosetas de segmentos medios con muchas hileras de espinas .... *S. spinosus* Hartman, 1939[5] (P)
– Élitros con papilas marginales palmadas (Fig. 3E); antena media con punta roma; manubrio de las neurosetas liso o poco espinoso **4**

4(3) Antena media en el margen posterior del prostomio; ojos obscuros .... *S. hancocki* Hartman, 1939[6] (P)
– Antena media en la parte media del prostomio; ojos inconspicuos .... *S. lewisi* Berkeley & Berkeley, 1939[7] (P; C, Q)

Comentarios
1) *Sigalion mathildae* Audouin & Milne-Edwards *In:* Cuvier, 1830, fur descrito de Iles Chausey, Francia. Erróneamente introducido a la lista de especies del Pacífico oriental tropical, ya que no hay registros comprobados en la región.

2) *Sigalion antillarus* Grube, 1875, descrita como *Sigalion antillarum* Grube 1875, se desconoce con precisión su localidad tipo; a pesar de que su descripción es breve, su registro en el Caribe es amplio. Lo único que se conoce es su ubicación en el género y la presencia de una antena media, el material tipo está perdido y podría ser una especie indeterminable.
3) Descrita de Sambos, Florida, con registros sólo en la localidad tipo.
4) Descrita de Massachussets, costa oriental de Estados Unidos, con registro en Cuba.
5) Descrita como *Eusigalion spinosum* de bahía Monterey, California, con registros en el golfo de California y Galápagos. Los registros de Wolf (1984) para la Florida, como *Thalenessa* cf. *spinosa* Hartman, 1939 son cuestionables.
6) Fue descrita como *Eusigalion hancocki* de San José, Guatemala, con registros en el Pacífico oriental tropical. Mackie & Chambers (1990) la sinonimizaron con *S. lewisi* Berkeley & Berkeley, 1939, descrita de la isla Espíritu Santo, Baja California Sur; esta sinonimización es cuestionable y requiere su revisión.
7) Descrito de la isla Espíritu Santo, México. Los registros de Nonato & Luna (1970) y de Amaral & Nonato (1984), para Brasil, son cuestionables.

Sthenelais **Kinberg, 1856**[1]

1 Manubrio de las neurosetas de segmentos medios con numerosas hileras de espinas **2**
– Manubrio de las neurosetas de segmentos medios con pocas hileras de espinas **5**

2(1) Vientre con papilas ..... *S. berkeleyi* Pettibone, 1971[2] (P)
– Vientre sin papilas **3**

3(2) Neurosetas articuladas con 10 a 15 artejos, uno o dos falcígeros ..... *S. tertiaglabra* Moore, 1910[3] (B, P)
– Neurosetas articuladas con menos de 10 artejos, numerosos falcígeros **4**
4(3) Élitros con microtubérculos cónicos uniformente distribuidos; papilas marginales en todo el borde externo; órganos nucales ocultos por el segmento dos ..... *S. articulata* (Kinberg, 1856)[4] (C, Q)
– Élitros con microtubérculos dispersos, papilas marginales escasas en el borde externo; órganos nucales no ocultos ..... *S. setosa* Bush *In:* Verrill, 1900[5] (C)

5(1) Neurosetas con puntas bífidas y algunas con puntas enteras; élitros posteriores con 3–4 tubérculos cónicos esclerotizados en el borde posterior ..... *S. neoleanirae* Hartman, 1939[6] (P)
– Neurosetas sólo bífidas; élitros posteriores con tubérculos en otro arreglo **6**

6(5) Élitros medios o posteriores con una hilera de papilas en el borde lateral, microtubérculos predominantemente globulares ..... *S. verruculosa* Johnson, 1897[7] (P)
– Élitros medios o posteriores con varias hileras de papilas en el borde lateral microtubérculos de otra forma **7**

7(6) Borde lateral de los élitros con papilas hasta en seis hileras submarginales; falcígeros cortos no articulados más numerosos que los articulados; sin neurosetas simples ..... *S. fusca* Johnson, 1897[8] (B, P)
– Borde lateral de los élitros con papilas en dos hileras submarginales; falcígeros no articulado en otro arreglo; con neurosetas simples **8**

8(7) Parápodos con branquias cortas, poco ciliadas; estilodos dispersos en neurópodos ..... *S. helenae* Kinberg, 1856[9] (P; C, Q)
– Parápodos con branquias largas, ciliadas; estilodos numerosos en neurópodos ..... *S. maculata* Hartman, 1939[10] (P; B, Q; C, Q)

Comentarios

1) Las siguientes especies presentes en las listas de la región no fueron incluidas y se indica la razón: a) *Sthenelais boa* (Johnston, 1833) fue descrita de Berwick-upon-Tweed, Inglaterra, no tiene registros en la región; b) *S. caerulea* (Schmarda, 1861) fue descrita de Valparaíso, Chile, fue sinonimizada por Pettibone (1971a) con *S. helenae* Kinberg, 1856, también descrita de Valparaíso, Chile; c) *S. leidyi* de Quatrefages, 1866 fue descrita de Nueva Inglaterra, Estados Unidos, su registro en Louisiana y la sinonimia de Hartman (1942) con *S. pica* Verrill, 1873, descrita de Vineyard Sound, Massachussetts, son cuestionables; d) *S. malayana* Horst, 1917 fue descrita de Célebes, Indonesia, y no tiene registros en la región; y e) *S. variabilis* Potts, 1910, fue descrita de islas Maldivas y Zanzíbar, y no tiene registros en la región.
2) Descrita de California, con registros en el golfo de California.
3) Descrita de isla Coronado, Baja California y bahía Monterey, California. Con registros en el golfo de California.
4) Descrita de Río de Janeiro y Sao Paulo, Brasil, con registros en Cuba y Brasil.
5) Descrita de la Bermuda, con registros en otros sitios del Caribe.
6) Descrita de isla Carmen, Baja California Sur, conocida sólo de la localidad tipo.
7) Descrita de San Pedro, California y con registros en el golfo de California.
8) Descrita de San Pedro y San Francisco, California, con registros en San Quintín, Baja California, y en el golfo de California.
9) Descrita de Valparaíso, Chile, con registros cuestionables en el golfo de California**.** El registro en el Caribe también es cuestionable.
10) Descrita de Independencia, Perú, fue sinonimizada por Pettibone (1971a) con *S. helenae*, pero aquí se mantienen separadas, con registros en el golfo de California. Su registro en el Caribe es cuestionable.

Sthenolepis **Willey, 1905**

1 Prostomio con ojos **2**
– Prostomio sin ojos **6**

2(1) Neurópodos de segmentos medios con neurosetas compuestas tipo espinígeros lisos, no articulados **3**
– Neurópodos de segmentos medios con neurosetas compuestas tipo espinígeros de otra forma **4**

3(2) Notópodos de segmentos medios con notosetas de un tipo, poco espinulosas; élitros con papilas contiguas en el margen externo ..... S*. grubei* (Treadwell, 1901)[1] (G, C)
–Notópodos de segmentos medios con notosetas de dos tipos, espinulosas y capilares; élitros con papilas espaciadas en el margen externo ... *S. fimbriarum* (Hartman, 1939)[2] (P)

4(2) Élitros sin papilas en el margen; ojos anteriores alargados .... *S. oculata* (Hartman, 1942)[3] (C)
– Élitros con papilas en el margen; ojos anteriores de otra forma **5**

5(4) Cuerpo con hasta 82 segmentos ..... *S. gracilior* Augener, 1927[4] (C)
– Cuerpo con más de 100 segmentos ..... *S. kuekenthali* Augener, 1922[5] (C)

6(1) Notópodo con estilodos sobre el margen dorsal, tres espaciadas y largas en la parte posterior ..... *S. spargens* Fauchald, 1972[6] (P)
– Notópodo sin estilodos sobre el margen dorsal, seis formando un grupo en la parte posterior ..... *S. racemosa* Fauchald, 1972[7] (P)

Comentarios

1) Descrita como *Sthenelais grubei* de bahía Boquerón y San Antonio, Puerto Rico, con registros de Wolf (1984) para Florida.

2) Descrita como *Leanira fimbriarum* de isla del Carmen, Baja California Sur, con registros en el golfo de California.
3) Descrita como *Leanira oculata* de Cuba, con un amplio registro en el Caribe.
4) Descrita de Curazao, Antillas Holandesas. La descripción es breve, sin ilustraciones, no ha sido redescrita ni registrada fuera de la localidad tipo.
5) Descrita de Kingston, Jamaica. La descripción original es ambigua, sólo refiere a élitros lisos y estilodos ramificados. Tiene registros para Colombia.
6) Descrita de Mazatlán, Sinaloa, con otros registros en el golfo de California.
7) Descrita de la cuenca de Guaymas, golfo de California, a 1,775 m de profundidad.

Clave para especies de Sthenelanellinae Moore, 1910

Sthenelanella **Moore, 1910**[1]

1 Prostomio redondeado (tan largo como ancho); área ocular no elevada .... *S. uniformis* Moore, 1910[2] (B; P; G, Q; C, Q)
– Prostomio ovoide (dos veces más ancho que largo); área ocular elevada .... *S. atypica* Berkeley & Berkeley, 1941[3] (P)

Comentarios

1) *Sthenelanella corallicola* Thomassin, 1972 está en la lista de especies de la región pero no tiene registros, su localidad tipo es Madagascar (océano Índico).
2) Descrita de San Diego, California, con registros en Ensenada, en el golfo de California y otros sitios del Pacífico oriental tropical; los registros en el golfo de México son cuestionables.
3) Descrita de New Port Beach, California, presente en la lista de especies del Pacífico oriental tropical; Pettibone (1969) la sinonimizó con *S. uniformis* Moore, 1910 de California, la sinonimia es cuestionable y aquí se mantienen separadas.

Agradecimientos

Para la primera edición, Charatsee Aungtonya nos compartió su publicación con la clave para los géneros de Sigalionidae. Las valiosas correcciones y sugerencias de Vinícius da Rocha Miranda (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro) y José Rolando Bastida-Zavala (UMAR) mejoraron la calidad final de este capítulo. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811). La primera autora agradece al Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas por el tiempo otorgado para la realización de este trabajo.

Referencias

Alalykina IL 2018 Composition of deep-sea polychaetes from the SokhoBio expedition with a description of a new species of *Labioleanira* (Annelida: Sigalionidae) from the Sea of Okhotsk. Deep Sea Res Pt II: Topical Stud Oceanogr 154: 140-158.

Amaral ACZ & Nonato EF 1984 Anelídeos Poliquetos da Costa Brasileira, 4. Polyodontidae, Pholoidae, Sigalionidae e Eulepethidae. Cons. Nal Desenvol Cient Tecnol, Sao Paulo, 54 pp.

Augner H 1918 Polychaeta. Beitrage zur Kenntnis des Meeresfauna West-Afrikas. Herausgegeben von W. Michaelsen. Z.L. Friedrerichsen & Co., Hamburg, 2: 67–625.

Aungtonya CS 2002 A preliminary study of Sigalionidae (Annelida: Polychaeta) from the Andaman sea off Southwestern Thailand, with an overview of presently recognized genera. Phuket. Mar Biol Center, Sp Publ 24: 205–235.

Aungtonya CS 2003 Scanning electron microscopy (SEM) and light microscopy (LM) study of important characters in the identification of Sigalionidae (Annelida: Polychaeta). Hydrobiologia 496:1–16.

Aungtonya C 2005 Study of important morphological characters in Sigalionidae (Polychaeta). Phuket Mar Biol Center, Techn Pap 6: 1–19.

Barnich R & Fiege D 2003 The Aphroditoidea (Annelida: Polychaeta) of the Mediterranean Sea. Abh Senckenberg Naturforsch Ges 559: 1–167.

Bastida-Zavala R, García-Madrigal MS, Rosas-Alquicira E, López-Pérez RA, Benítez-Villalobos F, Meraz-Hernando JF, Torres-Huerta AM, Montoya-Márquez A & Barrientos-Luján N 2013 Marine and coastal

biodiversity of Oaxaca, Mexico. Check List 9: 329–390.

Blake JA 1995 Family Pholoidae Kinberg, 1858. *In:* Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 2. Polychaeta: Phyllodocida (Syllidae and scale-bearing families), Amphinomida and Eunicida. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, California, pp: 175–188.

Chamberlin R 1919 The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool Harv Univ 48:1–514.

Chambers SJ & Muir AI 1997 Polychaetes: British Chrysopetaloidea, Pisionoidea and Aphroditioidea. *In*: Barnes RSK & Crothers JH (eds) Synopsis of the British Fauna (new series), Linnean Society of London and Estuarine and Coastal Sciences Association, Londres, 202 pp.

Day JH 1967 A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus (Nat Hist), London. 878 pp.

Fauchald K 1977 The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser, 28: 1–190.

Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanog Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.

Fauchald K & Rouse G 1997 Polychaete systematics: past and present. Zool. Scripta 26:71–138.

Fauchald K, Granados-Barba A & Solís-Weiss V 2009 Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico. *In*: Felder DL & Camp DK (eds) Gulf of Mexico. Origin, waters, and biota. Volume 1*,* Biodiversity. Texas A&M University Press, College Station, Texas, pp: 711–744.

Gonzalez BC, Martínez A, Borda E, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K 2018 Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. Cladistics 34: 225–259.

Hartman O 1939 Polychaetous annelids, 1. Aphroditidae to Pisionidae. Allan Hancock Pac Exped 7(1–2): 1–155.

Hartman O 1942 A review of the types of polychaetous annelids at the Peabody Museum of Natural History, Yale University. Bull Bingham Oceanogr Coll, Yale Univ 8(1): 1–98.

Kinberg JGH 1856 Nya slägten och arten af Annelider, 1. Aphroditea Savigny. Öfver Kongl Vetenskaps-Akad Förhandl 12: 381–388.

Kirkegaard JB 2001 Deep-sea polychaetes from North-west Africa, including a description of a new species of *Neopolynoe* (Polynoidae). J Mar Biol Ass UK 81: 391–397.

Lana PC 1991 Sigalionidae (Polychaeta) from the coast of Paraná (SE Brazil) and adjacent areas. Ophelia Suppl 5: 121–132.

Levinsen MR 1883 Systematisk-geograhisk-Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Vidensk Meddel Naturhist Foren Kjobenhavn 1882: 160–250.

Mackie ASY & Chambers SJ 1990 Revision of the type species of *Sigalion*, *Thalenessa* and *Eusigalion* (Polychaeta: Sigalionidae). Zool Scr 19: 39–56.

Malmgren AJ 1865 Nordiska Hafs-Annulater. Öfversigt K Vet-Akad Förhandlingar 22(1): 51–110.

Malmgren AJ 1867 Annulata Polychaeta: Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae. Hactenus Cognita. Kongl Vetensk-Akad Förhand. 4: 127–235.

Morales-de Anda, D, Villalobos-Guerrero T & Salazar-Silva P 2013 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la costa sur de Jalisco y Colima. *In*: Franco-Gordo C (ed) Inventario de biodiversidad de la costa sur de Jalisco y Colima. Volumen 1, Universidad de Guadalajara, Jalisco, pp: 101–135.

Nonato EF & Luna JAC 1969 Sobre algunos polyquetas de escama do Nordeste do Brasil. Bol Inst Oceanogr S Paulo 18(1): 63–91.

Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F 2012 Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28SrRNA, 16SrRNA, mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI), and morphology. Mol Phylogenet Evol 65(2): 490–500.

Perkins TH & Savage T 1975 A bibliography and checklist of polychaetous annelids of Florida, the Gulf of México, and the Caribbean Region. Fla Mar Res Publ 14: 1–62.

Pernet B 200. A scaleworm´s setal snorkel. Invert Biol 119: 147–151.

Pettibone MH 1969 The genera *Sthenelanella* Moore and *Euleanira* Horst (Polychaeta, Sigalionidae). Proc Biol Soc Wash 82: 429–38.

Pettibone MH 1970a Revision of the genus *Euthalenssa* Darboux (Polychaeta: Sigalionidae). Smithson Contr Zool 52: 1–30.

Pettibone MH. 1970b. Revision of some species referred to *Leanira* Kinberg (Polychaeta: Sigalionidae). Smithson Contr Zool 53: 1–25.

Pettibone MH 1970c Two new genera of Sigalionidae (Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 83(34): 365–86.

Pettibone MH 1971a Partial revision of the genus *Sthenelais* Kinberg (Polychaeta: Sigalionidae) with diagnoses of two new genera. Smithson Contr Zool 109: 1–40.

Pettibone MH 1971b Descriptions of *Sthenelais fusca* Johnson 1897 and *S. berkeleyae* n. sp. (Polychaeta: Sigalionidae from the Eastern Pacific. J Fish Res Bd Can 28(10): 1393–1401.

Pettibone MH 1989 Polynoidae and Sigalionidae (Polychaeta) from hydrothermal vent of the Galapagos Rift 21°N, and seep-sites in the Gulf of Mexico (Florida and Louisiana). Proc Biol Soc Wash 102(1): 154–168.

Pettibone MH 1992 Two new genera and four new combinations of Sigalionidae (Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 105: 614–629.

Pettibone MH 1997 Revision of the sigalionid species (Polychaeta) referred to *Psammolyce* Kinberg 1856, *Pelogenia* Schmarda 1861, and belonging to the

subfamily Pelogeniinae Chamberlin 1919. Smithson Contr Zool 581: 1–89.

Pleijel F 2001 Sigalionidae Kinberg, 1856. *In:* Rouse G & Pleijel F (ed) Polychaetes. Oxford University Press, pp: 80–81.

Rabelais F 1532 Gargantua and Pantagruel. Chapter 4. LVII. http://etext.library.adelaide.edu.au/r/rabelais/francois/r11g/part211.html

Read G & Fauchald K (ed) 2020 World Polychaeta database. Consultado en: World Register of Marine species: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=search

Rouse G & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, UNAM, ser Zool 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol, UNAM, ser Zool 75: 9–97.

Struck TH, Purschke G & Halanych KM 2005 A scaleless scale worm: Molecular evidence for a phylogenetic placement of *Pisione remota* (Pisionidae, Annelida). Mar Biol Res 1: 243–253.

Villalobos-Guerrero TF & Molina Acevedo I 2014 Lista de especies y estado de conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de Sinaloa, golfo de California. Bol Inst Oceanogr Venezuela 53(1): 79–09.

Wehe T 2007 Revision of the scale worms (Polychaeta: Aphroditoidea) occurring in the seas surrounding the Arabian Peninsula. Part II. Sigalionidae. Fauna Arabia 23: 41–124.

Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P 2005 Phylogeny of Aphroditiformia (Polychaeta) based on molecular and morphological data. Mol Phylog Evol 37: 494–502.

Wolf PS 1984 Family Sigalionidae Malmgren, 1867. *In:* Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of México. Barry A. Vittor Ass., Mobile, 7 vols, pp: 25.1–25.3.

53. Sigalionidae: Pisioninae Ehlers, 1901

Diana L. Salcedo, Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México
dilesaor@gmail.com

Introducción

Los Pisioninae constituyen una subfamilia de sigaliónidos cuyas especies son poco numerosas, raras en ocurrencia y escasamente estudiadas. Son organismos de cuerpo alargado y filiforme y con numerosos setígeros. La mayoría de las especies son pequeñas, miden entre 10 y 25 mm de longitud (Wolf 1984, Hutchings 2000), aunque algunas, como *Pisione garciavaldecasasi* pueden alcanzar hasta 4 cm (San Martín *et al*. 1998). Carecen de pigmentación, son transparentes o de color blanco (Wolf 1984, Rouse & Pleijel 2001), poseen una cutícula relativamente gruesa. Son organismos adaptados a ambientes intersticiales (Wolf 1984, Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000), aunque esto ha sido cuestionado por autores como Rouse & Pleijel (2001) debido al tamaño relativo de algunos especímenes con respecto a los granos de sedimento donde viven, como es el caso de *P. garciavaldecasasi*, que ha sido encontrada entre grava y piedras pequeñas (San Martín *et al*. 1998). El sistema circulatorio y el corazón están ausentes, lo cual puede atribuirse a su pequeño tamaño (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001).

Los pisióninos son carnívoros y excavadores activos. La mayoría están asociados a ambientes arenosos poco profundos, principalmente en zonas intermareales y submareales (Wolf 1984, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001), aunque también se han registrado a más de 1000 m de profundidad. Probablemente se distribuyen en todo el mundo, aunque no hay registros en regiones polares (González *et al*. 2018), y predominan en ambientes tropicales y subtropicales (Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). Una especie de agua dulce se registró en numerosos ríos de la Isla Coiba, Panamá (San Martín *et al*. 1998).

Existen cuatro géneros en la subfamilia: *Pisione* Grube, 1858 con 42 especies y 4 subespecies (Fig. 1A, E); *Pisionidens* Aiyar & Alikunhi, 1943 con cuatro especies (Fig. 1C); *Anoplopisione* Laubier, 1967a con dos especies (Fig. 1B); y *Pisionella* Hartman, 1939 con una sola especie (Fig. 1D). Los géneros se diferencian principalmente por el número de apéndices cefálicos, la presencia de parápodos en el primer setígero y la presencia y número de mandíbulas (Fauchald 1977). El número de especies descritas en esta subfamilia, y en particular dentro de *Pisione*, ha aumentado considerablemente en las últimas décadas debido a los trabajos realizados por Hartmann-Schröder & Parker (1990), Gradek (1991), Zhao *et al*. (1991), Govaere & De Wilde (1993), De Wilde & Govaere (1995), Westheide (1995), Yamanishi (1992, 1998), San Martín *et al*. (1998, 1999), Moreira *et al*. (2000), Aguado & San Martín (2004), Salcedo *et al*. (2015), entre otros. Sin embargo, la mayoría de estos registros corresponden a zonas geográficas restringidas; además, los géneros *Pisionella, Pisionidens* y *Anoplopisione* tienen muy pocas especies descritas. Esto refleja, entre otras cosas, el conocimiento limitado que se tiene sobre la taxonomía y sistemática de esta subfamilia y el escaso número de estudios que se han realizado en ambientes intersticiales (Hutchings 2000).

En los mares de América tropical únicamente se han registrado 10 especies y una subespecie de la subfamilia Pisioninae, 9 corresponden a *Pisione* y 2 a *Pisionidens*. Entre estas, en litorales mexicanos se han registrado las siguientes especies de *Pisione*: *P. remota* en las costas de Tamaulipas (Delgado-Blas 2001), Golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís Weiss 1999) y Guerrero (Rodríguez-Valencia 2004); *P. wolfi* en las costas de Tabasco y Yucatán; *P. longispinulata, P. galapagoensis, P. hippocampus* y *P.*

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

sanmartini en la Bahía de Acapulco, Guerrero (Salcedo-Oropeza *et al.* 2010, Salcedo *et al*. 2015). Las especies de *Pisionidens* incluyen *P. indica* en Sonora, Sinaloa (Dexter 1976), Colima (Dexter 1976, Salazar-Vallejo *et al*. 1989), Baja California Sur (Bastida-Zabala 1991) y Tamaulipas (Harper *et al*. 1979, Delgado-Blas 2001) y *P. ixazaluohae* en Akumal, Quintana Roo (Petersen *et al*. 2016).

Las especies de la subfamilia Pisioninae, y en particular la especie de amplia distribución *Pisione remota,* son frecuentemente difíciles de discriminar debido a que los tipos de setas y otras características diagnósticas, en primera instancia, son muy similares entre las especies (Gradek 1991, Westheide 1995). Muchos ejemplares del género *Pisione* han sido asignados a *P. remota* debido a la dificultad para hacer una correcta identificación taxonómica cuando los organismos no poseen órganos copuladores desarrollados. Es probable que dicho fenómeno haya provocado una estimación errónea del número de especies del género *Pisione* en las costas de México y América Tropical.

Sistemática

La autoría correcta de este grupo taxonómico es confusa en la literatura (Hutchings 2000). Grube (1858) describió el primer pisiónino, *Pisione orstedii* de Valparaíso, Chile, que originalmente fue incluido en la familia Phyllodocidae. Levinsen (1883) sugirió considerarlos como una familia aparte dentro del grupo de los gusanos escamosos, pero nunca empleó el nombre de Pisionidae para referirse a ellos, a pesar de lo cual, autores como Day (1967) y Hutchings (2000) lo consideraron como el autor de la misma. Southern (1914) también fue incorrectamente asignado como el autor de la familia por Westheide (1974), Wolf (1984) y Fauchald & Rouse (1997), entre otros. Sin embargo, él únicamente introdujo el nombre *Praegeria*, actualmente considerado sinónimo menor de *Pisione*. En realidad, el nombre Pisionidae fue empleado por primera vez por Ehlers (1901), quien definió al grupo formalmente como una familia e hizo comentarios adicionales sobre sus relaciones con otros taxa.

Aiyar & Alikunhi (1940) propusieron *Pisionella* para describir un poliqueto proveniente de playa Madras, India, que posteriormente fue reubicado en el género *Pisionidens* Aiyar & Alikunhi (1943) debido a que *Pisionella* ya había sido utilizado por Hartman (1939) para describir a un pisiónido de Perú.

Las afinidades filogenéticas basadas en la morfología y entre las especies de este taxón fueron confusas (Rouse & Pleijel 2001), debido, entre otras razones, a la variabilidad en las estructuras cefálicas de las mismas (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000). Numerosos autores incluyeron a los Pisionidae dentro del clado Phyllodocida, pero sus afinidades filogenéticas dentro del mismo eran inciertas (Struck *et al*. 2005). Algunos autores como Fauchald (1977), Pettibone (1982) y Rouse & Pleijel (2001) los colocaron dentro del Suborden Aphroditiformia, junto a familias como Aphroditidae, Polynoidae, Pholoididae, Eulepethidae, Sigalionidae, etc., mientras que otros como Rouse & Fauchald (1997) y Glasby *et al.* (2000) los consideraron cercanos a los Goniadidae, Glyceridae y Paralacydoniidae.

A pesar de estas controversias, la mayoría de los autores (Levinsen 1887, Ehlers 1901, Southern 1914, Hartman 1939, Äkesson 1961, Pettibone 1982, Pleijel & Dahlgren 1998, Rouse & Pleijel 2001, Struck *et al*. 2005) reconocieron la relación de los Pisionidae con los gusanos escamosos, un grupo de poliquetos que ha sido reconocido con varios nombres: Aphroditiformia, Aphroditacea o Aphroditoidea (Rouse & Pleijel 2001).

El grupo de los Pisionidae fue aceptado como familia durante muchas décadas, pero recientes trabajos los ubican entre la familia Sigalionidae. Struck *et al.* (2005) utlizaron marcadores moleculares (subunidades 18S y COI) y comprobaron la monofilia del grupo Aphroditiformia y la inclusión de los Pisionidae en él, siendo más cercanos a los Sigalionidae y a los Pholoidae. Struck *et al.* (2005) consideraron que los pisiónidos eran gusanos escamosos sin escamas, y que constituyen un taxón dentro de los Aphroditiformia, pero con considerables variaciones morfológicas.

La autopomorfía de los Aphroditiformia está relacionada con la posesión de élitros, y aunque los Pisionidae carecen de ellos y no existen fuertes autopomorfías que los unan con este grupo, varias características de los adultos y

otras presentes durante su desarrollo sustentan su inclusión dentro de los Aphroditiformia, con lo que la pérdida de los élitros es considerada como una pérdida secundaria (Struck *et al*. 2005). Algunas de las características compartidas entre los pisiónidos y los afroditiformes son la similitud entre las larvas (Struck *et al*. 2005); la presencia, en los pisióninos de una faringe eversible armada con dos pares de mandíbulas asociadas a glándulas de veneno, similares a las encontradas en los gusanos escamosos (Wolf 1984, Wolf 1986), y la presencia de un segmento tentacular orientado hacia la parte anterior del cuerpo, con dos pares de cirros tentaculares y un par de palpos bien desarrollados (Wolf 1984, Pleijel & Dahlgren 1998). No obstante, a diferencia de los gusanos escamosos, los pisióninos, además de carecer de élitros, tienen un prostomio muy reducido y han desarrollado un sistema reproductor muy complejo que incluye cópula (Wolf 1984). Wiklund *et* al. (2005) también aportaron evidencias moleculares y encontraron resultados similares a los señalados por Struck *et al*. (2005), sugiriendo la inclusión de los Pisionidae en la familia Sigalionidae.

Las evidencias anteriores fueron confirmadas por Norlinder *et al* (2012), quienes realizaron un análisis filogenético de los gusanos escamosos con los marcadores nucleares 18SrARN y 28SrARN, 16SrARN mitocondrial, la subunidad I de la citocromo-oxidasa (COI) y 24 caracteres morfológicos. Estos autores concluyeron que la familia Pisionidae debería ser incluida dentro de la familia Sigalionidae, y por lo tanto sinonimizada con ella. Posteriormente, González *et al*. (2017) examinaron las relaciones filogenéticas y sistemáticas dentro de Aphroditiformia, empleando cuatro marcadores moleculares (16SrADN, 18SrADN, 28SrADN y COI) y 87 caracteres morfológicos de 127 especies. Estos autores modificaron la posición jerárquica al considerla como subfamilia, e incluyeron una diagnosis para el grupo. Aunque en todos los estudios mencionados únicamente se utilizaron los caracteres de especies de los géneros *Pisione* y *Pisionidens*, de acuerdo con Read & Fauchald (2019), los otros géneros reconocidos dentro de este grupo (*Anoplopisione* con dos especies y el monotípico *Pisionella*), también deben ser incluidos en la familia Sigalionidae, porque como se mencionó previamente, Hartman (1939) y otros autores ya habían señalado su cercanía con los sigaliónidos.

Morfológicamente, las especies de la subfamilia Pisioninae difieren considerablemente de las de la familia Sigalionidae. Adicionalmente, la designación de los Pisioninae como una subfamilia es muy reciente, por lo que la denominación de Pisionidae aún persiste en la literatura. Debido a lo anterior, y por cuestiones prácticas, en este libro se decidió elaborar un capítulo separado de la subfamilia Pisioninae, con la intención de evitar confusiones en el lector y de proporcionarle las actualizaciones taxonómicas pertinentes para su posterior consideración.

Morfología

Región anterior. El prostomio puede estar bien desarrollado (*Pisionidens*) (Aiyar & Alikunhi 1940) (Fig. 1C) o estar reducido y rodeado por el segmento bucal (*Pisione*) (Wolf 1984, Yamanishi 1998) (Fig. 1A, E). En *Pisionidens* éste es alargado y cónico, mientras que en otros géneros es redondeado o en forma de diamante (Rouse & Pleijel 2001). En *Pisione* y *Anoplopisione*, el primer segmento o segmento bucal porta un par de acículas bucales (Yamanishi 1998), que surgen internamente en la base de los cirros dorsales; estas acículas son firmes y emergen ligeramente (Rouse & Pleijel 2001), distalmente ensanchadas y pueden tener muescas irregulares en la punta, su forma varía de acuerdo con la especie (Fig. 1E). En *Pisione*, el primer segmento está dirigido hacia la parte anterior, parcialmente fusionado al prostomio, de manera que lo encapsula y porta los parápodos (Fig. 1E); en *Pisionidens* es indistinto, no está fusionado y sólo porta cirros tentaculares (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001) (Fig. 1C). En este primer segmento todos los géneros, excepto en *Pisionidens*, portan dos pares de cirros, uno dorsal y uno ventral, ambos situados dorsalmente a los palpos. Los cirros dorsales son tentaculares y dirigidos hacia adelante en todos los géneros, mientras que los cirros ventrales son tentaculares en *Pisionella* y en *Pisionidens* (Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001) (Fig. 1C, D), y en forma de botella en *Pisione* y en *Anoplopisione* (Yamanishi 1998) (Fig. 1C, E). En *Pisione*, el peristomio es dorsalmente indistinguible y está limitado a los labios

(Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001).

Pisionidens tiene dos antenas frontales (Fig. 1C) y *Pisionella* una antena media (Fig. 1D), pero no hay antenas en los otros géneros (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). Los palpos son simples; en *Pisione* están fusionados a la superficie ventral del primer par de parápodos y en *Pisionidens* emergen ventralmente (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001) (Fig. 1A, C). Cada palpo posee una cubierta gruesa en la base que surge ventralmente del segmento bucal, debajo y en la parte anterior de dicha cubierta se abre la boca (Wolf 1984, Yamanishi 1998).

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

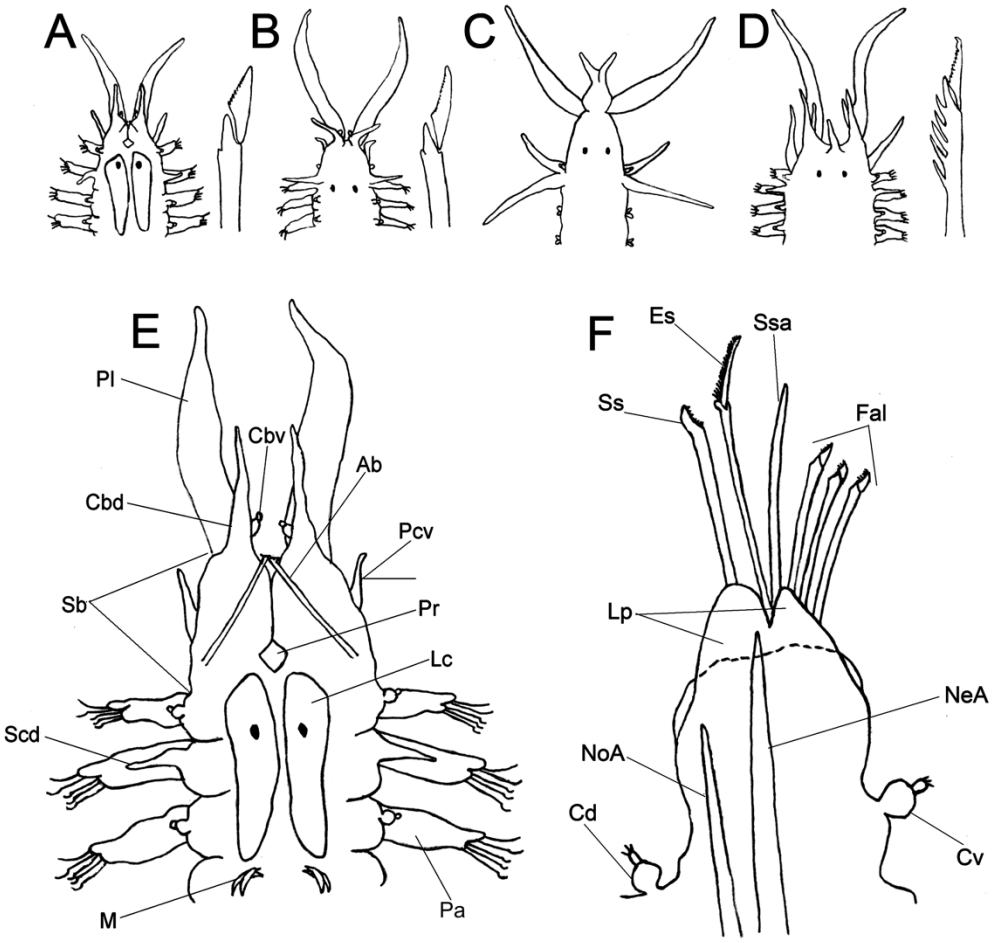


Figura 1. Extremo anterior, setas y parápodo en Pisioninae. A) *Pisione,* parte anterior (PA) y falcígero; B) *Anoplopisione*, PA y falcígero; C) *Pisionidens*, PA; D) *Pisionella,* PA y falcígero; E) *Pisione* sp., PA; F) Parápodo de *Pisione* sp. Abreviaturas: Ab= acícula bucal; Cbd= cirro bucal dorsal; Cbv= cirro bucal ventral; Cd= cirro dorsal; Cv= cirro ventral; Es= espinígero; Fal= falcígeros; Lc= lóbulo cerebral; Lp= lóbulos presetales; M= mandíbulas; NeA= neuroacícula; NoA= notoacícula; Pcv= primer cirro ventral; Pa= parápodo; Pl= palpo; Pr= prostomio; Sb= segmento bucal; Scd= segundo cirro dorsal; Ss= seta simple; Ssa= seta simple acicular. Modificados de Yamanishi (1998).

Poseen un número variable de ojos sub-epidérmicos situados en la parte posterior de los lóbulos cerebrales (Rouse & Pleijel 2001), aunque a simple vista únicamente se distinguen dos ojos

(Fig. 1E). Los órganos nucales no se han observado, por lo menos en *Pisione* (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). El órgano bucal es una faringe eversible, axial y musculosa con dos pares de mandíbulas quitinosas, excepto en *Anoplopisione* (Fig. 1E), y un anillo terminal papiloso (Wolf 1984, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). Las partes dorsal y ventral de la pared corporal están cubiertas por cilios y poros circulares que se cree tienen una función glandular o sensorial (Govaere & De Wilde 1993).

En la mayoría de especies de *Pisione* el cirro ventral del primer setígero puede variar de tamaño con respecto a los demás y ser alargo y digitiforme, en muchas especies también puede variar el tamaño y la forma del cirro dorsal del segundo setígero (Fig. 1E). En los otros segmentos, los cirros dorsales y ventrales de todos los pisióninos son pequeños, en forma de botella y articulados (Rouse & Pleijel 2001) (Fig. 1E).

Parápodos. Los parápodos son sub-birrámeos, el neurópodo está bien desarrollado y el notópodo está reducido, representado únicamente por un cirro dorsal y una acícula (Wolf 1984, Yamanishi 1998, Hutchings 2000) (Fig. 1F). Con noto- y neuroacículas, la primera es más pequeña, generalmente está ligeramente curvada y puede sobresalir un poco del notópodo (Fig. 1F). Sin notosetas. Las neurosetas pueden incluir falcígeros heterogonfos, espinígeros y setas simples de dos tipos: aciculares gruesas o con la punta terminada en un ángulo oblicuo y espinas marginales (Figs. 1F, 2A–C). *Anoplopisione* carece de setas en el segundo segmento y *Pisionidens* únicamente posee acículas, ya que los ejemplares adultos las pierden (Yamanishi 1998, Hutchings 2000). Sin branquias ni papilas epidérmicas (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000). El pigidio es simple, sin papilas, con un par de cirros anales largos y delgados (Wolf 1984).

Órganos copuladores. Todos los Pisioninae son gonocóricos y la fecundación se lleva a cabo por cópula (Rouse & Pleijel 2001). Los órganos copuladores de los machos se insertos en los gonóporos de las hembras y los espermatozoides son almacenados en los receptáculos seminíferos de las mismas. Los espermatozoides son inmóviles (Laubier 1967b).

Los órganos copuladores de los machos aparecen como estructuras externas pareadas que surgen ventralmente de los parápodos (Fig. 3 A–J), y se presentan en número variable desde los segmentos medios hacia los posteriores (Rouse & Pleijel 2001). En esa región, la parte superior del parápodo permanece como en el resto del cuerpo, pero la inferior incluye un órgano copulador que puede portar varias lamelas y/o papilas, y en varias especies un largo cirro ventral severamente modificado (Wolf 1984) (Fig. 3A–J). Esta estructura se utiliza para posicionar el parápodo de la hembra durante la cópula (Schroeder & Hermans 1975, Hutchings 2000).

En algunas especies, los parápodos copuladores de las hembras no están modificados, mientras que en otras están notablemente reducidos (Schroeder & Hermans 1975). Los órganos copuladores de las hembras son papilas genitales pareadas presentes en un número variable de segmentos y receptáculos seminíferos (Rouse & Pleijel 2001). No obstante, resultan de poco valor para propósitos taxonómicos, ya que no son visibles (Westheide 1995).

Debido a su considerable variabilidad morfológica entre especies, los órganos copuladores de los machos representan uno de los caracteres taxonómicos de mayor importancia para identificar a los pisióninos (Schroeder & Hermans 1975) (Fig. 3A–J). Se cree que sólo se desarrollan durante el establecimiento periódico de la madurez sexual, sufriendo una regresión al concluir dicho periodo (Stecher 1968). Es probable que todas las especies de *Pisione* sean politélicas, con periodos de reproducción muy estrechos, por lo que es frecuente que en las muestras recolectadas no se encuentren individuos sexualmente maduros (Westheide 1995).

Los principales problemas relacionados con la errónea asignación taxonómica de las especies del género *Pisione* se deben a que estos ejemplares no siempre son abundantes y a que los apéndices reproductores están presentes únicamente durante la etapa reproductora (Gradek 1991).

Con el fin de orientar al usuario sobre la distribución geográfica de las especies de pisióninos y facilitar su identificación en las diferentes regiones de América tropical, se anexa

la tabla 1. Presenta información sobre la presencia de cada especie en las cinco grandes áreas marinas consideradas en este trabajo: oeste de Baja California, Pacífico este tropical, golfo de California, golfo de México y el resto del Atlántico oeste tropical.

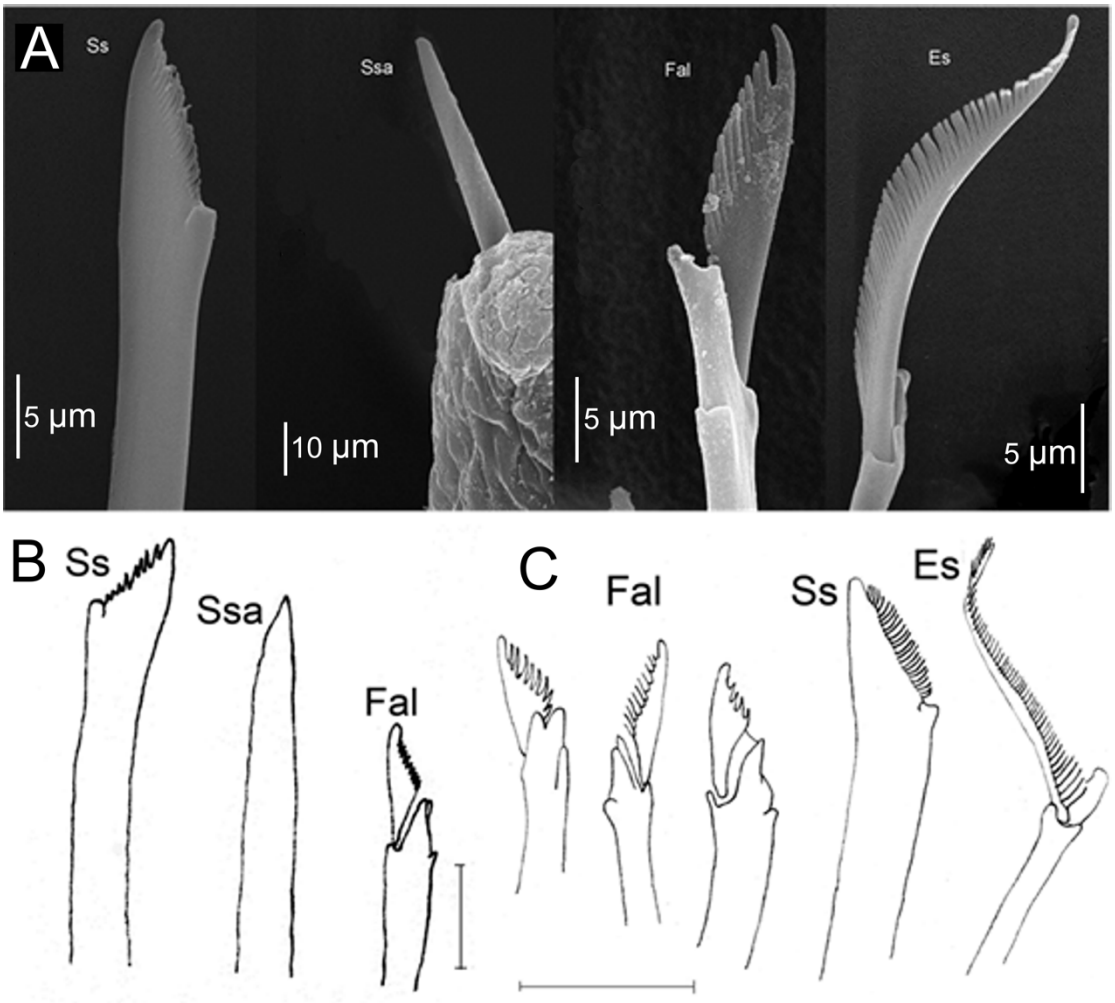


Figura 2. A) Tipos de setas de *Pisione* sp. B) Setas de *P. remota*. C) Setas de *P. wolfi*. Abreviaturas: Ss = seta simple; Ssa = seta simple acicular; Fal = falcígero; Es = espinígero. Escalas: A-B= 0.02 mm; c= 40 micras. Modificados de B) *Pisione remota*: Southern (1914), C) *Pisione wolfi*: San Martín *et al*. (1999).

Clave para géneros (modificado de Laubier 1967a) y especies

1 Primeros segmentos cefalizados, dirigidos hacia adelante; prostomio reducido **2**
- Primeros segmentos no cefalizados, cirros tentaculares laterales; prostomio con antenas cortas terminales y palpos mayores, laterales (Fig. 1C) ..... …….. *Pisionidens* Aiyar & Alikunhi, 1943 ..... **4**

2(1) Sin antena media **3**
- Con antena media; sin segmento aqueto; faringe con 4 mandíbulas; palpos 2-3 veces más largos que los cirros tentaculares (Fig. 1D) ……. *Pisionella* Hartman, 1939 ….. Neurosetas compuestas con manubrio con espinas grandes subdistales .... *P. hancocki* Hartman, 1939 (P)

3(2) Extremo anterior con un segmento aqueto; faringe inerme; palpos 4-5 veces más largos que cirros tentaculares (Fig. 1B) ..... *Anoplopisione* Laubier, 1967[1]
- Extremo anterior sin segmento aqueto; faringe con 4 mandíbulas; palpos 2-3 veces más largos que cirros tentaculares (Fig. 1A) …….. *Pisione* Grube, 1857[2] **5**

4(1) Cirros tentaculares dorsales y ventrales de la misma longitud; con 1–3 pares de órganos copuladores en segmentos alternos (Fig. 3I) *P. indica* (Aiyar & Alikunhi, 1943) (Q en todas)
– Cirro tentacular dorsal más largo que el ventral; con 1 par de órganos copulatorios en un segmento medio (Fig. 3J) *P. ixazaluohae* Petersen, González, Martínez & Worsaae, 2016 (C)

5(3) Cirro dorsal del setígero 2 alargado **6**
– Cirro dorsal del setígero 2 similar en forma y tamaño a los restantes **9**

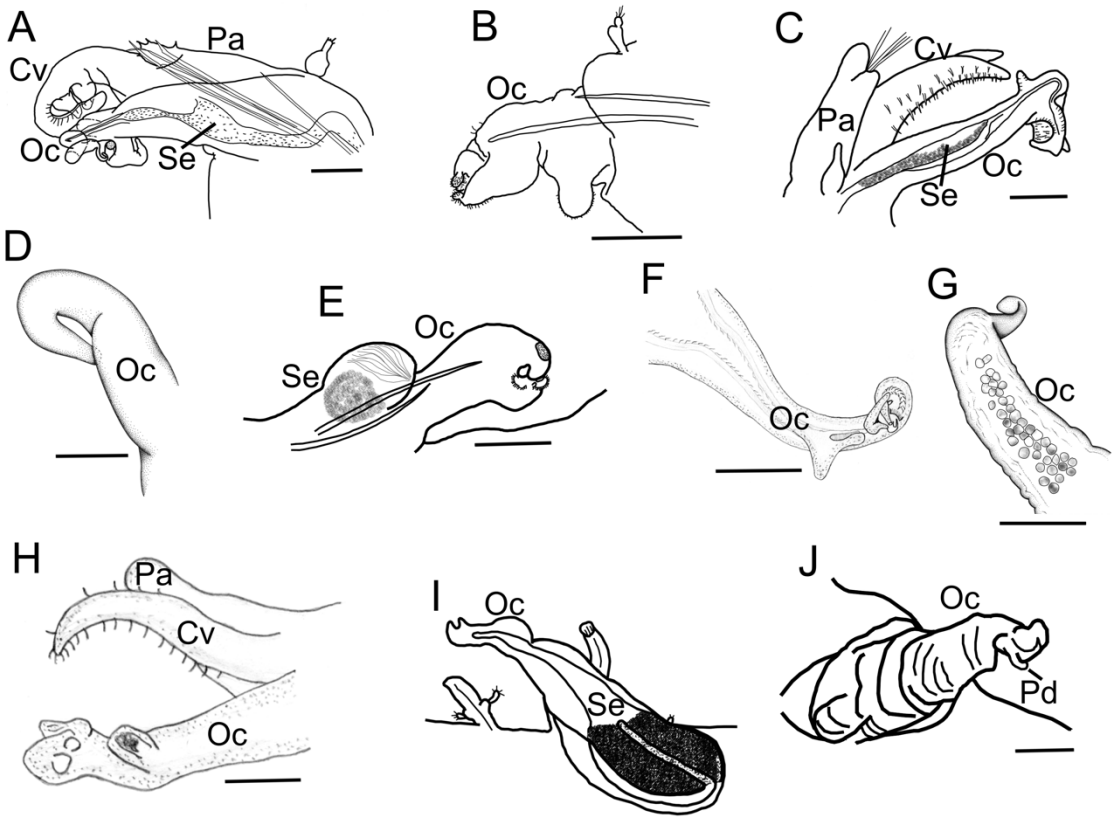


Figura 3. Órganos copuladores: A) *Pisione galapagoensis*; B) *P. garciavaldecasasi*; C) *P. hartmannschroederae*; D) *P. hippocampus*; E) *P. longispinulata*; F) *P. remota*; G) *P. sanmartini*; H) *P. wolfi*; I) *Pisionidens indica*; J) *P. ixazaluohae*. Abreviaturas: Cv=cirro ventral modificado; Oc= órgano copulador; Pa=parápodo; Pd= proceso distal; Se= saco espermático. Cv=cirro ventral. Escala: A= 50 micras; B= 68 micras; C= 10 micras; D= 20 micras; E=46 micras; H= 92 micras; I= 80X; F= 40 micras; G= 25 micras. Modificados de A) *P. galapagoensis*: Westheide (1974), B) *P. garciavaldecasasi*: San Martín *et al*. (1998), C) *P. hartmannschroederae*: Westheide (1995), D) *P. hippocampus*: Salcedo *et al*. (2015), E) *P. longispinulata*: Aguado & San Martín (2004), F) *P. remota*: Southern (1914), G) *P. sanmartini*: Salcedo *et al*. (2015), H) *P. wolfi*: San Martín *et al*. (1999), I) *Pisionidens indica*: Aiyar & Alikunhi (1943), J) *P. ixazaluohae*: Petersen *et al*. (2016).

6(5) Con setas simples (Fig. 2A, B); notoacícula sobresale del lóbulo parapodial; órganos copulatorios simples, anchos en la base y con el extremo distal delgado y curvado hacia abajo (Fig. 3D) ..... *P. hippocampus* Salcedo, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2015 (P)
– Sin setas simples; notoacícula inmersa en el lóbulo parapodial (Fig. 1F); órganos copuladores de forma diferente **7**

7(6) Sin acícula bucal; lóbulo presetal dividido; prostomio poco definido .....
..... *P. oerstedii pulla* Westheide, 1974 (P)
– Con acícula bucal; lóbulo presetal entero; prostomio distinguible **8**

8(7) Cirro ventral del setígero 1 de tamaño similar a los de los setígeros siguientes; 3–5 pares de órganos copuladores en segmentos no consecutivos entre los setígeros 45 y 79 (Fig. 3B)
..... *P. garciavaldecasasi* San Martín, López & Camacho, 1998 (P)
– Cirro ventral del setígero 1 alargado, los otros cortos; 1–3 pares de órganos copuladores en segmentos consecutivos entre los setígeros 23 y 30 (Fig. 3C) .....
..... *P. hartmannschroederae* Westheide, 1995 (C)

9(5) Parápodos medios con setas simples en posición supra- y sub-acicular (Fig. 2B); 4–18 pares de órganos copuladores a partir de los setígeros 19–25, con un apéndice medio en forma de T y dos apéndices distales, uno digitiforme y otro en forma rectangular (Fig. 3F)
..... *P. remota* (Southern, 1914)[3] (Q en todas)
– Solo con setas simples en posición supra-acicular, sin setas simples sub-aciculares; órganos copuladores diferentes **10**

10(9) Con setas compuestas con la hoja larga (espinígeros) (Fig. 2A, C); al menos dos pares de órganos copuladores **11**
– Todas las setas compuestas con la hoja corta (falcígeros), aunque de tamaños diferentes (Fig. 2A, C); con 1 par de órganos copuladores entre los setígeros 18 al 20 (Fig. 3E) .....
..... *P. longispinulata* Aguado & San Martín, 2003 (P)

11(10) Notoacícula sobresale del lóbulo parapodial; lóbulo presetal dividido; con 2–5 órganos copuladores a partir del setígero 21, en segmentos consecutivos (Fig. 3G); setas compuestas con hojas cortas .....
..... *P. sanmartini* Salcedo, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2015 (P)
– Notoacícula no sobresale del lóbulo parapodial; lóbulo presetal entero; órganos copuladores diferentes; setas compuestas con hojas cortas y largas (Fig. 2C) **12**

12(11) Con dos pares de órganos copuladores con el extremo distal trífido y las puntas dobladas hacia adentro (Fig. 3H) en segmentos consecutivos entre el 21(22) al 23(24) .....
..... *P. wolfi* San Martín, López & Núñez, 1999 (G, C)
– Con 3–6 pares de órganos copuladores con una papila espinosa bífida, y el cirro ventral acanalado con dos pequeñas papilas entre los setígeros 34 al 40 (Fig. 3A) .....
..... *P. galapagoensis* Westheide, 1974 (P)

Comentarios

1) El género *Anoplopisione* Laubier, 1967 no ha sido registrado en América tropical.
2) *Pisione cf. papuensis* Govare & De Wilde, 1993, una especie de Papúa, Nueva Guinea, fue registrada por Aguado & San Martín (2004) para el Pacífico de Panamá. No obstante, debido a que únicamente se examinaron dos ejemplares, ambos carentes de órganos copuladores, su identificación es cuestionable y, por tanto, esta especie no fue incluida en la clave taxonómica.
3) A pesar de que *P. remota* es considerada una especie de amplia distribución, ha sido registrada principalmente en el Atlántico Norte (López-Jamar, 1978; Campoy, 1982; Quintino & Gentil, 1987) y en el Mar Mediterráneo (Méndez & Cardell, 1996), y sus registros previos en el Pacífico Tropical son cuestionables.

Agradecimientos

Agradecemos las valiosas revisiones y acertados comentarios de Guillermo San Martín y Sergio Salazar-Vallejo que contribuyeron a mejorar el escrito.

Referencias

Aguado MT & San Martín G. 2004. Pisionidae (Polychaeta) from Coiba National Park with the description of a new species and two new reports of *Pisione*. J Mar Biol Ass UK 84: 73–79.

Aiyar RG & Alikunhi KH. 1940. On a new pisionid from the sandy beach, Madras. Rec Indian Mus 42: 89–107.

Aiyar RG & Alikunhi KH. 1943. Change of the generic name *Pisionella* Aiyar and Alikunhi, 1940, into *Pisionidens* (Polychaeta). Current Sci Bangalore 12: 120.

Äkesson B. 1961. On the histological differentiation of the larvae of *Pisione remota* (Pisionidae: Polychaeta). Acta Zool 42: 177–225.

Bastida-Zavala JR. 1991. Primer registro de *Pisionidens indica* (Aiyar-Alikunhi) de la familia Pisionidae (Annelida: Polychaeta) para Baja California Sur. Rev Inv Cient 2(2): 75–77.

Campoy A. 1982. Fauna de España. Fauna de Anélidos Poliquetos de la Península Ibérica. Publ Biol Univ Navarra, Ser Zool 7: 1–781.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa, Part I: Errantia. Brit Mus (Nat Hist) Publ 656: 1–232.

Dexter DM. 1976. The sandy-beach fauna of Mexico. Southw Nat 20: 479–485.

de Wilde CLM & Govaere JCR. 1995. On the pisionids (Polychaeta:Pisionidae) from Papua New Guinea, with a description of six new species. Bull Inst R Sci Nat Belgique 65: 53–86.

Delgado-Blas VH. 2001. Distribución espacial y temporal de poliquetos (Polychaeta) bénticos de la plataforma continental de Tamaulipas, Golfo de México. Rev Biol Trop 49: 141–147.

Ehlers E. 1901. Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. Festschrift zur Feier des Hundertfünfzigjährigen bestehens der königlischen Gesellschaft der Wissenschaft zu Göttingen, Weidmannsche Buchhandlung 1–232.

Fauchald K. 1977. The Polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty Sci Ser 28: 1–188.

Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: past and present. Zool Scr 26(2): 77–138.

Glasby CJ, Hutchings PA, Fauchald K, Paxton H, Rouse GW, Russell CW & Wilson RS. 2000. Class polychaeta. *In*: Beesley PL, GJ Ross y CJ Glasby (eds) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia (Vol. 4A). Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO publishing, Australia, pp: 150–160.

Gonzalez BC, Martínez A, Borda E, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K. 2018. Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. Cladistics 34(2018): 225–259.

González BC, Petersen HCB, Di Domenico M, Martínez A, Armenteros M, García-Machado E, Müller PR y Worsaae K. 2017. Phylogeny and biogeography of the scaleless scale-worms *Pisione* (Sigalionidae, Annelida). Ecol Evol. 7: 2894–2915.

Govaere JCR & De Wilde CLM. 1993. *Pisione papuensis* n. sp. (Polychaeta: Pisionidae) a new pisionid from Papua New Guinea. Med K Belg Inst Nat Wet 63: 65–70.

Gradek CL. 1991. A new species of the intersticial genus *Pisione* (Polychaeta: Pisionidae) from Coastal Beaches in Sonoma County, California, U.S.A. Trans Am Microsc Soc 110(3): 212–225.

Grube AE. 1858. Annulata örstediana. Enumeratio Annulatorum, quae in itinere per Indiam occidentalem et Americam centralem annis 1845-1848 suscepto legit cl. A.S. Örsted, adjectis speciebus nonnullis a cl. H. Kröyero in itinere ad Americam meridionalem collectis, (Fortsættelse [continued]) [2. Familia Euniceae - F. Syllidea]. Vidensk Meddel Dansk Naturh Foren for 1857: 158-186.

Harper DE, Shelton CR, Williams GE & Johnson KW. 1979. The occurrence of *Pisionidens indica* (Polychaeta: Pisionidae) in the western Gulf of Mexico. Tex J Sci 31: 39–41.

Hartman O. 1939. Polychaetous annelids. Part I. Aphroditidae to Pisionidae. Allan Hancock Pac Exp 7: 1–156.

Hartmann-Schröder G & Parker SA. 1990. First Australian records of the family Pisionidae (Polychaeta), with the description of a new species. Trans R Soc Aust 114: 195–201.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 1999. Systematics and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. Oceánides 13(2): 25–38.

Hutchings PA. 2000. Family Pisionidae. *In*: Beesley PL, GJB Ross y CJ Glasby (eds) Polychaetes and Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, pp: 150–152.

Laubier L 1967a Présence d'un annélide polych'ete de la famille des Pisionidae appartenant 'a un genre nouveau dans les eaux interstitieles littorales de Côte d'Ivoire. CR Acad Sci Paris, série D 264:1431-1433.

Laubier L. 1967b. Adaptations chez les annélides polychétes interstitiels. Ann Biol 6: 1–16.

Levinsen GMR. 1883. Systematik-geografish oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Vidensk Medd Naturh Foren 1: 160-250.

Levinsen GMR. 1886. Kara-Havets Ledorme (Annulata). *In*: Lütken CF (ed) Djimphna-Togtets Zoologiske-botaniske Udbytte, pp: 288–303.

López-Jamar E. 1978. Macrobentos infaunal de la Ría de Pontevedra. Bol Inst Esp Oceanogr 4 (264): 113–129.

Méndez N & MJ Cardell 1996 Littoral annelid polychaetes inhabiting soft bottoms of the Barcelonés (Catalonia NE Spain). Miscell Zool 19(1): 119-147.

Moreira J, Quintas P, & Troncoso JS. 2000. *Pisione parapari* n.sp., a new pisionid from the North-East Atlantic (Polychaeta: Pisionidae). Ophelia 52: 177–182.

Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F. 2012. Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28rRNA, 16SrRNA, mithocondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI), and morphology. Mol Phylog Evol 65: 490–500.

Petersen HCB, Gonzalez BC, Martínez A & Worsaae K. 2016. New species of *Pisionidens* (Sigalionidae, Annelida) from Akumal, México. Zootaxa 4136: 165–173.

Pettibone MH. 1982. Annelida. *In*: Parker SP (ed) Synopsis and Classification of Living Organisms, Vol. 2. McGraw-Hill, pp: 1–43.

Pleijel F & Dahlgren TG. 1998. Position and delineation of Chrysopetalidae and Hesionidae (Annelida, Polychaeta, Phylodocida). Cladistics 14: 129–50.

Quintino V & Gentil F. 1987. Étude faunistique et coenotique de la faune annélidienne des lagunes d´Albufeira et Obidos (Portugal). Cah Biol Mar 28: 59–72.

Read G & Fauchald K. 2019. World Polychaeta database. Sigalionidae Kinberg, 1856. http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=943

Rodríguez-Valencia JA. 2004. Respuesta de los poliquetos bentónicos a la variabilidad ambiental y condiciones El Niño en Bahía Petacalco (Guerrero, México). Cienc Mar 30(4): 515–526.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press. 354 pp.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Salaices-Polanco H. 1989. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. Univ Autón Baja Calif Sur, Libros Univ 1–212.

Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Chávez-Comparán JC. 1990. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Bahía de Manzanillo, con una clave ilustrada para las especies de Colima, México. Rev Biol Trop 38(2A): 211–229.

Salcedo DL, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2015. Description of two new species of *Pisione* (Polychaeta: Sigalionidae) and first record of *Pisione galapagoensis* Westheide in the Southern Mexican Pacific. Zootaxa 4039: 373–390.

Salcedo-Oropeza DL, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2010. First record and distribution of *Pisione longispinulata* Aguado & San Martín (Annelida: Polychaeta: Pisionidae) in the Mexican Pacific coasts. Mar Biol Res 6: 613–617.

San Martín G, López E & Camacho AI. 1998. First record of a freshwater Pisionidae (Polychaeta): description of a new species from Panama with a key to the species of *Pisione*. J Nat Hist 32: 1115–1127.

San Martín G, López E & Núñez J. 1999. Two new species of the genus *Pisione* Grube, 1857 from Cuba and the Canary Islands. Ophelia 51: 29–38.

Schroeder PC & Hermans CO. 1975. Annelida: Polychaeta. *In*: Giese AC y JS Pearse (eds) Reproduction of marine invertebrates. Vol. III. Annelids and Echiurians. Acad Press New York, pp: 1–213.

Southern R. 1914. Clare Island Survey Archiannelida and Polychaeta. Proc R Irish Acad, Sect B 31: 1–60.

Stecher HJ. 1968. Zur organization und fortpflanzung von *Pisione remota* (Southern) (Polychaeta: Pisionidae). Z Morph Tiere 61: 347–410.

Struck TH, Purschke G & Halanych KM. 2005. A scaleless scale worm: Molecular evidence for the phylogenetic placement of *Pisione remota* (Pisionidae, Annelida). Mar Biol Res 1: 243–253.

Westheide W. 1974. Interstitielle Fauna von Galapagos, XI. Pisionidae, Hesionidae, Pilargidae, Syllidae (Polychaeta). Mikrofauna Meeres 44:193–338.

Westheide W. 1995. *Pisione hartmannschroederae* sp.n. (Polychaeta: Pisionidae) from a Florida sand beach. Mitt Hamb Zool Mus Inst 92: 77–84.

Wiklund H, Nygren A, Pleijel F, Sundberg P. 2005. Phylogeny of Aphroditiformia (Polychaeta) based on molecular and morphological data. Mol Phylog Evol 37: 494–502.

Wolf PS. 1984. Family Pisionidae. *In*: Uebelacker JA y PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico, Vol. 7. pp 59.1–59.4.

Wolf PS. 1986. A new genus and species of interstitial Sigalionidae and a report of the presence of venom glands in some scale-worms families (Annelida: Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 99: 79–83.

Yamanishi R. 1992. A new species of *Pisione* (Polychaeta: Pisione) from Shijiki Bay, Nagasaki Prefecture, western Japan. Bull Osaka Mus Nat Hist 46: 1–10.

Yamanishi R. 1998. Ten species of *Pisione* (Annelida: Polychaeta: Pisionidae) from Japan and evolutionary trends in the genus based on comparison of male copulatory apparatus. Publ Seto Mar Biol Lab 38(3/4): 83–145.

Zhao J, Westheide W & Baoling W. 1991. A new intersticial species of the genus *Pisione* (Polychaeta: Pisionidae) from Yellow Sea, China. Oceanol Limnol Sinica 22(4): 304–308.

54. Sipuncula Sedgwick, 1898

Itzahí Silva-Morales[1] & Julio Daniel Gómez-Vásquez[2]

[1]El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Chetumal, Quintana Roo
[2]Universidad del Mar, campus Puerto Ángel, Oaxaca,
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)
itzahi_marley.gwn@hotmail.com, gomezvjuliod@gmail.com

Introducción

El otrora filo Sipuncula (del griego *siphunculus* que significa "pequeño tubo") es un grupo de invertebrados marinos protostomados, celomados, vermiformes y sin segmentación (Murina 1984, Cutler 1994), conocidos comúnmente como gusanos cacahuate o gusanos maní, dada la apariencia que obtienen cuando se contrae su cuerpo, el cual está dividido en dos regiones: un tronco y un introverto retráctil (Cutler 1994).

Se pueden encontrar especies desde aguas tropicales hasta las polares, así como en un gradiente batimétrico que comprende desde la zona intermareal hasta la abisal. Tienen una amplia tolerancia de temperatura (-1.9—31°C), pero no así a la salinidad, pues su distribución excluye las zonas salobres (Murina 1984). Este grupo ocupa la mayoría de los hábitats marinos: excavando o aprovechando las galerías en sustratos duros en áreas de arrecifes coralinos o afloramientos rocosos, enterrados en sustratos blandos, fondos coralígenos, fondos detríticos, entre los poros de roca volcánica, formando parte de la fauna asociada a fanerógamas marinas, algas, esponjas o corales, refugiados en conchas vacías de moluscos o en tubos de poliquetos (Murina 1984, Cutler 1994, Schulze 2005, Kedra & Murina 2007, Adrianov & Maiorova 2010).

Excepto por *Sipunculus* (*S.*) *robustus* Keferstein, 1865 y *Aspidosiphon* (*A.*) *elegans* (Chamisso & Eysenhardt, 1821), que se reproducen asexualmente por fisión, *Themiste* (*L.*) *lageniformis* (Baird, 1868), que se reproduce por partenogénesis, y *Nephasoma* (*N.*) *minutum* (Keferstein, 1862), que es una especie hermafrodita, todas las demás especies se reproducen sexualmente, son gonocóricas y carecen de dimorfismo sexual (Rice 1975, Cutler 1994). La fecundación es externa y existen cuatro tipos de desarrollo: 1) Directo, donde no existe estadio larval; 2) una larva trocófora lecitotrófica que da lugar a un juvenil; 3) una larva trocófora lecitotrófica que da lugar a una larva pelagósfera lecitotrófica, o bien, 4) una larva trocófora lecitotrófica que da lugar a una pelagósfera planctotrófica (Rice 1975, Boyle & Rice 2014).

Los sipúnculos son importantes ecológicamente como fuente de alimento para otros animales, además de representar un factor importante en la bioerosión de rocas de origen biogénico como corales y conchas de moluscos (Kedra & Wiodarska-Kowallczuk 2008). En el ámbito comercial, la especie *Sipunculus* (*S.*) *nudus* Linnaeus, 1776 es utilizada como carnada viva para la pesca deportiva en algunas localidades del Mediterráneo, conocidos como "titas" o "bibis" (Núñez *et al*. 2011), e incluso se usan ejemplares importados desde Vietnam (Fidalgo *et al*. 2006). Por otra parte, en el mercado asiático, son utilizados como fuente de alimento, principalmente en China y Vietnam, promoviendo la sobreexplotación de estos organismos para satisfacer la demanda internacional (Ha *et al*. 2007, Du *et al*. 2009). Se ha utilizado a los sipúnculos como modelo para estudios bioquímicos y fisiológicos (Andreae 1882) o modelos de desarrollo en espiral (Boyle & Rice 2014). Además, recientemente se probó que los péptidos extraídos de una especie del género *Phascolosoma* Leuckart, 1828 son buenos candidatos en el tratamiento de la hipertensión arterial (Guo *et al*. 2017).

Sistemática

Recientemente los sipunculos se han considerado como parte del filo Annelida (Staton 2003, Struck *et al*. 2007, Dordel *et al*. 2010), aunque algunos autores no están de acuerdo con esta inclusión (Saiz 2019, Schulze *et al*. 2019), debido a que su desarrollo embrionario, en particular la segmentación en

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

espiral, los ubica como parte del clado Spiralia/Lophotrochoza como un grupo claramente monofilético, aunque es enigmático cuál es el taxón hermano de Sipuncula (Schulze *et al*. 2019).

La supuesta relación filogenética entre Sipuncula y Amphinomidae no ha sido respaldada por análisis cladísticos y probabilísticos basados en datos combinados de taxones fósiles y existentes, donde Sipuncula queda excluido de Annelida (Parry *et al*. 2016). Además, recientemente Carrillo-Baltodano *et al.* (2019), usando diferentes herramientas (láser confocal, microscopía de barrido y expresión génica), describieron el desarrollo del sistema nervioso del sipúnculo *Themiste (Lagenopsis) lageniformis* (Baird, 1868), concluyendo que no existen evidencias de segmentación morfológica durante su desarrollo.

El primer sipúnculo fue caracterizado por Rondelet (1555). Posteriormente, Linnaeus (1766) estableció el grupo Vermes e incluyó el taxón *Sipunculus* Linnaeus, 1766. En el siguiente siglo, Rafinesque (1814), propuso la jerarquía de familia bajo el nombre Sipuncula dentro de la clase Polypia, subclase Proctosia y Orden Fistulidia, todas propuestas por el mismo autor.

Más adelante, de Quatrefages (1847) estableció el grupo Gephyrea para incluir a los sipúnculos, equiuros y priapúlidos. Sedgwick (1898) propuso el nombre Sipunculoidea como un filo separado de los Gephyrea; sin embargo, esta propuesta no fue aceptada sino hasta que Hyman (1959) volvió a proponer a los sipúnculos como un filo separado de Gephyrea, dándoles el nombre de Sipunculida.

La clasificación utilizada actualmente fue propuesta por Stephen (1965) y retomada por Stephen & Edmonds (1972), quienes, en concordancia con Hyman (1959), propusieron el nombre Sipuncula para el filo y acotaron que la forma correcta de referirse a estos gusanos es como "sipúnculos" en lugar de "sipuncúlidos", ya que este último término haría referencia a los sipúnculos pertenecientes a la familia Sipunculidae Rafinesque, 1814. Stephen & Edmonds (1972), realizaron una primera clasificación, la cual incluía a 320 especies, 17 géneros y cuatro familias.

Cutler & Gibbs (1985) realizaron un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos, obteniendo como resultado la separación del grupo en dos clases, cuatro órdenes, seis familias y 17 géneros. Posteriormente, Gibbs & Cutler (1987) propusieron una clasificación del filo Sipuncula, incluyendo los resultados de Cutler & Gibbs (1985), y dieron los nombres a las clases y órdenes del filo. Cutler (1994) realizó una revisión y compilación de toda la literatura acerca de todas las especies de sipúnculos del mundo y redujo el número de especies nominales válidas de 320 a 149.

La clasificación de Gibbs & Cutler (1987) se mantuvo vigente hasta el inicio de los estudios moleculares de Kawauchi *et al*. (2012), quienes por semejanza basada en seis genes sinonimizaron al género *Lithacrosiphon* Shipley, 1902 con *Aspidosiphon* Diesing, 1851, y las familias Phascolionidae Cutler & Gibbs, 1985 y Themistidae Cutler & Gibbs, 1985 con Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972; además, transfirieron el género *Phascolopsis* Fisher, 1950 de la familia Sipunculidae a Golfingiidae, y establecieron dos nuevas familias: Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012 y Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012; para ese momento, las 149 especies consideradas válidas se clasificaron en 16 géneros y seis familias. Posteriormente, Lemer *et al.* (2015) corroboraron esta nueva clasificación con base en análisis transcriptómicos.

Morfología

Anatomía externa

El cuerpo de los sipúnculos se divide en dos regiones: Tronco e introverto retráctil (Fig. 1A). El introverto es más delgado que el tronco. En la región anterior del introverto se concentran los tentáculos, los cuales se denominan nucales cuando se encuentran rodeando únicamente el órgano nucal (Fig. 1B), o periféricos cuando rodean el disco oral, que incluye la boca y el órgano nucal (Fig. 1C). El tronco puede tener forma de cilindro, de matraz o esferoide. Existen estructuras epidérmicas como ganchos, papilas y escudos que se encuentran en diferentes porciones del cuerpo (Fig. 1A, D) (Cutler 1994).

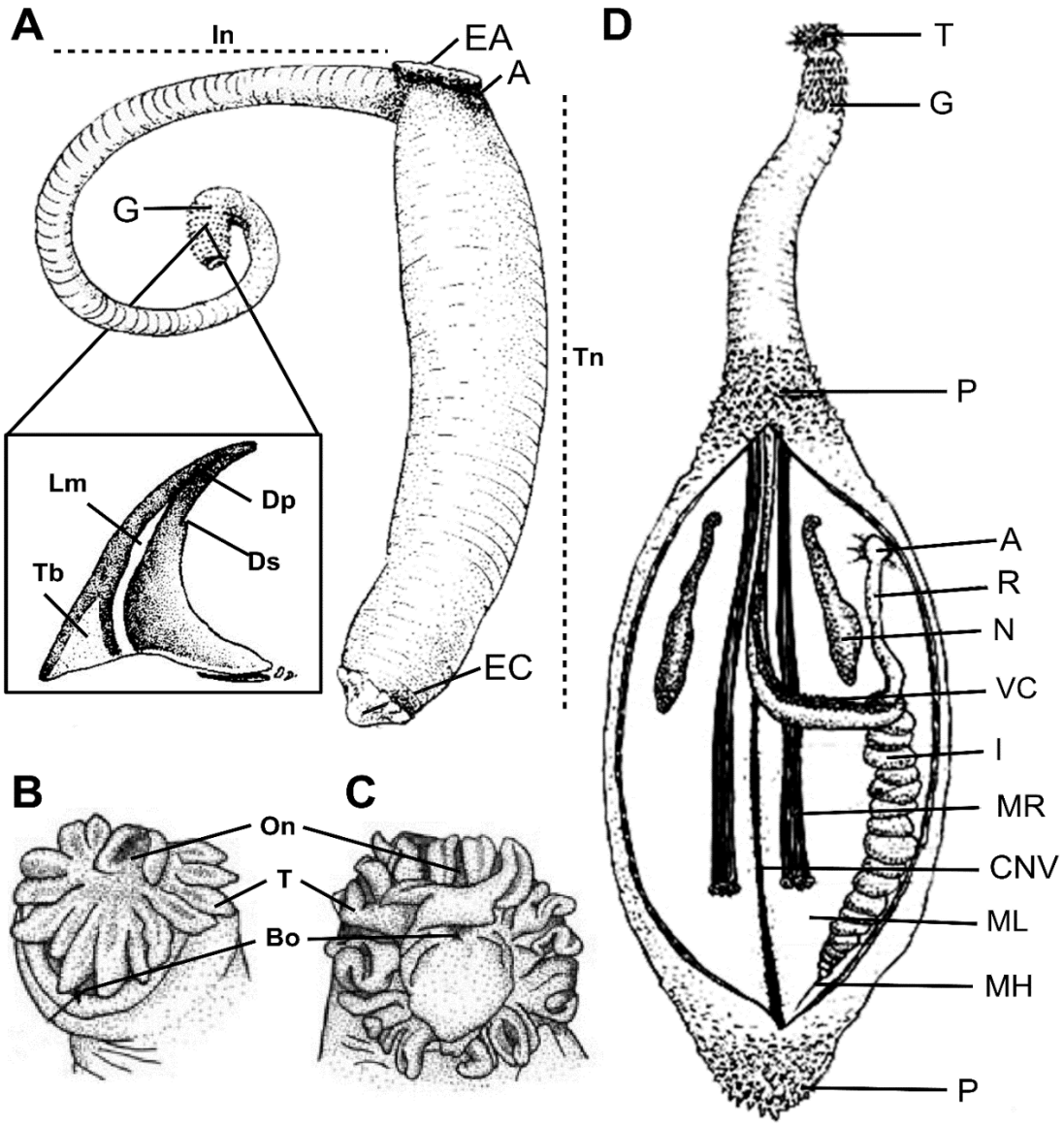


Figura 1. Morfología general. A) Aspidosifónido, vista lateral, B) tentáculos nucales, C) tentáculos periféricos, D) anatomía interna, vista dorsal. Abreviaturas: A: ano, Bo: boca, CNV: cordón nervioso ventral, Dp: diente principal, Ds: diente secundario, EA: escudo anal, EC: escudo caudal, G: ganchos, I: intestino, In: introverto, Lm: línea media, MH: músculo del huso, ML: musculatura longitudinal, MR: músculos retractores, N: nefridios, On: órgano nucal, P: papilas, T: tentáculos, Tb: triángulo basal, Tn: tronco, R: recto, VC: vesícula contráctil. Modificadas de A: Cutler (1994), B–C: Schulze *et al*. (2005), D: Ferrero-Vicente (2014).

Anatomía interna

En el interior del tronco (Fig. 1D) se encuentra el intestino en forma de "U" que está enrollado en espiral y continúa hasta el recto y alcanza al ano anterodorsal. El músculo del huso sujeta la región anterior y en ocasiones la región posterior del intestino, o ambas. Los nefridios son órganos de excreción y osmorregulación que se encuentran sujetos en la región ventral del tronco. La musculatura del tronco promueve el movimiento de los organismos para la contracción del cuerpo y sujeta la mayoría de los órganos internos. El sistema nervioso comprende un cordón que corre ventralmente. Los músculos retractores regulan el movimiento del introverto porque están unidos anteriormente a la base de los tentáculos, donde se encuentra la vesícula contráctil, y posteriormente a la región dorsal del tronco (Cutler 1994).

Caracteres útiles en la identificación

Las familias que presentan tentáculos nucales son Antillesomatidae, Aspidosiphonidae Baird, 1868 y Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972, mientras que las familias Golfingiidae, Siphonosomatidae y Sipunculidae tienen tentáculos periféricos. En la mayoría de los casos, después de la fijación de los organismos, el introverto queda retraído y los tentáculos no pueden observarse con facilidad (Cutler 1994), por lo que es necesaria la disección partiendo del ano hasta la región caudal y posteriormente la fijación del ejemplar en placas de cera sostenido con alfileres entomológicos.

La familia Antillesomatidae se caracteriza por las papilas prominentes en la región anterior y posterior del tronco, de color pardo oscuro, un collar entre los tentáculos (Fig. 2A) y el introverto, además de que faltan los ganchos en adultos y tienen ciegos pilóricos (vili) en la vesícula contráctil (Fig. 2B) (Kawauchi *et al.* 2012).

La familia Aspidosiphonidae se caracteriza por la presencia de escudos, que son estructuras duras ubicadas en la zona anal y caudal, o solo en la anal. Los géneros de esta familia se diferencian por la estructura del escudo anal. Los subgéneros se diferencian por la disposición de la musculatura longitudinal, que puede ser en bandas separadas (Fig. 2D), bandas anastomosadas (Fig. 2E) o en una sola capa continua. Las especies se determinan con base en la presencia de ganchos, la distribución y estructura interna de los mismos, las ornamentaciones del escudo anal, y la proporción de las unidades del escudo con respecto al tamaño total del tronco (Cutler 1994).

La familia Phascolosomatidae se caracteriza por la presencia de ganchos distribuidos en anillos, con excepción de algunas especies. La distribución y estructura interna de los ganchos son imprescindibles para la identificación de las especies. En algunas especies, como *Apionsoma* (*Edmondsius*) *pectinatum* (Keferstein, 1867), ambos nefridios son bilobulados (Stephen & Edmonds 1972, Cutler 1994), pero la mayoría de las especies de esta familia tienen dos nefridios unilobulados.

La familia Golfingiidae presenta musculatura longitudinal en una capa continua (con excepción de *Phascolopsis* con musculatura longitudinal en bandas). El ano está localizado en la región anterodorsal del tronco, excepto en *Onchnesoma* Koren & Danielssen, 1876 y algunas especies de *Phascolion* Théel, 1875, que lo tienen localizado en la región media del introverto (Stephen & Edmonds 1972, Cutler 1994).

La familia Siphonosomatidae presenta bandas de musculatura longitudinal con anastomosis, una especie, *Siphonosoma vastum* (Selenka & Bülow, 1883), es la única de la familia que presenta ciegos pilóricos a lo largo del recto (Kawauchi *et al.* 2012).

La familia Sipunculidae se caracteriza por tener organismos grandes (más de 40 mm), y por su musculatura longitudinal y circular en bandas. El introverto es más corto con respecto a la longitud del tronco. Para determinar a las especies es importante identificar la abertura de los nefridios y su ubicación con respecto a la abertura del ano, así como la sujeción de los nefridios y el número de bandas. En ocasiones, el intestino puede presentar un anillo post-esofageal, que se observa como una hélice extra además del intestino, como por ejemplo en algunas especies del género *Sipunculus*. Se puede encontrar un nefridio en algunas especies, o dos en otras (Cutler 1994).

Claves

Para las claves de identificación se utilizaron todos los registros de especies realizados en el Pacífico oriental tropical y en la región del Gran Caribe. Las claves a familias, géneros y especies siguieron las de Cutler (1994), con modificaciones recientes para incluir las nuevas familias propuestas por Kawauchi *et al*. (2012), así como nuevas combinaciones y las nuevas especies descritas en este siglo (Kawauchi & Rice 2009, Silva-Morales *et al*. 2019, Silva-Morales 2020, Silva-Morales & Gómez-Vásquez 2021). No se incluyen los registros identificados hasta género o taxones cercanos (cf.) a alguna especie, que no hayan sido producto de una revisión morfológica exhaustiva. Las siguientes especies fueron enlistadas por Quiroz-Ruiz & Londoño-Mesa (2015) pero no fueron incluidas en este capítulo: El material tipo de *Apionsoma papilliferum* (Keferstein, 1865) está perdido y no se considera válido *fide* Cutler (1994); *Phascolosoma* (*P.*) *coriaceum* Keferstein, 1865 es *species inquirenda fide* Cutler (1994) y *Themiste* (*T.*)

pinnifolia (Keferstein, 1865) es *incertae sedis fide* Cutler (1994).

Después de cada especie se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en tres grandes regiones: Gran Caribe (**C**), Pacífico oriental tropical (**P**), y el sur de California y costa occidental de Baja California (**B**). Asimismo, cuando una especie es cuestionable en alguna de las regiones se indicó con la **Q**. Se incluyen con superíndices los comentarios de algunos registros cuestionables para la región de América tropical.

Clave para las familias de Sipuncula

1 Tentáculos rodeando el órgano nucal (nucales) (Fig. 1B); ganchos, si están presentes, distribuidos en anillos **2**
– Tentáculos rodeando la boca (periféricos) (Fig. 1C); ganchos, si están presentes, dispersos **4**

2(1) Ganchos ausentes (Fig. 2A); vesícula contráctil con ciegos pilóricos ("vili") (Fig. 2B) .... Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012
– Ganchos presentes; vesícula contráctil sin ciegos pilóricos ("vili") (Fig. 1D) **3**

3(2) Con escudo anal (Fig. 1A) ..... Aspidosiphonidae Baird, 1868
– Sin escudo anal ..... Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972

4(1) Musculatura longitudinal dispuesta en bandas (Fig. 2D) **5**
– Musculatura longitudinal forma una capa continua (Fig. 1D) .... Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972

5(4) Musculatura longitudinal y circular sin anastomosis (Fig. 2D); músculo del huso no está sujeto a la pared corporal ..... Sipunculidae Rafinesque, 1814
– Musculatura longitudinal y circular con anastomosis (Fig. 2E); músculo del uso sujeto a la pared corporal ..... Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012

Clave para géneros, subgéneros y especies por familia

Familia Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012

1 Ejemplares grandes, tronco de 18 mm de largo, en promedio (Fig. 2A–B) .... *Antillesoma antillarum* (Grube & Oersted *in* Grube, 1858)[1] (C)
– Ejemplares pequeños, tronco de 7 mm de largo, en promedio **...** ....*A. mexicanum* Silva-Morales, López-Aquino, Islas-Villanueva, Ruiz-Escobar & Bastida-Zavala, 2019[2] (P)

Comentarios

1) La especie fue descrita con ejemplares de ambas cosas de Costa Rica y redescrita con ejemplares de Saint Croix, en el Gran Caribe (Cutler & Cutler 1983). La especie fue registrada en varias localidades del Pacífico oriental tropical, pero Silva-Morales *et al.* (2019) comprobaron que las poblaciones del Caribe y del Pacífico mexicano son especies distintas.
2) Descrita mediante el uso de caracteres morfológicos y genéticos, corroborando la especiación alopátrica de la especie, después de que completó el istmo de Panamá. La localidad tipo de la nueva especie es playa Panteón, Puerto Ángel, Oaxaca, Pacífico mexicano (Silva-Morales *et al.* 2019).

Familia Aspidosiphonidae Baird, 1868

1 Escudo anal plano (Fig. 1A) ..... *Aspidosiphon* Diesing, 1851
– Escudo anal cónico (Fig. 2C) ..... *Aspidosiphon cristatus cristatus* (Sluiter, 1902)[1] (C, Q)

Comentarios
1) De acuerdo con el estudio filogenético de Kawauchi *et al*. (2012), *Lithacrosiphon* se sinonimizó con *Aspidosiphon*. La especie *L. cristatus cristatus* ha sido registrada en el Gran Caribe (Schulze & Rice 2004, Schulze 2005, Dean *et al*. 2007, Varela & Schulze 2008, Díaz-Díaz 2011, Frontana-Uribe *et al*. 2018); sin embargo, su localidad tipo está en Indonesia por lo que se considera un registro cuestionable.

Aspidosiphon **Diesing, 1851 (subgéneros)**

1 Ganchos, si están presentes, dispersos ..... *Aspidosiphon* (*Akrikos*) Cutler & Cutler, 1989
– Ganchos distribuidos en anillos en la región distal del introverto **2**

2(1) Musculatura longitudinal formada por bandas separadas o con anastomosis (Fig. 2C-D) ..... *A.* (*Paraspidosiphon*) (Stephen, 1964)
– Musculatura longitudinal formada por una capa continua (Fig. 1D) .... *A.* (*Aspidosiphon*) Diesing, 1851

Aspidosiphon **(***Akrikos***) E. Cutler & Cutler, 1989**

1 Sin ganchos ..... *Aspidosiphon* (*Akrikos*) *albus* Murina, 1967[1] (C; P, Q)
– Ganchos dispersos ..... *A.* (*A.*) *mexicanus* (Murina, 1967) (C)

Comentarios
1) Esta especie se distribuye en el Gran Caribe; sin embargo, el registro realizado en el norte del golfo de California (Hermoso-Salazar et al. 2013) se considera cuestionable hasta esclarecer su estado taxonómico.

Aspidosiphon **(***Aspidosiphon***) Diesing, 1851**

1 Escudo anal con rugosidades en el mitad del escudo (ver Cutler 1994: 207, Fig. 60B-D) .... *A.* (*A.*) *muelleri* Diesing, 1851[1] (P, Q)
– Escudo anal sin rugosidades **2**

2(1) Todos los ganchos unidentados ..... *A.* (*A.*) *gracilis schnehageni* (W. Fischer, 1913)[2] (P, Q)
– Ganchos bidentados presentes **3**

3(2) Ganchos bidentados seguidos de ganchos cónicos obscuros (Fig. 2G) .... *A.* (*A.*) *elegans* (Chamisso & Eysenhardt, 1821)[3] (C, Q; P, Q)
– Ganchos bidentados seguidos de ganchos unidentados **4**

4(3) Nefridios extendidos hasta el 50% del tronco ..... *A.* (*A.*) *exiguus* Edmonds, 1974 (C)
– Nefridios extendidos en más del 50% del tronco **5**

5(4) Escudo anal con unidades irregulares (Fig. 2H); habita en conchas de gasterópodos .... *A.* (*A.*) *gosnoldi* Cutler, 1981[4] (C; P, Q)
– Escudo anal con unidades regulares (Fig. 2I); asociados con algas calcáreas .... *A.* (*A.*) *misakiensis* Ikeda, 1904[5] (P, Q)

Comentarios

1) La localidad tipo es Palermo, Sicilia, por lo que es cuestionable su presencia en el Pacífico oriental tropical. El registro fue realizado por Dean (2001) para Costa Rica.
2) Al igual que el comentario anterior, el registro en el Pacífico de Costa Rica fue realizado por Dean (2001); la localidad tipo de la especie es Chile.
3) La localidad tipo de la especie es Radack, islas Marshall, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical (Fonseca & Cortés 1988, Dean 2001, Dean *et al*. 2010), y del Gran Caribe (Murina 1967, Schulze & Rice 2004, Schulze 2005, Varela & Schulze 2008, Frontana-Uribe *et al*. 2018) son considerados cuestionables. Los ejemplares del Pacífico sur de México determinados como *Aspidosiphon* (*Aspidosiphon*) *elegans* por Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) están siendo revisados y probablemente se traten de una nueva especie.
4) La localidad tipo de la especie es la costa oriental de Florida, Estados Unidos, por lo que su registro en la isla del Coco (Dean *et al*. 2010) es cuestionable.
5) La especie fue descrita para Japón, por lo que el registro en la isla de Coco (Dean *et al*. 2010) es cuestionable.

Aspidosiphon **(***Paraspidosiphon***) (Stephen, 1964)**

1 Escudo anal con estrías (Fig. 2J) **2**
– Escudo anal sin estrías **4**

2(1) Ganchos bidentados presentes ..... *A.* (*P.*) *coyi* de Quatrefages, 1865 (P)
– Ganchos bidentados ausentes **3**

3(2) Papilas de la región anterior del tronco, dispersas .... *A.* (*P.*) *laevis* de Quatrefages, 1865[1] (C, Q; P, Q)
– Papilas de la región anterior del tronco, en líneas .... *A.* (*P.*) *cutleri* Silva-Morales & Gómez-Vásquez, 2021 (P)

4(1) Ganchos bidentados seguido de ganchos piramidales oscuros (Fig. 2K) .... *A.* (*P.*) *steenstrupii* Diesing, 1859[2] (C; P, Q)
– Ganchos bidentados seguido de ganchos piramidales claros **5**

5(4) Escudo anal con papilas cónicas en el margen superior (Fig. 2L) .... *A.* (*P.*) *parvulus* Gerould, 1913 (C)
– Escudo anal sin papilas cónicas en el margen superior **6**

6(5) Ganchos bidentados con línea media del gancho vertical .... *A.* (*P.*) *fischeri* ten Broeke, 1925[3] (C)
– Ganchos bidentados con línea media del gancho oblicua .... *A.* (*P.*) *pastori* Silva-Morales & Gómez-Vásquez, 2021 (P)

Comentarios

1) De acuerdo con de Quatrefages (1865), se desconoce con claridad la localidad tipo de la especie, pero el autor creía que se trataba de alguna región de la costa de la India. Sin una revisión taxonómica, se debe considerar que los registros en el Gran Caribe (Cutler & Cutler 1989, Schulze & Rice 2004, Schulze 2005, Dean *et al*. 2007, Varela & Schulze 2008, Díaz-Díaz 2011, Frontana-Uribe *et al*. 2018) y el Pacífico oriental tropical (Cantera *et al*. 2003, Fonseca *et al*. 2005, Dean *et al*. 2010) son cuestionables.

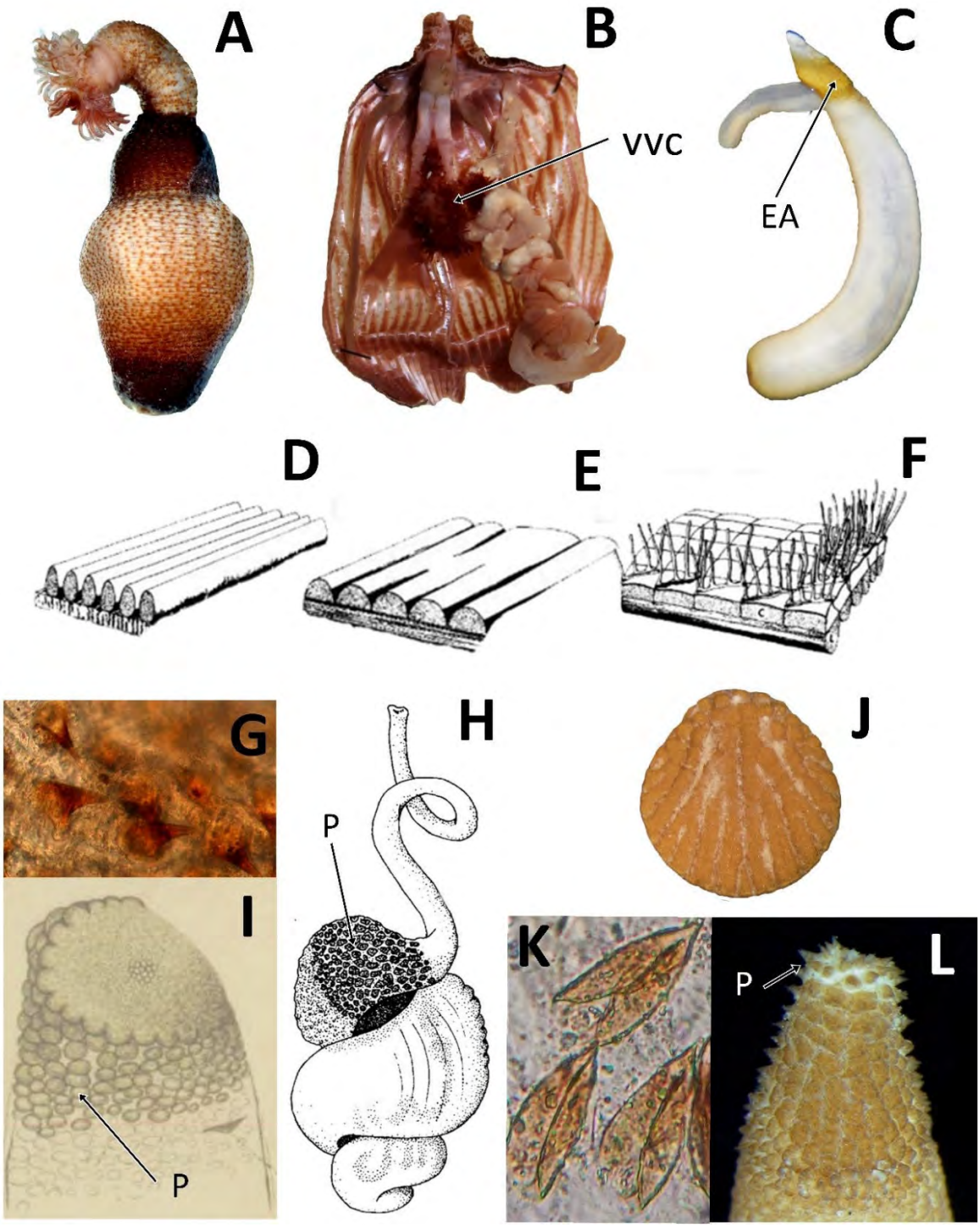


Figura 2. *Antillesoma antillarum* del Caribe mexicano: A) Morfología externa, B) anatomía interna. *Aspidosiphon cristatus cristatus* de isla Fuerte, Colombia: C) Morfología externa. D) Esquema de las bandas musculares longitudinales sin anastomosis, E) esquema de bandas musculares longitudinales con anastomosis, F) musculatura longitudinal con canales celómicos diagonales, G) ganchos cónicos obscuros de *Aspidosiphon* (*A.*) *elegans* del Caribe mexicano, H) morfología de *Aspidosiphon* (*A.*) *gosnoldi*, I) escudo anal de *A.* (*A.*) *misakiensis*, J) escudo anal con estrías de *A.* (*Paraspidosiphon*) *laevis* del Caribe mexicano, K) ganchos piramidales obscuros de *A.* (*P.*) *steenstrupii* del Caribe colombiano, L) escudo anal de *Aspidosiphon* (*P.*) *parvulus*. Abreviaturas: EA: escudo anal, P: papilas, VVC: ciegos pilóricos de la vesícula contráctil (vili). Modificadas de A–B: Silva-Morales *et al*. (2019), D–F, H: Cutler (1994), I: Ikeda (1904), L: Kawauchi (2019).

2) La especie tiene localidad tipo en Santo Tomás, Islas Vírgenes, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical (Cantera *et al*. 2003, Fonseca *et al*. 2005) son cuestionables.
3) La localidad tipo de la especie es Caracas, Venezuela, por lo que su registro en la isla del Coco (Dean *et al*. 2010) se considera cuestionable.

Familia Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972

1 Corona tentacular que surge del disco oral con cuatro a ocho troncos y ramas .... *Themiste* Gray, 1828
– Tentáculos simples, sin troncos ni ramas **2**

2(1) Con un nefridio **3**
– Con dos nefridios **4**

3(2) Ano situado en la región anterior del tronco; músculos retractores altamente fusionados, pero generalmente con orígenes distintos (Fig. 3A) ..... *Phascolion* Théel, 1875
– Ano situado en el introverto; músculos retractores como una sola columna y el mismo sitio de origen (Fig. 3B) ..... *Onchnesoma* Koren & Danielssen, 1875

4(2) Vesícula contráctil con ciegos pilóricos (vili); tentáculos con pigmentación negra (Fig. 3C) ..... *Thysanocardia catharinae* (Grube, 1868) (C)
– Vesícula contráctil sin ciegos pilóricos (vili) **5**

5(4) Cuatro músculos retractores ..... *Golfingia* Lankester, 1885
– Dos músculos retractores ..... *Nephasoma* Pergament, 1940

Golfingia **(***Golfingia***) Lankester, 1885**

1 Sin apéndice caudal (Fig. 3D); ganchos del introverto en anillos (Fig. 3E) .... *G.* (*G.*) *elongata* (Keferstein, 1862) (C)
– Con apéndice caudal (Fig. 3F); ganchos dispersos; papilas del apéndice caudal inconspicuas ..... *G.* (*G.*) *muricaudata* (Southern, 1913) (C)

Nephasoma **(***Nephasoma***) Pergament, 1940**

1 Con ganchos **2**
– Sin ganchos (Fig. 4A) ..... *N.* (*N.*) *elachea* (Fisher, 1952)[1] (P)

2(1) Ganchos con filamentos radiales basales (Fig. 4B) .... *N.* (*N.*) *multiaraneusa* (Murina, 1967)[2] (C)
– Ganchos sin filamentos radiales basales **3**

3(2) Ganchos en espiral (Fig. 4C) .... *N.* (*N.*) *abyssorum abyssorum* (Koren & Danielssen, 1875) (C)
– Ganchos dispersos **4**

4(3) Tentáculos globulares, de 4-8 (Fig. 4D) .... *N.* (*N.*) *columbaris* Kawauchi & Rice, 2009 (C)
– Tentáculos digitiformes, de 20-30 (Fig. 4E) .... *N.* (*N.*) *pellucidum pellucidum* (Keferstein, 1865)[3] (C; P, Q)

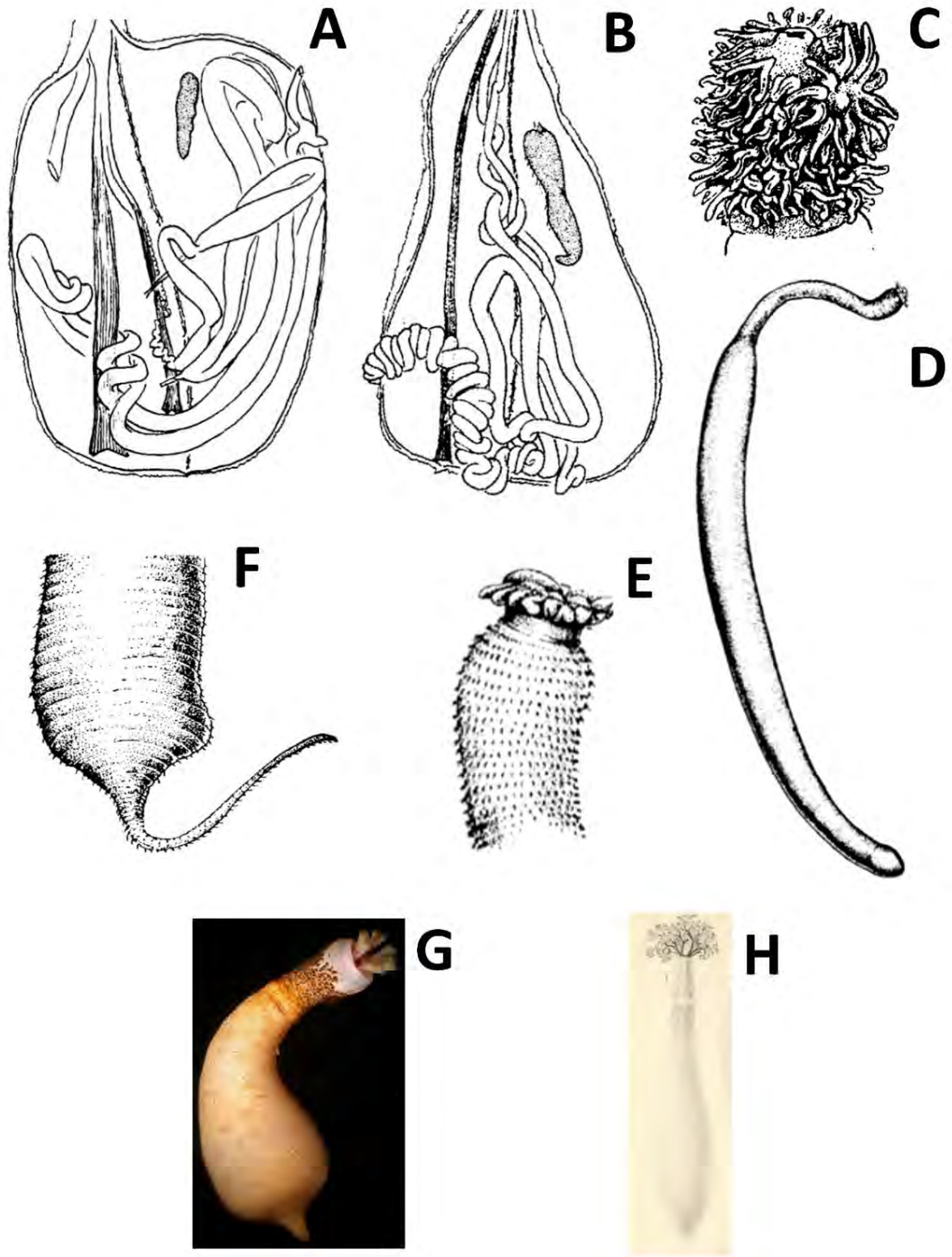


Figura 3. A. Anatomía interna de *Phascolion*, B) anatomía interna de *Onchnesoma steenstrupii steenstrupii*, C) tentáculos de *Thysanocardia catharinae*, D) morfología externa de *Golfingia* (*Golfingia*) *elongata*, E) hileras de ganchos de *G.* (*G.*) *elongata*, F) región posterior del tronco de *G.* (*G.*) *muricaudata*, G) morfología externa de *Themiste* (*Themiste*) *alutacea*, H) morfología externa de *Themiste* (*Themiste*) *pyroides*. Modificadas de A–F: Cutler (1994), G: Kawauchi (2019), H: Fisher (1952).

Comentarios

1) *Nephasoma (Nephasoma*) *elachea*, descrito de Baja California Sur, fue sinonimizado con *N. (N.) eremita* (Sars, 1851) por Cutler (1994), pero este último se distribuye en el Atlántico norte, por lo que no es aceptable la sinonimización.
2) De acuerdo con Cutler (1994), fue descrita con un solo ejemplar de Cuba.
3) La localidad tipo de esta especie son las Islas Vírgenes, por lo que el registro por Dean *et al*. (2010) para la isla del Coco, Pacífico de Costa Rica, es cuestionable.

Onchnesoma **Koren & Danielssen, 1876**

1 Cuerpo cilíndrico (Fig. 5A); tronco sin papilas ..... *O. magnibathum* E. Cutler, 1969[1] (P)
– Cuerpo piriforme (Fig. 5B); tronco con papilas .....
..... *O. steenstrupii steenstrupii* Koren & Danielssen, 1875[2] (P; Q)

Comentarios

1) La localidad tipo está en el Atlántico noroccidental, y el holotipo fue recolectado a 4,795 m de profundidad (Cutler 1969). El registro en el Pacífico oriental tropical fue realizado por Cutler & Cutler (1980) para la costa de Perú.
2) El registro de esta especie en el norte del golfo de California, por Hermoso-Salazar *et al*. (2013), es cuestionable, pues la localidad tipo es la región norte del océano Atlántico.

Phascolion **Theél, 1875**

1 Sin papilas de sujeción (Fig. 4G); músculos retractores dorsales y ventrales del mismo tamaño..... *P.* (*Isomya*) *gerardi* Rice, 1993 (C)
– Con papilas de sujeción (Fig. 4F) **2**

2(1) Tentáculos rudimentarios, dando la apariencia de un solo lóbulo .....
..... *P.* (*Montuga*) *pacificum* Murina, 1957[1] (P)
– Tentáculos bien definidos, 10–30 (Fig. 4H) .....
..... *P.* (*Phascolion*) *strombus strombus* (Montagu, 1804)[2] (C, Q; P, Q)

Comentarios

1) La localidad tipo es la Fosa de las Kuriles, en Japón. Se sugiere una revisión para corroborar la distribución de la especie en el Pacífico oriental tropical, donde fue registrada por Cutler & Cutler (1980), también a profundidades abisales durante la expedición Vema en Perú.
2) Aunque esta especie ha sido registrada en ambas costas de América tropical, la localidad tipo es Devonshire, Reino Unido, por lo que el registro de Dean (2001) para el Pacífico de Costa Rica y los del Gran Caribe son cuestionables.

Themiste **Gray, 1828 (subgéneros)**

1 Vesícula contráctil con menos de 20 extensiones tubulares largas .....
..... *T.* (*Themiste*) Edmonds, 1980
– Vesícula contráctil con más de 40 extensiones tubulares cortas .....
..... *T.* (*Lagenopsis*) *lageniformis* (Baird, 1868)[1] (C, Q)

Comentarios

1) La localidad tipo de esta especie es, al parecer, Australia (Baird 1868), por lo que su registro en el Gran Caribe (Cutler & Cutler 1988) es cuestionable.

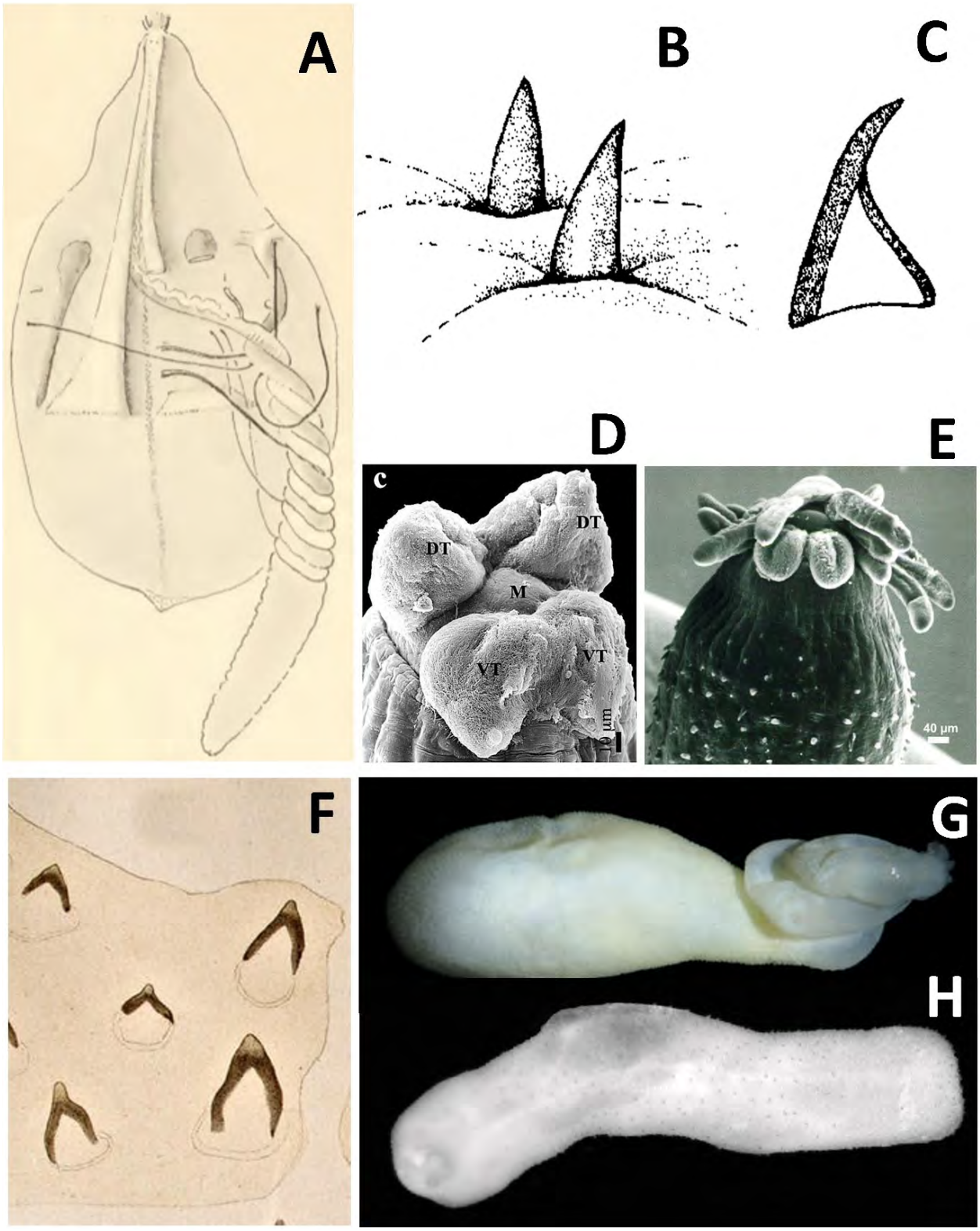


Figura 4. Anatomía interna de *Nephasoma* (*Nephasoma*) *elachea*, B) ganchos de *N.* (*N.*) *multiaraneusa*, C) ganchos de *N.* (*N.*) *abyssorum abyssorum*, D) tentáculos de *N.* (*N.*) *columbaris*, E) tentáculos de *N.* (*N.*) *pellucidum pellucidum*, F) papilas de sujeción, G) morfología externa de *Phascolion* (*Isomya*) *gerardi*, H) morfología externa de *P.* (*P.*) *strombus strombus*. Modificadas de A: Fisher (1952), B–C: Cutler (1994), D–E: Kawauchi & Rice (2009), F–G: Kawauchi (2019), H: Maiorova & Adrianov (2017).

Themiste (*Themiste*) **Edmonds, 1980**

1 Sin ganchos ..... *T.* (*T.*) *hennahi* Gray, 1828 (P)
– Con ganchos **2**

2(1) Introverto sin pigmentación; tentáculos con puntos negros (Fig. 3G) .....
..... *T.* (*T.*) *alutacea* (Grube & Oersted, 1858) (C)
– Introverto con collar púrpura; tentáculos sin pigmentación (Fig. 3H) .....
..... *T.* (*T.*) *pyroides* (Chamberlin, 1920)[1] (B, P)

Comentarios
1) La localidad tipo es Laguna Beach, California (Chamberlin 1920), pero Fisher (1952) también la registró para Ensenada y San Quintín, en la costa occidental de Baja California. Asimismo, se ha observado en la bahía de La Paz, Baja California Sur, y en Mazatlán, Sinaloa (Gómez-Vásquez & Silva-Morales, obs. pers.).

Familia Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972

1 Introverto más del doble del largo del tronco; ganchos, si presentes, con espínulas basales (Fig. 5C); nefridios usualmente bilobulados ..... *Apionsoma* Sluiter, 1902
– Introverto menos del doble del largo del tronco; ganchos sin espínulas basales; nefridios unilobulados ..... *Phascolosoma* Leuckart, 1828

Apionsoma **Sluiter, 1902 (subgéneros)**

1 Musculatura de la pared corporal dividida en bandas .....
..... *A.* (*Edmondsius*) *pectinatum* (Keferstein, 1867)[1] (P; C, Q)
– Musculatura de la pared corporal como una capa continua ... *A.* (*Apionsoma*) Sluiter, 1902

Comentarios
1) La localidad tipo es el Pacífico de Panamá, por lo que el registro de Cutler & Schulze (2004) en Barbados deberá corroborarse.

Apionsoma (*Apionsoma*) **Sluiter, 1902**

1 Papilas, ganchos y tentáculos presentes **2**
–Papilas, ganchos y tentáculos ausentes (Fig. 5D) .....
..... *A.* (*A.*) *trichocephalus* Sluiter, 1902[1] (P, Q)

2(1) Introverto usualmente más de nueve veces el largo del tronco; pared corporal semitransparente, con papilas inconspicuas **3**
– Introverto menos de siete veces el largo del tronco; pared corporal opaca, con papilas conspicuas (Fig. 5E) ..... *A.* (*A.*) *murinae bilobatae* (E. Cutler, 1969)[2] (C)

3(2) Ganchos con siete o más espineletes basales; longitud de los espineletes sin rebasar el largo del diente principal ..... *A.* (*A.*) *hespera* (Chamberlin, 1920) (P)
- Ganchos con menos de siete espineletes basales; longitud de los espineletes basales rebasa el largo del diente principal ..... *A.* (*A.*) *misakianum* (Ikeda, 1904)[3] (C, Q; P, Q)

Comentarios
1) El registro en el Pacífico de Costa Rica por Dean (2001) es cuestionable pues la localidad tipo es Filipinas.

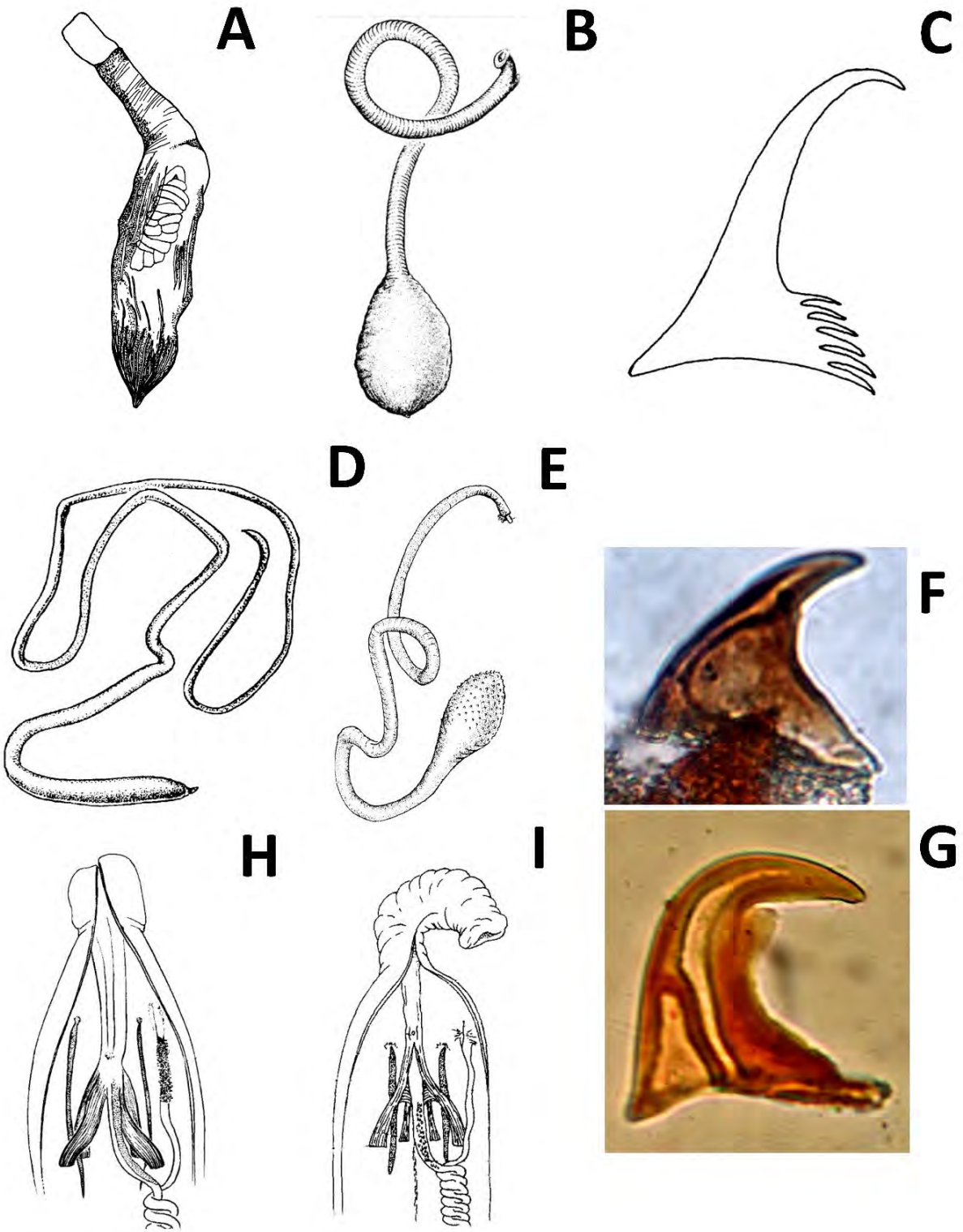


Figura 5. *Onchnesoma magnibathum*: A) morfología externa con pared corporal transparente, *O. steenstrupii steenstrupii*: B) morfología externa, C) gancho con espínulas basales, D) morfología externa de *Apionsoma* (*Apionsoma*) *trichocephalus,* E) morfología externa de *A.* (*A.*) *murinae murinae*, F) ganchos de *Phascolosoma* (*Phascolosoma*) *puntarenae* del Pacífico sur de México, G) ganchos de *P.* (*P.*) *perlucens* del Caribe colombiano, H) morfología interna de *Siphonosoma vastum*, I) morfología interna de *S. cumanense*. Modificadas de A–E, H–I: Cutler (1994).

2) Esta especie fue descrita por Cutler (1969: 215), para el sur de los Cayos de Florida, a 677 m de profundidad.
3) La localidad tipo de *A.* (*A.*) *misakianum* es Misaki, Japón, por lo que sus registros en el Gran Caribe son cuestionables (Belice: Schulze & Rice 2004; Cuba: Varela & Schulze 2008; Venezuela: Díaz-Díaz 2011).

Phascolosoma **(***Phascolosoma***) Leuckart, 1828**

1 Protuberancia de la línea media del gancho alargada, más de la mitad del ancho del gancho ..... *P.* (*P.*) *nigrescens* Keferstein, 1865[1] (C, Q; P, Q)
- Protuberancia de la línea media del gancho ausente o menos de la mitad del ancho del gancho **2**

2(1) Triángulo basal ausente **3**
- Triángilo basal presente **4**

3(2) Ángulo menor de 90° entre el eje vertical y el diente principal de los ganchos..... ..... *P.* (*P.*) *puntarenae* (Grube & Örsted *in* Grube, 1858) (P)
- Ángulo de 90° o más entre el eje vertical y el diente principal de los ganchos .... *P.* (*P.*) *varians* Keferestein (1865) (C)

4(2) Triángulo basal de los ganchos difuso, sin diente secundario; introverto con bandas negras transversas conspicuas ..... *P.* (*P.*) *agassizii agassizii* Keferstein, 1866 (P)
– Triángulo basal de los ganchos bien definido (Fig. 5G); introverto con bandas tenues o sin ellas **5**

5(4) Papilas preanales cónicas ..... *P.* (*P.*) *perlucens* Baird, 1868[2] (C; P, Q)
– Papilas preanales mamiliformes (ver Cutler 1994: 165 Fig. 46B) .... *P.* (*P.*) *scolops* Selenka & De Man *in* Selenka *et al.* 1883[3] (P, Q)

Comentarios
1) La localidad tipo es Fiyi, en el Pacífico sur central, por lo tanto, los registros en el Pacífico oriental tropical (Fisher 1952, Dean 2001, Fonseca *et al.* 2005), y el Gran Caribe (Cutler 1994, Cutler & Schulze 2004, Schulze & Rice 2004, Schulze 2005, Frontana-Uribe *et al.* 2018), son cuestionables mientras no se demuestre que las larvas de *P.* (*P.*) *nigrescens* pueden dispersarse por grandes distancias.
2) La localidad tipo de la especie nominal es Jamaica, en mar Caribe, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical (Fisher 1952, Cutler *et al.* 1992, Dean 2001, Fonseca *et al.* 2005) son cuestionables. Kawauchi & Giribet (2010), encontraron diferentes linajes analizando caracteres morfológicos y moleculares de poblaciones alejadas geográficamente en todo el mundo, concluyendo que se trata de un caso de especiación pseudocríptica, proponiendo que con un análisis morfológico más fino se podrían delimitar las especies. Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) registraron a los ejemplares del Pacífico sur de México parecidos a *P.* (*P.*) *perlucens*, como cercana a la especie nominal.
3) La localidad tipo es Filipinas, por lo que el registro en la isla del Coco (Dean *et al.* 2010) es cuestionable.

Familia Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet 2012

1 Recto con ciegos pilóricos (Fig. 5H); vesícula contráctil sin ciegos pilóricos .... *Siphonosoma vastum* (Selenka & von Bülow *in* Selenka *et al.* 1883)[1] (C, Q; P, Q)
– Recto sin ciegos pilóricos (Fig. 5I); ciegos pilóricos de la vesícula contráctil presentes (Fig. 5I) ..... *S. cumanense* (Keferstein, 1867)[2] (C; P, Q)

Comentarios

1) Los registros en isla del Caño, Pacífico de Costa Rica (Cutler *et al*. 1992) y Barbados (Cutler & Schulze 2004), son cuestionables mientras no se demuestre que las larvas de *Siphonosoma vastum* pueden dispersarse por grandes distancias, debido a que la localidad tipo es Jaluit, islas Marshall, en el Pacífico occidental. Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) recolectaron un ejemplar en el Pacífico sur de México parecido a *S. vastum*; sin embargo, mantuvieron la identidad de la especie como cercana a la nominal debido a la cuestionable amplia distribución.
2) El registro de Dean *et al*. (2010) para la isla del Coco, Pacífico de Costa Rica, es cuestionable pues la localidad tipo de *S. cumanense* es Cumaná, Venezuela. Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) encontraron un ejemplar parecido a *S. cumanense*, sin embargo, el gusano se encontraba dañado. El nombre se mantuvo como *Siphonosoma* cf. *cumanense* hasta poder revisar más ejemplares.

Familia Sipunculidae Rafinesque, 1814

1 Intestino sin anillo postesofageal; canales celómicos diagonales (Fig. 2F) .... *Xenosiphon branchiatus branchiatus* (Fischer, 1895)[1] (P)
– Intestino con anillo postesofageal; canales celómicos paralelos .... *Sipunculus* Linnaeus, 1766

Comentarios

1) Su localidad tipo es Esmeraldas, Ecuador.

Sipunculus (*Sipunculus*) Linnaeus, 1766

1 Cerebro con extensiones superiores; 42 o más bandas musculares longitudinales .... *S.* (*S.*) *polymyotus* Fisher, 1947[1] (C)
– Cerebro con extensiones laterales o sin ellas; 41 o menos bandas musculares longitudinales **2**

2(1) Con 35–41 bandas musculares longitudinales .... *S.* (*S.*) *phalloides phalloides* (Pallas, 1774)[2] (C, Q; P, Q)
– Con 24–34 bandas musculares longitudinales **3**

3(2) Nefridios libres; extensiones cerebrales laterales largas, filiformes .... *S.* (*S.*) *robustus* Keferstein, 1865[3] (C, Q)
– Nefridios parcialmente sujetos a la pared corporal; extensiones cerebrales dorsales, cortas, digitadas ..... *S.* (*S.*) *nudus* Linnaeus, 1766[4] (C, Q; P, Q)

Comentarios

1) Esta especie fue descrita de Key West, Florida. Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) registraron a *Sipunculus* cf. *polymyotus* en el Pacífico sur de México. Ambas especies difieren en el número de bandas, pero es necesaria una revisión de más ejemplares para aclarar la identidad del ejemplar del Pacífico sur de México.
2) Son cuestionables los registros de esta especie tanto para el Pacífico oriental tropical (Fisher 1947, Cutler *et al*. 1992), como para el Gran Caribe (Cutler & Cutler 1985, Dean 2001, Vargas & Dean 2009), pues la localidad tipo es la costa de Granada, España.
3) La localidad tipo es el Indo-Pacífico occidental, por lo que los registros en el Gran Caribe de Gerould (1913) y Dean *et al*. (2007) son cuestionables.
4) La localidad tipo de *S.* (*S.*) *nudus* es el Atlántico europeo, por lo que los registros de esta especie tanto para el Pacífico oriental tropical (Steinbeck & Ricketts 1941, Fisher 1952, Cutler *et al*. 1992, Dean 2001, Berrú & Berrú 2013, Hermoso-Salazar *et al*. 2013), como para el Gran Caribe (Gerould 1913, Schulze & Rice 2004, Dean *et al*. 2007, Varela & Schulze 2008, Díaz-Díaz 2011), son cuestionables. Kawauchi & Giribet (2014) realizaron un análisis filogenético de diferentes

poblaciones de *S*. (*S*.) *nudus sensu lato*, de todo el mundo, con caracteres morfológicos y moleculares obteniendo una diferenciación de linajes en poblaciones geográficamente alejadas.

Agradecimientos

A Luis Fernando Carrera-Parra y Sergio Salazar-Vallejo por abrirnos las puertas del Laboratorio de Poliquetos de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Chetumal, Quintana Roo, México de donde se obtuvieron algunas fotos para ilustrar este capítulo. A Mario Hernán Londoño-Mesa por permitirnos utilizar algunas fotos tomadas en el Laboratorio del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR) de la Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. Por último y no menos importante, a J. Rolando Bastida-Zavala (UMAR, campus Puerto Ángel), mentor y amigo que siempre nos motivó con el ejemplo, con sus correcciones y recomendaciones para seguir el camino de la Taxonomía. A Gerardo Flores-Taboada, por la traducción de términos de inglés a español y las sugerencias en redacción. Agradecemos a Sarita Frontana-Uribe (Conabio) y Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR), por la cuidadosa revisión de este capítulo.

Referencias

Adrianov AV & Maiorova AS 2010 Reproduction and development of common species of peanut worms (Sipuncula) from the Sea of Japan. Russ J Mar Biol 36: 1–15.

Andreae J 1882 Beiträge zur anatomie und histologie des *Sipunculus nudus* L. Zool Jahrb 36: 201–255.

Baird WB 1868 Monograph on the species of worms belonging to the subclass Gephyreae. Proc Zool Soc Lond 1868: 77–114.

Berrú PM & Berrú MA 2013 *Sipunculus nudus* (Linnaeus, 1769) primer registro para la region Áncash y el Perú (Sipuncula, Sipunculidae). Científica 10: 245–252.

Boyle MJ & Rice ME 2014 Sipuncula: an emerging model of spiralian development and evolution. Int J Dev Biol 58: 485–499.

Cantera JRK, Orozco C, Londoño-Cruz E & Toro-Farmer G 2003 Abundance and distribution patterns of infaunal associates and macroborers of the branched coral (*Pocillopora damicornis*) in Gorgona Island (Eastern Tropical Pacific). Bull Mar Sci 72: 207–219.

Carrillo-Baltodano AM, Boyle MJ, Rice ME & Meyer MP 2019 Developmental architecture of the nervous system in *Themiste lageniformis* (Sipuncula): New evidence from confocal laser scanning microscopy and gene expression. J Morph 280(11): 1628–1650.

Chamberlin RV 1920 Notes on the sipunculids of Laguna Beach. J Entomol Zool 12: 30–31.

Cutler EB 1969 New species of Sipuncula from the western North Atlantic. Proc Biol Soc Wash 82: 209–218.

Cutler EB 1994 The Sipuncula, their systematics, biology and evolution. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York, 453 pp.

Cutler EB & Cutler NJ 1980 Sipuncula collected by the R/V Vema. J Zool, Lond 190: 193–209.

Cutler EB & Cutler NJ 1983 An examination of the *Phascolosoma* subgenera *Antillesoma*, *Ruppellisoma* and *Satonus* (Sipuncula). Zool J Linn Soc 77: 175–187.

Cutler EB & Cutler NJ 1985 A revision of the genera *Sipunculus* and *Xenosiphon* (Sipuncula). Zool J Linn Soc 85: 219–246.

Cutler EB & Cutler NJ 1988 A revision of the genus *Themiste* (Sipuncula). Proc Biol Soc Wash 101(4): 741–766.

Cutler EB & Cutler NJ 1989 A revision of the genus *Aspidosiphon* (Sipuncula, Aspidosiphonidae). Proc Biol Soc Wash 102: 826–865.

Cutler EB & Gibbs PE 1985 A phylogenetic analysis of higher taxa in the phylum Sipuncula. Syst Zool 34(2): 162–173.

Cutler EB & Schulze A 2004 Sipuncula from Barbados, including two new for the island plus *Siphonosoma vastum*; first record from the Atlantic Ocean. Bull Mar Sci 74(1): 225–228.

Cutler NJ, Cutler EB & Vargas JA 1992 Peanut worms (Phylum Sipuncula) from Costa Rica. Rev Biol Trop 40: 153–158.

de Quatrefages MA 1847 Études sur les types inférieurs de l'embranchement de Annelés. Mémoire sur l'échiure de Gaertner (Echiurus Gaertnerii NOB). Ann Sci Nat, ser 3, 7: 307–343.

de Quatrefages MA 1865 Annélides et géphyriens. Histoire Naturelle des Annelés Marins et d'Eau Douce, 794 pp.

Dean HK 2001 Marine biodiversity of Costa Rica: The phyla Sipuncula and Echiura. Rev Biol Trop 2: 85–90.

Dean K, Hernández-Ávila I & Cutler EB 2007 Sipunculans of the Caribbean coast of Venezuela and Curacao. Zootaxa 1431: 45–54.

Dean HK, Sibaja-Cordero JA, Cortés J, Vargas R & Kawauchi GY 2010 Sipunculans and echiurans of isla del Coco (Cocos Island), Costa Rica. Zootaxa 2557: 60–68.

Díaz-Díaz O 2011 Estado del conocimiento de los sipuncúlidos (Sipunculida) del golfo de Cariaco, Venezuela. Bol Inst Oceanogr Ven 50(2): 167–171.

Dordel J, Fisse F, Purschke G & Struck TH 2010 Phylogenetic position of Sipuncula derived from multi-gene and phylogenomic data and its implication for the evolution of segmentation. J Zool Syst Evol Res 48: 197–207.

Du XD, Chen ZA, Deng YW & Wang QH 2009 Comparative analysis of genetic diversity and population structure of *Sipunculus nudus* as revealed by mitochondrial COI sequences. Biochem Genet 47: 884–891.

Ferrero-Vicente LM 2014 Distribution and ecology of soft-bottom Sipuncula from the western Mediterranean Sea. Tes Doct, Univ Alicante, España.

Fidalgo P, Gil J, Passis AM, Pereira P, Melo P, Batista F & da Fonseca LC 2006 The market features of imported non-indigenous polychaetes in Portugal and consequent ecological concerns. Sci Mar 70(S3): 287–292.

Fisher WK 1947 New genera and species of Echiuridae and sipunculid worms. Proc US Natl Mus 97: 351–372.

Fisher WK 1952 The sipunculid worms of California and Baja California. Proc. U.S. natn. Mus. 102: 371–450.

Fonseca AC & Cortés J 1988 Coral borers of the Eastern Pacific: *Aspidosiphon (A.) elegans* (Sipuncula: Aspidosiphonidae) and *Pomatogebia rugose* (Crustacea: Upogebiidae). Pac Sci 52: 170–175.

Fonseca AC, Dean HK & Cortés J 2005 Non-colonial coral macro-borers as indicators of coral reef status in the south Pacific of Costa Rica. Rev Biol Trop 54: 101–115.

Frontana-Uribe SC, Hermoso-Salazar M & Solís-Weiss V 2018 Sipunculans from intertidal and lower subtidal coralline substrates of the Mexican Caribbean Sea. *In*: Boyle MJ & Kawauchi GY (eds) Proceedings of the Second International Symposium on the Biology of the Sipuncula, Washington, D.C., Smithsonian Institution Scholarly Press, pp: 169–185.

Gerould JH 1913 The sipunculids of the eastern coast of North America. Proc US Natn Mus 44: 373–437.

Gibbs PE & Cutler EB 1987 A classification of the phylum Sipuncula. Bull Nat Hist Mus Lond (Zool) 52: 43–58.

Guo M, Chen X, Wu Y, Zhang L, Huang W, Yuan Y & Wei D 2017 Angiotensin I - converting enzyme inhibitory peptides from Sipuncula (*Phascolosoma esculenta*): Purification, identification, molecular docking and antihypertensive effects on spontaneously hypertensive rats. Process Biochem 63: 84–95.

Ha NTT, Nhuan MT, Ngoc NT & Dung HT 2007 The distribution of peanutworm (*Sipunculus nudus*) in relation with geo-enviromental characteristics. VNU J Sci, Earth Sci 23: 110–115.

Hermoso-Salazar M, Frontana-Uribe S, Solís-Weiss V, Prol-Ledesma RM & Estradas-Romero A 2013 The occurrence of Sipuncula in the Wagner and Consag Basins, Northern Gulf of California. Cah Biol Mar 54: 325–334.

Hyman LH 1959 The invertebrates, 5. Smaller coelomate groups. McGraw-Hill, Nueva York.

Ikeda I 1904 The Gephyrea of Japan. J Coll Sci, Imp Univ Tokyo 20: 1–87.

Kawauchi GY 2019 Sipuncula. Consultado el 2 de agosto de 2019 en: http: / / www.sipuncula.myspecies.info

Kawauchi GY & Giribet G 2010 Are there true cosmopolitan sipunculan worms? A genetic variation study within *Phascolosoma perlucens* (Sipuncula, Phascolosomatidae). Mar Biol 157: 1417–1431.

Kawauchi GY & Giribet G 2014 *Sipunculus nudus* Linnaeus, 1766 (Sipuncula): Cosmopolitan or a group of pseudo-cryptic species? An integrated molecular and morphological approach. Mar Ecol 35: 478–491.

Kawauchi GY & Rice M 2009 Two new species of *Nephasoma* (Sipuncula: Golfingiidae) from the western Atlantic Ocean. Proc Biol Soc Wash 122(1): 1–13.

Kawauchi GY, Sharma PP & Giribet G 2012 Sipunculan phylogeny based on six genes, with a new classification and the descriptions of two new families. Zool Scr 41: 186–210.

Kedra M & Murina G-VV 2007 The sipunculan fauna of Svalbard. Polar Res 26: 37–47.

Kedra M & Wiodarska-Kowalczuk 2008 Distribution and diversity of sipunculan fauna in high Arctic fjord (West Svalbard). Polar Biol 31: 1181–1190.

Lemer S, Kawauchi GY, Andrade SCS, González VL, Boyle MJ & Giribet G 2015 Re-evaluating the phylogeny of Sipuncula trough transcriptomics. Mol Phylog Evol 83: 174–183.

Linnaeus C 1766 Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differetiis, synonymis, locis. Editio duodecima, reformata. Vol I: Regnum animale. Holmia, Estocolmo, 532 pp.

Maiorova AS & Adrianov AV 2017 Deep-sea sipunculans (Sipuncula) of the northwestern Pacific. Russ J Mar Biol 43(3): 181–189.

Murina VV 1967 Report on the sipunculid worms from the sublitoral zone of Cuba and the Gulf of Mexico. Zool Zhurnal 54: 1329–1339.

Murina VV 1984 Ecology of Sipuncula. Mar Ecol Prog Ser 17: 1–7.

Nuñez J, Nuñez L & Maggio Y 2011 Invertebrados que se comercializan en Canarias como cebo vivo para la pesca deportiva. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias, 40 pp.

Parry LA, Edgecombe GD, Eibye-Jacobsen D & Vinther J 2016 The impact of fossil data on annelid phylogeny inferred from discrete morphological characters. Proc R Soc B 283(1837): 20161378.

Quiroz-Ruiz MM & Londoño-Mesa MH 2015 Sipúnculos (Sipuncula) del Gran Caribe: Lista de especies y bibliografía. Bol Invest Mar Cost 44(2): 327–342.

Rafinesque CS 1814 Précis des découvertes et travaux somiologiques de Mr. C.S. Rafinesque-Schmaltz entre 1800 et 1814; ou choix raisonné de ses principales découvertes em zoologie et em botanique, pour servir d'introduction à ses ouvrages futurs. Palerme, 1–55.

Rice ME 1975 Sipuncula. *In*: Giese AC & JS Pearse (eds) Reproduction of marine invertebrates. Nueva York: Academic Press, pp: 67–127.

Rondelet G 1555 Universae aquatilium historiae pars altera, cum veris ipsorum Imaginibue, Lugduni: M. Bonhome, 242 pp.

Saiz J 2019 World Sipuncula database. Sipuncula. Consultado el 2 de agosto de 2019 en: World Register of Marine Species: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1268.

Schulze A 2005 Sipuncula (peanut worms) from Bocas del Toro, Panamá. Caribb J Sci 41: 523–527.

Schulze A & Rice M 2004 Sipuncula diversity at Twin Cays, Belize with a key to the species. Atoll Res Bull 521: 1–9.

Schulze A, Cutler EB & Giribet G 2005 Reconstructing the phylogeny of the Sipuncula. Hydrobiologia 535/536: 277–296.

Schulze AJ, Boyle M, Kawauchi GY, Kerbl A & Worsaae K 2019 Amphinomida/Sipuncula. *In*: Purschke G, Böggemann M & Westheide W (eds) Handbook of Zoology. Annelida vol. 1. Basal groups and Pleistoannelida, Sedentaria I. De Gruyter, Germany, pp: 177–216.

Sedgwick A 1898 Sipunculoidea (Gephyrea, Achaeta). *In*: A student's textbook of zoology. Swan Sonnenschain, Londres, volumen 1, 619 pp.

Silva-Morales I 2020 Reinstatement of *Phascolosoma* (*Phascolosoma*) *varians* Keferstein, 1865 (Sipuncula: Phascolosomatidae) based on morphological and molecular data. PeerJ 8: e10238.

Silva-Morales I & Gómez-Vásquez JD 2021 First records and new species of sipunculans (Sipuncula) from the Southern Mexican Pacific. Eur J Taxon 740: 77–117.

Silva-Morales I, López-Aquino MJ, Islas-Villanueva V, Ruiz-Escobar F & Bastida-Zavala JR 2019 Morphological and molecular differences between the Amphiamerican populations of *Antillesoma* (Sipuncula: Antillesomatidae), with the description of a new species. Rev Biol Trop 67(S5): 101–109.

Staton JL 2003 Phylogenetic analysis of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene from 13 sipunculan genera: intra- and interphylum relationships. Invert Biol 122: 252–264.

Steinbeck J & Ricketts EF 1941 Sea of Cortez: A leisurely journal of travel and research. Viking Press, Nueva York, 598 pp.

Stephen AC 1965 Echiura and Sipuncula from the Israel south Red Sea Expedition. Sea Fish Res Sta Haifa, Bull 40: 79–83.

Stephen AC & Edmonds SJ 1972 The phyla Sipuncula and Echiura. Trustees of the British Museum (Natural History), Londres, 528 pp.

Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C & McHugh D 2007 Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evol Biol 7: 57.

Varela C & Schulze A 2008 An updated checklist of the sipunculans (Phylum Sipuncula) of Cuba. Cocuyo 17: 9–11.

Vargas JA & Dean HK 2009 Part 12 Sipunculans. *In*: Wehrtann IS & Cortés J (ed) Marine biodiversity of Costa Rica, Central America. Springer, Costa Rica, pp: 119–120.

55. Sphaerodoridae Malmgren, 1867

Alexandra E. Rizzo[1] & Sergio I. Salazar-Vallejo[2]

1) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
aerizzo@gmail.com
2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Los esferodóridos son poliquetos pequeños cuyo cuerpo está cubierto por protuberancias o verrugas esféricas. Las protuberancias corporales se denominan papilas y por su tamaño se separan en microtubérculos y macrotubérculos; su forma y arreglo espacial tienen relevancia taxonómica.

Sus representantes son poco abundantes y viven en fondos blandos o mixtos; pueden vivir en fondos consolidados (Fauchald 1974) y entre algas (Sardá-Borroy 1987). Ocurren desde aguas someras hasta aguas profundas y algunas especies parecen confinadas a profundidades batiales o abisales (Borowski 1994) o, como en el caso de *Sphaerodoropsis anae* Aguado & Rouse, 2006, viven en ventilas hidrotermales. Pocas especies son simbiontes de otros invertebrados como estrellas de mar y *Commensodorum commensalis* (Lützen, 1961) está asociada con tricobránquidos (O'Reilly 2016).

Han sido considerados consumidores de depósito, pero, al igual que otros filodocidos, no tienen un aparato oral específico para este tipo de dieta (Kudenov 1984). Sin embargo, al menos dos especies de *Sphaerodorum* se consideran ectoparásitos, que se alimentan del epitelio del pepino de mar sobre el que viven (Jumars *et al*. 2015). El tracto digestivo es un tubo recto. Se conoce poco sobre los órganos excretores, sean protonefridios o metanefridios. *Sphaerodorum flavum* Örsted, 1843 es un caso único entre los anélidos porque tiene protonefridios asociados a un sistema vascular sanguíneo bien desarrollado, con lo que acerca los Sphaerodoridae a los Phyllodocidae en lugar de los Syllidae, entre los Phyllodocida (Kuper & Purschke 2001). Falta el sistema circulatorio en los esferodóridos pequeños y en *Sphaerodorum gracilis* parece ser abierto (Ruderman 1911). Los sexos son separados, pero parece haber hermafroditismo en por lo menos una especie. A menudo, se encuentran hembras maduras con la cavidad celómica llena de grandes oocitos; la fertilización es externa, el desarrollo larval es directo y tienen larvas lecitotróficas demersales (Fauchald 1974, Wilson 2000).

Sistemática

La familia fue reconocida por Malmgren (1867:79) pero la denominó Spaerodoridae (sic), y la basó en *Spaerodorum* Örsted, 1843. Ese nombre era un error ortográfico y el mismo Örsted lo modificó unas páginas posteriores a la primera mención (*Sphaerodorum* Örsted, 1843:43). No obstante, y como mero comentario anecdótico, el error motivó dos enmiendas al nombre original (*Sphaerodora* Wagner, 1885 y *Sphaerodorum* Webster & Benedict, 1887), que ahora son considerados como sinónimos menores.

Los primeros esferodóridos descritos fueron *Ephesia gracilis* Rathke, 1843, de Noruega y *Sphaerodorum flavum* Örsted, 1843, de Dinamarca, aunque la publicación de Rathke antecede en dos meses a la otra. Luego, como el nombre *Ephesia* ya había sido usado entre los Lepidoptera, el género reconocido para la familia fue *Sphaerodorum* Örsted, 1843, y la especie reconocida por prioridad fue *S. gracilis* (Rathke, 1843).

Hartman (1967) propuso *Levidorum*, para incluir especies aberrantes en los Sphaerodoridae que carecen de macro- y microtubérculos, papilas epidérmicas y antenas, y tienen setas simples y falcígeros compuestos y la región bucal compuesta por dos segmentos. Se realizaron varias tentativas para acomodar las distintas formas de esferodóridos. Fauchald (1974) revisó la familia Sphaerodoridae, hizo claves de identificación para géneros y especies y resolvió varios problemas

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

nomenclaturales. Fauchald (1974, 1977) consideró 46 especies válidas en 9 géneros. Más tarde, Perkins (1987) propuso Levidoridae para excluir a *Levidorum* de Sphaerodoridae, pero Glasby (1993) consideró que el género era asignable a Syllidae. Aunque hay algunos atributos compartidos entre sílidos y esferodóridos, las evidencias del sistema excretor (Kuper & Purschke 2001) y los marcadores moleculares (Aguado *et al*. 2007) apuntan a una mayor afinidad con los filodócidos.

Hay 135 especies distribuidas en 11 generos (Read & Fauchald 2019). Siendo que unas 50 corresponden a *Sphaerodoropsis*. Borowski (1994:202) propuso 4 grupos para separar las especies de *Sphaerodoropsis* según la distribución de los macrotubérculos en hileras longitudinales en el cuerpo y transversas por segmento. Recientemente, la combinación de métodos moleculares y análisis morfológicos de los esferodóridos largos, condujo a sinonimizar tres géneros y a retener *Sphaerodorum* sobre *Ephesiella* y *Ephesiopsis* pese a sus diferencias en setación (Capa *et al*. 2018). Sin embargo, en un trabajo posterior, los autores reconocen los tres géneros como independientes (Capa *et al*. 2019). La nueva clasificación propuesta por estos autores provocó cambios nomenclaturales y la propuesta de un nuevo género *Geminofilum* para acomodar las especies previamente consideradas como *Sphaerodoropsis* con dos filas transversas de macrotubérculos dorsales por segmento. Así, *Sphaerodoropsis* Hartman & Fauchald, 1971 se divide en tres, y *Sphaerodoridium* en dos clados polifiléticos. Esta última propuesta de Capa *et al*. (2019) se sigue en esta contribución.

Morfología

La principal dificultad para la identificación es distinguir entre antenas y palpos o cirros, así como diferenciar entre tubérculos y papilas. Se han hecho algunos avances en varias estructuras anteriores (Helm & Capa 2015), pero como no se ha definido la innervación, las homologías con otros poliquetos errantes son tentativas. La nueva clasificación sugiere que la característica principal para distinguir los géneros es el número de hileras longitudinales y transversas, no tanto la forma de los macrotubérculos (Capa *et al*. 2019).

Cuerpo. La forma del cuerpo puede ser larga, cilíndrica con más de 50 segmentos (cuerpo claramente segmentado, con 2 hileras longitudinales de macrotubérculos con papilas terminales y presencia de cirros dorsales reducidos o microtubérculos) y las formas de cuerpo corto (usualmente miden menos de 5 mm de largo, con segmentos pobremente delineados, presentan una gran variedad de números y disposición de los tubérculos dorsales) (Capa *et al*. 2019).

Tubérculos y papilas. Los macrotubérculos (Fig. 1B, G) son casi siempre dorsales, mientras que los microtubérculos (Fig. 1F, U) y las papilas (Fig. 1V) también se presentan ventralmente; pueden tener un patrón uniforme o estar dispersos de manera irregular. En algunos géneros, el dorso puede tener dos hileras de tubérculos dorsales longitudinales (*Sphaerodorum*, *Ephesiella, Ephesiopsis*), cuatro (*Commensodorum*, *Sphaerephesia*), seis (*Clavodorum*), más de seis hileras longitudinales o en más de una hilera transversa por segmento (una hilera transversa, *Sphaerodoridium*; dos hileras transversas, *Geminofilum*; tres o más hileras transversas, *Euritmia*). Los macrotubérculos pueden ser sésiles o pedunculados, con o sin papilas terminales y aunque la mayoría son esféricos (Fig. 1B, L, P), algunos son distalmente hundidos, o con forma de campana. Los microtubérculos (Fig. 1F, U) se presentan en las especies provistas con 2-4 series de macrotubérculos con papilas terminales, se distinguen de las papilas por tener una base estrecha y una papila terminal alargada, pudiendo incluso estar fusionados parcialmente a los macrotubérculos o encima de ellos. Las papilas pueden ser simples, cónicas o cilíndricas (Fig. 1V); se distinguen de los microtubérculos por carecer de proyección distal.

Prostomio y peristomio. El prostomio tiene tres antenas, dos laterales y una media inserta más dorsalmente, con un par de palpos simples ventrales, que algunos han denominado antenas ventrales (Fig. 1E, L, P). La longitud relativa de las antenas se ha usado para separar a dos géneros muy cercanos (*Clavodorum* Hartman & Fauchald, 1971 y *Sphaerodoridium* Lützen, 1961); aunque no es un atributo de relevancia génerica y se ha rechazado esa separación (Borowski 1994), no ha habido revisión que lo respalde. Hay hasta 2 pares

de ojos y sus áreas pigmentadas son crecientes o circulares (Fig. 1E, P), algunas especies carecen de ojos. También presentan un par de cirros tentaculares (Fig. 1E, L, P) y el primer segmento carece de parápodos y setas.

Parápodos. Son unirrámeos, tienen una acícula y pueden presentar lamelas pre- y postsetales (Fig. 1A, Q, R, T). Los cirros dorsal y ventral pueden ser globosos, digitados, clavados o de otra forma, aunque parece que no se ha definido adecuadamente la organización parapodial, ya que el lóbulo setal puede estar muy proyectado y lo que correspondería al cirro dorsal, puede quedar fijo sobre la pared corporal (Fig. 1B, H, M, Q, R, T).

Setas. Las setas son de un mismo tipo en todos los setígeros; son simples (Fig. 1J, X) o compuestas (Fig. 1K, N, O, S), aunque en las especies de algunos géneros (*Ephesiella*, *Ephesiopsis*, y algunas especies de *Sphaerodorum*), el setígero 1 tiene 1-2 pares de ganchos (Fig. 1C, I, W). Las setas simples son ligeramente falcadas, aguzadas, ensanchadas subdistalmente (Fig. 1J, X), mientras que las compuestas son falcígeros con hoja corta o larga, lisa o denticulada (Fig. 1K, N, O, S).

Pigidio. Presenta dos cirros globulares y una papila mediana.

Claves

Las claves siguientes se basan en las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa 2004) pero se han revisado y corregido algunos errores o inconsistencias. La distribución de las especies se indica con **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Para los pies de figura, las vistas se abrevian así: **VD** para una vista dorsal y **VL** para una vista lateral.

Clave para Géneros

1 Macrotubérculos con papilas distales (Fig. 1G); setas simples o compuestas **2**
– Macrotubérculos sin papilas distales; todas las setas compuestas **4**

2(1) Macrotubérculos en cuatro hileras longitudinales, papilas distales muy cortas; todas las setas compuestas ..... *Sphaerephesia* Fauchald, 1972
– Macrotubérculos en dos hileras longitudinales, papilas distales muy largas **3**

3(2) Setas simples solamente ..... *Sphaerodorum* Örsted, 1843[1] …… Cuerpo y parápodos con papilas abundantes; parápodos con lados paralelos con hasta 12 papilas marginales (Fig. 1T) ..... *S. papillifer* Moore, 1909 (B, P)
– Setas simples restringidas al setígero 1, como ganchos falcados, otros setígeros con setas compuestas ..... *Ephesiella* Chamberlin, 1919
– Setas simples y compuestas en todos los setígeros, excepto el primero ……. ……. *Ephesiopsis* Hartman & Fauchald, 1971 …… ganchos falcados presentes en el setígero 1 (Fig. 1I) ..... *E. guayanae* Hartman & Fauchald, 1971 (G, C)

4(1) Macrotubérculos dorsales pedunculados, sin papila terminal, dispuestos en hasta seis hileras longitudinales, una hilera transversa por segmento .... *Clavodorum* Hartman & Fauchald, 1971
– Macrotubérculos dorsales pedunculados o sésiles, dispuestos en más de seis hileras longitudinales o en más de una hilera transversa por segmento **5**

5(4) Tubérculos dorsales pequeños y de tamaño similar, en varias filas transversas por segmento; todas las setas simples unidentadas, ampliadas subdistalmente .... *Euritmia* Sardá-Borroy, 1987[2]
– Tubérculos dorsales incluyen macrotubérculos y papilas **6**

6(5) Tubérculos sésiles, dispuestos en dos filas transversas por segmento .....
..... *Geminofilum* Capa, Nygren, Parapar, Bakken, Meißner & Moreira, 2019[3]
– Tubérculos sésiles o pedunculados, dispuestos en una sola hilera transversa por segmento ....
..... *Sphaerodoridium* Lützen, 1961

Comentarios

1) No se ha registrado en la región. Fue descrita como simbionte de la estrella cosmopolita, luminiscente e incubadora *Amphipholis squamata* (delle Chiaje, 1828), que supuestamente ocurre en el Gran Caribe (Hendler *et al*. 1995:162-164). No obstante, ya se ha demostrado que se trata de un complejo de especies (Deheyn & Jangoux 1999, Sponer & Roy 2002), pero es posible que las especies regionales contengan alguna especie similar.

2 y 3) No registrado en América tropical.

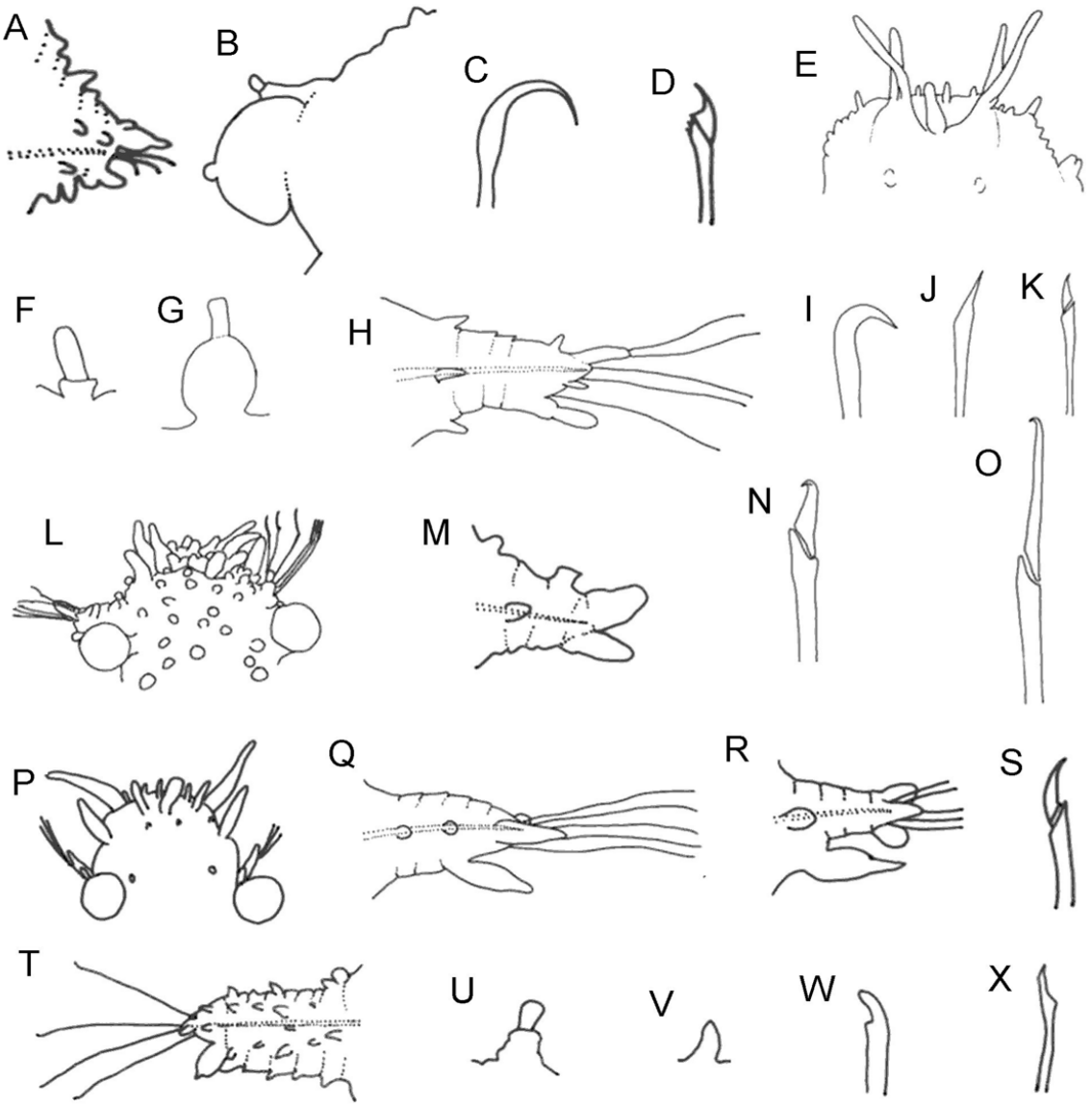


Figura 1. *Ephesiella mammifera*: A) Parápodo medio, B) Mismo, VD, C) Gancho, D) Falcígero; *Ephesiopsis guayanae*: E) Extremo anterior, VD, F) Microtubérculo, G) Macrotubérculo, H) Parápodo medio, I) Gancho, J) Seta simple, K) Falcígero; *Sphaerodoropsis biserialis*: L) Extremo anterior, VD, M) Parápodo medio, N) Falcígero con hoja corta, O) Falcígero con hoja larga; *S. longipalpa*: P) Extremo anterior, VD, Q) Parápodo medio; *S. minuta*: R) Parápodo, S) Falcígero; *Sphaerodorum papillifer*: T) Parápodo medio, U) Microtubérculo, V) Papila, W) Gancho, X) Seta simple.

Claves para especies

Clavodorum **Hartman & Fauchald, 1971**

1 Antenas laterales enteras; 10 hileras irregulares de papilas ventrales .... *C. mexicanum* Kudenov, 1987 (G, C)
– Antenas laterales bifurcadas; 4 hileras longitudinales de papilas ventrales .... *C. clavatum* Fauchald, 1972 (P)

Ephesiella **Chamberlin, 1919**
(modif. Fauchald 1974)

1 Macro- y microtubérculos fusionados parcialmente; setígero 1 con dos ganchos (Fig. 1C) por lado ..... *E. mammifera* Fauchald, 1974 (P)
– Macro- y microtubérculos separados, no fusionados; setígero 1 con 1-2 ganchos por lado **2**

2(1) Margen superior del parápodo sin papilas; setígero 1 con dos ganchos por lado .... *E. brevicapitis* (Moore, 1909) (B, P)
– Margen superior del parápodo con papilas; setígero 1 con un solo gancho por lado .... *E. bipapillata* Kudenov, 1987 (G, C)

Sphaerephesia **Fauchald, 1972**
(modif. Fauchald 1974)

1 Prostomio con 3 pares de antenas laterales **2**
– Prostomio con 2 pares de antenas laterales **5**

2(1) Macrotubérculos en 4 hileras longitudinales **3**
– Macrotubérculos limitados a los parápodos, truncados (Fig. 1M) y pocas papilas grandes; cirro ventral digitado, distal, menor que el lóbulo presetal .... *S. biserialis* (Berkeley & Berkeley, 1944)[1] (P)

3(2) Setas tan largas como el parápodo **4**
– Setas dos veces más largas que la longitud del parápodo; microtubérculos presentes entre parápodos ..... *S. longisetis* Fauchald, 1972 (P)

4(3) Parápodos con unas 20 papilas; dorso y vientre con abundantes papilas cortas sin patrón definido ..... *S. vittori* (Kudenov, 1987) (G, C)
– Parápodos con unas 8 papilas; dorso con unas 12 hileras irregulares de microtubérculos .... *S. fauchaldi* Kudenov, 1987 (G, C)

5(1) Parápodos casi lisos; cirro ventral hinchado medialmente, proyectado más allá del lóbulo setal (Fig. 1Q) ..... *S. longipalpa* (Hartman & Fauchald, 1971) (G, C)
– Parápodos con muchas papilas esféricas; cirro ventral digitado .... *S. similisetis* Fauchald, 1972 (P)

Comentario

1) Redefinida por Kudenov (1997: 227).

Sphaerodoridium **Lützen, 1961**[1]

1 Dorso con hasta 8 hileras transversas de macrotubérculos por segmento **2**
– Dorso con 10-12 hileras transversas de macrotubérculos por segmento; parápodos con 3-4 papilas parapodiales; setas con cuchillas 4–5 veces más largas que anchas .... *S. minutum* (Webster & Benedict, 1887) (P, Q)[2]

2(1) Dorso con 6 hileras transversas de macrotubérculos por segmento; parápodos con 7 papilas parapodiales; setas con cuchillas 5 veces más largas que anchas..... ..... *S. lutzeni* Kudenov, 1987 (G, C)
– Dorso con 7-8 hileras transversas de macrotubérculos por segmento .... *S. sphaerulifer* (Moore, 1909) (B)

Comentarios

1) *Sphaerodoridium guilbaulti* Rullier, 1974, descrito para la costa Atlántica de los Estados Unidos, no pertenece al género ni a la familia. Es un sílido, del género *Eurysyllis* Ehlers, 1864 y a reserva de que se haga la revisión de los materiales, debe transferirse a dicho género y familia.
2) Según Capa *et al*. (2019) los especímenes del Atlántico Oriental difieren de las del Atlántico Occidental en tener setas con cuchillas ligeramente más largas (6–7 veces más largas que anchas) y cuatro papilas parapodiales. Pueden representar una nueva especie, pero se debe examinar más material de ambas localidades para evaluar realmente esta posibilidad.

Agradecimientos

La primera edición de este capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811). La lectura cuidadosa por Juan Moreira y Luis F. Carrera-Parra mejoró mucho la calidad final de esa contribución.

Referencias

Aguado MT & Rouse GW. 2006. First record of Sphaerodoridae (Phyllodocida: Annelida) from hydrothermal vents. Zootaxa 1383: 1–21.

Aguado MT, Nygren A & Siddall ME. 2007. Phylogeny of Syllidae (Polychaeta) based on combined molecular analysis of nuclear and mitochondrial genes. Cladistics 23: 552–564.

Borowski C. 1994. Three new deep-sea species of Sphaerodoridae (Annelida, Polychaeta) from the eastern tropical South Pacific. Zool Scr 23:193–203.

Capa M, Bakken T, Meißner K & Nygren A. 2018. Three, two, one! Revision of the long-bodied sphaerodorids (Sphaerodoridae, Annelida) and synonymyzation of *Ephesiella, Ephesiopsis* and *Sphaerodorum*. PeerJ 6:e5783, 31 pp.

Capa M, Nygren A, Parapar J, Bakken T, Meißner K & Moreira J. 2019. Systematic re-structure and new specis of Sphaerodoridae (Annelida) after morphological revision and molecular phylogenetic analyses of the North East Atlantic fauna. ZooKeys 845:1–97.

Deheyn D & Jangoux M. 1999. Colour varieties as sibling species in the polychromatic ophiuroid *Amphipholis squamata* (Echinodermata): evidence from inheritance of body colour and luminescence characters. J Exp Mar Biol Ecol 234: 219–234.

Fauchald K. 1974. Sphaerodoridae (Polychaeta: Errantia) from world wide areas. J Nat Hist 8:257–289.

Fauchald K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Los Angeles City Mus Nat Hist, Sci Ser 28:1–190.

Glasby CJ. 1993. Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). Invert Taxon 7:1551–1573.

Hartman O. 1967. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic seas. Allan Hancock Monogr Mar Biol 2:1–387.

Helm C & Capa M. 2015. Comparative analyses of morphological characters in Sphaerodoridae and allies (Annelida) revealed by an integrative microscopial approach. Front Mar Sci 1:82, 15 pp.

Hendler G, Miller JE, Pawson DL & Kier PM. 1995. Sea Stars, Sea Urchins, and Allies: Echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian, Washington, 390 pp.

Kudenov JD. 1984. Family Sphaerodoridae. Chapter 36.

In: JM Uebelacker & PG Johnson (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. BA Vittor & Associates Inc. Mobile, Alabama.

Kudenov JD. 1997. Family Sphaerodoridae Malmgren, 1867. *In*: Blake JA, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida. Vol. 4, Annelida Part 1. Sta Barbara Mus Nat Hist, pp: 223–234.

Kuper M & Purschke G. 2001. The excretory organs in *Sphaerodorum flavum* (Phyllodocida, Sphaerodoridae): a rare case of co-occurrence of protonephridia, coelom and blood vascular system in Annelida. Zoomorphology 120:191–203.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay, SM. 2015. Diet of Worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Sci 7:487–520.

Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta: Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae. Hactenus Cognita. Helsingforsiae, Ex Officina Frenckelliana, 127 pp.

O'Reilly M. 2016. Parasitic and commensal polychaetes (Fams. Arabellidae and Sphaerodoridae) and copepods (Fam. Saccopsidae) associated with lamella-worms (*Terebellides* spp.) in Scottish, and nearby, waters. Glasgow Nat 26:61–70.

Örsted AS. 1843. Annulatorum Danicorum Conspectus, 1. Maricolae. Hafniae, 52 pp.

Perkins TH. 198.7 Levidoridae (Polychaeta), new family, with remarks on two new species of *Levidorum* from Florida. Bull Biol Soc Wash 7:162–168.

Read G & Fauchald K. (eds) 2019. World Polychaeta database. Sphaerodoridae Malmgren, 1867. Accessed through: World Register of Marine Species at: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=957 on 2019-10-03

Ruderman L. 1911. Recherches sur *Ephesia gracilis* Rathke, Annélide polychète de la famille des sphaerodorides; morphologie, anatomie, histology. Mém Soc zool Fr 24: 1–96.

Salazar-Vallejo SI.1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67:11–50 (http://biblio68.ibiologia.unam.mx/FullText/Art-Zoo/671(2)zool.PDF).

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75:9–97 (http://biblio68.ibiologia.unam.mx/FullText/Art-Zoo/anazoo751/anazoo751_2.pdf).

Sardá-Borroy R. 1987. Sphaerodoridae (Annelida, Polychaeta) from the region of the Gibraltar Strait with description of *Euritmia hamulisetosa* gen. et sp. n. Zool Scr 16: 47–50.

Sponer R & Roy MS. 2002. Phylogeographic análisis of the brooding brittle star *Amphipholis squamata* (Echinodermata) along the coast of New Zealand reveals high cryptic genetic variation and cryptic dispersal potential. Evolution 56:1954–1967.

Wilson RS. 2000. Family Sphaerodoridae. Pp. 160-161 *In:* Beesley PL, GLB Ross & CJ Glasby (eds). Polychaetes & Allies: The southern synthesis. Fauna of Australia vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ. Melbourne, xii, 465p.

56. Spionidae Grube, 1850

Víctor Hugo Delgado-Blas

Universidad de Quintana Roo
blas@uqroo.edu.mx, vhdblas@hotmail.com

Introducción

Spionidae es una de las familias más diversas y abundantes de poliquetos, contiene unas 618 especies agrupadas en 39 géneros. La mayoría de los espiónidos habitan diferentes tipos de hábitat en el medio marino, dominan en fondos blandos de aguas someras, aunque también están bien representados en aguas profundas, incluyen pocas especies registradas en agua dulce.

Los espiónidos generalmente son pequeños, encontrándose en un rango de 1 mm a 5 cm; sin embargo, hay algunas especies de los géneros *Lindaspio* Blake & Maciolek, 1992, *Spio* Fabricius, 1785, *Scolelepis* Blainville, 1828 y *Dipolydora* Verrill, 1879 que llegan a medir hasta 14-15.9 cm (Blake *et al*. 2017). Se alimentan arrastrando los palpos peristomiales sobre el sedimento o pueden extender sus palpos desde sus madrigueras o tubos para filtrar partículas del agua; transportan las partículas de detrito hacia la boca por un canal ciliado y, en ocasiones, con sus palpos capturan plancton y partículas suspendidas (Johnson 1984). Algunos espiónidos pueden tener una alta densidad y se ha visto que possen la habilidad de cambiar su patrón de alimentación de suspensión a depósito; además, se han considerado como alimentadores selectivos de depósito superficial, de suspensión o de ambos en la interfase sedimento-agua (Dauer *et al*. 1981).

Cuando las partículas son muy grandes, se utilizan para construir tubos, los cuales son reforzados por secreciones mucosas que producen sus glándulas segmentales; las partículas que utilizan para la construcción del tubo se capturan cuando las especies están en modo de alimentadores suspensívoros (Blake 1996).

Muchas especies del complejo *Polydora* Bosc, 1802 taladran sustratos calcáreos, incluyendo conchas de moluscos, corales vivos, escombros de corales, algas coralinas; por lo que algunas veces son consideradas plagas en la industria de maricultura. También se sabe que otros polidoridos forman tubos dentro o sobre esponjas.

Otro aspecto importante es la abundancia de algunas especies como *Caraziella carrascoi* Blake, 1979, *Prionospio peruana* Hartmann-Schröder, 1962 y *Spiophanes bombyx* (Claparède, 1870), en localidades con contaminación orgánica; presentan valores altos en números de individuos y biomasa, por lo que se les ha considerado como especies oportunistas (Quiroga *et al*. 1999).

Existen dos tipos de reproducción asexual entre los espiónidos: paratomía y arquitomía. La paratomía se desarrolla con la división de la mitad del cuerpo y estas mitades se regeneran; este tipo de reproducción está reportada para *Polydora tetrabranchia* Hartman, 1945*, Pseudopolydora prolifera* (Augener, 1914) y *P. stolonifera* Blake & Kudenov, 1978. La arquitomía es una reproducción asexual simple que se da por fragmentación del cuerpo en segmentos individuales o una fragmentación de algunos segmentos. Esta reproducción se ha reportado en laboratorio para *Polydora socialis* Schmarda, 1861*, Pygospio elegans* Claparède, 1863 y *Pygospio californica* Hartman, 1936 (Blake & Arnofsky 1999). La reproducción sexual es gonocórica, aunque el hermafroditismo se ha registrado para algunas especies de *Polydora* y *Spio* (Schroeder & Hermans 1975).

La reproducción sexual tiene una amplia variedad de patrones y características sexuales en oogénesis, espermiogénesis, transferencia de esperma, y formación de cápsulas ovígeras, que dividen a los espiónidos en dos grupos y que han demostrado tener valor sistemático (Söderström 1920, Hannerz 1956): El primero incluye a *Laonice* Malmgren, 1867, *Prionospio* Malmgren, 1867, *Spiophanes* Grube, 1860*, Malacoceros* Quatrefages, 1843*, Rhynchospio* Hartman, 1936*, Dispio* Hartman,

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

1951, *Scolelepis* y *Aonides* Claparède, 1864 con nefridios simples, huevos con membrana gruesa, altamente vascularizados, esperma con cabeza corta y fertilización externa por descarga de gametos directamente al agua. El segundo incluye *Spio, Microspio* Mesnil, 1896, *Pygospio* Claparède, 1863 y los géneros del complejo *Polydora*, con una alta modificación de nefridios epitoquiales, receptáculos seminales en hembras, huevos con membrana delgada, espermas con cabeza larga y fertilización interna por transferencia de espermatóforos (Blake 1996).

Existen varios tipos de desarrollo larval entre los espiónidos, pero, debido a la especialización que caracteriza a Spioninae Söderström, 1920, la mayoría de los estudios se han enfocado a estudiarla. Algunos taxa tienen larvas lecitotróficas y otras planctotróficas. Los huevos pueden ser fertilizados o no dentro de las cápsulas; en esta situación, las larvas desarrolladas ingieren huevos no fertilizados en la misma cápsula ovígera; este proceso se llama adelfofagia y aparentemente se encuentra en más de la mitad de las especies de los espiónidos estudiados (Blake & Kudenov 1981).

Algunas especies de espiónidos tienen varios modos de desarrollo en su ámbito geográfico, o época del año; esto es un fenómeno que se conoce como pecilogonia, y algunas de características son: vida plánctica más larga y presencia de huevos no fertilizados en las cápsulas que influyen en la nutrición de la larva (Blake & Arnofsky 1999), éste fenómeno se ha observado en algunas especies de *Boccardia* Carazzi, 1893, *Pygospio* y *Streblospio* Webster, 1879 (Gibson *et al*. 1999, Morgan *et al*. 1999). Los espiónidos exhiben una considerable variabilidad en la selección de hábitat, modos de vida, métodos de alimentación, reproducción y patrones de desarrollo; esto probablemente ha influido en su capacidad de adaptarse a varios procesos biológicos que contribuyen a la existencia de especies de amplía distribución y el eventual establecimiento de nuevas especies.

Sistemática

Spionidae Grube, 1850 se incluye en el orden Spionida (Pettibone 1982) y está agrupada con las familias Apistobranchidae Mesnil & Caullery, 1898, Longosomatidae Hartman, 1944, Poecilochaetidae Hannerz, 1956, Trochochaetidae Pettibone, 1963 y Uncispionidae Green, 1982; a estas familias se les conoce como espioniformes. Posteriormente, el análisis cladístico de poliquetos de Rouse & Fauchald (1997) incluyó Chaetopteridae Audouin & Milne-Edwards, 1833 y Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888. Sin embargo, en el análisis de Rousset *et al*. (2007) que involucra caracteres morfológicos y moleculares mostró una nueva agrupación en el orden Spionida representado por Apistobranchidae, Chaetopteridae, Magelonidae y Spionidae, encontrándose esas familias en diferentes partes del árbol y con diferentes relaciones. Lo mismo sucedió en el análisis de Zrzavý *et al*. (2009) quienes combinaron caracteres morfológicos y moleculares para evaluar la filogenia de los anélidos; en todos los análisis resultó que Spionidae, *Poecilochaetus* Claparède, 1875 y *Trochochaeta* Örsted, 1843 formaron un clado hermano de Sabellariidae Johnston, 1865 o Sabellidae Latreille, 1825; mientras que *Apistobranchus* Levinsen, 1883, *Chaetopterus* Cuvier, 1830 y *Magelona* Müller, 1858 se encontraron en diferentes partes de los árboles. Los estudios más recientes utilizando secuencias moleculares para ensamblar la filogenia de los anélidos fueron realizados Struck *et al*. (2011) y Weigert *et al*. (2014). Struck *et al*. (2011) resucitaron las categorías anteriores Errantia y Sedentaria (incluyendo Clitellata). Según Weigert *et al*. (2014), Errantia y Sedentaria se derivaron de los grupos basales Sipuncula, Amphinomidae Lamarck, 1818, Chaetopteridae, Magelonidae y Oweniidae Rioja, 1917. Los espiónidos estaban dentro de los sedentarios en un clado con Sabellariidae como grupo hermano. La estrecha relación de espiónidos y sabellaridos había sido sugerida anteriormente por Struck *et al*. (2008) y Zrzavý *et al*. (2009). Aunque no ha sido discutido por ninguno de estos autores, es evidente una similitud morfológica entre las larvas de espiónidos y sabeláridos (Blake *et al*. 2017). Las larvas plánctcas de ambas familias provisionalmente desarrollan largas setas dentadas que se mantienen en su lugar por los únicos cilios de agarre descritos por primera vez por Wilson (1928, 1929) para larvas plánctcas de *Polydora* y *Sabellaria* Lamarck, 1818 (Blake *et al*. 2017).

La familia fue establecida con los géneros *Spio*, *Polydora*, *Scolelepis* y *Malacoceros* (Blake 1996). El primer trabajo formal en sistemática de

espiónidos fue el de Mesnil (1896) quien con base en caracteres morfológicos propuso la primera clasificación, dividiendo a la familia en dos grupos: 1) especies con un prostomio estrecho, como *Polydora, Boccardia, Laonice, Spio, Microspio, Nerinides* Mesnil, 1896, *Aonides* Claparède, 1864, *Nerine* Johnston, 1838, *Spionides* Webster & Benedict, 1887 y *Pygospio* Claparède, 1863; y 2) especies con procesos laterales o cuernos en el prostomio, como *Scolelepis* (= *Malacoceros*), y *Marenzelleria* Mesnil, 1896. Posteriormente, Söderström (1920) incluyó caracteres involucrados en la reproducción sexual, proponiendo el establecimiento de las subfamilias Spioninae, Nerininae, Laonicinae y Disominae; sin embargo, ésta última ha sido transferida a otra familia. Esta clasificación ha sido generalmente aceptada y sólo ha sido parcialmente modificada por estudios posteriores (Hannerz 1956; Orrhage 1964); en donde Orrhage (1964) estableció una nueva subfamilia Scolelepidinae (= Nerininae Söderström, 1920). Ahora, se reconocen tres subfamilias: Spioninae, Laonicinae y Scolelepidinae.

Actualmente, se han realizado análisis cladísticos para clarificar la sistemática de los espiónidos. Sigvaldadóttir *et al.* (1997) realizaron una evaluación de las relaciones intergenéricas usando 25 caracteres morfológicos de las especies tipo de 28 géneros y hallaron cuatro clados: 1) *Aonidella* Maciolek *in* López-Jamar, 1989 y *Xandaros* Maciolek, 1981, 2) *Prionospio* Malmgren, 1867, *Laonice*, *Spiophanes* Grube, 1860 y *Aonides*, 3) una politomía con *Polydora, Scolelepis*, *Malacoceros* y *Spio*, 4) *Atherospio* Mackie & Duff, 1986, *Pseudatherospio* Lovell, 1994 y *Pygospiopsis* Blake, 1983. Ellos argumentaron que su resultado debería de considerarse preliminar, debido a la falta de información de caracteres de muchos géneros. Posteriormente, Blake & Arnofsky (1999) discutieron dichos resultados mencionando que el soporte de esos clados es débil ya que la selección del grupo externo (*Poecilochaetus, Trochochaeta* y *Uncispio),* y géneros de espiónidos presentan una fuerte homología con la morfología de huevos y larvas. Estos autores realizaron otro análisis, incluyendo características reproductivas, larvales y adultas de 36 taxa, excluyeron algunos géneros como *Australospio* Blake & Kudenov, 1978, *Lauberiellus* Maciolek, 1981, *Orthoprionospio* Blake & Kudenov, 1978, *Pseudatherospio, Xandaros, Apoprionospio* Foster, 1969 y *Aurospio* Maciolek, 1981 por falta de información. El árbol resultante arrojó tres clados: 1) *Pygospiopsis*, 2) *Microspio, Pygospio, Spio,* y "polidoras" (*Amphipolydora* Blake, 1983, *Boccardia, Boccardiella* Blake & Kudenov, 1978, *Carazziella* Blake & Kudenov, 1978, *Dipolydora* Verrill, 1881, *Tripolydora* Woodwick, 1964, *Polydora y Pseudopolydora* Czerniavsky, 1881) los cuales constituyen la tradicional subfamilia Spioninae, 3) un clado grande que consiste de 21 géneros, que se puede dividir en cuatro pequeños clados: A) Complejo *Prionospio*, incluyendo *Streblospio* Webster, 1879, B) *Dispio* Hartman, 1951, *Aonides* y *Aonidella* C) Ocho o nueve grupos de géneros (*Lindaspio* Blake & Maciolek, 1992, *Spiophanes, Rhynchospio* Hartman, 1936, *Scolecolepides* Ehlers, 1907, *Malacoceros, Marenzelleria*, *Scolelepis* y *Parascolelepis* Maciolek, 1987) y D) *Laonice*, junto con géneros ajenos a Spionidae como *Heterospio, Uncispio, Poecilochaetus y Trochochaeta* que demuestran la relación que se deriva de los que tienen huevos con una densa envoltura en forma de panal; debido a este resultado preliminar, propusieron que el estatus independiente de las familias Uncispionidae Green, 1982, Trochochaetidae Pettibone, 1963, Longosomatidae Hartman, 1944 y Poecilochaetidae Hannerz, 1956, necesita ser revisado en conjunto, dado que este resultado muestra que Spionidae es una familia parafilética.

Sigvaldadóttir (1998) estudió las relaciones filogenéticas de los géneros del complejo *Prionospio*, para éste análisis utilizó 10 especies representantes de todos los géneros y subgéneros de este complejo, y con *Laonice* como grupo externo. Para el análisis de *Prionospio* usó 16 especies que incluían como grupo externo a *Orthoprionospio*; y esta selección no fue explicada; *Orthoprionospio* es considerado como parte del complejo *Prionospio*. Los resultados del análisis genérico fueron que los subgéneros *P.* (*Minuspio*), *P.* (*Aquilaspio*) y el género *Apoprionospio* no formaban parte de un *Prionospio* monofilético y, por lo tanto, eran todos sinónimos de *Prionospio sensu lato*. Sin embargo, la codificación de ciertos caracteres y los estados de los caracteres utilizados en este análisis ocasionó ciertos problemas; por ejemplo, se codificaron las branquias pinadas, tanto para aquellas con formas de pínulas digitiformes, como aquellas con lamelas planas apiladas y ambas tienen morfologías completamente diferentes. Sin embargo, Sigvaldadóttir consideró a su análisis como

preliminar, ya que la mayoría de los datos sobre los caracteres y estados de los caracteres se derivaron de la literatura en lugar de una revisión real de especímenes. Por estos motivos, los resultados del análisis filogenético de los géneros de *Prionospio* realizado por Sigvaldadóttir (1998) deben usarse con precaución.

Rice & Levin (1998) construyeron un cladograma, utilizando 16 caracteres: morfológicos, de desarrollo y reproductivos, para evaluar las posibles relaciones filogenéticas entre las tres especies y una subespecie conocidas de *Streblospio* y con *Spiophanes kroyeri* y *Paraprionospio pinnata* como grupos externos. El árbol de consenso estricto agrupa a *S. gynobranchiata* y *S. benedicti* como un clado con *S. benedicti japonica* y *S. shrubsolii* formándose una politomía. Se necesita más información sobre los caracteres de estas dos últimas especies para resolver la politomía en el árbol de consenso de *Streblospio*.

Yokoyama (2007) realizó un análisis filogenético de las especies de *Paraprionospio* e incluyó algunos géneros del complejo *Prionospio*. Yokoyama incluyó nueve especies de *Paraprionospio*, y otras del complejo *Prionospio* como son: *Aurospio dibranchiata* Maciolek, 1981, *Laubieriellus grasslei* Maciolek, 1981, *Orthoprionospio cirriformia* Blake & Kudenov, 1978, *Prionospio* (*Prionospio*) *steenstrupi* Malmgren, 1867 y *Prionospio* (*Aquilaspio*) *krusadensis* Fauvel, 1929. Sin embargo, uno de los caracteres más importantes del género *Paraprionospio* no los consideró en su análisis filogenético como son las formas de las lamelas notopodiales y sólo incluyó la forma de la segunda lamela neuropodial, siendo éste un caracter morfológico utilizado para separar a las especies de *Prionospio*. Así como también, dejó fuera de su análisis filogenético a varias especies de *Prionospio* que presentan las supuestas apomorfias de *Paraprionospio* que señala Yokoyama (2007) como son: una cresta dorsal en el segmento 2 y cutículas dorsales transparentes. Así como también, algunas de las especies fueron sinonimizadas antes de realizar el análisis filogenético y por lo tanto varios caracteres morfológico no se incluyeron en el análisis. Por lo que era necesario, realizar otro análisis filogenético donde se considerarán todos los caracteres morfológicos que se han descrito en *Paraprionospio* e incluir a más especies del complejo *Prionospio*.

Recientemente, Delgado-Blas & Carrera-Parra (2018) realizaron un nuevo análisis filogenético de *Paraprionospio* basado en la revisión de materiales tipo y descripciones originales de algunas especies. La reconstrucción filogenética de *Paraprionospio* se basó en 45 caracteres morfológicos. En éste estudio, trece especies de *Paraprionospio* se consideraron válidas, y se describió una nueva especie. Además, los autores proporcionaron evidencia que refutan la sinonimia de *P. treadwelli*, *P. tamaii* y *P. yokoyamai* con *P. alata*. El grupo interno para el análisis filogenético incluyó las catorce especies de *Paraprionospio* que se validan en ese estudio. Además, los autores siguieron a Sigvaldadóttir *et al*. (1997) incluyendo como parte del grupo externo a *Laubieriellus grasslei* Maciolek, 1981, y *Prionospio steenstrupi* Malmgren, 1867, que son miembros del complejo *Prionospio* y se consideran estrechamente relacionados con *Paraprionospio*, e incluyeron también a *Streblospio benedicti* siguiendo la hipótesis filogenética anterior de Yokoyama (2007).

Los primeros estudios moleculares a nivel de género son los de Meißner & Blank (2009) quienes investigaron las relaciones filogenéticas entre cinco especies de *Spiophanes*. Los datos moleculares confirmaron los resultados de los estudios morfológicos, en que los especímenes de "*S. bombyx*" de Europa y California son genéticamente distintos y formaron clados monofiléticos en las filogenias resultantes. Por lo tanto, los resultados apoyaron la validez de la especie recientemente descrita *S. norrisi* Meißner & Blank, 2009 por ser morfológica y genéticamente distinta de la *S. bombyx* europea.

En otro estudio, Radashevsky *et al*. (2016a) compararon las secuencias de los genes moleculares de *Pygospio* de California y Oregon (EE. UU.), Escocia y el Mar Blanco y el Mar de Okhotsk (Rusia). Los resultados mostraron una similitud genética generalizada entre las poblaciones de *P. elegans*, los resultados también revelaron dos poblaciones genéticamente distintas que divergen de *P. elegans*. *Pygospio* sp. 1 del Mar de Okhotsk, la cual es morfológicamente idéntica a *P. elegans*; y *P.* sp. 2 de Oregon, la cual co-ocurre junto con *P. elegans*, pero diferían en la ausencia de ganchos neuropodiales tipo cuchara. Los autores sugieren que estas dos poblaciones podrían representar especies no descritas, pero que se

requieren estudios adicionales de su morfología y biología reproductiva.

Radashevsky *et al*. (2014, 2016b) evaluaron el género *Rhynchospio* utilizando secuencias moleculares, morfología adulta y diferencias reproductivas para ayudar a separar especies estrechamente relacionadas que eran similares, y han sido frecuentemente considerados como sinónimos subjetivos. Basado en parte en estos resultados: *R. arenincola* del Pacífico oriental, considerada durante mucho tiempo un sinónimo de *R. glutaea*, fue re-establecida y *R. glutaea* se restringió a América del Sur donde se describió originalmente. Además, *R. arenincola asiatica* de las islas Kuriles se elevó a estatus de especie.

Sato-Okoshi *et al*. (2017) compararon poblaciones consideradas de amplia distribución de las especies perforadoras de conchas, *Polydora hoplura* y *P. uncinata* de Australia, Japón y Sudáfrica; utilizaron cuatro secuencias de genes: ARNr 18S nuclear, ARNr 28S, ARNr 16S mitocondrial y citocromo b. Los resultados demostraron que además de la similitud morfológica no hubo diferencias genéticas entre estas poblaciones. Los autores concluyeron que las poblaciones se basaron en especímenes que fueron transportados por medios artificiales y recomendaron que las dos especies sean sinonimizadas.

Morfología

El cuerpo de los espiónidos es alargado, subcilíndrico en corte transversal y no está regionalizado. Los segmentos son numerosos, cortos y similares, pero los anteriores normalmente son más anchos y el cuerpo se va adelgazando posteriormente (Blake 1996).

Prostomio y peristomio. La forma del prostomio es variable; puede ser redondeada (Fig. 1A), puntiaguda (Fig. 1B), con forma de campana (Fig. 1C), con proyecciones laterales (forma de T) (Fig. 1D) o frontales con apariencia de cuernos. En la región anterior del prostomio, en algunas especies de *Paraprionospio* (Dauer 1985; Delgado-Blas & Carrera-Parra 2018), *Marenzelleria* (Dauer 1997), *Prionospio* (Maciolek 1985, Delgado-Blas 2014, 2015) y *Streblospio* (Dauer *et al*. 2003, Delgado-Blas *et al*. 2018), se observan papilas como "chipotes" prostomiales (Fig. 1E). Estas papilas son eversibles y pueden ser de naturaleza sensorial durante la selección o rechazo de partículas de sedimentos (Dauer 1997, Dauer *et al*. 2003). La región posterior del prostomio puede desarrollar una carúncula (Fig. 1E) que en algunas especies puede extenderse por varios setigeros (Fig. 1F) y sobre ella puede presentarse un tentáculo occipital como en *Laonice* Malmgren, 1867, *Scolelepis* de Blainville, 1828 y *Spiophanes* Grube, 1860) (Fig. 1C), aunque en *Polydora biocciptalis* tiene dos tentáculos (Fig. 1F) sobre la carúncula (Blake & Woodwick 1972). En *Streblospio*, una estructura similar (antena o papila) está separada del prostomio, encontrándose entre las branquias (Delgado-Blas *et al*. 2018).

Los ojos pueden faltar o consistir de varios pares y pueden ser rojos o negros, ubicados en la región media del prostomio (Fig. 1E); en su región posterior del prostomio se encuentra un par de órganos nucales (Fig. 1D) que varían considerablemente en tamaño y apariencia. Pueden ser cortos, extendiéndose sólo hasta el final de la carúncula, o pueden continuar por muchos segmentos a lo largo del cuerpo (Fig. 1G). Estos órganos nucales alargados pueden aparecer como un par continuo a lo largo del dorso o ser interrumpidos segmentariamente (Fig. 1H); pueden ser rectos, curvos o diagonales (Fig 1I.). La ciliación nucal continúa através de la segmentación y suele ir acompañada de bandas ciliares transversas (Fig. 1J). Además, hay otras bandas ciliares que pueden formar grupos longitudinales a lo largo del cuerpo (Fig. 1K), a este grupo ciliar se conocen como bandas ciliares segmentarias o metaméricas.

Todos los espiónidos poseen un par de palpos tentaculares (Fig. 1B, F, J, L) que salen de la región posterior dorsal del prostomio; son largos y muy activos que se usan para recolectar partículas de la columna de agua o de la superficie del sedimento para la construcción de tubos y/o alimentación (Dorsett 1961). Los palpos presentan surcos ventrales ciliados (Fig. 1F, L) que actúa como un canal para transportar partículas a la boca e ingerirlas. En *Paraprionospio*, hay un par de fundas basales que rodea la base de los palpos. Una funda similar está presente en *Scolelepis*, pero típicamente se fusiona con el palpo y es difícil de discernir (Fig. 1B, J). El borde de esta funda puede ser papilado (Fig. 1M) en algunas especies de *Scolelepis* (Blake 1996).

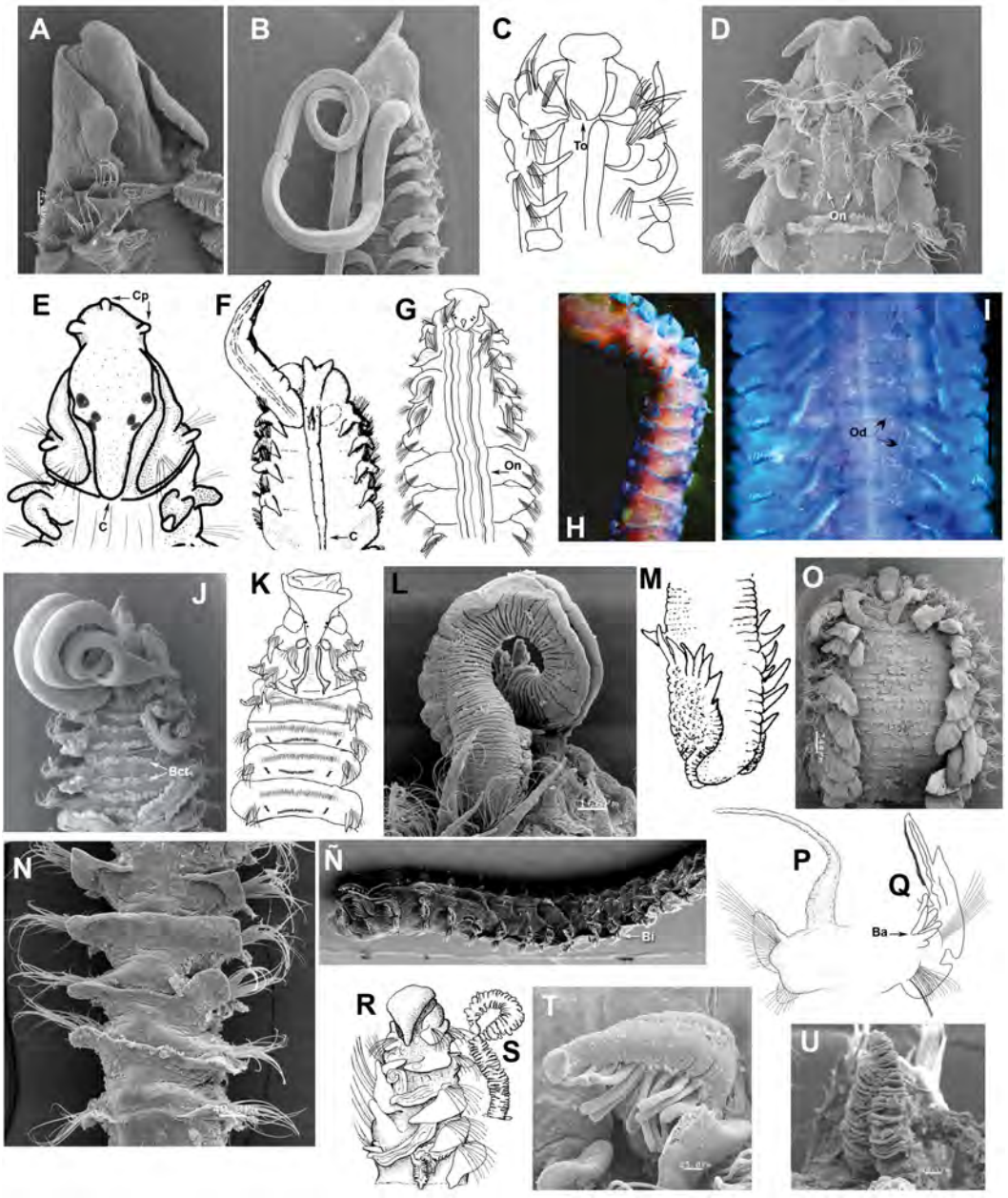


Figura 1. *Paraprionospio* sp. A) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *Scolelepis* (*S.*) *vossae* B) Región anterior (VD). *Spiophnaes* sp. C) Prostomio en forma de campana con antena occipital (VD). *Spiophanes* sp. D) Prostomio con cuernos laterales (VD). *Prionospio* sp. E) Prostomio mostrando ojos, carúncula y chipotes (VD). *Polydora biooccipitalis* F) Región anterior, VD. *Spiophanes pulchram* G) Región anterior (VD); H) crestas dorsales en setígeros medios (VD). *Dispio elegans* I) órganos dorsales de segmetos medios (VD). *Scolelepis* (*S.*) *lighti* J) Región anterior, vista dorsal (VD). *Spiophanes* cf. *bombyx* K) Región anterior, vista dorsal (VD). *Prionospio* sp. (VDV) L) Palpo. *Scolelepis* (*P.*) *texana* M) Palpo con papilas. *Prionospio* sp. N) Cresta y pliegue dorsal (VD). *Paraprionospio dibranchiata* Ñ) Bolsas interparapodiales, vista dorso lateral (VDL). *Scolelepis* sp. O) Extremo anterior mostrando branquias fusionadas a las notolamelas (VD). *Minuspio* sp. P) Parápodo y branquias cirriforme. *Dispio elegans* Q) Parápodo y branquias (VL). *Prionospio* (*M.*) *laciniosa* R) Extremo anterior con branquias triangulares y arrugadas. *Minuspio* sp. S) Branquia arrugada. *Prionospio* sp. T) Branquia pinada. *Apoprionospio* sp. U) Branquia con lamelas apiladas. Abreviaturas: VD= vista dorsal. Téntaculo oocipital (To), Órganos nucales (On), Chipotes prostomiales (Cp), Carúncula (C), Órganos dorsales (Od), Bandas ciliares transversales (Bct), Bolsas interparapodiales (Bi), Branquias accesorias (Ba). Modificados de: B y J Delgado-Blas (2006); F, Blake & Woodwick (1972); G y K Delgado-Blas *et al.* (2019); I, Delgado-Blas *et al.* (2018); M, Imajima (1992); Ñ, Delgado-Blas & Carrera-Parra (2018); Q, Delgado-Blas *et al.* (2018); R y S Maciolek (1985).

La faringe es blanda, sin maxilas, ciliada y ligeramente eversible (Blake 1996). El peristomio es aqueto y puede ser largo; ventralmente, alrededor de la boca y en la parte dorsal del prostomio frecuentemente desarrolla un par de lóbulos (alas) laterales que algunas veces se amplían hasta formar alas membranosas erectas que cubren parte del prostomio (e.g. *Paraprionospio* Caullery, 1914, *Prionospio* y *Streblospio*) (Fig. 1A), o puede estar completamente fusionado al prostomio (e.g. *Scolelepis* (*S.*) *vossae*) (Fig. 1B) (Delgado-Blas 2006).

Parápodos y setas. La división del peristomio con el primer setígero es difícil de distinguir, pero este último es usualmente birrámeo (Fig. 1E) y bien desarrollado (Foster 1971). Sin embargo, en muchos géneros (*Polydora* Bosc, 1802 y algunos *Boccardia* Carazzi, 1893, *Prionospio* Malmgren, 1867 y *Scolelepis* de Blainville, 1828) no hay notosetas en el segmento 1; el resto de los parápodos son birrámeos y constan de crestas pequeñas o almohadillas sin acículas; hay usualmente lamelas postsetales asociadas a los notópodos y neurópodos de la región anterior.

Todas las lamelas tienden a decrecer en tamaño en la región posterior; en algunos géneros (*Prionospio* Malmgren, 1867), las lamelas notopodiales postsetales ó lóbulos están bien desarrolladas y en ocasiones forma una o varias membranas dorsales (crestas o costillas) (Fig. 1N) que se conectan entre sus pares de parápodos de los segmentos inmediatamente después de las branquias, o pueden aparecer en los setígeros medios o posteriores de algunas especies de *Prionospio* y *Laonice*. Estas crestas pueden ser grandes y altas, con apariencia membranosa o pueden ser bajas elevaciones (Fig. 1H, N). Normalmente, las crestas dorsales son más altas en el primer segmento de aparición, covirtiéndose más bajas y menos prominentes en los siguientes segmentos. También, se han reportado crestas ventrales sólo para *Laubierellus* y en dos especies de *Prionospio*; otros grupos (*Laonice* Malmgren, 1867, algunas especies de *Prionospio*, *Aonidella* y *Spiophanes*) pueden desarrollar bolsas interparapodiales o membranas interramales, algunas veces llamadas bolsas genitales (Fig. 1Ñ).

Pueden o no tener branquias (*Spiophanes* Grube, 1860); cuando están presentes, pueden estar restringidas en pocos setígeros anteriores, sólo en la región posterior o en la región anterior y media; las branquias pueden estar parcial (Fig. 1Q) o totalmente unidas (Fig. 1O) o separadas de la lamela postsetal (Fig. 1P); se han reportado branquias ventrales para *Lindaspio* Blake & Maciolek, 1992. También hay otro tipo de branquias, llamada branquias accesorias, pueden ser de forma palmeada y ramificada (Fig. 1Q), surgen directamente de la parte posterior de las lamelas notopodiales en las especies de *Dispio*. La forma de las branquias es muy variable, pueden ser cirriformes (Fig. 1P), triangulares (Fig. 1R), arrugadas (Fig. 1S), pinadas (Fig. 1T), lamelares apiladas (Fig. 1U), o acintadas (Fig. 2A). En algunos casos, las branquias son tan largas que las puntas del par de branquias se tocan o se traslapan entre ellas (Fig. 2B) en la línea media dorsal. En varios géneros, tales como *Malacoceros* y *Scolelepis*, las branquias se fusionan en diversos grados a las lamelas notopodiales postsetales. Los dos pares pequeños de branquias en *Aurospio dibranchiata* se fusionan básicamente con las lamelas notopodiales de los setígeros 3–4 (Maciolek 1981). En contraste, las branquias de las especies de *Prionospio* están generalmente libres de las lamelas notopodiales (Fig. 1P).

Los lóbulos parapodiales están reducidos a una almohada glandular llamada tori, donde emergen las setas; todas las setas son simples e incluyen lisas (Fig. 2C), granuladas (Fig. 2D), reticuladas (Fig. 2E) y capilares con alas (limbadas: uni- (Fig. 2C), bilimbadas (Fig. 2F)) y ganchos encapuchados (Fig. 2G), parcialmente encapuchados (Fig. 2H, 2I) y no encapuchados (Fig. 2J); con uno o varios dientes (Fig. 2K, L); en ocasiones pueden presentar un capucha secundaria simple (Fig. 2M) o estriada (Fig. 2N debajo del diente principal; y con setas sable (Fig. 2Ñ, O) en algunos neurópodos. Se presentan diferentes tipos de ganchos modificados (Fig. 2P) en el quinto setígero como en *Polydora* Bosc, 1802 y géneros relacionados, setas plegadas curvas en el primer setígero como en *Spiophanes* Grube, 1860 (Fig. 2Q) y espinas modificadas notopodiales posteriores, agujas o ganchos curvos en algunas especies de *Microspio* Mesnil, 1896, *Polydora* Bosc, 1802 y *Boccardia* Carazzi, 1893.

Algunos géneros como *Spiophanes* tienen órganos glandulares parapodiales de tamaño visible, y se abultan profundamente debajo de la epidermis que invade el saco celómico. Las órganos glandulares están asociados directamente con los

parapodios de la región del cuerpo medio, comprendiendo los setígeros 5–14 / 15. Los órganos glandualres grandes, generalmente presentes en los setígeros 5–7 (raramente 5–8), muestran diferentes tipos de aberturas específicas para cada especie denominadas "esparcidores setales"(Fig. 2R, S), mientras que los órganos glandulares pequeños, presentes en el setígero 9, siempre se abren en una rendija vertical simple (Meißner & Hutchings 2003, Meißner 2005).

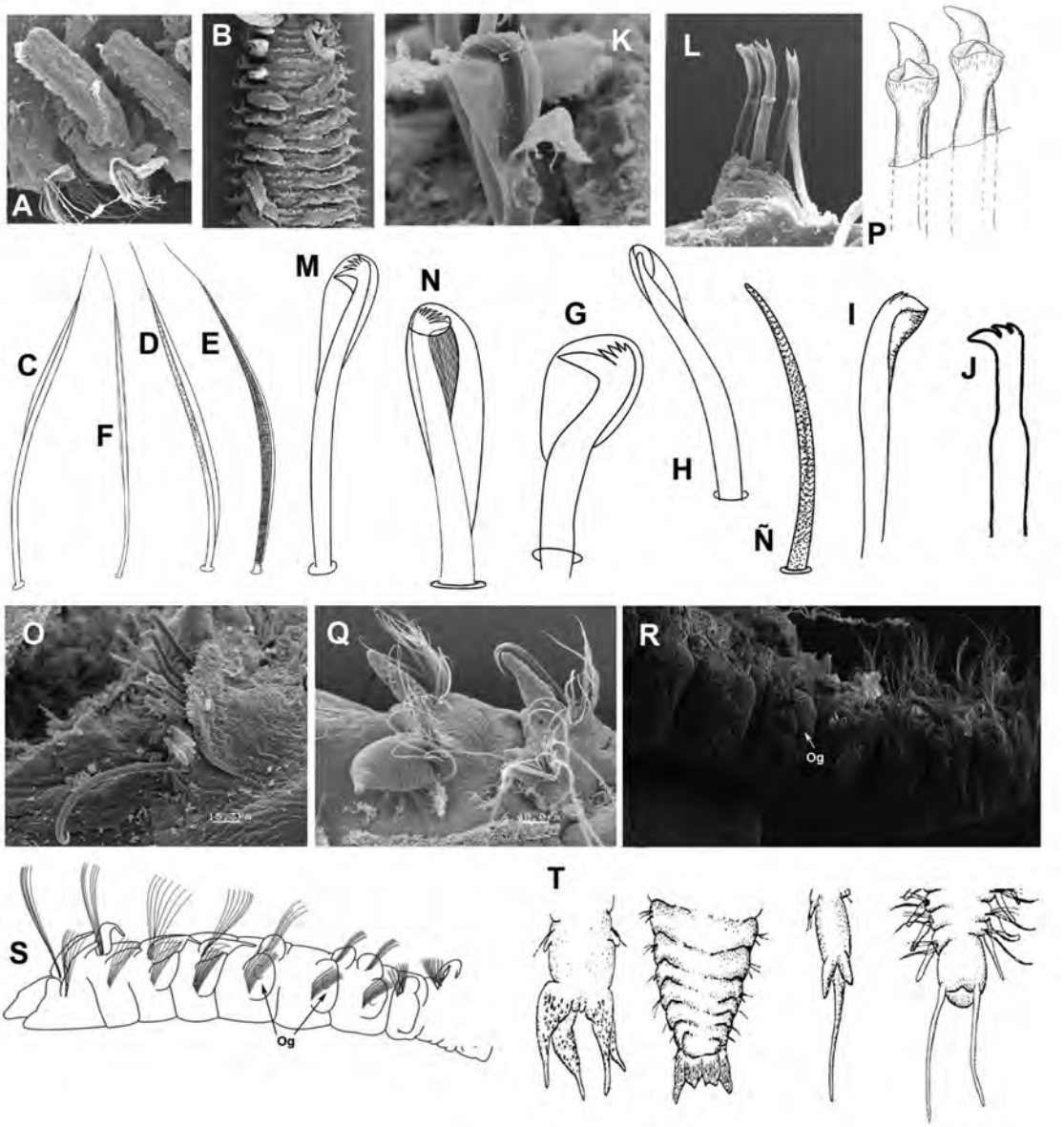


Figura 2. *Polydora* sp. A) Branquias acintadas. *Scolelepis* **(***S.***)** *lighti* B) Mostrando bandas transversas de cilios (VD). *Prionospio* C) seta lisa, unilimbada, D) seta granulada, unilimbada. *Dispio* E) seta reticulada, unilimbada, F) seta lisa, bilimbada, G) gancho encapuchado. *Dispio* sp. H) Gancho semiencapuchado. *S. anoculata* I) Gancho semiencapuchado. *S. berkeleyorum* J) Gancho sin capucha. *Prionospio jonatani* K) Gancho encapuchado multidentado. *Dispio* sp. L) Ganchos semiencapuchados bidentados. *Prionospio* M) Gancho encapuchado con capucha secundaria lisa. *Paraprionospio* N) Gancho encapuchado con capucha secundaria estriada. *Prionospio* sp. Ñ) Seta sable. *Prionospio* O) Seta sable, ganchos encapuchados y setas capilares. *Polydora* P) Espinas del setígero 5. *Spiophanes* sp. Q) Primer y segundo parápodo con seta tipo garfío. *Spiophanes* cf. *bombyx* R) Región anterior, VL. *Spiophanes pulchram* S) Región anterior, VL. T) Pigidios. Abreviaturas: VD= vista dorsal. Órganos glandulares (Og). Modificados de: B, Delgado-Blas (2006); I, Hartman (1960); J, Pettibone (1962); Ky L Delgado-Blas (2015); R y S Delgado-Blas *et al*. (2019).

Pigidio. El pigidio adquiere varias formas, incluida la presencia de lóbulos accesorios adicionales, cirros, cojines, discos, collares y combinaciones de estas formas (Fig, 2T).

Claves

La cobertura geográfica para la clave comprende las regiones del Pacífico Este: Pacífico oriental tropical (P), costa occidental de Baja California (B); Atlántico Oeste: golfo de México (G), Caribe (C), de acuerdo con las listas disponibles y las nuevas descripciones de espiónidos para el Atlántico Oeste (Hernández-Alcántara *et al*. 1994; Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1995; Hernández-Alcántara *et al*. 2008; Salazar-Vallejo 1996; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004; Delgado-Blas 2004, 2006, 2008; 2014, 2015; Delgado-Blas & Díaz-Diaz 2010, 2013, 2016; Delgado-Blas & Salazar-Silva 2011; Delgado-Blas & Carrera-Parra 2018;). Las especies cuestionables se marcan con (Q), debido a que la localidad tipo de esas especies corresponden a litorales de otros continentes o latitudes; sin embargo, en muy pocas especies se ha comprobado su existencia en el Pacífico Este y Atlántico Oeste o ambas.

Clave para géneros

1 Sin branquias; con 1-2 ganchos gruesos en el primer neurópodo (Fig. 1D) ..... *Spiophanes* Grube, 1860
– Con branquias; sin ganchos gruesos en el primer neurópodo **2**

2(1) Setígero 5 sin setas modificadas **3**
– Setígero 5 con setas modificadas (Fig. 2P, 5B) **22**

3(2) Prostomio puntiagudo (Fig. 1B) o cónico con el ápice redondeado (Fig. 4A) **4**
– Prostomio anteriormente redondeado (Fig. 3H) o expandido (Fig. 3J), o con cuernos latero-frontales o en forma de campana (Fig. 1C, D) **6**

4(3) Branquias desde el setígero 1, setígero 1 con setas extremadamente largas (Fig. 5R) ..... *Dispio* Hartman, 1951
– Branquias desde el setígero 2, setígero 1 sin setas extremadamente largas **5**

5(4) Prostomio puntiagudo anteriormente; peristomio bien desarrollado y con o sin alas laterales; branquias fusionadas basal, totalmente (Fig. 1O) o libres de la notolamela en casi todo el cuerpo ..... *Scolelepis* de Blainville, 1828
– Prostomio cónico anteriormente (Fig. 4A); peristomio pobremente desarrollado y sin alas laterales (Fig. 4B); branquias libres de la notolamela (Fig. 4B) y limitadas en la región anterior del cuerpo ..... *Aonides* Claparède, 1864

6(3) Prostomio aplanado dorso-ventralmente en forma de espatula; sin carúncula (Fig. 3H, J). ..... *Aonidella* Maciolek *in* López-Jamar, 1989
– Prostomio sin forma de espatula; con carúncula **7**

7(6) Prostomio con cuernos latero-frontales (Fig. 6E) o en forma de campana, o bilobulado anteriormente **8**
– Prostomio anteriormente redondeado (Fig. 8Ñ), truncado o inciso (Fig. 6D, 8U) **11**

8(7) Branquias desde el setígero 1 ..... **9**
– Branquias desde el setígero 2 (Fig. 9J) **10**

9(8) Prostomio ancho anteriormente en forma de T, triangular, o campana (Fig. 6G) con cuernos frontales (Fig. 6F); peristomio reducido y sin alas laterales a moderadamente desarrollado con moderadas alas laterales; branquias basalmente fusionadas o libres de la notolamelas y continuan hasta casi o hasta el final del cuerpo .... *Malacoceros* de Quatrefages, 1843

– Prostomio ampliamente redondeado o inciso (hendidura) anteriomente en forma de campana sin cuernos frontales (Fig. 6I); peristomio bien desarrollado y sin alas laterales (Fig. 6J); branquias basalmente fusionadas a la notolamelas y continuan hasta casi medio cuerpo ..... *Marenzelleria* Mesnil, 1896

10(8) Con notosetas en el setígero 1; sin espinas aciculares ventrales .... *Rhynchospio* Hartman, 1936

– Sin notosetas en el setígero 1; con espinas aciculares ventrales..... ..... *Lindaspio* Blake & Maciolek, 1992 ..... con branquias ventrales (Fig. 3A) ..... *L. dibranchiata* Blake & Maciolek, 1992 (B)

11(7) Branquias limitadas a los setígeros medio-posteriores del cuerpo, excepto por un sólo par en el setígero 2 en machos sexualmente maduros (Fig. 3B) .... *Pygospio* Claparède, 1863 ..... branquias desde los setígeros 11-13; ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 8-9 ..... *P. elegans* Claparède, 1863 (G, Q)

– Branquias desde los setígeros 1, 2, 3 o 4 y continuan por un número variable de setígeros **12**

12(11) Peristomio con grandes alas laterales plegadas sobre el prostomio; con carúncula; branquias desde el setígero 1, 2 o 3 ..... **13**

– Peristomio sin alas laterales; sin carúncula; branquias desde el setígero 4..... ..... *Xandaros* Maciolek 1981 ..... setígero 1 sin lamela notopodial y setas; con largas branquias arrugadas (Fig. 3C) .... *X. acanthodes* Maciolek, 1981 (P)

13(12) Branquias concentradas en los setígeros anteriores (1-22); con o sin órganos nucales que se extienden a ambos lados de la carúncula en forma de V; sin órganos dorsales ciliados metaméricos **14**

– Branquias presentes en la mayor parte del cuerpo; con órganos nucales que se extienden como bandas laterales a la carúncula, o pueden extenderse como largas bandas laterales por un número variable de setígeros anteriores o medios; con órganos dorsales ciliados metaméricos normalmente presentes en varios segmentos anteriores y medios **20**

14(13) Branquias desde el setígero 1 ..... **15**

– Branquias desde los setígeros 2 o 3 ..... **16**

15(14) Con un par de branquias cirriformes; con un collar dorsal através del setígero 2 (Fig. 3D) ..... *Streblospio* Webster, 1879 ..... con una papila entre las branquias (Fig. 3D); setas sable desde el setígero 7 ... *S. benedicti* Webster, 1879 (P, Q)(G,C)

– Con dos (Fig. 7P) o tres pares de branquias pinadas; con una cresta dorsal através del setígero 1 ..... *Paraprionospio* Caullery, 1914

16(14) Branquias desde el setígero 2, con 3 o más pares de branquias **17**

– Branquias desde el setígero 3, con 2 pares de branquias cirriformes .... *Aurospio* Maciolek, 1981 ..... branquias acintadas (Fig. 3E), basalmente fusionadas a las notolamelas; ganchos sin cubierta secundaria ..... *A. dibranchiata* Maciolek, 1981 (P, Q) (G)

17(16) Notópodos con ganchos encapuchados; sin crestas ventrales **18**
– Notópodos sin ganchos encapuchados; con crestas ventrales ……
…… *Laubieriellus* Maciolek, 1981 …… ganchos encapuchados neuropodiales con 7 dientes accesorios; crestas dorsales en setígeros 7-9 (Fig. 3F) .....
..... *L. grasslei* Maciolek, 1981 (P)

18(17) Pares de branquias 1-3 cirriformes, cuarto par con lamelas apiladas (Fig. 1U) .....
..... *Apoprionospio* Foster, 1969
– Branquias con otro patrón, cirriformes (Fig. 1P), triangulares (Fig. 1R), arrugadas (Fig. 1S), pinadas (Fig. 1T) o alguna de la combinación entre ellas **19**

19(18) Con 4 o más pares de branquias apinadas: cirriformes, triangulares, arrugadas .....
..... *Minuspio* Foster, 1971
– Con 4 o 5 pares de branquias pinadas y apinadas: cirriformes, triangulares, arrugadas 4 o más pares de branquias apinadas: cirriformes, triangulares, arrugadas (Fig. 8Q, U).....
..... *Prionospio* Malmgren, 1867
– Con 2-4 pares de branquias pinadas …… *Aquilaspio* Foster, 1971 …….. con tres pares de branquias; con crestas dorsales ..... *A. aucklandica* (Augener, 1924) (P, Q)

20(13) Branquias desde el setígero 1, libres o basalmente fusionadas a la notolamela; prostomio redondeado a ligeramente inciso, o truncado, o en forma de campana **21**
–Branquias desde el setígero 2 (Fig. 6K), basalmente fusionadas a la notolamela; prostomio redondeado (Fig. 6K) o bilobulado ..... *Microspio* Mesnil, 1896

21(20) Notópodos anteriores con lamelas grandes; con un par de órganos nucales extendiéndose hasta la región media del cuerpo; usualmente con antena occipital (Fig. 6B); con bolsas interparapodiales ..... *Laonice* Malmgren, 1867
– Notópodos anteriores con lamelas pequeñas o inconspicuoas; con un par de órganos nucales cortos; sin antena occipital ni bolsas interparapodiales..... *Spio* Fabricius, 1785

22(2) Branquias desde el setígero 2 (a veces inconspicuas) (Fig. 4M, N) **23**
– Branquias desde los setigeros 6-11 (Fig. 5B, D) **24**

23(22) Espinas del setígero 5 de un tipo, falcadas simples … *Boccardiella* Blake & Kudenov, 1978
– Espinas del setígero 5 de dos tipos, distalmente capitadas hirsutas (Fig. 4D) o dentadas (Fig. 4K) y espinas falcadas simples (Fig. 4L)..... *Boccardia* Carazzi, 1893

24(22) Manubrio de ganchos encapuchados con constricción **25**
– Manubrio de ganchos encapuchados sin constricción ..... *Dipolydora* Verrill, 1881

25(24) Setígero 5 moderadamente modificado; espinas del setígero 5 de dos tipos, arregladas en doble hilera en forma de U o J ..... *Pseudopolydora* Czerniavsky, 1881
– Setígero 5 fuertemente modificado; espinas del setígero 5 de 1 o 2 tipos arreglados en una sóla línea curva **26**

26(25) Espinas del setígero 5 de 2 tipos, espinas expandidas y falcadas, uno o ambos tipos de setas cubiertos con cerdas (Fig. 4D) …… *Carazziella* Blake & Kudenov, 1978 …. con carúcula dividida en dos partes (Fig. 3G); sin notosetas en el setígero 1 .....
..... *C. hobsonae* Blake, 1979 (G)
– Espinas del setígero 5 de un tipo, espinas falcadas con un diente lateral (Fig. 8A, B, D, G, K, H, I, L, M) ..... *Polydora* Bosc, 1802

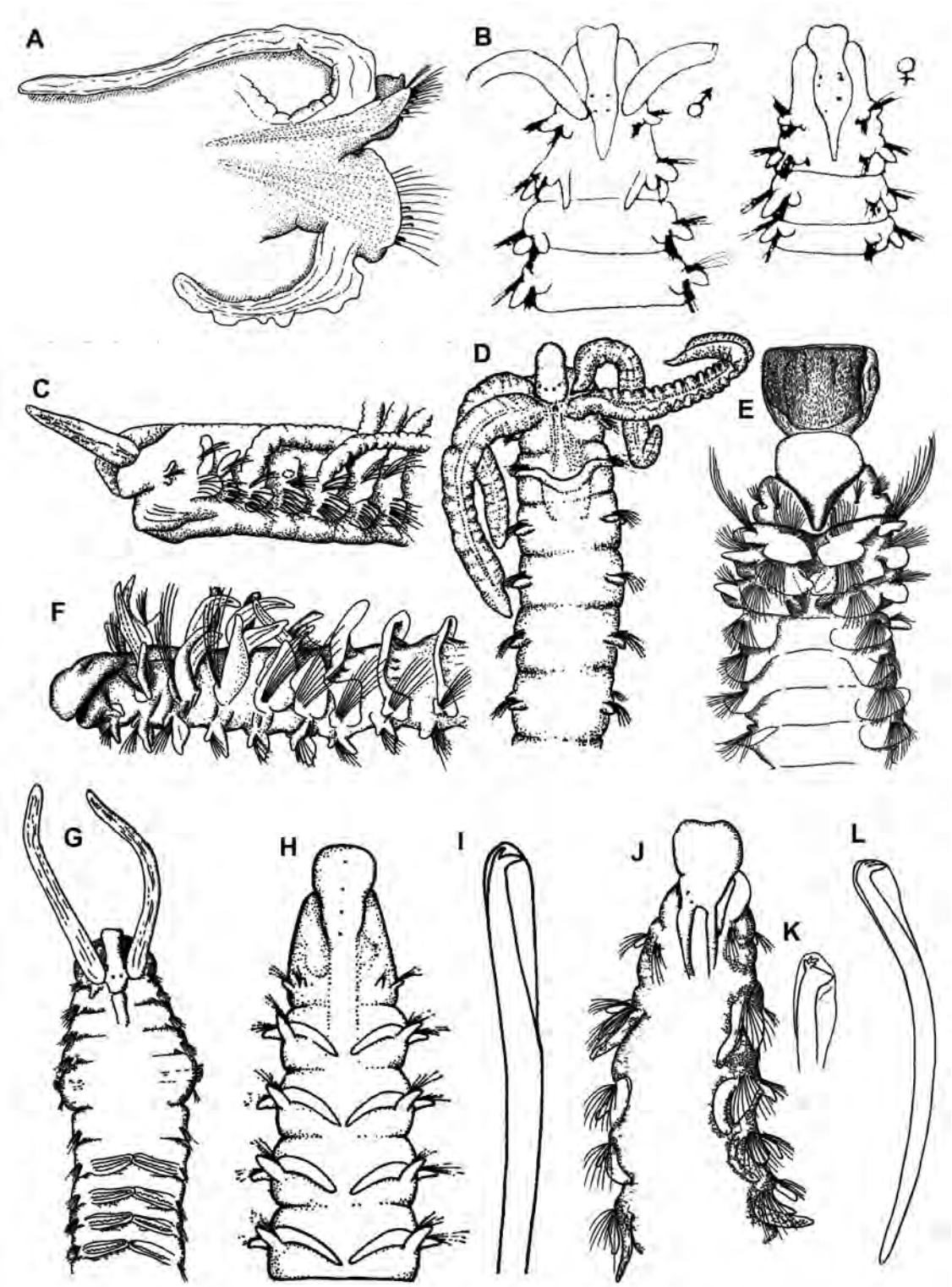


Figura 3. *Lindaspio dibranchiata* A) Parápodo y branquia, vista lateral (VL). *Pygospio elegans* B) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *Xandaros acanthodes* C) Extremo anterior, vista lateral (VL). *Streblospio benedicti* D) Extremo anterior (VD). *Aurospio dibranchiata* E) Extremo anterior (VD). *Laubieriellus grasslei* F) Extremo anterior (VL). *Carazziella hobsonae* G) Extremo anterior (VD). *Aonidella cirrobranchiata* H) Extremo anterior (VD); I) Gancho cubierto; *A. dayi* J) Extremo anterior (VD); K) Gancho. *Aonides paucibranchiata* L) Gancho. Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal. Modificados de: A, Blake & Maciolek (1992); C, E y F Maciolek (1981); G, Blake (1979); H, J y K Maciolek (2000).

Claves para especies

Aonidella **Maciolek en López-Jamar, 1989**

1 Prostomio redondeado; sin ojos (Fig. 3H); ganchos con un diente accesorio (Fig. 3I) .... *A. cirrobranchiata* (Day, 1961) (P, G, C, Q)
– Prostomio con hendidura frontal; con ojos (Fig. 3J); ganchos con 2-4 dientes accesorios (Fig. 3K) ..... *A. dayi* Maciolek, 1983 (P)

Aonides **Claparède, 1864**

1 Ganchos encapuchados bidentados **2**
– Ganchos encapuchados tridentados (Fig. 3L) ..... *A. paucibranchiata* Southern, 1914 (G, Q)

2(1) Con antena occipital (Fig. 4A); con más de 15 pares de branquias **3**
– Sin antenna occipital (Fig. 4B); con 13-14 pares de branquias .... *A. californiensis* Rioja, 1947 (P)

3(2) Con 20-30 pares de branquias; ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 28-46; ganchos notopodiales desde los setígeros 30-46 ..... *A. oxycephala* (Sars, 1862) (P, Q)
– Con 15-16 pares de branquias; ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 19-23; ganchos notopodiales desde los setígeros 21-24 .... *A. mayaguezensis* Foster, 1969 (G, C)

Apoprionospio **Foster, 1969**

1 Con cresta dorsal en el setígero 7 (Fig. 4C) ..... *A. dayi* Foster, 1969 (P, Q) (G)
– Sin cresta dorsal en el setígero 7 ..... *A. pygmaea* (Hartman, 1961) (P) (G, Q)

Boccardia **Carazzi, 1893**

1 Segundo tipo de espinas del setígero 5 con punta cepillada (Fig. 4D) **2**
– Segundo tipo de espinas del setígero 5 sin punta cepillada **5**

2(1) Prostomio redondeado y con / sin una escotadura frontal **3**
– Prostomio inciso **4**

3(2) Con ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 3 (Fig. 4E); dientes de los ganchos encapuchados de diferente tamaño (Fig. 4F) ..... *B. proboscidea* (Hartman, 1940) (P)
– Sin ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 2 (Fig. 4G); dientes de los ganchos encapuchados de igual tamaño (Fig. 4H) ..... *B. anophthalma* (Rioja, 1962) (B)

4(2) Notópodos posteriores con espinas; sin ojos; setigeros anteriores con ganchos encapuchados bidentados (Fig. 4I), posteriores con unidentados (Fig. 4J) .... *B. galapagense* Blake, 1986 (P)
– Notópodos posteriores sin espinas; con 6-8 ojos; todos los setígeros con ganchos encapuchados bidentados ..... *B. polybranchia* (Haswell, 1885) (P)

5(1) Espinas del setígero 5 tridentadas (Fig. 4K) ..... *B. tricuspa* (Hartman, 1939) (P)
– Espinas del setígero 5 con las puntas expandidas formando dos protuberancias con una hendidura central (Fig. 4L) ..... *B. salazari* Delgado-Blas, 2008 (C)

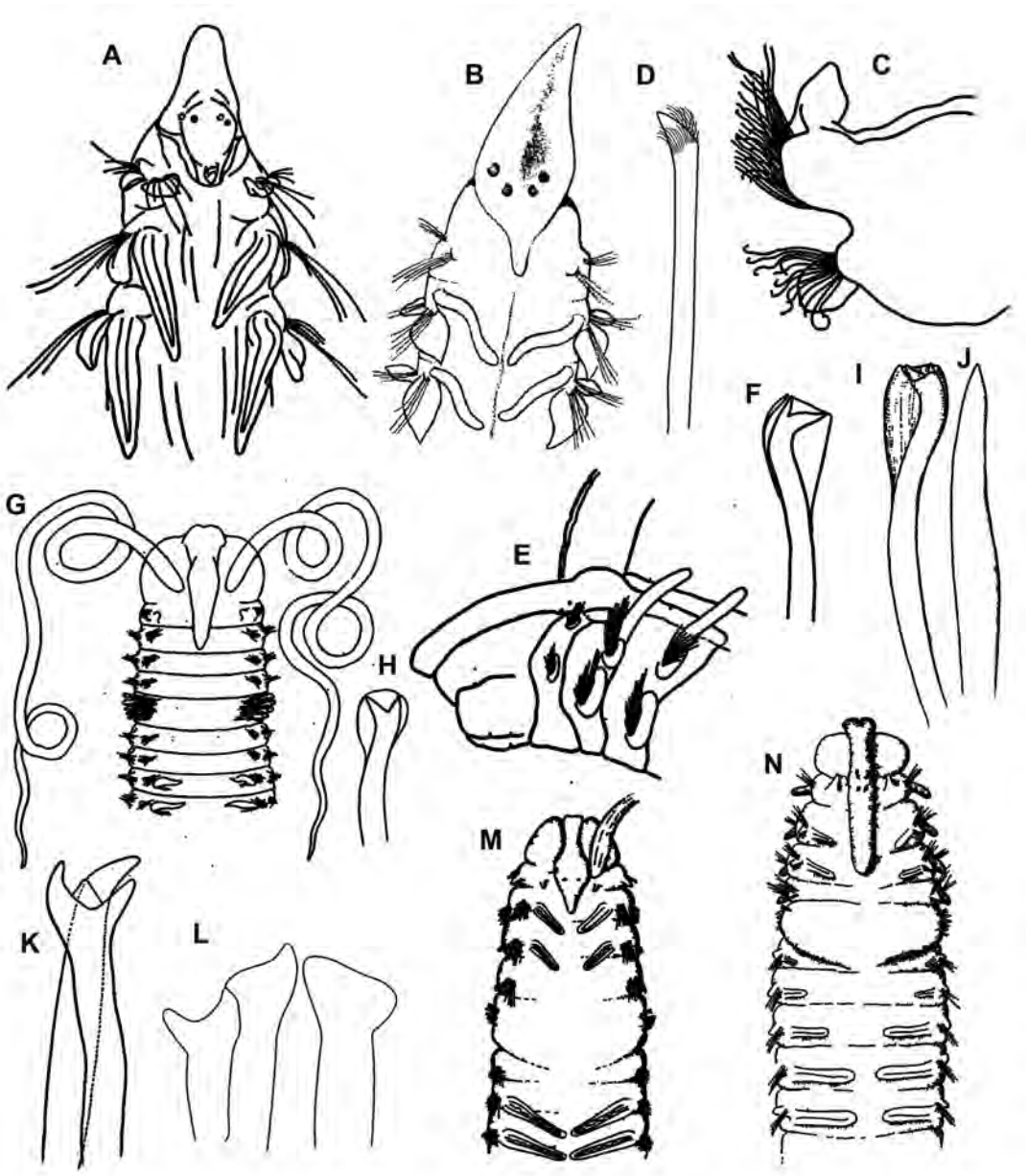


Figura 4. *Aonides mayaguezensis* A) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *A. californiensis* B) Extremo anterior (VD). *Apoprionospio dayi* C) Parápodo con cresta dorsal, vista lateral (VL). *Boccardia* sp. D) espinas con cerdas. *Boccardia proboscidea* E) Extremo anterior (VL); F) Gancho cubierto. *B. anophthalma* G) Extremo anterior (VD); H) Gancho cubierto. *B. galapagense* I) Ganchos semicubierto bidentado; J) ganchos unidentado descubierto. *B. tricuspa* K) Espinas del setígero 5. *B. salazari* L) Espinas del setígero 5. *Boccardiella ligerica* M) Extremo anterior (VD). *B. hamata* N) Extremo anterior (VD). Modificado de: A, Foster (1969); B, Rioja (1947); C, Foster (1969); D, Blake & Kudenov (1978); E, Hartman (1940); G, Rioja (1962); I, Blake (1986); K, Hartman (1939); L, Delgado-Blas (2008); M, Blake (1996); N, Webster (1879).

Boccardiella Blake & Kudenov, 1978

1 Carúncula se extiende hasta el setígero 2 (Fig. 4M); con branquias en los setígeros 2, 3, 7 (Fig. 4M). ..... *B. ligerica* (Ferronière, 1898) (G, C, Q)
– Carúncula se extiende hasta el setígero 3 o 4 ..... **2**

2(1) Con branquias en los setígeros 2, 3, 6 (Fig. 4N); carúncula se extiende hasta el setígero 3 (Fig. 4N). ..... *B. hamata* (Webster, 1879) (P)
– Con branquias en los setígeros 2, 3, 6, 7; carúncula se extiende hasta el setígero 4 (Fig. 5A) .. .. *B. uncata* Berkeley & Berkeley, 1952 (P)

Dipolydora **Verrill, 1881**

1 Con antena nucal (Fig. 5B) ..... *D. anatentaculata* Delgado-Blas, 2008 (C)
– Sin antena nucal **2**

2(1) Ganchos encapuchados desde el setígero 7; espinas del setígero 5 con o sin dientes accesorios; con carúncula **3**
– Ganchos encapuchados desde los setígeros 10-14; espinas del setígero 5 curvas con un borde lateral (Fig. 5C); sin carúncula (Fig. 5D) ..... *D. commensalis* Andrews, 1891 (P, Q) (G)

3(2) Espinas del setígero 5 sin dientes accesorios (Fig. 5L, M), rebordes o collares no cepillados **9**
– Espinas del setígero 5 con dientes accesorios (Fig. 5F), rebordes, collares, y / o ápice cepillado (Fig. 5G) **4**

4(3) Espinas del setígero 5 con collar de fino cepillado sobre el lado convexo de la punta falcada; notópodos posteriores con largas espinas con lengüetas a lo largo del eje (Fig. 5E). ..... *D. barbilla* (Blake, 1981) (B)
– Espinas del setígero 5 con varios dientes accesorios, rebordes, o collares, no restringidos a lado convexo de la espina; notópodos posteriores sin espinas o con espinas sin lengüetas.. ..... **5**

5(4) Notópodos posteriores sin espinas; espinas del setígero 5 con un diente accesorio largo sobre el lado concavo y pequeño espolón sobre el lado convexo, la punta de la espinas no están cepillados (Fig. 5F) ..... *D. giardi* Mesnil, 1896 (P, Q)
– Notópodos posteriores con espinas; espinas del setígero 5 con dos dientes accesorios o sin estructuras accesorias, la punta cepillada **6**

6(5) Espinas del setígero 5 con el ápice extremadamente largo, plano, curvo y cepillado (Fig. 5G) ..... *D. caulleryi* (Mesnil, 1897) (G, C, Q)
– Espinas del setígero 5 con dos dientes **7**

7(6) Branquias desde el setígero 7; espinas del setígero 5 con un diente o estructura accesoria **8**
– Branquias desde el setígero 11; espinas del setígero 5 con 2 dientes accesorios (Fig. 5H) .... *D. contoyensis* Delgado-Blas, 2008 (C)

8(7) Espinas del setígero 5 bidentados, conectados por un borde lateral o capucha sobre un lado, finamente cepillado (Fig. 5I); sin ojos ..... *D. armata* Langerhans, 1880 (P, G, C, Q)
– Espinas del setígero 5 bidentados, finamente cepillado, sin borde lateral o capucha (Fig. 5J); con ojos ..... *D. quadrilobata* (Jacobi, 1833) (P, Q)

9(3) Notópodos posteriores sin setas aciculares; espinas del setígero 5 con una protuberancia subterminal o collar **10**
- Notópodos posteriores con setas aciculares (Fig. 5K); espinas del setígero 5 con una protuberancia subterminal en ambos lados del eje (Fig. 5L) .... *D. flava* (Claparéde, 1870) (P, Q)

10(9) Espinas del setígero 5 con una protuberancia subterminal de un solo lado del eje (Fig. 5M); neurópodos posteriores con ganchos encapuchados bidentados; notópodos posteriores sin estructuras especializadas ..... *D. socialis* (Schmarda, 1861) (P, G, Q)

– Espinas del setígero 5 con un collar (Fig. 5N); neurópodos posteriores con ganchos encapuchados unidentados (Fig. 5Ñ); notópodos posteriores con estructuras especializadas ..... *D. convexa* (Blake & Woodwick, 1972) (P)

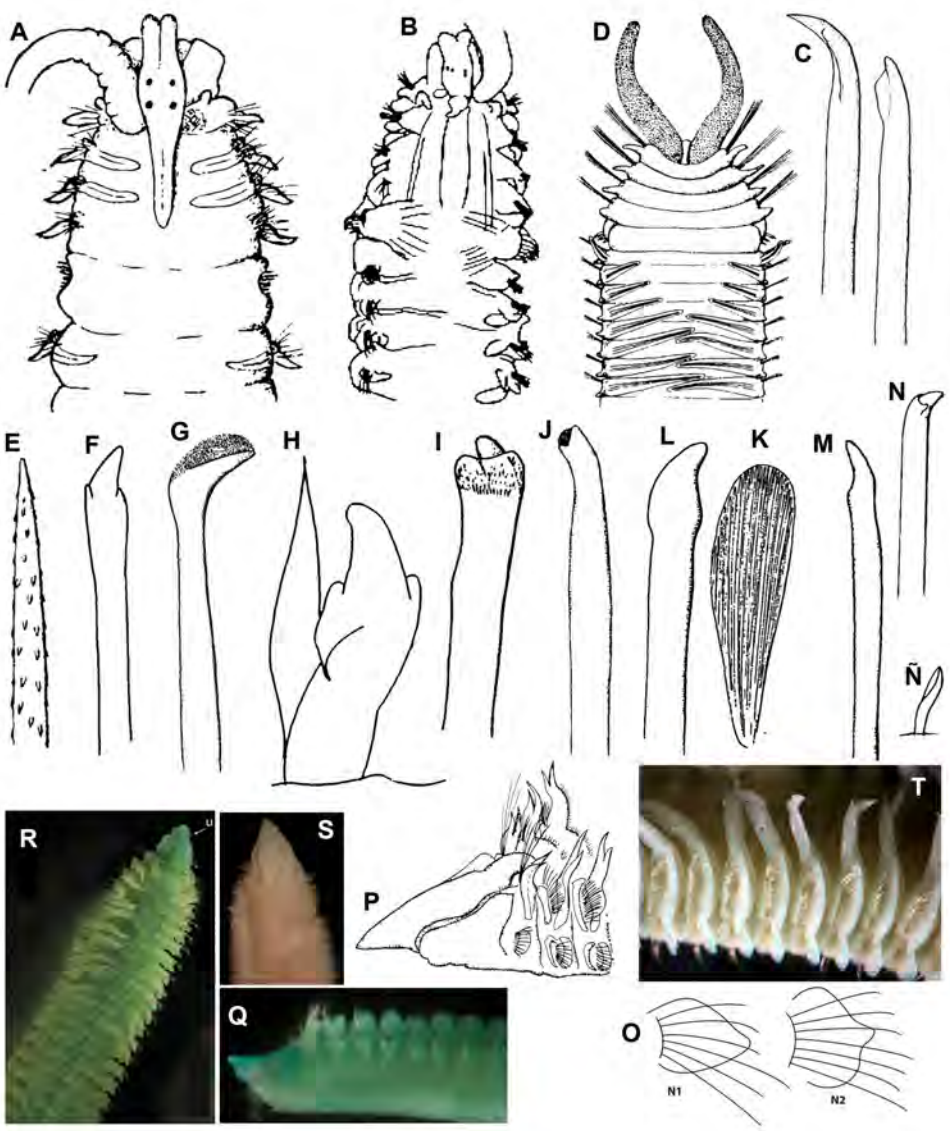


Figura 5. *Boccardiella uncata* A) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *Dipolydora anatentaculata* B) Extremo anterior (VD). *D. commensalis* C) Espinas del setígero 5, D) Extremo anterior (VD). *D. barbilla* E) Espinas posteriores. *D. giardi* F) Espinas del setígero 5. *D. caullery* G) Espinas del setígero 5. *D. contoyensis* H) espinas del setígero 5 y setas acompañantes. *D. armata* I) Espinas del setígero 5. *D. quadrilobata* J) Espinas del setígero 5. *D. flava* K) Estructuras modificadas de segmentos posteriores, L) Espinas del setígero 5. *D. socialis* M) Espinas del setígero 5. *D. convexa* N) Espinas del setígero 5, Ñ) ganchos encapuchados unidentados. *Dispio lenislamellata* O) Neurópodos de setígeros 1-2 (VL). *D. glabrilamellata* P) Extremo anterior (VL). *D. longibranchiata* Q) Región anterior (VVL). *D. uncinata* R) Extremo anterior (VD). *D. anauncinata* S) Extremo anterior (VD). *D. panamensis* T) Parápodos de setígeros 7-14 (VL). Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal; VVL= vista ventrolateral. Modificado de: A y N Blake (1996); B y H Delgado-Blas (2008); C, D Andrews (1891); E, Blake (1981); F, Mesnil (1896); G, Mesnil (1897); I, Langerhans (1880); J, Jacobi (1883); K, Claparède (1870); M, Schmarda (1861); O, Q, S y T Delgado-Blas & Díaz-Díaz (2016); P, Blake & Kudenov (1978); R, Hartman (1951).

Dispio **Hartman, 1951**

1 Lamelas postsetales notopodiales anteriores con margen entero, liso y / o arrugado **2**
– Lamelas postsetales notopodiales anteriores con margen profundamente serrado (Fig. 6A) **3**

2(1) Prostomio en forma de maní, agudamente puntiagudo anteriormente; con una cresta nucal corta, estrecha y longitudinal; peristomio corto y alas laterales pequeñas; lamelas neuropodiales postsetales subtriangulares en los setígeros 1–2 (Fig. 5O), redondeadas en los setígeros 3–5 ..... *D. lenislamellata* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (P)
– Prostomium fusiforme, puntiagudo anteriormente; con una cresta nucal longitudinal larga y estrecha; peristomio largo y alas laterales grandes; lamelas neuropodial postsetales subrectangulares en setígeros 1–5 (Fig. 5P) ... *D. glabrilamellata* Blake & Kudenov, 1978 (P)

3(1) Lamelas notopodiales postsetales profundamente serradas sólo en los primeros 2 o 3 setígeros **4**
– Lamelas notopodiales postsetales profundamente serradas en los primeros 7 o más setígeros **6**

4(3) Lamelas neuropodiales postsetales anteriores con margen entero, lisos (Fig. 5Q) .....
..... *D. longibranchiata* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (P)
– Lamelas neuropodiales postsetales anteriores con margen profundamente dentado **5**

5(4) Prostomio en forma de huso, con un ápice curvo y con un par de protuberancias laterales (Fig. 5R); lamelas postsetales notopodiales y neuropodiales con papilas digitiformes en el setígero 3; notosetas del setígero 1 con capilares bilimbados granulados y altamente reticulados en la fila anterior, y capilares granulados en la fila posterior; pigidio sin cirros
..... *D. uncinata* (Hartman, 1951) (G)
– Prostomio en forma de maní, sin ápice curvo y sin protuberancias laterales (Fig. 5S); lamelas postsetales notopodiales y neuropodiales completas y lisas en el setígero 3; notosetas del setígero 1 con capilares alimbados lisos en ambas filas; pigidio con cirri .....
..... *D. anauncinata* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (P)

6(3) Prostomio en forma de cuña, muy puntiaguda anteriormente; pares branquiales superpuestas entre sí en los setígeros anteriores; lamelas notopodiales postsetales con papilas digitiformes hasta el setígero 7; puntas de las branquias de los setígeros medio y posteriores con el borde interno distalmente abultado dando la apariencia de punta de lanza (Fig. 5T) ..... *D. panamensis* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (P)
– Prostomio en forma de reloj de arena, puntiagudo anteriormente; pares branquiales no superpuestas en los setígeros anteriores; lamelas notopodiales postsetales con papilas digitiformes hasta los setigeros 8–10 (Fig. 6A); todas las puntas de las branquias puntiagudas. ..... *D. bescanzae* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (G)

Laonice **Malmgren, 1867**

1 Bolsas laterales inician antes del setígero 8; prostomio con incision frontal o aplanado anteriormente **2**
– Bolsas laterales inician en los setígero 25-26; prostomio sin incisión .....
..... *L. cirrata* Sars, 1851 (P, G, C, Q)

2(1) Prostomio con proyecciones laterales (Fig. 6B); carúncula se extiende hasta el setígero 18; neuroganchos inician en el setigero 41 ..... *L. japonica* (Moore, 1907) (P, Q)
– Prostomio sin proyecciones laterales; carúncula se extiende hasta el setígero 7 o setígero 25; neuroganchos inician antes del setígero 34 ..... **3**

3(2) Con ojos (Fig. 6C); carúncula se extiende hasta el setígero 25; neuroganchos inician en los setígeros 30-33 ..... *L. pugettensis* Banse & Hobson, 1968 (P)
– Sin ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 7 (Fig. 6D); neuroganchos inician en los setígeros 22-23 ..... *L. bassensis* Blake & Kudenov, 1978 (P)

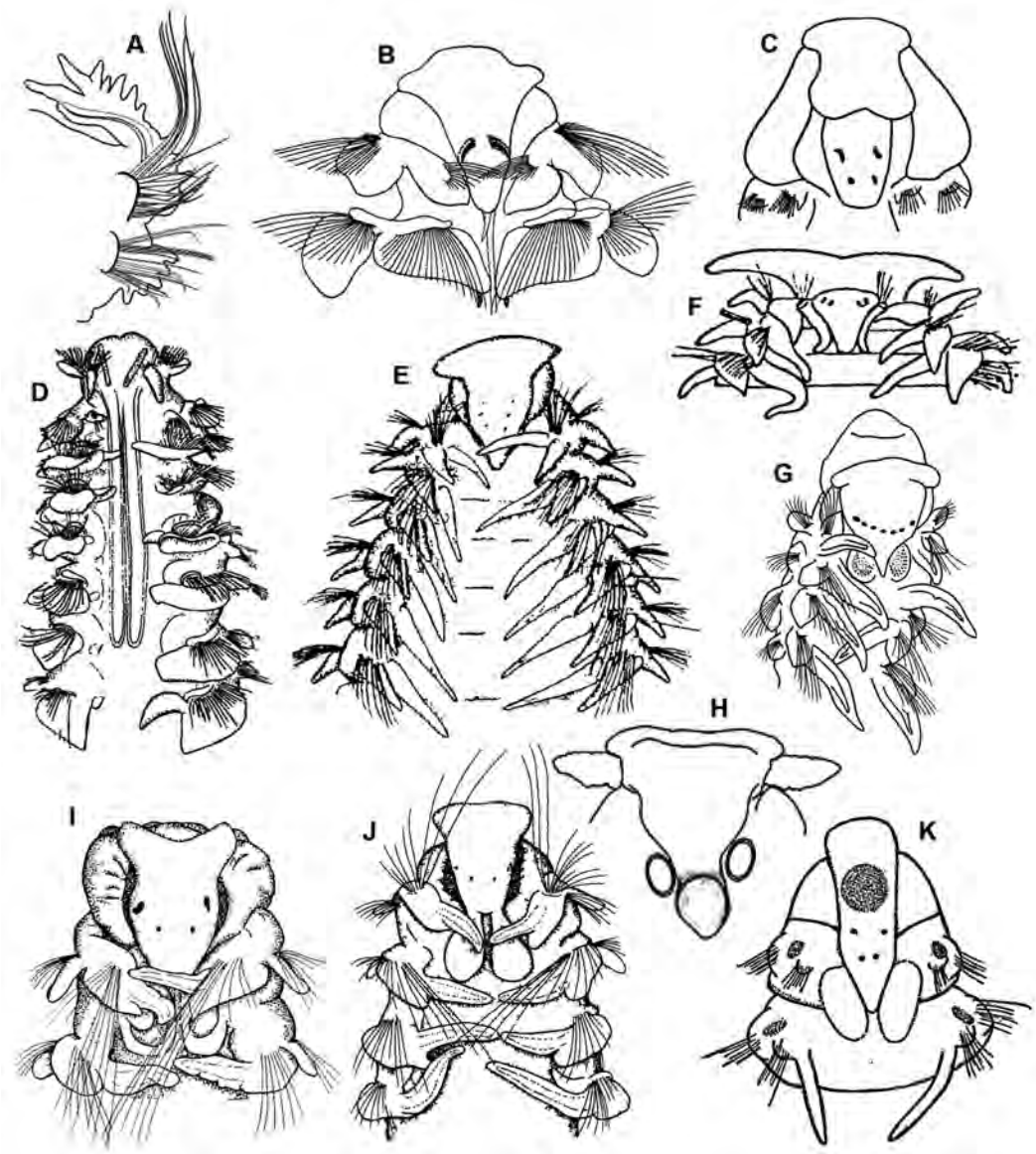


Figura 6. *Dispio bescanzae* A) Parápodo (VL). *Laonice japonica* B) Extremo anterior (VD). *L. pugettensis* C) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *L. bassensis* D) Extremo anterior (VD). *Malacoceros indicus* E) Extremo anterior (VD). *M. vanderhorsti* F) Extremo anterior. *M. cariacoensis* G) Extremo anterior (VD). *M. longiseta* H) Prostomio (VD). *Marenzelleria jonesi* I) Extremo anterior (VD). *M. viridis* J) Extremo anterior (VD). *Microspio pigmentata* K) Extremo anterior (VD). Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal. Modificado de: A, Delgado-Blas & Díaz-Díaz (2016); B, Moore (1907); D, Blake & Kudenov (1978); E, Fauvel (1928); F, Augener (1927); G, Delgado-Blas & Díaz-Díaz (2010); H, Delgado-Blas & Díaz-Díaz (2013); I, Maciolek (1984); J, Verrill (1873); K, Reish (1959).

Malacoceros **de Quatrefages, 1843**

1 Prostomio con incisión frontal; con cuernos frontales (Fig. 6F); ganchos con 3-4 dientes accesorios; ganchos encapuchados a partir del setígero 70; con 2 cirros anales .... *M. vanderhorsti* (Augener, 1927) (P, Q) (G)
– Prostomio sin incisión frontal; cuernos laterales, latero-frontales o laterales subterminales . **2**

2(1) Branquias libres de las lamelas notopodiales; prostomio en forma de campana y cuernos laterales (Fig. 6G); setas sables a partir del setígero 5; ganchos con 2 dientes accesorios y con capucha principal completa ..... *M. cariacoensis* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2010 (C)
– Branquias fusionadas basalmente a las lamelas notopodiales **3**

3(2) Prostomio en forma T, con cuernos latero-frontales (Fig. 6E); setas sables a partir del setígero 30-50; ganchos con 3-4 dientes accesorios a partir de los setígeros 30-50; con 4 cirros anales ..... *M. indicus* (Fauvel, 1928) (P, G, Q)
– Prostomio en forma triangular, con cuernos laterales subterminales (Fig. 6H); setas sables a partir del setígero 5; ganchos con 3 dientes accesorios a partir de los setígeros 52-60; con 2 cirros anales ..... *M. longiseta* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2013 (C)

Marenzelleria **Mesnil, 1896**

1 Prostomio con hendidura frontal; peristomio más grande que la mitad del prostomio (Fig. 6I); neurópodos posteriores con muesca ..... *M. jonesi* Maciolek, 1984 (G)
– Prostomio entero; peristomio más pequeño que la mitad del prostomio (Fig. 6J); neurópodos posteriores sin muesca ..... *M. viridis* (Verrill, 1873) (G)

Microspio **Mesnil, 1896**

1 Con notosetas en el setígero 1 (Fig. 6K) ..... *M. pigmentata* (Reish, 1959) (P) (G, Q)
– Sin notosetas en el setígero 1 ..... **2**

2(1) Prostomio redondeado con una ligera incisión en el margen anterior .... *M. mecznikowianus* (Claparède, 1870) (P, Q)
– Prostomio bilobado **3**

3(2) Con capilares gruesos (Fig. 7A) arreglados en U en setígeros 4-5; con capilares hirsutos en setígeros 7-10; ganchos encapuchados bi- y tridentados (Fig. 7B) .... *M. paradoxa* Blake, 1983 (P)
– Sin capilares gruesos arreglados en U en setígeros 4-5; sin capilares hirsutos; ganchos encapuchados bidentados (Fig. 7C) ..... *M. minuta* (Hartmann-Schröder, 1962) (P)

Minuspio **Foster, 1971**

1 Con cuatro pares de branquias **2**
– Con seis o más pares de branquias **3**

2(1) Pares de branquias 1 y 4 cirriformes arrugadas, pares 2-3 triangulares lisas a ligeramente arrugadas (Fig. 7D); con crestas dorsales ..... *M. fauchaldi* (Maciolek, 1985) (G, C)
– Todas las branquias cirriformes (Fig. 7E); sin crestas dorsales .... *M. japonica* (Okuda, 1935) (P, Q)

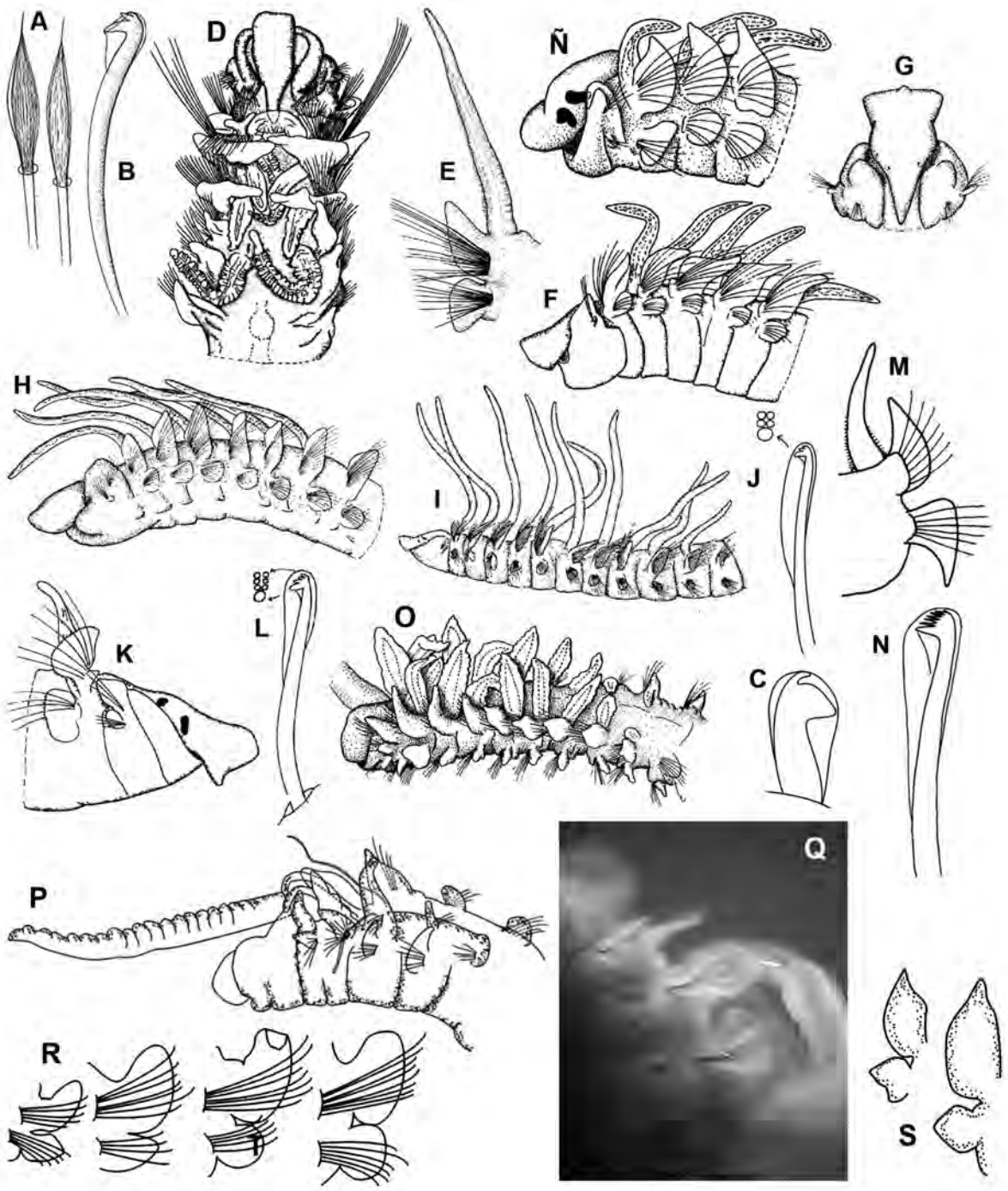


Figura 7. *Microspio paradoxa* A) setas anteriores, B) gancho semiencapuchado. *M. minuta* C) Gancho encapuchado. *Minuspio fauchaldi* D) Extremo anterior (VD). *M. japonica* E) Parápodo con branquia cirriforme. *Minuspio* sp. F) Extremo anterior, vista lateral (VL). *M. delta* G) Extremo anterior (VD), H) Extremo anterior (VL). *M. pulchra* I) Extremo anterior (VL). *M. perkinsi* J) gancho cubierto. *M. wireni* K) Extremo anterior (VL), L) Gancho cubierto. *M. cirrifera* M) Parápodo con branquia, N) Gancho cubierto multidentado. *M. multibranchiata* Ñ) Extremo anterior (VL). *M. sandersi* O) Extremo anterior (VL). *Paraprionospio dibranchiata* P) Extremo anterior (VL). *P. alata* Q) Extremo anterior (VL). *P. tamaii* R) Parápodos anteriores. *P. yokoyamai* S) Parápodos anteriores. Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal. Modificado de: A, Blake (1983); C, Hartmann-Schröder (1962), *D*, F, K y Ñ Maciolek (1985); E, Okuda (1935); G, Hartman (1965); I, Imajima (1990); M, Mackie (1984); O, Maciolek (1981), P y Q Delgado-Blas & Carrera-Parra (2018); R y S Delgado-Blas (2004).

3(1) Setígero 1 con lamela notopodial (Fig. 7Ñ) **6**
– Setígero 1 sin lamela notopodial (Fig. 7F) **4**

4(3) Con crestas dorsales **5**
– Sin crestas o costillas dorsales ..... *M. lighti* (Maciolek, 1985) (P) (G, Q)

5(4) Prostomio con 1 protuberancia (Fig. 7G); con 6 pares de branquias cirriformes (Fig. 7H) . ..... *M. delta* (Hartman, 1965) (P, Q) (G)
– Prostomio con 5 protuberancias; con 9-10 pares de branquias cirriformes (Fig. 7I) .... *M. pulchra* Imajima, 1989 (P, Q)

6(3) Con setas sables; ganchos encapuchados multidentados **7**
– Sin setas sables; ganchos encapuchados con dos pares de dientes accesorios (Fig. 7J) .... *M. perkinsi* (Maciolek, 1985) (G)

7(6) Con crestas o costillas dorsales; con 3 o 5-6 pares de dientes accesorios **8**
– Sin crestas o costillas dorsales; con 4 pares de dientes accesorios **9**

8(7) Neurolamela del setígero 2 ventralmente redondeada (Fig. 7K); con 8-10 pares de branquias; con 3 pares de dientes accesorios (Fig. 7L) ..... *M. wireni* (Maciolek, 1985) (G)
– Neurolamela del setígero 2 ventralmente puntiaguda (Fig.7M); con 4-6 pares de branquias; con 5-6 pares de dientes accesorios (Fig. 7N) ..... *M. cirrifera* (Wirén, 1883) (P, Q)

9(7) Peristomio con grandes alas laterales; con ojos; branquias triangulares, lisas (Fig. 7Ñ) .... *M. multibranchiata* (Berkeley, 1927) (P) (G, Q)
– Peristomio sin alas laterales; sin ojos; branquias arrugadas, robustas (Fig. 7O) .... *M. sandersi* Maciolek, 1981 (P)

Paraprionospio **Caullery, 1914**

1 Con dos pares de branquias (Fig. 7P); peristomio con pequeñas alas laterales; notosetas capilares anteriores alimbadas ..... *P. dibranchiata* Delgado-Blas & Carrera-Parra, 2018 (G)
– Con tres pares de branquias; peristomio con grandes o moderadas alas laterales; notosetas capilares anteriores uni- o bilimbadas **2**

2(1) Peristomio con grandes alas laterales que encierran casi todo el prostomio; lamelas neuropodiales postsetales en setígero 3 triangular, en setígeros 4–6 reniformes (Fig. 7Q); lamelas notopodiales presetales fusionadas basalmente con las lamelas notopodiales postsetales en setígeros anteriores ..... *P. alata* (Moore, 1923) (P)
– Peristomio con alas laterales de tamaño moderado, nunca encierra el prostomio; lamelas neuropodiales postsetales en setígero 3 redondeadas o cordadas, en setígeros 4-6 redondeadas; lamelas notopodiales presetales no fusionadas con las lamelas postsetales notopodiales en setígeros anteriores **3**

3(2) Lamelas notopodiales postsetales ovales en setígeros 1–2 (Fig. 7R); setígeros 4–6 reniformes (Fig. 7R); todos los ganchos con 3 pares de dientes y un solo diente medio en el extremo distal ..... *P. tamaii* Delgado-Blas, 2004 (G)
– Lamelas notopodiales postsetales triangulares de los setígeros 1–2, setígeros 4-6 triangulares o subtriangulares; ganchos con 3–4 pares de dientes, sin un solo diente medio **4**

4(3) Crestas dorsales ausentes; lamelas neuropodiales postsetales redondeados en los setígeros 2-3 ..... *P. pinnata* (Ehlers, 1901) (P, Q)
– Crestas dorsales presentes; lamela neuropodial postsetal triangular en setígero 2, cordados en setígero 3 (Fig. 7S) ..... *P. yokoyamai* Delgado-Blas, 2004 (G)

Polydora **Bosc, 1802**

1 Con tentáculo nucal **2**
– Sin tentáculo nucal **4**

2(1) Espinas del setígero 5 con un diente accesorio (Fig. 8A) ..... *P. cornuta* Bosc, 1802 (P, G)
– Espinas del setígero 5 sin diente accesorio **3**

3(2) Espinas del setígero 5 delgadas, con el ápice débilmente curvo (Fig. 8B); lamela notopodial del setígero 1 corta, digitiforme (Fig. 8C) ..... *P. nuchalis* Woodwick, 1953 (P)
- Espinas del setígero 5 robustas, curvas con el ápice agudo y excavada en la parte convaca (Fig. 8D), con una ligera protuberancia subterminal; lamela notopodial del setígero 1 larga, o más larga que la antenna occipital (Fig. 8E) ..... *P. cirrosa* Rioja, 1943 (P)

4(1) Notópodos posteriores con espinas aciculares (Fig. 8F) ..... *P. colonia* Moore, 1907 (G)
– Notópodos posteriores sin espinas aciculares **5**

5(4) Ganchos encapuchados desde el setígero 7; espinas falcadas del setígero 5 con o sin un diente accesorio **6**
– Ganchos encapuchados desde el setígero 9 o posteriores; espinas falcadas del setígero 5 con un diente accesorio (Fig. 8G) ..... *P. heterochaeta* Rioja, 1939 (P)

6(5) Espinas del setígero 5 sin diente accesorio, con reborde o collar **7**
– Espinas del setígero 5 con un diente accesorio lateral, sin reborde o collar (Fig. 8K) **9**

7(6) Espinas del setígero 5 con un collar subterminal, dando la apariencia de dos largos dientes (Fig. 8H) ..... *P. spongicola* Berkeley & Berkeley, 1950 (P)
– Espinas del setígero 5 sin collar **8**

8(7) Espinas del setígero 5 falcadas con borde o ceja lateral (Fig. 8I) .....
..... *P. websteri* Hartman, 1943 (P, G, C)
– Espinas del setígero 5 falcadas, con una débil protuberancia lateral (Fig. 8J) .....
..... *P. aggregata* Blake, 1969 (G)
– Espinas del setígero 5 con una concavidad subdistal confinada por un reborde .....
..... *P. wobberi* Light, 1970 (P)

9(6) Prostomio entero; carúncula se extiende hasta los setígero 3-4 ..... **10**
– Prostomio inciso; carúncula se extiende hasta el setígero 2..... *P. ciliata* (Johnston, 1838) (P)

10(9) Con dos ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 3; espinas del setígero 5 con un diente accesorio corto (Fig. 8L) ..... *P. quintanarooensis* Delgado-Blas, 2008 (C)
– Sin ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 5; espinas del setígero 5 con un diente accesorio largo (Fig. 8M) ..... *P. rickettsi* Woodwick, 1961 (P)

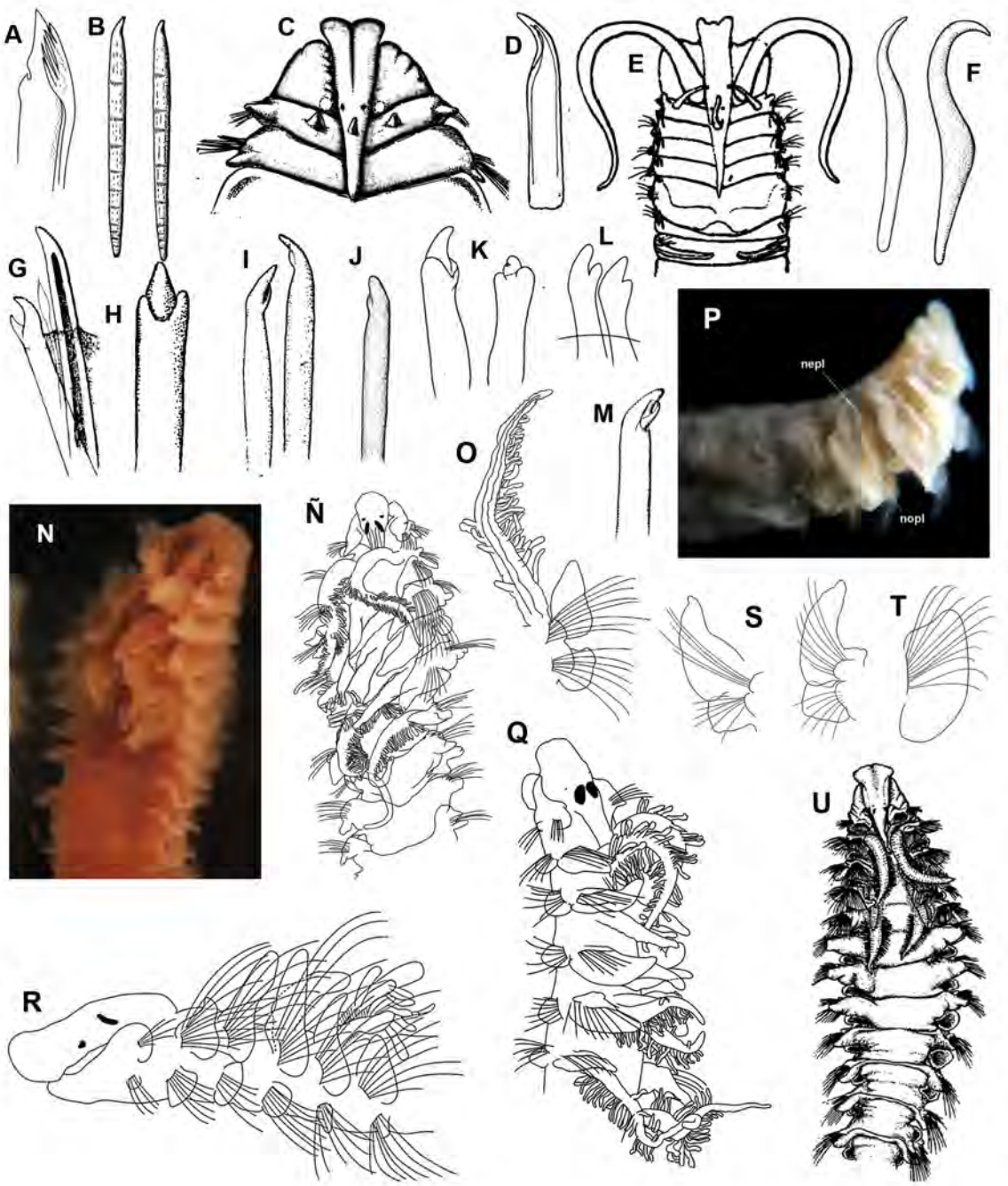


Figura 8. *Polydora cornuta* A) Espinas y setas acompañantes del setígero 5. *P. nuchalis* B) Espinas del setígero 5, C) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *P. cirrosa* D) Espina del setígero 5, E) Extremo anterior (VD). *P. colonia* F) Espinas de segmentos posteriores. *P. heterochaeta* G) Espinas y setas acompañantes del setígero 5. *P. spongicola* H) Espina del setígero 5. *P. websteri* I) Espinas del setígero 5 de dos ángulos. *P. aggregata* J) Espina del setígero 5. *P. ciliata* K) Espinas del setígero 5. *P. quintanarooensis* L) Espinas del setígero 5. *P. ricketts* M) Espina del setígero 5. *Prionospio heterobranchia* N) Extremo anterior (VDL). *P. caribensis* Ñ) Extremo anterior (VD). *P. rosariae* O) Parápodo y branquia del setígero 2, VL. *P. newportensis* P) Región anterior, VL. *P. texana* Q) Extremo anterior (VDL). *P. spongicola* R) Región anterior (VL). *P. jamaicensis* S) Parapodos de los setigeros 2 y 3. *P. crassumbranchiata* T) Neuropodo del setígero 3; *P. bocki* U) Extremo dorsal (VD). Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal; VDL= vista dorso-lateral. Modificado de: A, Blake (1996); B, Woodwick (1953); D, Rioja (1943); F, Moore (1907); G, Rioja (1939); H, Berkeley & Berkeley (1950); I, Hartman in Loosanoff & Engle (1943); J, Blake (1969); K, Johnston (1838); L, Delgado-Blas (2008); M, Woodwick (1961); N-S, Delgado-Blas (2014); T, Delgado-Blas (2015).

Prionospio **Malmgren, 1867**

1 Con cinco pares de branquia, 1, 4 y 5 pinadas (Fig. 8N), 2 y 3 cirriformes (Fig. 8N) **2**
– Con cuatro pares de branquias **8**

2(1) Crestas o pliegues dorsales en varios setígeros post-branquiales **3**
– Crestas o pliegues dorsales ausentes a lo largo del cuerpo **4**

3(2) Prostomio en forma triangular y peristomio pequeño fusionado con un par de pequeñas lamelas notopodiales (Fig. 8N); cuarto par de branquias pinadas con el tallo central triangular; grandes lamelas neuropodiales presetales anteriores; setas capilares anteriores siempre granuladas y ligeramente estriadas ..... *P. heterobranchia* Moore, 1907 (P, Q) (G)
– Prostomio en forma de botella y peristomio de tamaño moderado (Fig. 8Ñ); cuarto par de branquias pinadas con el tallo central elongado; pequeñas lamelas neuropodiales presetales anteriores; setas capilares anteriores no granuladas o estriadas ..... *P. caribensis* Delgado-Blas, 2014 (C)

4(2) Lamelas neuropodiales post-setales del setígero 2 redondeadas, cuadradas o romboidales; los bordes ventrales y dorsales de las lamelas notopodiales y neuropodiales anteriores traslapadas o se tocan entre ellas **5**
– Lamelas neuropodiales post-setales del setígero 2 subrectangulares, con procesos dorsalmente dirigido y las esquinas inferiores redondeadas (Fig. 8O); los bordes ventrales y dorsales de las lamelas notopodiales y neuropodiales anteriores separadas entre ellas ... *P. rosariae* Delgado-Blas, 2014 (C)

5(4) Prostomio con un pequeño chipote medial en el margen anterior; lamelas neuropodiales del setígero 3 subtriangular y grandes lamelas neuropodiales pre-setales en la región anterior (Fig. 8P); los bordes ventrales y dorsales del notopodio y neuropodio traslapados en los setígeros 2–8; ganchos sin capuchas secundarias ..... *P. newportensis* Reish, 1959 (P)
– Prostomio sin chipote medial; lamelas neuropodiales del setígero 3 redondeadas o cuadradas y pequeñas lamelas neuropodiales pre-setales anteriores; bordes ventrales y dorsales de las lamelas notopodiales y neuropodiales traslapadas o se tocan en los setígeros 2–4; ganchos con capuchas secundarias **6**

6(5) Prostomio redondeado anteriormente; peristomio largo; lamelas neuropodiales del setígero 2 cuadrados o romboide; setas notopodiales anteriores no granuladas; ganchos encapuchados con 2-3 pares de dientes **7**
– Prostomio truncado anteriormente; peristomio corto; lamelas neuropodiales de los setígeros 2–3 redondeados (Fig. 8Q); setas notopodiales anteriores granuladas; ganchos encapuchados con 4 pares de dientes ..... *P. texana* Hartman, 1951 (G)

7(6) Lamelas neuropodiales romboides del setígero 2 y del setígero 3 redondeado (Fig. 8R); setas sable sin vainas; ganchos encapuchados con 2-3 pares de dientes ..... *P. spongicola* Wesenburg-Lund, 1958 (C)
– Lamelas neuropodiales de los setígeros 2–3 cuadrados (Fig. 8S); setas sable con vainas; ganchos encapuchados con 3 pares de dientes ..... *P. jamaicensis* Delgado-Blas, 2014 (C)

8(1) Primer par de branquias con pínulas y los pares 2-4 apinadas; bolsas interparapodiales presentes **9**
– Primer y cuarto par de branquias pinadas y pares 2-3 apinadas; bolsas interparapodiales ausentes **10**
– Primero, segundo y tercer par apinados y cuarto par pinado ..... *P. vermillionensis* (Fauchald, 1972) (B)

9(8) Lamelas neuropodiales post-setales rectangulares, más angular, dorsalmente dirigidas sobre los setígeros 2–5 (Fig. 8T); lamelas neuropodiales pre-setales cortas en los setígeros medios; todos los capilares de los setígeros anteriores alimbados; setas sable con puntas ligeramente limbadas; ganchos con seis pares de dientes pequeños .... *P. crassumbranchiata* Delgado-Blas, 2015 (G)

– Lamelas neuropodiales del setígero 2 redondeadas; angular, dorsalmente dirigida en el setígero 3; ampliamente redondeado, cada vez más elíptica en los setígeros 4–5; lamelas neuropodiales pre-setales conspicuos en los setígeros medios; todos los capilares de la región anterior con vaina; setas sable sin puntas limbadas; ganchos con seis o siete pares de dientes pequeños ..... *P. ehlersi* Fauvel, 1928 (P, Q)

10(8) Con bolsas interparapodiales desde los setígeros 2-3 (Fig. 8U) .... *P. bocki* Söderström, 1920 (P, Q)

– Sin bolsas interparapodiales desde los setígeros 2-3 ..... **11**

11(10) Crestas o pliegues dorsales en varios setígeros post-branquiales ausentes **12**

– Crestas o pliegues dorsales en varios setígeros post-branquiales presentes **13**

12(11) Lamelas notopodiales pre-setales and postsetales basalmente fusionadas entre ellas en la región branquial (Fig. 9A); lamela neuropodial post-setal cuadrada en setígero 3; todos los capilares en setígeros anteriores unilimbados; setas sable robustas, moderadamente granuladas; todos los ganchos encapuchados con cuatro pares de dientes pequeños .... *P. jonatani* Delgado-Blas, 2015 (G)

– Lamelas notopodiales pre-setales y postsetal no fusionadas basalmente entre ellas en la región branquial; lamelas neuropodiales post-setales foliares (Fig. 9B), con puntas redondeadas que se proyectan dorso-lateralmente en el setígero 3; todos los capilares en setígeros anteriores alimbados; setas sable delgadas, distalmente granuladas; ganchos encapuchados con tres o cuatro pares de dientes pequeños ..... *P. dubia* Day, 1961 (P)

13(11) Pliegues cuticulares dorso-lateral en setígeros 4 a 9–13; setígero 1 con lamelas notopodiales post-setales grandes y subtriangulares ..... *P. steenstrupi* Malmgren, 1867 (P)

– Pliegues cuticulares dorso-laterales ausentes; setígero 1 con lamelas notopodiales post-setales pequeñas y redondeadas **14**

14(13) Con crestas dorsales prominentes desde algunos de los setígeros 6–9 y pliegues dorsales pequeños presentes o ausentes en los siguientes setígeros; ganchos encapuchados con capucha secundaria **15**

– Sin crestas dorsales prominentes en los setígeros 7–9, pero si pliegues dorsales pequeños en los siguientes setígeros; ganchos encapuchados sin capucha secundaria; prostomio con un pequeño chipote medial (Fig. 9C); lamelas neuropodiales pre-setales anteriores grandes.... ..... *P. austella* Delgado-Blas, 2015 (G)

15(14) Con crestas dorsales prominentes a partir del setígero 6 y a través de un número variable de setígeros (Fig. 9D); con un chipote medial en el margen anterior del prostomio; pares de branquias 1 y 4 de distinto tamaño ..... *P. jubata* Blake, 1996 (P)

– Con crestas dorsales a partir del setígero 7; sin chipote medial en el prostomio **16**

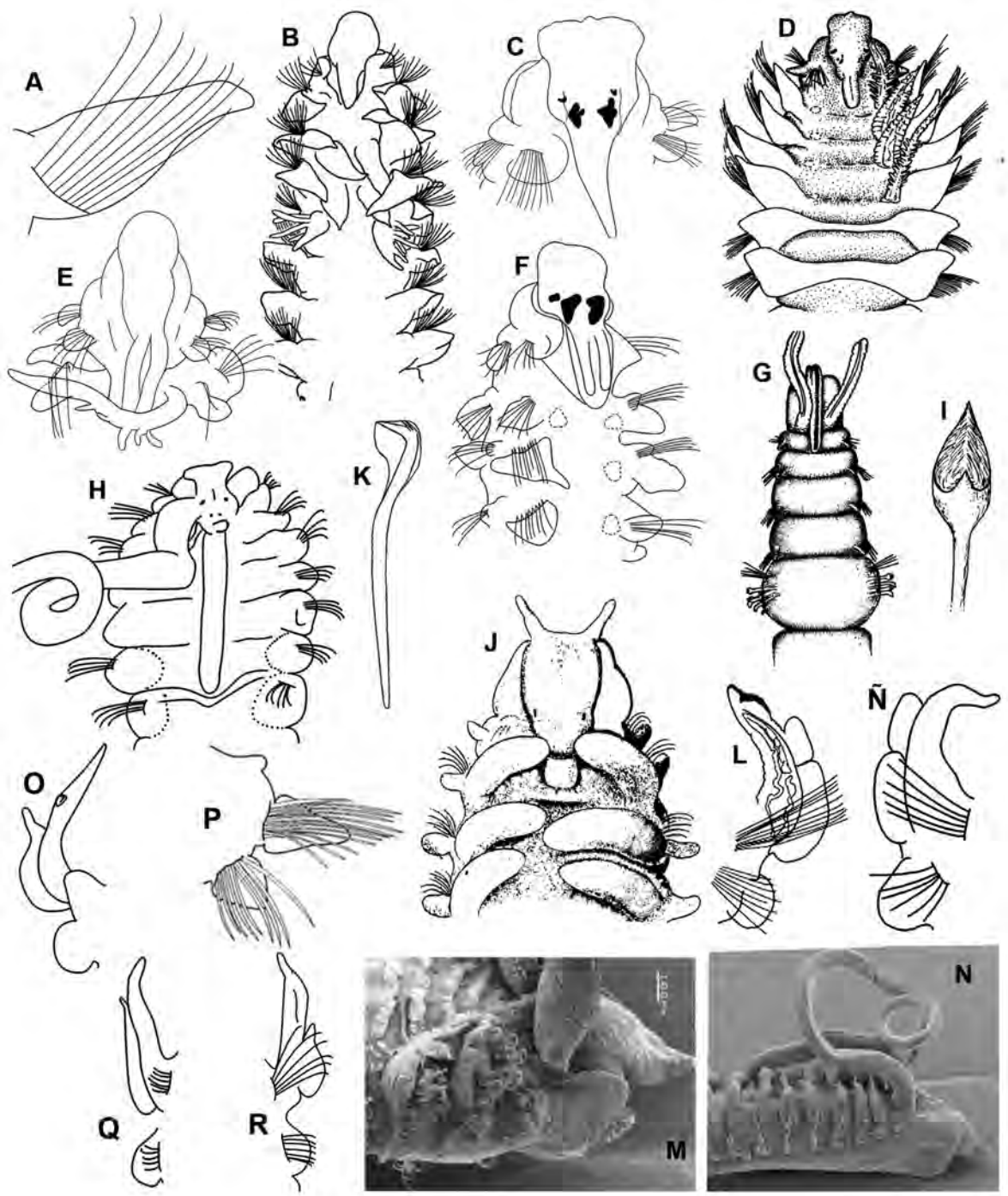


Figura 9. *Prionospio jonatani* A) Notopodo del setígero 2. *P. dubia* B) Extremo anterior (VD). *P. austella* C) Prostomio (VD). *P. jubata* D) Extremo anterior (VD). *P. rotunda* E) Extremo anterior (VD). *P. oligopinnulata* F) Extremo anterior (VDL). *Pseudopolydora reishi* G) Extremo anterior (VD). *P. floridensis* H) Extremo anterior (VD). *P. antennata* I) Espina bidentada (VF). *Rhynchospio glutaea* J) Extremo anterior (VD). *Scolelepis tridentata* K) Gancho cubierto. *S. squamata* L) Parápodo con branquia; *Scolelepis* sp. M) Extremo anterior (VDL). *S. vossae* N) Extremo anterior (VL). *S. agilis* Ñ) Parápodo con branquia. *S. goodbodyi* O) Parápodo con branquia. *S. andradei* P) Parápodos (VL). *S. acuta* Q) Parápodo con branquia. *S. minuta* R) Parápodo con branquia. Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal; VF= vista frontal; VDL= vista dorso-lateral. Modificado de: A, C, E y F, Delgado-Blas (2015); B, Day (1961); D, I-K Blake (1996); G, Woodwick (1964); H, Delgado-Blas (2008); J, Ehlers (1897); L, M, N, Ñ, Q y R Delgado-Blas (2006); O, Jones (1962); P, Delgado-Blas, Diaz & Linero-Arana (2010).

16(15) Cresta dorsal grande en el setígero 7; sin pliegues dorsales en los setígeros post-branquiales; prostomio redondeado anteriormente (Fig. 9E); lamelas neuropodiales del setígero 1 redondeadas; trapezoide y ligeramente puntiaguda dorsalmente en el setígero 3; segundo y tercer par branquial cirriforme; todos los ganchos con cuatro pares de dientes . ..... *P. rotunda* Delgado-Blas, 2015 (G, C)

– Crestas dorsales grandes en los setígeros 7 y 8 o 7–9; con pliegues dorsales bajos en los setígeros post-branquiales **17**

17(16) Prostomio de forma cuadrada, anteriormente truncado (Fig. 9F); lamela postsetal notopodial del setígero 1 de tamaño moderado, no erectas; crestas dorsales altas en los setígeros 7 y 8; pliegues dorsales bajos en los setígeros 9–14; lamelas presetales notopodiales anteriores cortas; lamelas postsetales neuropodial subtriangulares y puntiagudas ventralmente en los setígeros 2–3; pares branquiales 2 y 3 apinadas, triangulares .... *P. oligopinnulata* Delgado-Blas, 2015 (G)

– Prostomio subtriangular, redondeado anteriormente; lamela postsetal notopodial del setígero 1 grande y erecta; crestas dorsales altas en los setígeros 7–9; pliegues dorsales bajos en los setígeros 10–12; lamelas presetales notopodiales anteriores grandes; lamela postsetal neuropodial del setígero 2 redondeadas, y neuropodio del setígero 3 trapezoidal, dirigidas dorsalmente; pares branquiales 2 y 3 apinadas, cirriformes ... *P. cristata* Foster, 1971 (G, C)

Pseudopolydora **Czerniavsky, 1881**

1 Con antena nucal; carúncula se extiende después del setígero 3 ..... **2**

– Sin antena nucal; carúncula se extiende hasta el margen posterior del setígero 1 (Fig. 9G)..... ..... *P. reishi* Woodwick, 1964 (P)

2(1) Prostomio en forma de T (Fig. 9H) ..... *P. floridensis* Delgado-Blas, 2008. GC.

– Prostomio inciso **3**

3(2) Carúncula se extiende hasta los setígeros 5-6; espinas del setígero 5 bidentadas (Fig. 9I) . ..... *P. antennata* (Claparède, 1870) (C)

– Carúncula se extiende hasta los setígeros 3-4; espinas del setígero 5 unidentadas .... *P. kempi* (Southern, 1921) (P, Q)

Rhynchospio **Hartman, 1936**

1 Peristomio moderadamente a bien desarrollado (Fig. 9J); con dos o más de pares de ojos; branquias largas y sobrelapadas entre ellas **2**

– Peristomio reducido; con un par de ojos; ganchos encapuchados desde el setígero 37; branquias cortas..... *R. inflatus* (Foster, 1971) GC

2(1) Ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 8-9..... ..... *R. harrisae* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2010 (G)

– Ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 13-21 .... *R. glutaea* (Ehlers, 1897) (P, G, Q)

Scolelepis **de Blainville, 1828**

1 Ganchos multidentados, eje de lo ganchos curvos ..... (*Parascolelepis*) Maciolek, 1987 ..... **2**

– Ganchos falcados con 0-3 pequeños dientes, eje de los ganchos rectos .... (*Scolelepis*) Maciolek, 1987 ..... **3**

2(1) Primer setígero unirrameo; ganchos encapuchados multidentados ..... *S.* (*P.*) *texana* Foster, 1971 (P, Q) (G)
– Primer setígero birrameo; ganchos encapuchados tridentados (Fig. 9K) ..... *S.* (*P.*) *tridentata* (Southern, 1914) (P)

3(1) Con ganchos encapuchados notopodiales **4**
– Sin ganchos encapuchados notopodiales **7**

4(3) Ápice de las branquias con protuberancias glandulares (Fig. 9L) ..... *S.* (*S.*) *squamata* (Müller 1806) (P, Q)
– Ápice de las branquias sin protuberancias glandulares **5**

5(4) Peristomio separado del prostomio, con pequeñas alas laterales (Fig. 9M); ganchos bi- y tridentados..... **6**
– Peristomio completamente fusionado al prostomio, sin alas laterales (Fig. 9N); ganchos uni-, bi- y tridentados..... *S.* (*S.*) *vossae* Delgado-Blas, 2006 (G)

6(5) Notópodos anteriores con lamelas enteras, onduladas; ganchos tridentados ..... *S.* (*S.*) *lighti* Delgado-Blas, 2006 (G, C)
– Notópodos anteriores con lamelas bilobadas (Fig. 9Ñ); ganchos bi- y tridentados..... *S. agilis* (Verrill, 1873) (P, Q)

7(3) Con tentáculo occipital ..... *S. arenicola* Hartmann-Schröder, 1959 (P)
– Sin tentáculo occipital..... **8**

8(7) Peristomio largo; ganchos uni, bi-,tridentados **9**
– Peristomio corto; ganchos sólo tridentados **10**

9(8) Lamela neuropodial del setígero 1 redondeada; alas peristomiales laterales pequeñas; región media del cuerpo con branquias con células glandulares en el margen distal (Fig. 9O); ganchos uni, bi-, tridentados ..... *S.* (*S.*) *goodbodyi* (Jones, 1962) (C)
– Lamela neuropodial del setígero 1 subtriangular (Fig. 9P); alas peristomiales laterales bien desarrolladas; branquias sin células glandulares en el margen distal; ganchos uni, bidentados ..... *S.* (*S.*) *andradei* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2009 (C)

10(8) Peristomio con alas laterales bien desarrolladas; branquias alargadas y cónicas (Fig. 9Q); notópodo del setígero 1 triangular ..... *S.* (*S.*) *acuta* (Treadwell, 1914) (P)
– Peristomio con alas laterales poco desarrolladas; branquias ovales alargadas y abruptamente estrechas en el ápice (Fig. 9R); notópodo del setígero 1 oval ..... *S.* (*S.*) *minuta* (Treadwell, 1939) (C)

Spio **Fabricius, 1785**

1 Prostomio con incision frontal (Fig. 10A); neuroganchos bidentados ..... *Spio filicornis* (Müller, 1776) (P, Q)
– Prostomio entero; neuroganchos tridentados (Fig. 10B) **2**

2(1) Branquia del setígero 1 reducida (Fig. 10C) ..... *S. maculata* Hartman, 1961 (P)
– Branquia del setígero 1 bien desarrollada **3**

3(2) Setas sable falcadas bidentadas (Fig. 10D) ..... *S. blakei* Blake & Hudenov, 1978 (P, Q)
– Setas sable no falcadas, unidentadas ..... *S. pettibonae* Foster, 1971 (G, C)

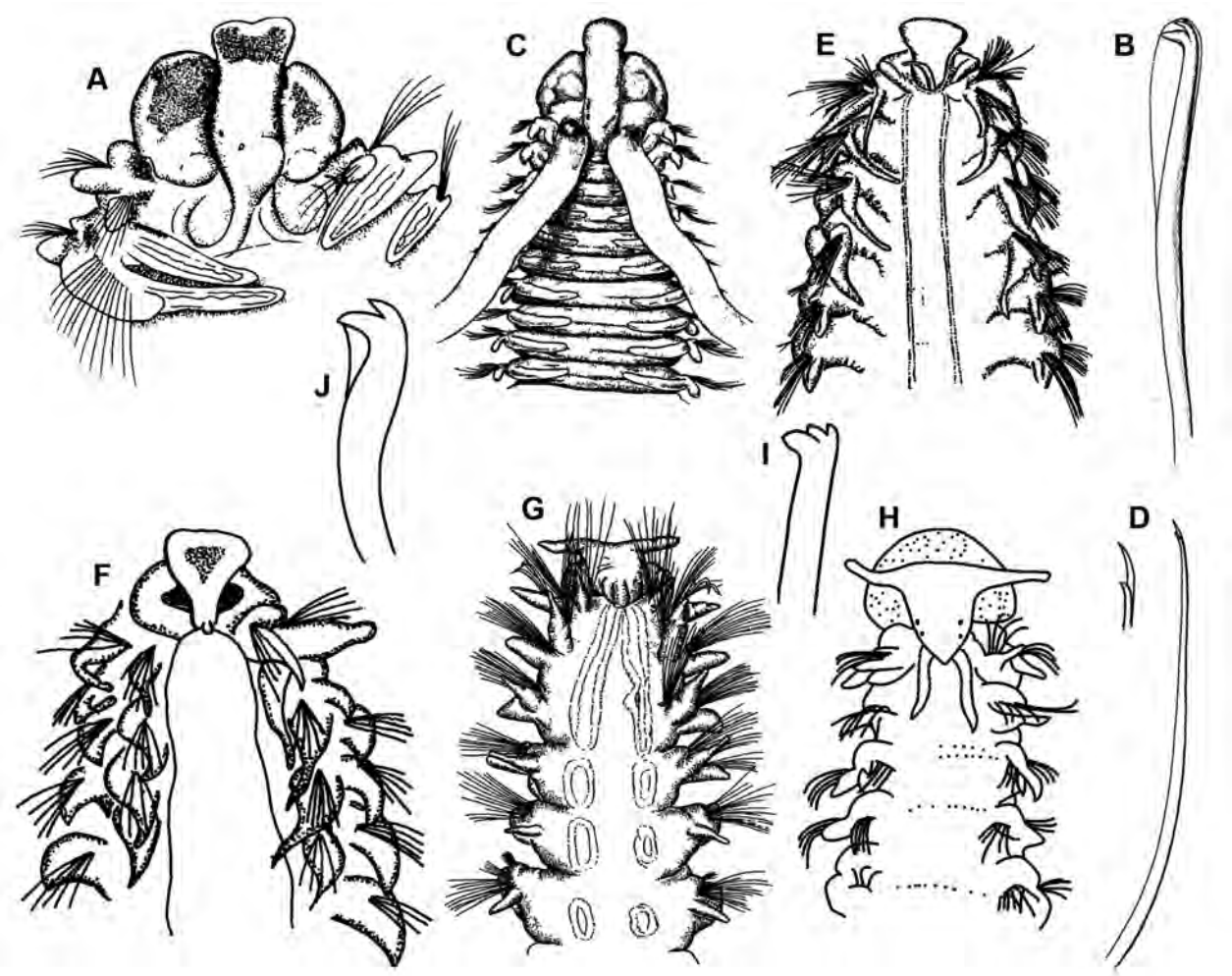


Figura 10. *Spio filicornis* A) Extremo anterior (VD). *Spio* sp. B) Gancho cubierto. *S. maculata* C) Extremo anterior (VD). *S. blakei* D) Setas bífidas. *Spiophanes kroeyeri* E) Extremo anterior (VD). *S. lowai* F) Extremo anterior (VD); *S. anoculata* G) Extremo anterior (VD), *S. bombyx* H) Extremo anterior (VD). *S. duplex* I) Gancho sin capucha. *S. wigleyi* J) Gancho semiencapuchado. Abreviaturas: VD= vista dorsal. Modificado de: A, Maciolek (1990); C, Hartman (1961); D, Maciolek (1990); E, Grube (1860); F, Solis-Weiss (1983), G) *S. anoculata* Hartman (1960), H) *S. bombyx* Blake (1996), I) *S. duplex* Blake (1996), J) *S. wigleyi* Blake (1996).

Spiophanes **Grube, 1860**

1 Con antenna occipital **2**
– Sin antenna occipital **6**

2(1) Con bolsas vetrolaterales intersegmentales **3**
– Sin bolsas ventrolaterales intersegmentales **5**

3(2) Órganos nucales se extienden hasta los setígeros 14-16 (Fig. 10E); lamelas de los setígeros 1-7 y 14-35 pigmentadas ..... *S. kroeyeri* Grube, 1860 (P, G, Q)
– Órganos nucales dorsales se extienden hasta los setígeros 8-11; lamelas de los setígeros 9-14 pigmentadas **4**

4(3) Prostomio pigmentado (Fig. 10F) ..... *S. lowai* Solís-Weiss, 1983 (P)
– Prostomio sin pigmentación ..... *S. fimbriata* Moore, 1923 (P)

5(2) Órganos nucales se extienden hasta el setígero 15; ganchos neuropodiales sin capucha (Fig. 2J) ..... *S. berkeleyorum* Pettibone 1962 (P)
– Órganos nucales se extienden hasta el setigero 3, en los subsiguientes prolongándose como parches hasta la mitad del cuerpo (Fig. 10G); ganchos neuropodiales con capucha reducida (Fig. 2I) ..... *S. anoculata* Hartman, 1960 (P)

6(1) Prostomio con cuernos digitiformes largos; órganos nucales se extienden hasta el setígero 2 (Fig. 10H) ..... *S. bombyx* (Claparède, 1870) (P, G, Q)
– Prostomio con cuernos cortos o sin proyecciones antero-laterales; órganos nucales se extienden hasta después del setígero 4 ..... **7**

7(6) Órganos nucales se extienden hasta los setígeros 13-14; ganchos neuropodiales sin capucha (Fig. 10I) ..... *S. duplex* (Chamberlin, 1919) (P)
– Órganos nucales se extienden hasta el setígero 4; ganchos neuropodiales con capucha reducida (Fig. 10J) ..... *S. wigleyi* Pettibone, 1962 (P) (G, Q)

Agradecimientos

Esta contribución se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT–CONACYT (A3–S–73811). Se agradecen los comentarios de Luis Fernando Carrera-Parra (ECOSUR) y Óscar Felipe Díaz Díaz que con sus observaciones ayudaron a mejorar sustancialmente el trabajo.

Referencias

Andrews EA. 1891. Report upon annelid polychaeta of Beaufort, North Carolina. Proc Nat Mus, 14, 852: 277–302

Augener H. 1927. Polychaeten von Curaçao. Bijdr Dierkunde Amsterdam, 25, 39–82.

Berkeley E. & Berkeley C. 1950. Notes on Polychaeta from the coast of western Canada. IV. Polychaeta Sedentaria. Ann Mag Nat Hist, ser 12, 3: 50–69.

Blake JA. 1969. Reproduction and larval development of *Polydora* from northern New England (Polychaeta: Spionidae). Ophelia 7: 1–63.

Blake JA. 1979. Four new species of *Carazziella* (Polychaeta: Spionidae) from North and South America, with a redescription of two previously described forms. Proc Biol Soc Wash 92: 466–481.

Blake JA. 1981. *Polydora* and *Boccardia* species (Polychaeta: Spionidae) from western Mexico, chiefly from calcareous habitats. Proc Biol Soc Wash 93:947–962.

Blake JA. 1986. A new species of *Boccardia* (Polychaeta: Spionidae) from the Galápagos Islands and a redescription of *Boccardia basilaria* Hartman from Southern California. Bull South Calif Acad Sci 85: 16–21.

Blake JA. 1996. Family Spionidae Grube, 1850. *In*: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 3 vol. 6. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp 81–223.

Blake JA. & Arnofsky PL. 1999. Reproduction and larval development of the spioniform. Polychaeta with application systematics and phylogeny. Hidrobiologia 402: 57–106.

Blake JA. & Kudenov JD. 1978. The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas, with a revision of the genera. Mem Nat Mus Victoria 39: 171–280.

Blake JA. & Kudenov JD. 1981. Larval development, larval nutrition, and growth for two *Boccardia* species (Polychaeta: Spionidae) from Victoria, Australia. Mar Ecol Progr Ser 6: 175–182.

Blake JA. 1983. Polychaetes of the family Spionidae from South America, Antarctica and adjacent seas and islands. Biology of Antarctic Seas XIV. Antarct Res Ser 39:205–288.

Blake JA. & Maciolek NJ. 1992. A new genus and two new species of Spionidae (Polychaeta) from hydrothermal vents at the Guaymas Basin and Juan de Fuca Ridge, with comments are a related species from the western North Atlantic. Proc Biol Soc Wash. 105: 723–732.

Blake JA. & Woodwick KH. 1972. New species of Polydora from the coast of California (Polychaeta: Spionidae). Bull South Calif Acad Scien 70: 72–79.

Blake JA. Maciolek NJ & Meißner K. 2017. Spionidae Grube, 1850. *In:* W Westheide & P Günter (eds) Annelida: Polychaetes. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Handbook of Zology Online 1–109.

Claparède E. 1870. Les Annelides Chetopodes du Golfe de Naples. Mém Soc Phys Hist Nat Genève 20(2): 365–542, 14 plates.

Dauer DM. 1985. Functional morphology and feeding behavior of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta: Spionidae). Mar Biol 85: 143–151.

Dauer DM. 1997. Functional morphology and feeding behavior of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae). Bull Mar Scien 60: 512–516.

Dauer DM, Maybury CA & Ewing RM. 1981. Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. J Exp Mar Biol Ecol 54: 21–38.

Dauer DM, Mahon HK & Sarda R. 2003. Functional morphology and feeding behavior of *Streblospio benedicti* and *S. shrubsolii* (Polychaeta: Spionidae). Hydrobiologia 496: 207–213.

Day JH. 1961. The polychaete fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dredged off Cape coasts with a few new records from the shore. J Linn Soc London 44: 463–560.

Delgado-Blas VH. 2004. Two new species of *Paraprionospio* (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region and comments of the genus status. Hydrobiologia 520: 189–198.

Delgado-Blas VH. 2006. Partial revision of *Scolelepis* (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean Region, with the description of two new species and a key to species recorded in the area. Contr Zool 75(1/2): 75–97.

Delgado-Blas VH. 2008. *Polydora* and related genera (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region. J Nat Hist 42(1): 1–19.

Delgado-Blas VH. 2014. Redescriptions and reestablishments of some species belonging to the genus *Prionospio* (Polychaeta, Spionidae) and descriptions of three new species. Helgol Mar Res 68: 113–132.

Delgado-Blas VH. 2015. *Prionospio* (Polychaeta, Spionidae) from the Grand Caribbean Region, with the descriptions of five new species and a key to species recorded in the area. Zootaxa 3905: 69–90.

Delgado-Blas VH & Carrera-Parra LF. 2018. New phylogenetic analysis of *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta: Spionidae), with description of a new species from the Gulf of Mexico. *Zool Stud* 57: 52

Delgado-Blas VH & Díaz-Díaz O. 2010. Description of two new species of *Malacoceros* and *Rhynchospio* spionids (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean región. Rev Chilena Hist Natur 83: 249–257.

Delgado-Blas VH & Díaz-Díaz O. 2013. *Malacoceros longiseta*, a new species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. Mar Biodivers 43: 181–187.

Delgado-Blas VH & Díaz-Díaz O. 2016. Redescription of two species and five new species of *Dispio* Hartman, 1951 (Spionidae: Polychaeta) from the Eastern Pacific Coast and Caribbean Sea, with a review of the genus. Zootaxa 4178(2): 151–181.

Delgado-Blas VH, Díaz-Díaz O & Viétez JM. 2018. New species of *Dispio* Hartman, 1951 and *Streblospio* Webster, 1879 (Polychaeta, Spionidae) from the coast of the Iberian Peninsula. Zootaxa 4410(3): 525–538.

Delgado-Blas VH, Díaz-Díaz O & Viétez JM. 2019. On the diversity of the genus *Spiophanes* Grube, 1860 (Annelida: Spionidae) in the Spanish peninsular coast, with descriptions of two new species. Cah Biol Mar 60: 335–351.

Delgado-Blas VH & Salazar-Silva P. 2011. Taxonomic catalogue of the Spionidae (Annelida: Polychaeta) of the Grand Caribbean. Zootaxa 2782: 39–66.

Dorsett DA 1961. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing. J Mar Biol Assoc UK 41: 577–590.

Ehlers E. 1897. Polychaeten. Hamburger Magalhaenische Sammelreise. Hamburg, Friedrichsen & Co. 148 pp., 9 plates.

Fauvel P. 1928. Annelides polychetes nouvelles de 1'Indie. Bullutin Museum d'Histoire Naturelle, Paris 34: 90–96.

Foster N. 1969. New species of spionids (Polychaeta) from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea, with a partial revision of the genus *Prionospio*. Proc Biol Soc Wash 82: 381–400.

Foster N 1971. Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands 36: 1–183.

Gibson GI, Paterson H, Taylor & B Woodridge. 1999. Molecular and morphological evidence of a single species, *Boccardia proboscidea* (Polychaeta: Spionidae), with multiple development modes. Mar Biol 134: 743–751.

Hannerz L. 1956. Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). Zool Bidrag Upps 31: 1–204.

Hartman 0. 1939. The polychaetous annelids collected on the presidential cruise of 1938. Smithsonian Miscellaneous Collections, 98(13): 2–17.

Hartman O. 1940. *Boccardia proboscidea*, a new species of spionid worm from California. J Wash Acad Sci 30: 382–387.

Hartman O. 1943. Description of *Polydora websteri* Hartman. *In:* Loosanoff, V.L. and J.B. Engle, *Polydora* in oysters suspended in the water. Biol Bull 85: 69-78.

Hartman O. 1960. Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins of Southern California. Allan Hancock Pac Exped 22: 69-215.

Hartman O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Allan Hancock Occ Pap 28: 1–378.

Hartmann_Schröder G. 1962. Die Polychaeten des Eulitorals. Zur Kenntnis des Eulitorals der chilenischen Pazifikküste und argentinischen Küste II. Mitt Hamn Zool Mus 60 Ergänzungsband: 57-167.

Hernández-Alcántara P, González-Ortíz L & Solís-Weiss V. 1994. Los espiónidos (Polychaeta: Spionidae) del Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, México. Rev Biol Trop 42(3): 567–577.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 1995. Seasonal variations of the Spionida (Palpata: Canalipalpata) in

the sublittoral zone of the Gulf of Califonia. Mar Ecol 26: 273–285.
Hernández-Alcántara P, Tovar-Hernández MA & Solís-Weiss V. 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described for the Mexican Pacific: an historical review and an updated checklist. Lat Am J Aquat Res 36(1): 37–61.
Imajima M. 1990. Spionidae (Annelida, Polychaeta) from Japan III. The genus *Prionospio (Minuspio)*. Bull Nat Sci Mus Ser A (Zoology) 16: 61–78.
Imajima, M. 1992. Spionidae (Annelida, Polychaeta) from Japan VIII. The genus *Scolelepis*. Bull Nat Sci Mus Ser A (Zoology) 18: 1–34.
Jacobi R. 1883. Anatomisch-histologische Untersuchung der Polydoren der Kieler Bucht. Inaugural Dissertation, Kiel: 1–35, 2 plates.
Jones ML. 1962. On some polychaetous annelids from Jamaica, the West Indies. Bull Amer Mus Nat Hist 124 (5), 169–212.
Johnson PG. 1984. Family Spionidae Grube, 1850. *In:* Uebelacker JM & Johnson PG (eds.) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor & Associates, Inc. Mobile, AL. pp 6–1 to 6–69.
Johnston G. 1838. Miscellanea zoologica, Aricidae. Mag Zool Bot 2:63–73, pls. 2–3. Edinburgh.
Langerhans P. 1880. Die Wurmfauna von Madeira. Z Wiss Zool 34: 87–143.
Maciolek NJ. 1981. A new genus and species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from the North and South Atlantic. Proc Biol Soc Wash 94: 228–239.
Maciolek NJ. 1984. A new species *of Polydora* (Polychaeta: Spionidae) from deep water in the north-west Atlantic Ocean, and new records of other polydorid species. Sarsia 69: 123–131.
Maciolek NJ. 1985. A revision of the genus *Prionospio* Malmgren, with special emphasis on species from the Atlantic Ocean, and new records of species belonging to the genera *Apoprionospio* Foster and *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta, Annelida, Spionidae). Zool J Linn Soc 84: 325–383.
Maciolek NJ. 1990. A redescription of some species belonging to the genera Spio and Microspio (Polychaeta: Annelida) and descriptions of three new species from the northwestern Atlantic Ocean. J Nat Hist 24: 1109–1141.
Maciolek NJ. 2000. New species and records for *Aonidella*, *Laonice*, and *Spiophanes* (Polychaeta: Spionidae) from shelf and slope depths of the Western North Atlantic. Bull Mar Sci 67: 529–547.
Mackie ASY. 1984 On the identity and zoogeography of *Prionospio cirrifera* Wiren, (1883) and *P. multibranchiata* Berkeley, (1927) (Polychaeta; Spionidae). Proc 1st Int Polychaete Conf 35–47.
Meißner K. 2005. Revision of the genus *Spiophanes* (Polychaeta, Spionidae); with new synonymies, new records and descriptions of new species. Mitt Mus Nat Kd Berl Zool Reihe 81(1): 3–66.
Meißner K & Hutchings P. 2003. *Spiophanes* species (Polychaeta: Spionidae) from Eastern Australia with descriptions of new species and an emended generic diagnosis. Rec Aust Mus 55: 117–140.
Meißner K & Blank M. 2009. *Spiophanes norrisi* n. sp. (Polychaeta: Spionidae) – a new species from the NE Pacific coast, separated from the *Spiophanes bombyx* complex based on both morphological and genetic studies. Zootaxa 2278: 1–37.
Mesnil F. 1896. Etudes de morphologic exteme chez les annelides. 1. Les spionidens des cotes de la manche. Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique 29: 110–287, pls. 7–15.
Mesnil F. 1897. Etudes de morphologic exteme chez les annelides. H. Remarques complementaires sur les spionidiens, la family nouvelle des disomidiens. La place des *Aonides (sensu* Tauber, Levinsen). Bull Biol Fr Belg 30: 83–100, I plate.
Moore JP. 1907. Description of new species of spioniform annelids. Proc Acad Nat Sci Phil 59: 195–207.
Morgan TS, Rogers AD, Paterson GLJ, Hawkins LE & Sheader M. 1999. Evidence for poecilogony in *Pygospio elegans* (Polychaeta: Spionidae). Mar Ecol Prog Ser 178: 121–132.
Okuda S. 1935 Some lacustrine polychaetes with a list of brackish-water polychaetes found in Japan. Annot Zool Japon 15: 240–246.
Orrhage L. 1964. Anatomische und morphologische Studien liber die Polychatenfamilien Spionidae, Disomidae, und Poecilochaetidae. Zool Bidrag Uppsala 36: 335–405.
Pettibone MH. 1962. New species of polychaete worms (Spionidae: *Spiophanes)* from the east and west coast of North America. Proc Biol Soc Wash 75: 77-88.
Pettibone MH. 1982. Classification of Polychaeta. *In:* Parker SP (ed) Synopsis and Classification of Living Organisms. McGraw-Hill 3–43.
Quiroga E, Soto R & Rozbaczylo N. 1999. Los poliquetos espiónidos (Polychaeta: Spionidae) y su importancia en la estructura de una comunidad: un caso de estudio en bahía Iquique, Norte de Chile (20°11´S; 70°10´W). Gayana 63(1): 1–16.
Radashevsky VI, Neretina TV, Pankova VV, Tzetlin AB & Choi JW. 2014. Molecular identity, morphology and taxonomy of the *Rhynchospio glutaea* complex with a key to *Rhynchospio* species (Annelida, Spionidae). Syst Biodivers 12(4): 424–433.
Radashevsky VI, Malyar VV, Pankova VV & Nuzhdin SV. 2016a. Molecular analysis of six *Rhynchospio* Hartman, 1936 species (Annelida: Spionidae) with comments on the evolution of brooding within the group. Zootaxa 4127(3): 579–590.
Radashevsky VI, Pankova VV, Neretina TV, Stupnikova AN & Tzetlin AB. 2016b. Molecular analysis of the *Pygospio elegans* group of species (Annelida: Spionidae). Zootaxa 4083(2): 239–250.
Reish DJ. 1959. New species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from southern California. Bull South Calif Acad Sci 58: 11-16.
Rice SA & Levin LA. 1998. *Streblospio gynobranchiata*, a

new spionid polychaete species (Annelida: Polychaeta) from Florida and the Gulf of Mexico with an analysis of phylogenetic relationships within the genus *Streblospio*. Proc Biol Soc Wash 111(3): 694–707.

Rioja E. 1939. Estudios anelidológicos 1. Observaciones acerca de varias formas larvarias y postlarvarias pelágicas de Spionidae, procedentes de Acapulco, con descripcion de una especies nueva del género *Polydora.* An Inst Biol Méx 10: 297-311.

Rioja E. 1943. Estudios anelidológicos VIII. Datos acerca de las especies del género *Polydora* Bosc de las costas Mexicanas del Pacifico. An Inst Biol Méx 14: 229-241.

Rioja E. 1947. Estudios anelidológicos XVII. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortes. An Inst Biol Méx 18: 197-224.

Rioja E. 1962. Estudios anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol Méx 33: 131-189.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Rousset V, Pleijel F, Rouse G, Erséus C & Sidall M. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistics 23: 41–63.

Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del gran Caribe. An Inst Biol Univ Nal Auton Mexico Ser Zool 67(1): 11–50.

Salazar-Vallejo SI y Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol, Univ Nal Auton Mexico, Ser Zool 75(1): 9–97.

Sato-Okoshi W, Abe H, Nishitani G & Simon CA. 2017. And then there was one: *Polydora uncinata* and *Polydora hoplura* (Annelida: Spionidae), the problematic polydorid pest species represent a single species. J Mar Biol Assoc UK 97(8): 1675-1684.

Schmarda LK. 1861. Neue wirbellose Thiere Beobachted und Gesammelt auf einer Reise um die Erde 1853 bis 1857. Leipzig, Vol. 1. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. Pt. 2: 1-164, 22 plates.

Schroeder PC & Hermans CO. 1975. Annelida: Polychaeta. *In:* Giese AC & Pearse JS (Eds.) Reproduction of marine Invertebrates. Vol 3: 1-213, Academic Press, New York.

Sigvaldadóttir E. 1998. Cladistic analysis and classification of the *Prionospio* and related genera (Polychaeta, Spionidae). Zool Scr 27(3): 175–187.

Sigvaldadóttir E, Mackie ASY & Pleijel F. 1997. Generic interrelationships within Spionidae (Annelida Polychaeta). Zool J Linn Soc 119: 473–500.

Söderström A. 1920. Studien Uber die Polychatenfamilie Spionidae. Inaugural-Dissertation, Uppsala, Almquist and Wicksells. 288 pp.

Struck TH, Nesnidal MP, Purschke G & Halanych KM. 2008. Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). Mol Phylogenet Evol 48: 628–545.

Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S, Hösel C, Kube M, Lieb B, Meyer A, Tiedemann R, Purschke G & Bleidorn C. 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. Nature 471: 95–98.

Verrill AE. 1873. Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with and account of the physical characters of the region. *United States Fish Commission*, 295–778.

Webster HE. 1879. Annelida Chaetopoda of the Virginian coast. Transactions of the Albany Institute, New York 9: 202–269, 11 plates.

Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH. 2014. Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. Mol Biol Evol 31(6): 1391–1401.

Webster HE. 1879. Annelida Chaetopoda of the Virginian coast. Transactions of the Albany Institute, New York 9: 202-269, Ilplates.

Wilson DP. 1928. The larvae of *Polydora ciliata* Johnston and *Polydora hoplura* Claparède. J Mar Biol Assoc UK 15: 567–589.

Wilson DP. 1929. The larvae of British Sabellarians. J Mar Biol Assoc U K 16: 221–268.

Woodwick KH. 1953. *Polydora nuchalis,* a new species ofpolychaetous annelid from California. J Wash Acad Sci 43: 381-383.

Woodwick KH. 1961. *Polydora rickettsi,* a new species of spionid polychaete from Lower California. Pac Sci 15: 78-81.

Woodwick KH. 1964. *Polydora* and related genera (Annelida, Polychaeta) from Eniwetok, Majuro and Bikini Atolls, Marshall Islands. Pac Sci 18: 146-159.

Yokoyama H. 2007. A revision of the genus *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta: Spionidae). Zool J Linn Soc 151: 253–284.

Zrzavý J, Říha P, Piálek L & Janouškovec J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evol Biol 9:189: 14 pp.

57. Sternaspidae Carus, 1863

Sergio I. Salazar-Vallejo[1], Oscar Díaz-Díaz[2, 3] & Nicolás Rozbaczylo[3]

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
savs551216@hotmail.com, ssalazar@ecosur.mx
2) Postgrado en Ciencias Marinas, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Venezuela
3) FAUNAMAR Ltda., Consultorías Medio Ambientales e Investigación Marina, Santiago, Chile.

Introducción

El nombre de la familia se basa en *Sternaspis* Otto, 1821 y se formó fusionando los vocablos griegos para pecho (*stern*) y escudo (*aspis*), lo que revela la confusión entonces imperante sobre los extremos del cuerpo. En realidad, el escudo se ubica en la superficie ventral, pero en la región abdominal del cuerpo. Durante casi 200 años, el patrón morfológico de los esternáspidos se reconocía como una familia separada, con un género único y que habría una o dos especies cosmopolitas, considerando las otras propuestas como sinónimos menores (Fauchald 1977).

Los esternáspidos son fácilmente reconocibles por la forma de sus cuerpos cortos e hinchados, por lo que han sido llamados gusanos maní, aunque no deben confundirse con los Sipuncula ni con los Echiura, que presentan similitudes morfológicas. También se les ha denominado lechuzas del fango, ya que el cuerpo contraído y el escudo ventral visible semejan el rostro de esas rapaces. presentan simplificación corporal. El escudo ventral tiene diferentes formas y patrones de pigmentación, pero casi siempre se distingue del resto del cuerpo.

Los miembros de esta familia se ubican en unas 50 especies descritas que se caracterizan, además de la forma del cuerpo y la presencia de un escudo ventral quitinizado, porque carecen de parápodos prominentes, y por tener hileras conspicuas de setas aciculares gruesas en el extremo anterior, haces de setas capilares que bordean al escudo, y además muchas branquias filiformes localizadas en la parte postero-dorsal del cuerpo (Hutchings 2000, Petersen 2000, Sendall & Salazar-Vallejo 2013).

Los miembros de las especies del grupo son de tamaño moderado; los adultos alcanzan los 30 mm y presentan 30-34 segmentos. Se les encuentra usualmente en fondos arenosos, fangosos o mixtos, aunque una especie, *S. fossor* Stimpson, 1853, se ha encontrado en fondos de distinta composición, desde fondos fangosos o arenosos hasta mixtos con guijarros y conchilla (Treadwell 1914, Hartman 1963, Rouse 2001). Se distribuyen desde el intermareal hasta profundidades abisales (6500 m). En algunos casos los esternáspidos pueden llegar a ser dominantes en las comunidades bénticas como se ha registrado para Corea, China, Brasil, Chile y algunas zonas del Ártico (Fiege 2019), donde pueden alcanzar densidades de 1300 ind·m^{-2} (Sendall & Salazar-Vallejo 2013).

La mayoría de las especies son marinas. Por lo general, los organismos se encuentran parcialmente enterrados con su lado dorsal hacia arriba y los filamentos branquiales extendidos hacia la interfase con la columna de agua y la parte anterior del cuerpo retraída (Rietsch 1882); sin embargo, Jumars *et al*. (2015) indicaron que pueden permanecer enterrados completamente en el sedimento durante largos períodos de tiempo y que el escudo quitinizado sirve para cubrir la entrada de la excavación (Day, 1967). Para Fauchald & Jumars (1979) y Jumars *et al.* (2015) los esternáspidos son consumidores de depósito subsuperficial como micrófagos no selectivos. Estudios posteriores no han rechazado esta generalización.

Sistemática

Sendall & Salazar-Vallejo (2013) realizaron una revisión de la familia basada en atributos

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

morfológicos, prestando atención especial a los correspondientes al escudo. Desde entonces, la familia tiene tres géneros: *Caulleryaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013, *Petersenaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013 y *Sternaspis* y 43 especies nominales (Salazar-Vallejo 2014b, Salazar-Vallejo & Buzhinskaja 2013, Wu *et al*. 2015; Díaz-Díaz & Rozbaczylo 2017; Salazar-Vallejo 2017; Zhadan *et al*. 2017). Un género monotípico, *Mauretanaspis* fue propuesto recientemente (Fiege & Barnich 2020).

El género *Sternaspis* cuenta con el mayor número de especies (33), 11 de las cuales han sido registradas para el continente americano, dos recientemente descritas para ambientes tropicales en nuestra región y sólo tres para Sudamérica: *S. maureri* Salazar-Vallejo & Buzhinskaja, 2013, recolectada en Trujillo, Perú, entre 1296 y 6489 m de profundidad, *S. chilensis* Díaz-Díaz & Rozbaczylo, 2017 recolectada en la provincia biogeográfica magallánica, Chile entre 50 y 515 m de profundidad (Montiel *et al*. 2004, Rozbaczylo *et al*. 2006a; Rozbaczylo *et al*. 2006b, como *S. scutata* (Ranzani, 1817) y *S. londognoi* Salazar-Vallejo 2017 para el sudeste del Gran Caribe (Surinam y Venezuela), sudoeste del Gran Caribe (Panamá y Colombia) y Golfo de México (Luisiana y Texas) de la zona de mareas hasta 340 m de profundidad. Una especie, *S. uschakovi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaya, 2013, tiene una amplia distribución en el Pacífico ya que se considera que alcanza California y el golfo de California. En el caso de *S. scutata*, se ha notado que está incrementando su rango de distribución en el Reino Unido, quizá debido al cambio climático, o como resultado de acciones humanas (Townsend *et al*. 2006).

Por otro lado, debe indicarse que la propuesta de nuevos géneros, así como las de nuevas especies en la revisión mencionada arriba y en publicaciones posteriores, no fueron corroboradas con análisis genéticos. Un par de estudios recientes (Kobayashi *et al*. 2018, Drennan *et al*. 2019) enfatizaron dos cuestiones muy importantes. La primera, que en varias especies del mar profundo hay una magnífica conectividad a lo largo de miles de kilómetros. La segunda, que la variación del escudo no se refleja en diferencias significativas en los atributos del escudo, lo que lo haría poco confiable para delimitar nuevos taxa. Por lo tanto, ambos estudios recomendaron que las propuestas de nuevas especies integren información morfológica y molecular, y que incluso los géneros propuestos sean validados con métodos moleculares. Curiosamente, en ambos estudios refrendaron que las especies de aguas someras tenían marcada segregación genética pese a no mostrar muy marcada diferenciación en los atributos del escudo.

Morfología

Los esternáspidos tienen cuerpo corto y engrosado, constituido por hasta 34 segmentos en los adultos, sin incluir prostomio y peristomio (Petersen 2000, Rouse 2001) con longitudes que alcanzan unos 30 mm de longitud y 10–15 mm de ancho. En organismos preservados en alcohol el cuerpo es gris claro a crema, mientras que en los especímenes vivos la coloración suele ser amarillo pálido (Rietsch 1882). El cuerpo está dividido en tres regiones (Fig. 1A): a) la anterior, tórax o introverto que comprende 5 o 6 segmentos cilíndricos similares que pueden estar retraídos dentro del cuerpo; b) región media o abdominal y c) región posterior o branquial.

Integumento. La superficie corporal está más o menos recubierta por papilas, siendo mucho más numerosas cerca de la región de la boca, en comparación con la densidad observable en otras regiones corporales. Díaz-Díaz & Rozbaczylo (2017) detallaron que en *S. chilensis* la superficie dorsal de los segmentos 6-7 se encuentra densamente poblada de papilas filiformes delicadas, al igual que la superficie de los gonópodos (otrora llamados papilas genitales). Sendall & Salazar-Vallejo (2013) describieron cinco tipos de papilas en distintas partes del cuerpo (cuerpo, boca, genital, del área del escudo e interbranquial). Fiege (2019) señaló que en *S. scutata,* hay por lo menos dos tipos de papilas del integumento al observarse con microscopio electrónco de barrido.

Prostomio y peristomio. El extremo anterior es retráctil, como se observa en los miembros de las familias Flabelligeridae y Acrocirridae. La región retráctil o introverto incluye, además del prostomio y peristomio, los primeros 5–6 setígeros El prostomio es un simple lóbulo cónico sin apéndices, sin ojos ni órganos nucales, aunque Petersen (2000) registró ojos en el prostomio en una especie de *Sternaspis* de California, así como la posible presencia de órganos nucales en *S. fossor*

(como los indicados en la figura 1B). Aunque no se hayan confirmado con estudios finos, histológicos o de microscopía láser confocal o de barrido, un par de depresiones oblicuas, someras, encima del prostomio, podrían corresponder con los órganos nucales. Sendall & Salazar-Vallejo (2013) mostraron que juveniles tempranos de *S. affinis* Stimpson, 1864 mostraban un par de ojos. El peristomio está limitado a la región bucal, y aunque éste no presenta estructuras complejas, suele estar densamente papilado. La observación hecha en *S. spinosa* Sluiter, 1882, de un par de palpos extremadamente largos, sin surcos ciliados y con el extremo distal de los mismos ligeramente expandido se considera una confusión porque no se ha vuelto a documentar (Sendall & Salazar-Vallejo 2013).

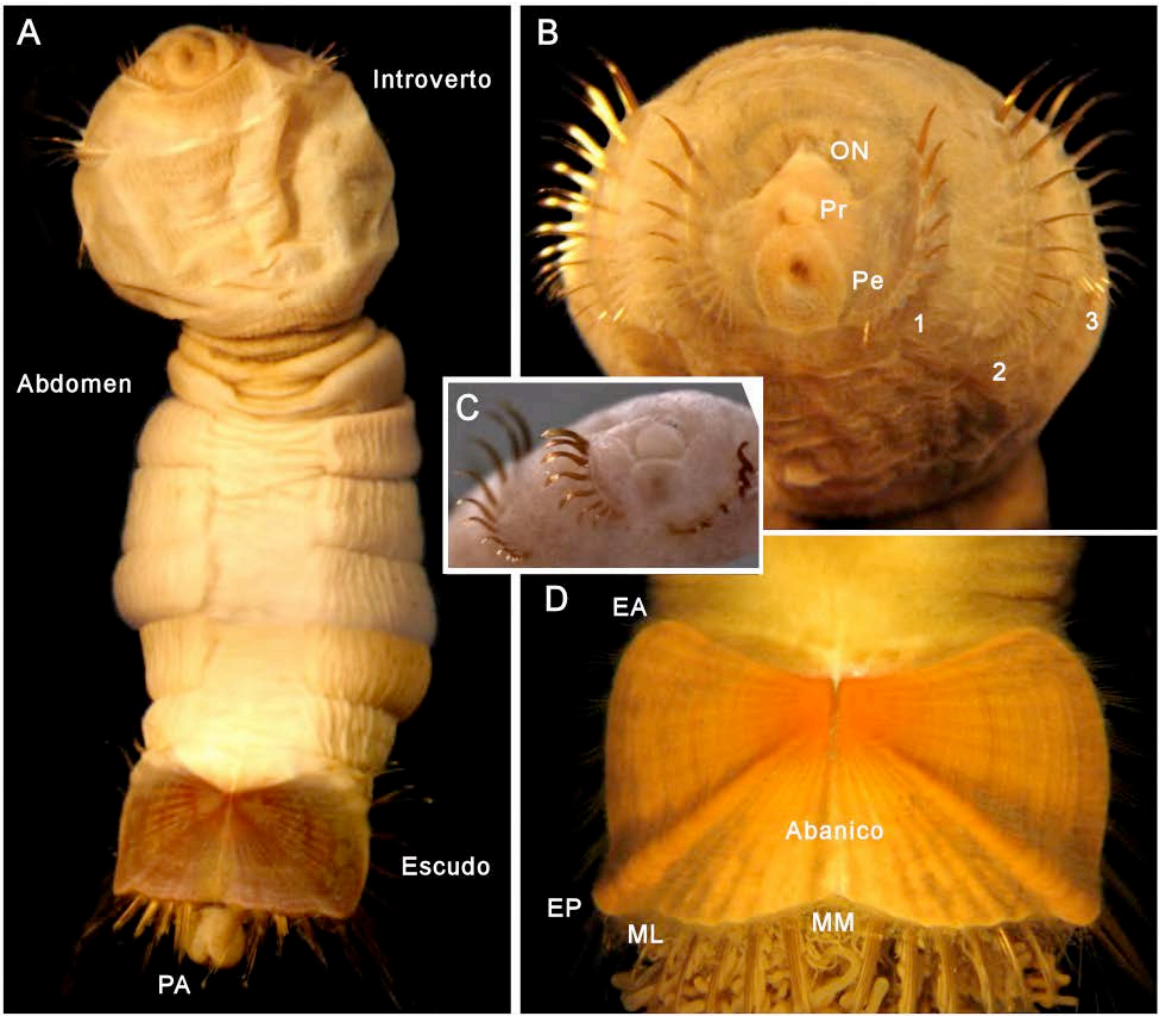


Figura 1. *Sternaspis maior* Chamberlin, 1919 (UNAM-Mazatlán). A) Vista ventral, gonópodos perdidos (PA: pedúnculo anal). B) Otro ejemplar, extremo anterior, vista frontal (1–3: setígeros, ON: órganos nucales, Pe: peristomio, Pr: prostomio). *Petersenaspis capillata* (Nonato, 1966), no tipo, C) extremo anterior, VF. *S. maior*, D) escudo, vista frontal (EA: esquina anterior, EP: esquina posterior, ML: muesca lateral, MM: muesca media; foto C: Kelly Sendall).

Metastomio. Pese a carecer de parápodos o setas, la segmentación es evidente en todas las regiones corporales debido a la presencia de surcos intersegmentarios a lo largo del cuerpo. La región anterior o introverto incluye los segmentos 1–6, la media los segmentos 7–14, y la posterior los segmentos 15–20. Carecen de parápodos, acículas y cirros parapodiales (dorsal o ventral). Un par de proyecciones llamadas comúnmente papilas genitales, son eversibles (de aquí en adelante las

denominaremos gonópodos), están presentes en los márgenes de los segmentos 6 y 7, y delimitan la región anterior de la media. La región anterior es retraíble, y cuando está retraída deja expuestos a los gonópodos. Los segmentos 1–3 están equipados, cada uno, con una hilera de 10–19 setas aciculares gruesas, amarillas a marrón, denominadas ganchos del introverto, que incrementan su longitud y robustez en dirección dorsal. En *Sternaspis* los ganchos son distalmente falcados y aguzados con punta entera en todo el cuerpo, incluyendo las setas marginales al escudo. Sin embargo, Rallo & Moya (1987) documentaron un hallazgo excepcional; mostraron ganchos bidentados marginales al escudo en dos ejemplares de *S. scutata,* de 15 y 28 mm de largo, recolectados en la Bahía de Vizcaya. Como la presencia de ganchos bidentados no ha sido confirmada, es necesario revisar materiales de esa región para corroborar esta variación tan interesante.

Por otro lado, en *Caulleryaspis* los ganchos son rectos y puntiagudos, como en *Sternaspis*, mientras que en *Petersenaspis* están distalmente expandidos (Fig. 1B). Los ganchos (10–19 por lado) forman un cinturón incompleto a cada lado del segmento. Durante muchos años se ignoró si las setas del introverto eran noto- o neurosetas, o ambas. Por ejemplo, para Vejdovský (1882) eran ambas, y para Petersen (2000) eran sólo neurosetas, lo que se confirmó recientemente porque las notosetas son diminutas, frágiles y sólo están presentes en juveniles (Zhadan *et al*. 2017). Los segmentos siguientes de la región anterior (4–5 o 4–6) carecen de setas (aquetos) y son más estrechos que los segmentos anteriores, formando una especie de cuello.

La región media comprende 7 setígeros (*Sternaspis* y *Caulleryaspis* Sendall & Salazar-Vallejo 2013), u 8 setígeros (*Petersenaspis*) con numerosas papilas en la superficie, en número superior a las observadas en la región anterior. El diámetro de estos segmentos se incrementa gradualmente en dirección posterior o caudal. Aunque los parápodos en los segmentos de esta región no son distinguibles, los segmentos 7–13/14 tienen, cada uno, un par de fascículos setales rudimentarios con setas capilares cortas, que están embebidas en la pared corporal y que en algunos casos apenas si emergen de la pared corporal. La superficie dorsal y ventral de esta región se distingue porque los surcos intersegmentales no parecen extenderse alrededor de ellos, por lo que parecen lisos.

Escudo ventral. La región posterior del metastomio está marcada por la presencia del escudo ventral, que comienza entre los segmentos 13 y 14 y comprende entre 14 y 29 segmentos. El escudo suele ser de color rojizo, marrón a violeta y está dividido en dos mitades laterales, aunque la división a veces no es fácilmente distinguible por la fusión de las mitades, o por la cantidad de sedimento adherido.

En el escudo pueden reconocerse tres patrones estructurales: a) rígido con costillas y, a veces, con líneas concéntricas como en *Sternaspis* (Fig. 3B, D, E)), b) rígido con costillas débilmente definidas, pero sin líneas concéntricas como en *Petersenaspis* (Fig. 2C, D, F), y c) blando a menudo con partículas de sedimento firmemente adheridas como en *Caulleryaspis*(Fig. 2B). Si bien está formado por quitina también contiene diferentes minerales entre los cuales el hierro es el principal componente (Lowenstam 1972, Bartolomaeus 1992).

Los escudos tienen varias estructuras diagnósticas (Fig. 1D), aunque la forma del escudo puede llegar a ser variable y poco confiable por lo menos en un par de especies antárticas (Drennan *et al*. 2019). Por su apariencia rectangular, se considera que tiene esquinas anteriores o posteriores, cuyo desarrollo varía entre las especies del mismo género. La superficie puede presentar costillas radiales en la región media posterior y por la forma que adquieren las dos mitades fusionadas semejan un abanico (Fig. 1C). También se pueden distinguir líneas concéntricas, o de crecimiento, a lo largo de las mitades anteriores del escudo, y es común que se presenten ambas, o pueden ocurrir unas sin las otras. El margen posterior del abanico puede tener una muesca media, o puede proyectarse más allá del nivel de las esquinas posteriores, y en el mismo margen, puede haber dos muescas laterales de profundidad variable. En los márgenes del escudo y en posición lateral y posterior, hay entre 14 y 20 lóbulos parapodiales cónicos con largas setas capilares relativamente fuertes, cubiertas por una especie de vaina pilosa o hirsuta en los fascículos laterales. En *S. chilensis* las setas hirsutas se disponen con un patrón en

forma de C invertida y la vaina pubescente es frágil (Díaz-Díaz & Rozbaczylo 2017), que en las hileras posteriores se encuentran capilares lisos muy largos, además de setas aciculares, generalmente de color ámbar, situadas en las esquinas posterolaterales del escudo, acompañada medialmente por un par de fascículos de capilares sumamente delgados y capilares no tan finos (Zhadan *et al*. 2017).

Extremo posterior. El resto del cuerpo es aqueto y está cubierto por el borde del escudo. Del extremo posterior parten numerosas branquias filiformes retráctiles. El ano es terminal y se ubica en un cono retráctil que puede considerarse como el pigidio, reportado desde los registros más antiguos y que podría tratarse realmente de una cauda o pedúnculo caudal, como el que se observa en Sabellariidae (Sendall & Salazar-Vallejo 2013). Estas observaciones fueron confirmadas por Zhadan *et al*. (2017). Sin embargo, Fiege (2019) consideró que dicho pedúnculo no está claramente definido, aunque la discrepancia sería en que en los esternáspidos es invaginable, por lo que no estaría siempre expuesto como en los sabeláridos. Cirros pigidiales ausentes.

Branquias. Las branquias tienen espacios celómicos y vasos sanguíneos rodeados por músculos y suelen ser rojo-naranja en vida. Se enrollan y desenrollan y, se presume, que de este modo impulsan la sangre. Las branquias están agrupadas en dos paquetes o placas laterales al ano. La superficie de esta región también es papilada.

Clave para todos los géneros

(Modificada de Salazar-Vallejo 2017)

1 Región pre-escudo con 8 segmentos **2**
Región pre-escudo con 7 segmentos; ganchos del introverto aguzados, no expandidos distalmente (Fig. 1B) **3**

2(1) Ganchos del introverto aguzados, no espandidos; escudo cubierto por sedimento, anaranjado o rojizo; quillas anteriores conspicuas .... *Mauretenaspis* Fiege & Barnich, 2020[1]
– Ganchos del introverto distalmente expandidos (Fig. 1C); escudo anaranjado a rojizo, con margen anterior truncado ..... *Petersenaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013

3(1) Escudo ventral flexible con abundantes partículas de sedimento adheridas, raramente sin sedimento; ganchos del introverto aguzados y rectos …..*Caulleryaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013[2] ….. Escudo amarillento a parduzco, con costillas radiales distintivas .... *C. villamari* Salazar-Vallejo, 2017 (P)
– Escudo ventral rígido, generalmente con costillas radiales y líneas concéntricas; ganchos del introverto puntiagudos y distalmente falcados ..... *Sternaspis* Otto, 1821

Comentarios

1) Semeja al grupo de especies en *Caulleryaspis* con escudo recubierto por sedimento.
2) El registro de *C. fauchaldi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaja, 2013 por Méndez & Yáñez-Rivera (2015) no puede confirmarse. Es quizá una indescrita. Los juveniles de la especie, de tamaño similar a los indicados por las autoras, no tienen cobertura de sedimento en el escudo y es del mismo color que la pared corporal.

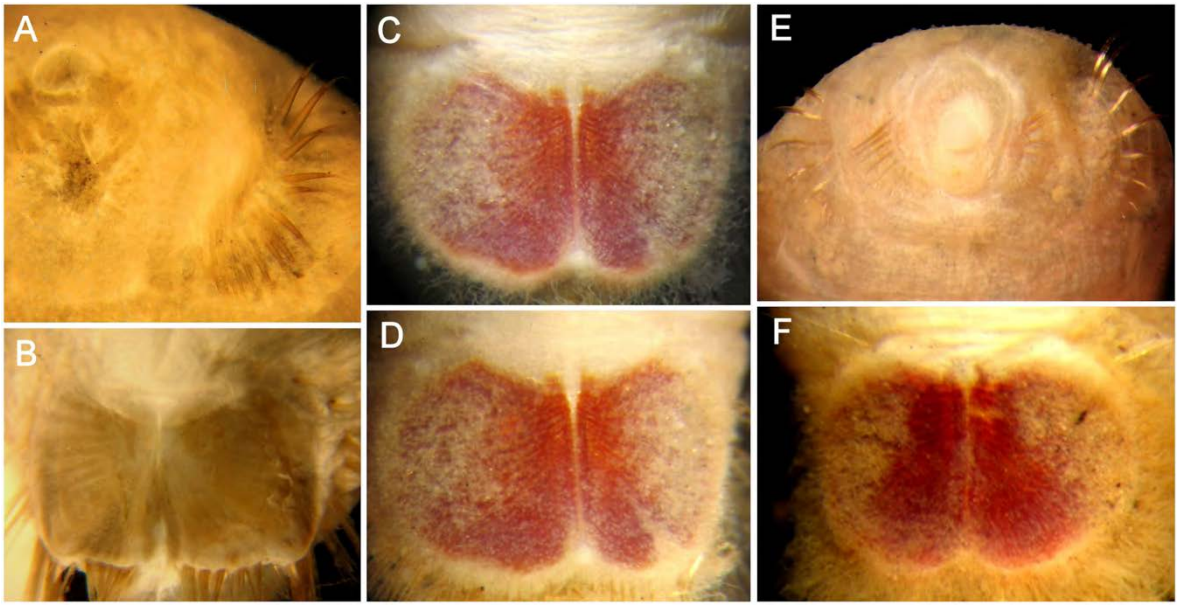


Figura 2. A) *Caulleryaspis villamari* Salazar-Vallejo, 2017, holotipo (USNM), extremo anterior, vista frontal. B) Mismo, escudo, vista frontal. C) *Petersenaspis capillata* (Nonato, 1966), no tipos (USNM), escudo, vista frontal. D) Otro ejemplar, escudo, vista frontal. E) *P. deani* Salazar-Vallejo, 2017, holotipo (USNM), extremo anterior, vista frontal. E) Mismo, escudo, vista frontal.

Clave para especies de *Petersenaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013
(modificada de Salazar-Vallejo 2017)

1 Escudo con esquinas anteriores aguzadas; margen posterior con muescas laterales someras (Fig. 2C, D); primeros tres setígeros con unos 10 neuroganchos por lado .... *P. capillata* (Nonato, 1966) Gran Caribe
– Escudo con esquinas anteriores redondeadas; margen posterior sin muescas laterales (Fig. 2F); primeros tres setígeros con 14–16 neuroganchos por lado (Fig. 2E) (cuerpo 7 mm de largo) ..... *P. deani* Salazar-Vallejo, 2017 Pacífico Oriental Tropical

Clave para especies de *Sternaspis* Otto, 1821
(Modificada de Salazar-Vallejo 2017)

1 Abanico del escudo con muesca media notoria (Fig. 1C); escudo con costillas radiales notorias, líneas concéntricas apenas visibles; abanico del escudo tan ancho como el margen anterior, o más ancho; margen posterior truncado a ligeramente proyectado, muescas laterales reducidas ..... *S. maior* Chamberlin, 1919 Pacífico Oriental Tropical
– Abanico del escudo sin muesca media notoria, margen crenulado (proyecciones cortas); escudo con costillas y líneas concéntricas; esquinas posteriores indistintas **2**

2(1) Introverto con 10–12 neuroganchos por parápodo **3**
– Introverto con 15–22 neuroganchos dorados por parápodo (Fig. 3C); esquina anterior redondeada a ligeramente aguzada; márgenes laterales rectos o ligeramente curvos (Fig. 3D) ..... *S. londognoi* Salazar-Vallejo, 2017 Gran Caribe

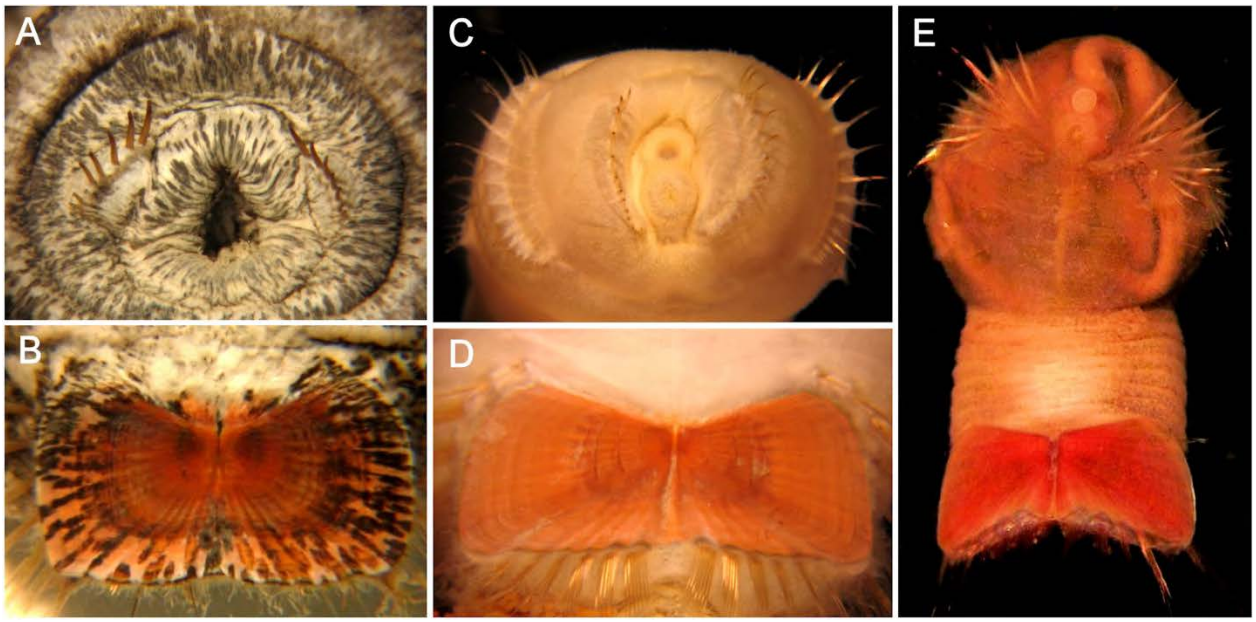


Figura 3. A) *Sternaspis lindae* Salazar-Vallejo, 2017, holotipo (USNM), extremo anterior, vista frontal. B) Mismo, escudo, vista frontal. C) *S. londognoi* Salazar-Vallejo, 2017, holotipo (USNM), extremo anterior, vista frontal. D) Mismo, escudo, vista frontal. E) *S. uschakovi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaya, 2013, no tipo (UNAM-Mazatlán), vista ventral.

3(2) Abanico no proyectado posteriormente; margen posterior crenulado; márgenes laterales rectos o ligeramente curvos (Fig. 3B); introverto con 12 neuroganchos pardos por parápodo (Fig. 3A) ..... *S. lindae* Salazar-Vallejo, 2017 Pacífico Oriental Tropical

– Abanico proyectado posteriormente (Fig. 3E); margen posterior denticulado; márgenes laterales curvos; introverto con 9–11 ganchos dorados por parápodo .... *S. uschakovi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaja, 2013[1] Pacífico Oriental Tropical

Comentarios

1) Algunos registros previos de *S. fossor* Stimpson, 1853, descrita para el Atlántico noroccidental, para el POT (Fauchald 1972: 238, Méndez 2007: 613), corresponden con esta especie.

Estudios futuros

La supuesta afinidad entre los flabeligéridos, los fauveliópsidos y los esternáspidos hizo que uno de los coautores (Sergio) emprendiese el estudio de las especies de estas tres familias. Como podría anticiparse, el estudio comparativo de los materiales disponibles permitió reconocer patrones morfológicos distintos y que había muchas especies indescritas, mismas que fueron ya descritas en una serie de publicaciones (Salazar-Vallejo 2014a, 2014b, 2017, Salazar-Vallejo y Buzhinskaja 2013, Sendall y Salazar-Vallejo 2013, Wu *et al*. 2015, Zhadan *et al*. 2017). Con dichos resultados podría parecer que todo está hecho, o que no falta nada por hacer, pero no es así. Como ya se mencionó, dos estudios sobre afinidades moleculares sobre los esternáspidos permitieron detallar que había homogeneidad a lo largo de grandes distancias, así que el escudo no siempre es confiable, especialmente en las especies de aguas profundas, y que, al mismo tiempo, había una serie de formas indescritas o crípticas, que se revelaban por distancias genéticas de varios genes (Kobayashi *et al*. 2018, Brennan *et al*. 2019). En consecuencia, nuestra recomendación es que se complementen los estudios morfológicos con análisis de afinidades moleculares con, por lo menos, la secuencia del COI.

También enfatizamos que desconocemos los patrones reproductivos, el desarrollo temprano de las larvas, y los procesos de alimentación de la mayoría de las especies de esternáspidos. Nos faltan también esfuerzos para resolver estos enigmas.

Agradecimientos

Sergio agradece el respaldo generoso de Leslie Harris y David Ocker, del Natural History Museum of Los Angeles County (LACM), de los finados Kristian Fauchald y Len Hirsch, así como de Linda Ward y Katherine Ahlfeld del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), de Nataliya Budaeva y Andrey Gebruk del Instituto Shirshov de Oceanología (SIORAS), y de Anna Zhadan de la Universidad Lomonosov, todos de Moscú, así como de Galina Buzhinskaja (ZIRAS), de San Petersburgo, que fueron fundamentales para la realización de los estudios que derivaron en este capítulo. La lectura cuidadosa por María Ana Tovar-Hernández, María Emilia Diez, y Verónica Rodríguez-Villanueva, mejoraron mucho la claridad de la información de este capítulo. La segunda edición fue mejorada por la amable revisión de las Dras. Beatriz Yáñez, María Ana Tovar, María Emilia Deiz y Nuri Méndez.

Referencias

Bartolomaeus T 1992 On the ultrastructure of the cuticle, the epidermis and the gills of *Sternaspis scutata* (Annelida). Microf Mar 7:237–252.

Chamberlin RA 1919 The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool, Harvard 48:1–514, 80 Láms.

Day JH 1967. A monograph of Polychaeta of Southern Africa. Pt. 1 Errantia. Pt. 2. Sedentaria. Trust Brit Mus Nat Hist Pub, 656. Londres. 878 pp.

Díaz-Díaz O & Rozbaczylo N 2017 *Sternaspis chilensis* n. sp., a new species from austral Chilean channels and fjords (Annelida, Sternaspidae). Zootaxa, 4254:269–276.

Drennan R, Wiklund H, Rouse GW, Georgieva MN, Wu X, Kobayashi G, Yoshino K & Glover AG 2019 Taxonomy and phylogeny of mud owls (Annelida: Sternaspidae), including a new synonymy and new records from the Southern Ocean, North East Atlantic Ocean and Pacific Ocean: challenges in morphological delimitation. Mar Biodiv 00:00–00.

Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep waters off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7:1–575.

Fauchald K 1977 The polychaete worms: Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28:1–188.

Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17:193–284.

Fiege D 2019 Sternaspidae Carus, 1863, *In:* Purschke G, Böggemann M & Westheide W (Eds), Handbook of Zoology: Annelida, 1. Annelida Basal Groups and Pleistoannelida, Sedentaria. DeGruyter, Berlin, pp 440–457.

Fiege D & Barnich R. 2020. A new genus and species of Sternaspidae (Annelida: Polychaeta) from the deep eastern Atlantic. Eur J Tax 699:1–13.

Hartman O 1963 Submarine Canyons of Southern California, 3. Systematics: Polychaetes. Allan Hancock Pac Exped 27(3):1–93.

Hutchings PA 2000 Family Sternaspidae. In Beesley PL, GJB Roos & CJ Glasby (eds), Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp 224–226.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 2015:497–520.

Kobayashi G, Mukai R, Alalykina I, Miura T & Kojima S 2018 Phylogeography of benthic invertebrates in deep waters: A case study of *Sternaspis* cf *williamsae* (Annelida: Sternaspidae) from the northwestern Pacific Ocean. Deep Sea Res II 154:159–166.

Lowenstam HA 1972 Phosphatic hard tissues of marine invertebrates: Their nature and mechanical function, and some fossil implications. Chem Geol 9:153–166.

Méndez N 2007 Relationships between deep-water polychaete fauna and environmental factors in the southeastern Gulf of California, Mexico. Scientia Mar 71:605–622.

Méndez N & Yáñez-Rivera B 2015 Distribution and morphometry of the deep-sea sternaspids *Sternaspis maior, Sternaspis uschakovi*, and *Caulleryaspis fauchaldi* (Polychaeta), in Mexican Pacific waters. Bull Mar Sci 91:457–467.

Montiel A, Ríos C, Mutschke E & Rozbaczylo N 2004 Poliquetos de fiordos y canales adyacentes al Campo de Hielo Patagónico Sur, Chile (Annelida: Polychaeta). Cienc Tecnol Mar 27:49–67.

Nonato EF 1966 *Sternaspis capillata* sp. n. (Annelida, Polychaeta). Bol Inst Oceanogr Univ São Paulo 15(1):79–83.

Otto AG 1821 Animalium maritimorum nondum editorum genera duo. Verh Kaiser Leopol- Carol Akad Natur 10:618–634.

Petersen ME 2000 Family Sternaspidae Carus 1863. In Blake JA, B Hilbig & PV Scott (eds) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol. 4. Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, California, pp. 311–336.

Rallo A & Moya J 1987 Contribución al conocimiento de la anatomía externa de *Sternaspis scutata* (Renier, 1807) (Annelida: Polychaeta), estudiada por microscopía electrónica de barrido. Actas VIII Bienal R Soc Esp Hist Nat, Pamplona, 21–24 Sep. 1987:45–50.

Ranzani C 1817 Beschreibung einer neuen Gattung *Thalassema*. Opus Scient 2:112–116, Lám. 4.

Rietsch M 1882 Étude sur le *Sternaspis scutata*. Ann Sci Nat, Sixième Série Zool 13:1–84.

Rouse GW 2001 *Sternaspis* Otto, 1821 *In:* Rouse GW & Pleijel F Polychaetes. Oxford University Press, Oxford, pp 229–231.

Rozbaczylo N, Moreno RA, Díaz-Díaz O & Martínez S 2006a Poliquetos bentónicos submareales de fondos blandos de la región de Aysén, Chile: Clado Terebellida (Annelida, Polychaeta). Cienc Tecnol Mar 29:71–90.

Rozbaczylo N, Moreno RA & Montes MJ 2006b Poliquetos bentónicos submareales de fondos blandos desde el seno Reloncaví hasta boca del Guafo, Chile (Annelida, Polychaeta). Cienc Tecnol Mar 29:95–106.

Salazar-Vallejo SI 2014a *Sternaspis piotrowskiae* sp. nov. (Polychaeta: Sternaspidae) from the Philippine Islands *In*: Williams GC & TM Gosliner (eds) The Coral Triangle: The 2011 Hearst Philippine Biodiversity Expedition. California Academy of Sciences, San Francisco, pp. 165–169.

Salazar-Vallejo SI 2014b Three new polar species of *Sternaspis* Otto, 1821 (Polychaeta: Sternaspidae). Zootaxa 3861:333–344.

Salazar-Vallejo SI 2017 Six new tropical sternaspid species (Annelida, Sternaspidae) with keys to identify genera and species. Zool Stud 56(32):1–16.

Salazar-Vallejo SI & G Buzhinskaja 2013 Six new deep-water sternaspid species (Annelida, Sternaspidae) from the Pacific Ocean. ZooKeys 348:1–27.

Sendall K & SI Salazar-Vallejo 2013 Revision of *Sternaspis* Otto, 1821 (Polychaeta, Sternaspidae). ZooKeys 286:1–74.

Sluiter CP 1882 Ueber einen indischen *Sternaspis* und seine Verwandschaft zu den Echiuren. Natuurk Tijdschr Ned-Indie 41:235-287.

Townsend M, Worsfold TM, Smith PRJ, Martina LJ, McNeill CL & Kendall MA 2006 Occurrence of *Sternaspis scutata* (Polychaeta: Sternaspidae) in the English Channel. Cah Biol Mar 47:281–285.

Treadwell AL 1914 Polychaetous annelids of the Pacific coast in the collection of the Zoological Museum of the University of California. Univ Calif Publ Zool 13:175–234.

Vejdovský F 1882 Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternaspis*. Denks Kaiserl Akad Wiss, Math-naturwiss Classe 43:33–90.

Wu X, Salazar-Vallejo SI & Xu K 2015 Two new species of *Sternaspis* Otto, 1821 (Polychaeta: Sternaspidae) from China seas. Zootaxa 4052373–382.

Zhadan AE, Tzetlin AB & Salazar-Vallejo SI 2017 Sternaspidae (Annelida, Sedentaria) from Vietnam with description of three new species and clarification of some morphological features. Zootaxa 4226:75–92.

58. Syllidae Grube, 1850

Gerardo Góngora-Garza

Laboratorio de Biosistemática, Facultad de Ciencias Biológicas,
Universidad Autónoma de Nuevo León
gerardogongora@gmail.com

Introducción

La familia Syllidae es una de las más diversas y abundantes dentro de los anélidos marinos. Se encuentran en todas las latitudes y son dominantes en muchas comunidades bénticas, principalmente en sustratos duros y en zonas cubiertas de macroalgas, tanto en número de especies como en número de individuos (Franke 1999). Se han reportado en todos los mares y viven en una gran variedad de hábitats, desde la zona intermareal, donde son muy abundantes, hasta las profundidades donde son escasos (al menos en apariencia), colonizando sustratos suaves y duros muy variados, como arenas, rocas, corales vivos y muertos, pastos marinos y entre raíces de mangles. Otros viven asociados a colonias de hidrozoarios y briozoarios, como simbiontes con esponjas, corales e incluso con otros poliquetos. Algunos son parasitados por otros poliquetos de la familia Oenonidae, por ejemplo, *Labrorostratus parasiticus* Saint-Joseph, 1888, en *Sphaerosyllis pirifera* Claparède, 1868, y *Labrorostratus luteus* Uebelacker, 1978, en *Haplosyllis spongicola* (Grube, 1855) que viven en la cavidad celómica, aunque la mayoría de las relaciones son más cercanas al comensalismo o mutualismo más que al parasitismo (Martín & Britayev 2018).

La familia se distingue por un caracter autapomórfico, presenta una estructura compacta, dura y muy llamativa denominada proventrículo, que forma parte del aparato digestivo y se encuentra localizado en la parte anterior, justo por detrás de la faringe; al parecer funciona como una bomba que succiona durante la alimentación (Fauchald & Jumars 1979), en algunas especies carnívoras se cree que usan el diente faríngeo para romper y penetrar la pared corporal de sus víctimas para luego succionar los jugos mediante el proventrículo. Algunos estudios recientes demuestran que el proventrículo funciona, en parte, como un órgano endócrino que regula los procesos de reproducción y regeneración (Weidhase *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2018).

Se reproducen principalmente por dos formas: a) Epigamia, que corresponde a la transformación completa del organismo para formar al individuo reproductor (*Odontosyllis heterodonta* Góngora-Garza & De León-González, 1993), y b) Esquizogamia, en la cual el organismo solo modifica la parte posterior del mismo, para después desprenderse de esa porción y formar un individuo reproductor independiente llamado estolón, dentro de éste último tipo encontramos dos variantes: 1) Escisiparidad que es la formación de un solo estolón (*Syllis prolifera* Krohn, 1852) o un grupo formando un racimo (*Trypanedenta gemmipara* Johnson, 1901) y 2) Gemmiparidad, que es la formación de una cadena de estolones, uno tras otro, y se va desprendiendo el más posterior que es el primero que alcanza la madurez como en *Myrianida pachycera* (Augener, 1913). Por lo general, después de reproducirse, los organismos mueren, aunque se han visto algunas excepciones (*Streptosyllis websteri* Southern, 1914). Existen otros tipos de reproducción, aunque no son los más comunes. Por reproducción asexual, los adultos se seccionan en muchos segmentos cortos y cada uno de ellos empieza a regenerarse y formar organismos independientes (como por ejemplo *Procerastea halleziana* Malaquin, 1893); el otro tipo es el viviparismo (*Parexogone meridionalis* Cognetti, 1955, *Dentatisyllis mangalis* Russell, 1995 y otros más) en cuyo caso los organismos adultos gestan en la cavidad del celoma uno o dos embriones y los expulsan como juveniles.

Sistemática

El primer registro que se tiene de un sílido fue hecho por O.F. Müller en 1771 cuando describió

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Nereis armillaris, especie que posteriormente se incluyó en el género *Syllis* Savigny *in* Lamarck, 1818 (San Martín, 2003). Grube (1850) fue el primer investigador en reconocer a los sílidos como una familia distinta. Actualmente se reconocen cinco subfamilias: Anoplosyllinae*,* Aguado & San martín, 2009, Autolytinae Langerhans, 1879, Eusyllinae*,* Malaquin, 1893, Exogoninae Langerhans, 1879 y Syllinae*,* Grube, 1850.

A todas las subfamilias se les atribuye un origen monofilético, no obstante hay muchos géneros considerados como *Incertae Sedis* (*Acritagasyllis* Lucas et al., 2010, *Amblyosyllis* Grube 1857, *Anguillosyllis* Day 1963, *Basidiosyllis* San Martín, López & Aguado 2009, *Bollandiella* Glasby & Krell 2009, *Brachysyllis* Imajima & Hartman, 1964, *Brevicirrosyllis* San Martín, López & Aguado, 2009, *Clavisyllis* Knox 1957, *Dioplosyllis* Gidholm 1962, *Guillermogonita* Böggemann 2009, *Haplosyllides* Augener 1924, *Lamellisyllis* Day 1960, *Miscellania* Martín, Alós & Sardá 1990, *Murrindisyllis* San Martín, Aguado & Murray 2007, *Neopetitia* San Martín 2003, *Nooralia* San Martín 2002, *Palposyllis* Hartmann-Schröder 1977, *Paraehlersia* San Martín, 2003, *Perkinsyllis* San Martín, López & Aguado, 2009, *Psammosyllis* Westheide 1990, *Streptodonta* San Martín & Hutchings 2006, *Westheidesyllis* San Martín, López & Aguado 2009). San Martín (2003) considera que los Exogoninos podrían no formar un grupo monofilético, ya que dos grandes grupos se reproducen de manera distinta, el primer grupo incuba los huevos en la parte ventral, mientras que el segundo lo hace en la parte dorsal del cuerpo. Aguado & San Martín, 2009, comentan que la familia Syllidae es tan compleja que quizás debería considerarse como una superfamilia dividida en varias familias, aunque prefieren mantener la división a subfamilias mientras se encuentra nueva evidencia evolutiva que soporte esa nueva propuesta taxonómica. Hartman (1965) propuso la subfamilia Eurysyllinae para incluir los géneros *Eurysyllis* Ehlers, 1864 y *Plakosyllis* Hartmann-Schröder 1956, pero la mayoría de los autores no siguieron esta propuesta y consideran a éstos géneros dentro de la subfamilia Syllinae. Glasby (1993) incluye a las familias *Calamyzidae* y *Levidoriidae* como parte de la familia Syllidae, sin embargo, Aguado *et al*. (2013) en su análisis de los grupos Nautiliniellidae and Calamyzidae concluyen que deben ser incluídos en Chrysopetalidae. Esta familia comprende alrededor de 76 géneros y poco más de 700 especies.

Morfología

Los sílidos son organismos pequeños, generalmente de pocos milímetros de longitud, aunque algunas especies de *Trypanosyllis* Claparède, 1864 y *Syllis* pueden alcanzar hasta 90 mm, mientras que *Megasyllis corruscans* (Haswell, 1885) puede llegar a los 140 mm de longitud. El sílido de mayor tamaño registrado hasta el momento es *Trypanosyllis sanchezi* Álvarez-Campos, Taboada, San Martín, Leiva & Riesgo, 2018 cuyo holotipo es un organismo incompleto que midió 196 mm, por lo que podemos concluir que ejemplares de ésta especie pueden ser mayores.

Aunque la distinción entre las regiones es gradual, podemos dividir el cuerpo de los sílidos en tres partes: Región anterior, que consta del prostomio, peristomio y los primeros segmentos setígeros hasta la zona donde se encuentra el proventrículo. Región media, que corresponde a unos pocos segmentos setígeros después del proventrículo hasta cerca de la parte final del cuerpo, y por último la región posterior que consta de unos pocos segmentos muy cercanos al pigidio y el pigidio mismo. En general, la forma del cuerpo sigue un patrón mas o menos definido, el prostomio, el peristomio y los primeros segmentos setígeros delgados, poco a poco ensanchándose hacia la zona del proventrículo y continuando hacia la zona media del cuerpo hasta alcanzar una anchura máxima, después adelgazándose de manera progresiva hacia la parte posterior y terminando de manera abrupta en unos pocos segmentos muy cortos y el pigidio. Para los organismos más pequeños, la zona mas ancha del cuerpo se encuentra alrededor del proventrículo. En algunos Autolytinos la anchura del cuerpo parece ser más o menos la misma a todo lo largo del cuerpo, con los adelgazamientos obvios en la parte anterior y el pigidio.

Para la correcta identificación de los sílidos tomemos en consideración los siguientes rasgos morfológicos:

Cuerpo. Lo primero que hay que notar en la identificación de los sílidos es su cuerpo, que puede ser de varias formas, los hay subcilíndricos

con la parte ventral aplanada (*Exogone* Örsted, 1845*, Opisthodonta* Langerhans, 1879), aplanados dorsoventralmente (*Trypanosyllis, Xenosyllis* Marion & Bobretzky, 1875*)* o con una combinación de ambas formas, en la parte anterior subcilíndricos y en la parte media-posterior y posterior aplanados dorsoventralmente *(Syllis castroviejoi* Capa, San Martín & López, 2001*, Syllis adamantea* Treadwell, 1914*)*. La superficie dorsal del organismo puede ser lisa (*Myrianida, Amblyosyllis, Brania*), papilada (*Sphaerosyllis sp, Opisthosyllis leslieharrisae* Aguado, San Martín & Nigren 2005*)*, con gránulos sub-epidérmicos (*Syllis castroviejoi* Capa, San Martín & López, 2001*)* o verrugas (*Opisthosyllis sp)*, pueden tener una serie de tubérculos acomodados en filas longitudinales (*Eurysyllis*) o estrías longitudinales (*Xenosyllis*). También debemos tomar en cuenta el número de segmentos setígeros, así como la longitud y la anchura del cuerpo, ésta última medida en la región del proventrículo, con y sin los parapodios. Estos rasgos hay que tomarlos con precaución ya que la reproducción de algunos sílidos es por esquizogamia, por lo que organismos que acaban de desprenderse del estolón serán mas cortos y tendrán menos segmentos setígeros que aquellos individuos que no se están reproduciendo o aquellos que aún tienen el estolón en formación. Sin embargo, para evitar confusiones en la definición de especies "grandes" o "pequeñas" podemos dividir a los organismos en pequeños (menores a 5 mm), medianos (entre 5 y 15 mm) grandes (entre 15 y 30 mm) y muy grandes (mayores a 30 mm), ya que podemos tener organismos de unos pocos milímetros hasta 80-90 mm o incluso llegar a los 140 mm como en *Megasyllis corruscans* (Haswell, 1885). La longitud se mide desde la punta de los palpos hasta la punta del pigidio, sin considerar la longitud de antenas, cirros peristomiales y cirros anales.

Pigmentación. El patrón de pigmentación es importante, aunque hay que ser muy cuidadosos con éste rasgo ya que muchos especímenes pueden perderlo después de la fijación y podríamos confundirlos con especies sin pigmento. Encontramos sílidos coloreados de rojo, rosa, morado, naranja y negro. Generalmente la parte dorsal anterior es en la que se presenta el pigmento, que va disminuyendo gradualmente hacia la región media e incluso se pierde con frecuencia en la parte posterior del cuerpo. Los dibujos son variados, algunas especies presentan figuras en forma de ocho transversalmente (*Syllis alosae* San Martín, 1992), otras presentan bandas sencillas (*Proceraea filiformis* Hartman-Schröder, 1989) o dobles en cada segmento (*Syllis gracilis* Grube, 1840), mientras que otras especies presentan la región anterior fuertemente pigmentada (*Syllis schulzi* Hartman-Schröder, 1960). En el género *Amblyosyllis* encontramos una gran variedad en el patrón de coloración, los hay con líneas transversales oscuras, líneas longitudinales claras u oscuras, manchas en forma de trapecio, en forma de rombo, algunos con los cirros coloreados de morado (*Amblyosyllis plectorhyncha* Marenzeller, 1874). La manera más sencilla de observar el patrón de pigmentación es revisando organismos vivos, pero esto no siempre es posible, sobre todo si nuestros métodos de muestreo incluyen el anestesiado y fijación de los especímenes en el lugar mismo de la recolección.

Parte anterior. El prostomio puede ser de varias formas, los hay ovales, sub-cuadrangulares, sub-rectangulares o con una escotadura posterior. Los palpos pueden o no ser fusionados, cuando estan fusionados a veces en la base, en la mitad de su longitud o por completo dejando una escotadura distal. Los ojos son generalmente 4, aunque a veces carecen de ellos (*Syllis anoculata* Hartman-Schröder, 1962), pueden ser lenticulados o no. A veces se presentan también un par de manchas oculares situadas en el margen anterior del prostomio.

Órganos nucales. La presencia o ausencia de órganos nucales es útil para la separación de géneros y especies. Al parecer funcionan como órganos sensoriales. En algunos géneros (*Amblyosyllis, Myrianida*) están bien desarrollados, tienen forma de lengüeta y se extienden por el dorso de los primeros segmentos. Para el resto se presentan como pequeños surcos o parches en la parte posterior del prostomio, a veces quedando cubiertos por el pliegue anterior del peristomio.

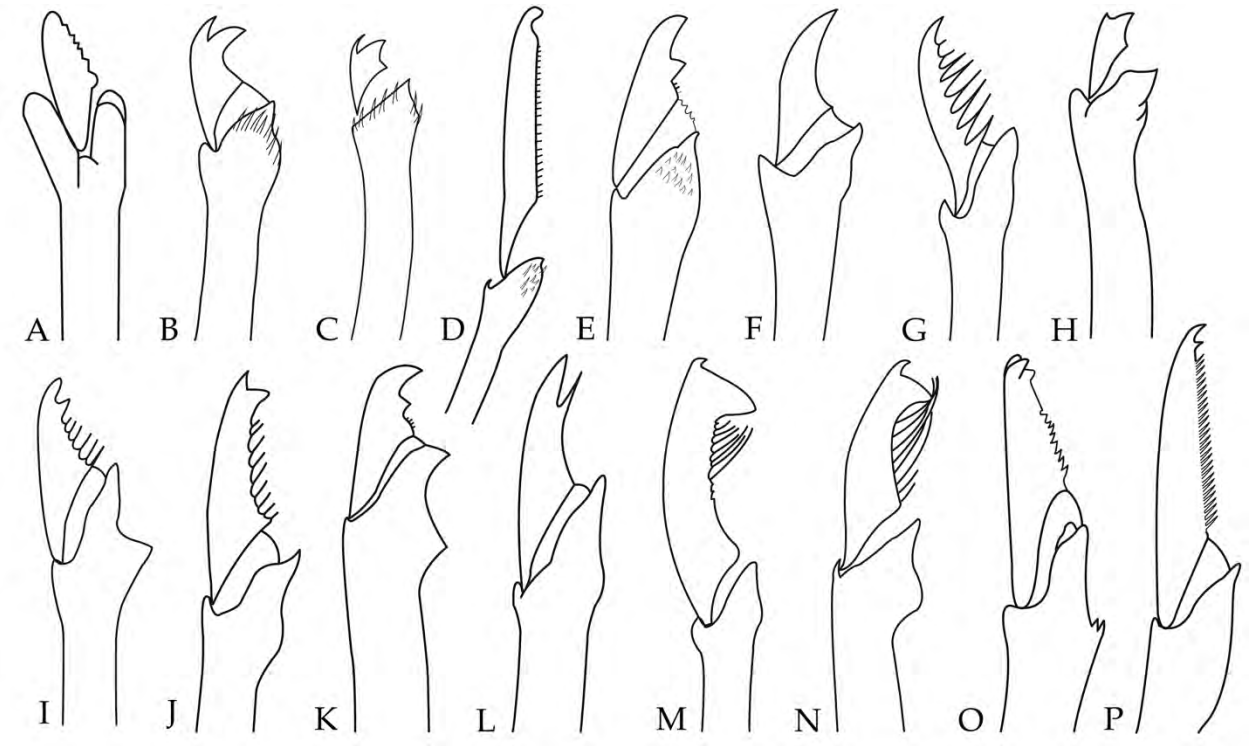


Figura 1. Algunos falcígeros de lámina corta. **A)** *Streptospinigera heterosetosa,* **B)** *Myrianida multidentata,* **C)** *M. arborea,* **D)** *Eusyllis kupffferi,* **E)** *Odontosyllis luminosa,* **F)** *Prosphaerosyllis sotoi,* **G)** *Sphaerosyllis tetralobata,* **H)** *Exogone longicirris,* **I)** *Syllis bifurcata,* **J)** *S. barbata,* **K)** *S. setoensis,* **L)** *S. fasciata,* **M)** *S. magnipectinis,* **N)** *S. ortizi,* **O)** *Dioplosyllis octodentata,* **P)** *Amblyosyllis rhombeata.* Redibujadas de: Kudenov 1983, A); Westheide 1974, B-C), H); San Martín 1990, D-E); Salcedo *et al*. 2016, F-G); Hartmann-Schröder 1980, I); San Martín 1992, J) y N); Imajima 1966, K); Licher 1999, L-M); Perkins 1981, O); Aguado *el al* 2019, P).

En raras ocasiones se presenta un engrosamiento dorsal que se extiende hasta el primer segmento, formado por pliegues en forma de peine o lamelas (*Nuchalosyllis lamellicornis* Rullier & Amoureux, 1979)

Caperuza occipital. En algunas especies se presenta una prolongación del peristomio que cubre parcialmente el prostomio formando una caperuza occipital. Puede formar un pliegue muy pequeño (*Syllis cf prolifera)* o cubrir parcial o casi totalmente el prostomio (*Odontosyllis, Opisthosyllis*).

Apéndices corporales. Los apéndices corporales son de varios tipos: antenas, cirros peristomiales o tentaculares, cirros dorsales, cirros ventrales y cirros anales. Pueden ser lisos, articulados, o irregularmente lisos o articulados. Las antenas, generalmente son tres, una media y dos laterales, cuya importancia estriba en el tamaño y la relación entre ellas, así como la zona de inserción en el prostomio. Uno o dos pares de cirros tentaculares o peristomiales, la longitud y la proporción entre ellos y con respecto a las antenas tiene su valor taxonómico también. Los cirros dorsales pueden ser cortos o largos, medidos con respecto a la anchura del cuerpo, y pueden alternar en tamaño y grosor. Los cirros anales pueden ser cortos o largos y a veces se presenta un tercer cirro de posición ventral y liso. Su importancia taxonómica es relativa.

Setas. Las setas son de varios tipos: Falcígeros con la lámina corta (Fig. 1A-P), falcígeros de lámina larga (Fig. 2A-D), pseudoespinígeros (falcígeros con la lámina muy larga semejantes a los verdaderos espinígeros que se encuentran en otras familias de poliquetos como en Nereididae) (Fig. 2E-K), setas simples de posición dorsal y ventral (Fig. 3A-F), falcígeros modificados que se han convertido en setas pseudosimples por dos vías principales, por la fusión del mango y el artejo (Fig. 4A-H) o por la pérdida del artejo y el

engrosamiento del mango (Fig. 4I-J). Existe un tipo de setas compuestas llamadas úngulas (del latín *Ungis* que significa uña o garra, su diminutivo *ungula* y el plural *ungulae*) características del género *Branchiosyllis*, que se forman por la rotación de 90° de la lámina o el artejo con respecto al mango de la seta (Fig. 4K-L). Los falcígeros pueden ser unidentados (Fig. 1F-G), sub-bidentados o bidentados (Fig. 1I-N) y en algunas raras ocasiones tridentados (Fig. 1 O).

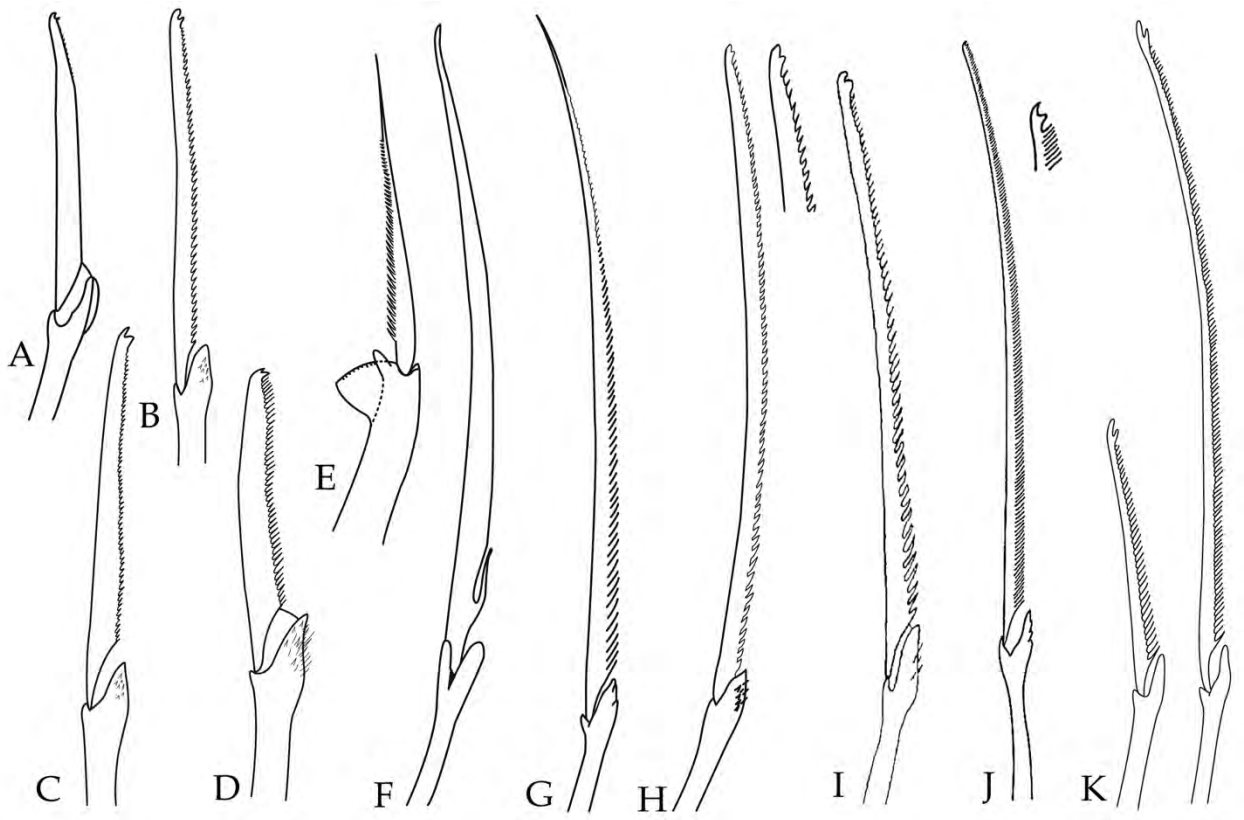


Figura 2. Algunos tipos de falcígeros de lámina larga y pseudoespinígeros**. A)** *Syllides gomezi,* **B)** *Syllis beneliahue,* **C)** *S. tegulum,* **D)** *Branchiosyllis lorenae,* **E)** *Exogone arenosa,* **F)** *Streptodonta heterosetosa,* **G)** *S. broomensis,* **H)** *S. magna,* **I)** *S. maryae,* **J)** *S. hyperioni,* **K)** *S. caeca*. Redibujados de: San Martín 1990, A); Licher 1999, B-C); San Martín & Boone 1999, D); Perkins 1981, E); Kudenov 1983, F); Licher 1999, G) y K); Westheide 1974, H); San Martín 1992, I); Dorsey & Philips 1987, J).

La dentición es de importancia para la separación específica; en el caso de los sub-bidentados y bidentados el tamaño de cada uno de los dientes y la relación entre ellos es importante también. La gradación en el tamaño entre las setas dorsales y ventrales también se toma en cuenta, generalmente las láminas de los falcígeros más dorsales son más largas que las de los falcígeros más ventrales; En la parte final de la región media del cuerpo y, mas a menudo, en la región posterior a veces se encuentran dos setas simples, una dorsal y otra ventral (Fig. 3A-F), la seta simple ventral es muy parecida a la forma de los falcígeros más posteriores.

Acículas. Las acículas (Fig. 5A-R) varían en número, forma y grosor a lo largo del cuerpo. En la región anterior hay varias acículas, mientras que en la media puede haber una o varias, y en la posterior una sola. En *Syllis*, las acículas posteriores son relevantes para diferenciar especies.

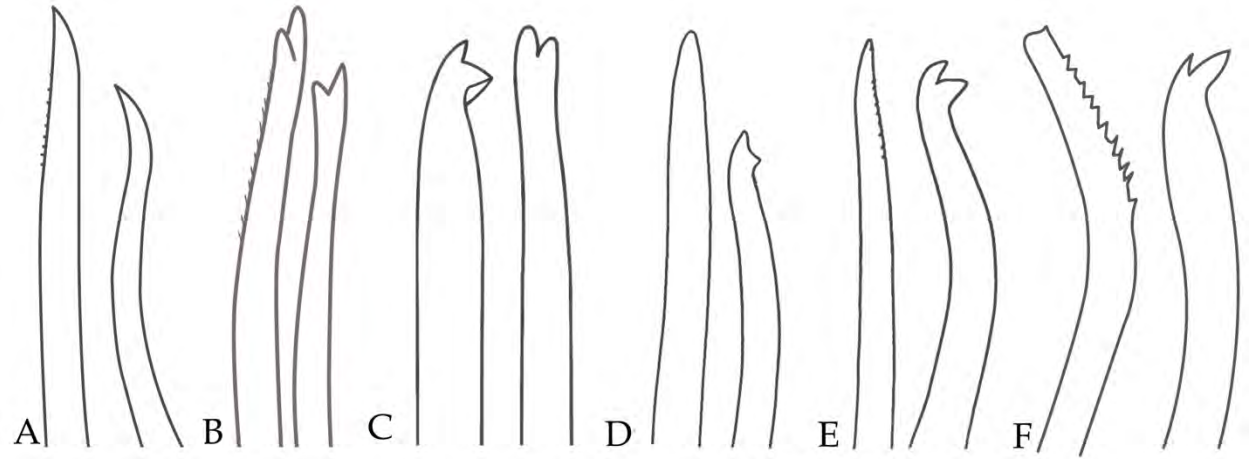


Figura 3. Algunos tipos de setas simples dorsal (Izquierda) y ventral (Derecha). **A)** *Salvatoria swedmarki,* **B)** *S. mediodentata,* **C)** *Syllis glarearia,* **D)** *S. curticirris,* **E)** *S. cruzi,* **F)** *Paraehlersia ferrugina.* Redibujadas de: Gidholm, 1962 A); Westheide, 1974 B-C); Licher, 1999 D-E); San Martín, 2003 F).

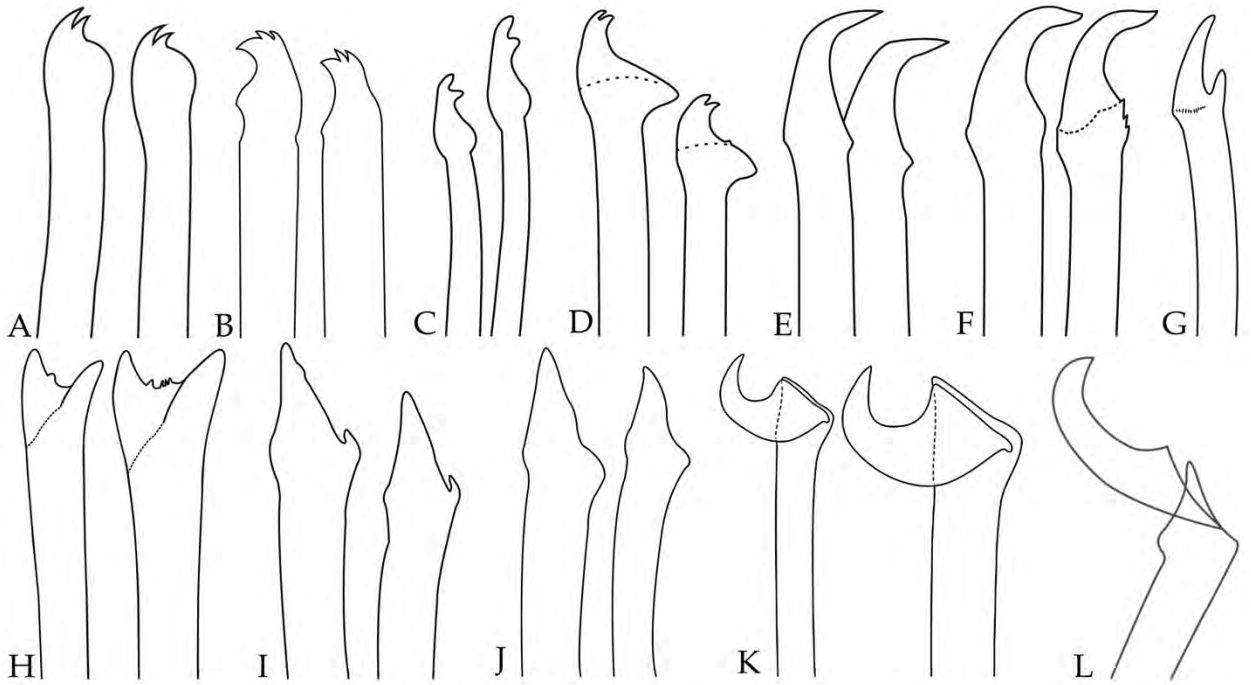


Figura 4. Algunas setas pseudosimples y úngulas. **A)** *Levidorum hartmanae,* **B)** *Haplosyllides floridana,* **C)** *Haplosyllis agelas,* **D)** *H. chaetafusorata,* **E)** *Alcyonosyllis exiliformis,* **F)** *Trypanosyllis inglei,* **G)** *Trypanobia depressa,* **H)** *Syllisca gracilis,* **I)** *Syllis ferrani,* **J)** *Parasphaerosyllis malimalii,* **K)** *Branchiosyllis tamandarensis,* **L)** *B. lorenae.* Redibujadas de: Nygren 2004, A); San Martín *et al.* 1997, B); Uebelacker 1982, C); Lattig & Martín 2011, D); Imajima 2003, E); Perkins 1981, F); Imajima 1966, G); Alós & San Martín 1987, I); Paresque *et al.* 2016, K); San Martín & Boone 1999.

Faringe y proventrículo. La faringe es parcialmente eversible y puede ser recta o sinuosa; es importante definir su longitud por la longitud de los segmentos corporales donde se ubica y comparada en relación al tamaño del proventrículo. Puede tener un diente único, o dientes marginales que bordean la parte anterior, o trepan, o ambos. En ocasiones el círculo de

dientes es incompleto, como una banda ventral (*Odontosyllis*). Cuando hay un diente único, su posición es anterior (*Exogone*), media (*Opisthodonta*) o posterior (*Opisthosyllis*). Para el proventrículo es importante notar, además de su longitud y relación con la faringe, el número de anillos de células musculares (ACM).

En las claves, la distribución se indicará con letras: B para la costa occidental de Baja California, P para el Pacífico oriental tropical, G para el Golfo de México y C para el Caribe. Una Q indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

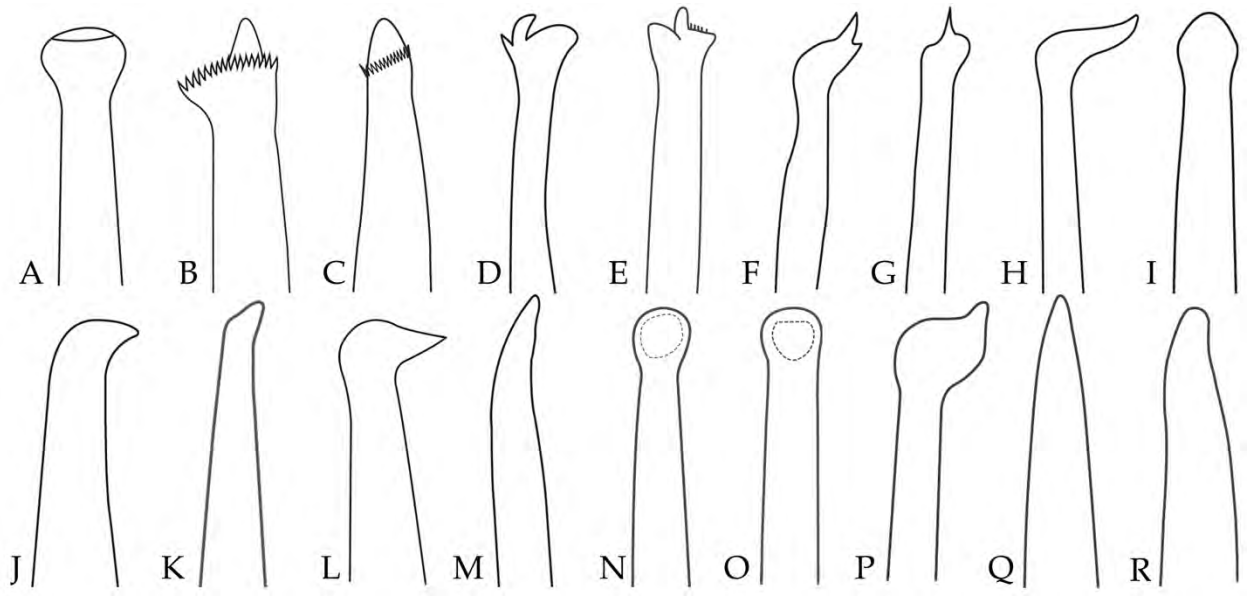


Figura 5. Tipos de acículas. **A)** *Streptosyllis websteri*, **B)** *Odontosyllis heterodonta,* **C)** *Opisthodonta uraga,* **D)** *Synmerosyllis aciculata,* **E)** *Nudisyllis divaricata,* **F)** *Erinaceusyllis bidentata,* **G)** *Cicese sphaerosylliformis,* **H)** *Sphaerosyllis magnidentata,* **I)** *Exogone arenosa,* **J)** *Haplosyllis niphatesicola,* **K)** *H. navasi,* **L)** *Haplosyllis sp.* **M)** *Plakosyllis curvispina,* **N)** *Syllis sp.* **O)** *Syllis antoniae,* **P)** *S. pseudoarmillaris,* **Q)** *Trypanosyllis microdenticulata,* **R)** *T. inglei.* Redibujadas de: Kudenov 1983 A); Imajima 1966 C); San Martín 1990 D-E); Russell 1989 F); Díaz-Castañeda & San Martín 2001 G); Perkins 1981 H-I) y R); Lattig & Martín 2011 J-K); Salcedo *et al.* 2011 M), O) y Q); Nogueira & San Martín 2002 P).

Clave a las subfamilias y los *Incertae sedis*

1 Cirro ventral ausente (aparentemente fusionado al lóbulo parapodial) ..... **Autolytinae**
- Cirro ventral presente **2**

2(1) Faringe larga y sinuosa, con una o varias sinuosidades; órganos nucales como lengüetas dorsales evidentes ..... *Amblyosyllis*
- Faringe recta; órganos nucales, si presentes, no como lengüetas dorsales **3**

3(2) Palpos fusionados en toda o casi toda su longitud; apéndices cortos; organismos pequeños o muy pequeños ..... **Exogoninae**
- Palpos libres o fusionados solamente en la base **4**

4(3) Antenas y cirros articulados (Fig. 6D) (reproducción por esquizogamia) ..... **Syllinae**
- Antenas y cirros lisos o irregularmente articulados (Fig. 6B) (reproducción por epigamia, excepto *Haplosyllides* que se reproduce por estolones triceros) **5**

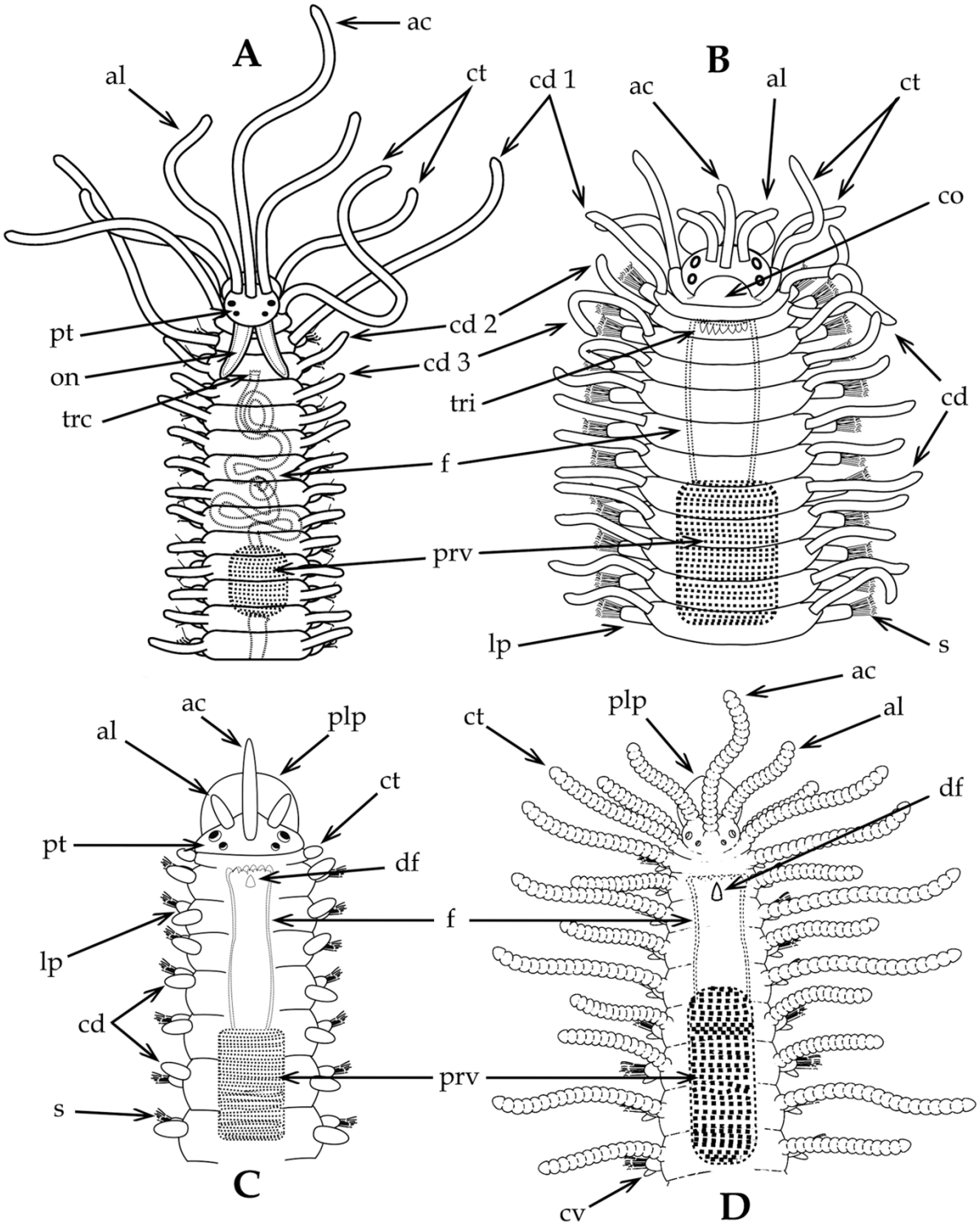


Figura 6. Estructuras básicas para las distintas subfamilias. **A)** *Autolytinae,* **B)** *Anoplosyllinae y Eusyllinae,* **C)** *Exogoninae* y **D)** *Syllinae* (Abreviaturas: al = antena lateral, ac = antena media, cd = cirro dorsal, cd 1 = primer cirro dorsal, cd 2 = segundo cirro dorsal, cd 3 = tercer cirro dorsal, co = caperuza occipital, ct = cirros tentaculares, cv = cirro ventral, df = diente faríngeo, f = faringe, lp = lóbulo parapodial, on = órganos nucales, plp = palpos, prv = proventrículo, pt = prostomio, s = setas, trc = trepan completo, tri = trepan incompleto). Dibujos originales.

5(4) Faringe armada con diente mediodorsal y / o trepan **6**
- Faringe inerme (sin dientes o trepan) ..... **Anoplosyllinae**

6(5) Solo con setas pseudosimples (Fig. 4B), generalmente 2 por parapodio ... *Haplosyllides* .. **7**
- Con falcígeros y / o pseudoespinígeros **8**

7(6) Seta pseudosimple con el diente mayor con serración dorsal; acícula acuminada (Fig. 7A) ..... *H. ophiocomae* Martín, Aguado & Britayev 2009 (G, C)
- Seta pseudosimple con el diente mayor con el dorso liso, acícula truncada (Fig. 7B) .....
..... *H. floridana* Augener, 1924 (G, C)

8(6) Con falcígeros tridentados (Fig. 7C) ..... *Dioplosyllis octodentata* Perkins, 1981 (G, C)
- Sin falcígeros tridentados **9**

9(8) Cirros dorsales muy pequeños, excepto el primer par, sobrepasan ligeramente el lóbulo parapodial ..... *Brevicirrosyllis weismanni* (Langerhans, 1879) (G, C)
- Cirros dorsales claramente más largos que el lóbulo parapodial **10**

10(9) Papila sub-cirral presente (Fig. 7E) …….. *Paraehlersia* **11**
- Papila sub-cirral ausente **12**

11(10) Apéndices anteriores claramente articulados; seta simple dorsal unidentada, seta simple ventral bidentada (Fig. 7D-F) .....*P. ferrugina* (Langerhans, 1881) (G, C; P Q)
- Apéndices anteriores vagamente articulados o lisos (Fig. 7G), setas simples dorsal y ventral bidentadas ..... *P. articulata* (Kudenov & Harris, 1995) (P)

12(10) Algunas setas con espinas sub-distales claramente más largas que las distales …….. *Perkinsyllis* **13**
- Sin tales espinas sub-distales alargadas **14**

13(12) Setígero 2 sin cirro dorsal (Fig. 7H) .....
..... *Perkinsyllis homocirrata* (Hartman-Schröder, 1958) (P)
- Setígero 2 con cirro dorsal (Fig. 7I) ..... *P. spinisetosa* (San Martín, 1990) (G, C)

14(12) Cirros dorsales alternados, largos y cortos, claramente distintos, muy largos y muy cortos ..... *Westheidesyllis* **15**
- Cirros dorsales más o menos de la misma longitud ..... **Eusyllinae**

15(14) Prostomio y lóbulos parapodiales con bandas ciliadas evidentes .....
..... *W. gesae* (Perkins, 1981) (G, C)
- Sin tales bandas ciliares ..... *W. heterocirrata* (Hartman-Schröder, 1958) (P)

Amblyosyllis **Grube, 1857**

1 Órganos nucales cortos, redondeados, más o menos esféricos **2**
- Órganos nucales alargados **3**

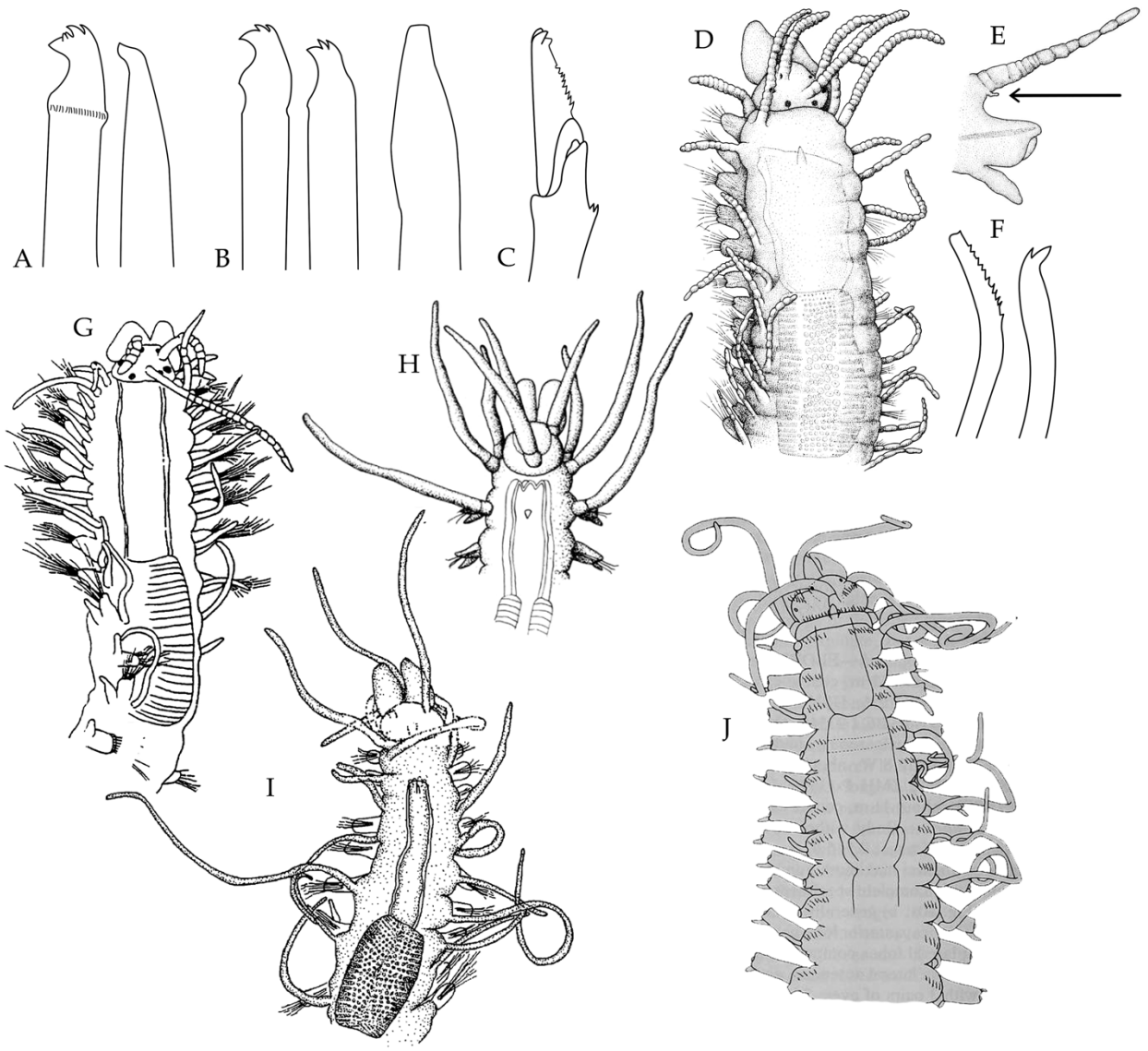


Figura 7. *Haplosyllides ophiocomae* A) Seta pseudosimple y acícula; *H. floridana* B) Setas pseudodimples y acícula; *Dioplosyllis octodentata* C) Falcígero tridentado; *Paraehlersia ferrugina* D) parte anterior, E) Parapodio mostrando la papila sub-cirral, F) Setas simples dorsal y ventral; *P. articulata* G) Parte anterior; *Perkinsyllis homocirrata* H) Parte anterior; *P. spinisetosa* I) Parte anterior; *Westheidesyllis gesae* J) Parte anterior. Redibujados de: Martín *et al.* 2009, A); San Martín *et al.* 1997, B); Perkins 1981, C) y J); San Martín 2003, D-F); Kudenov & Harris 1995, G); Hartman-Scröder 1980, H); San Martín 1990, I).

2(1) Con una linea oscura, delgada y bien marcada en la parte posterior de cada segmento (Fig. 8A) ..... *A. lineata* Grube, 1863 (G, C)

- Pigmentación no bien definida o ausente (Fig. 8 F) ... *A. madereinsis* Langerhans, 1879 (G, C)

3(1) Falcígeros con el diente distal y el proximal más o menos de la misma forma y tamaño, a veces el distal ligeramente mayor; con 6-8 manchas oscuras, alargadas, en arreglo más o menos simétrico (Fig. 8 C) .... *A. ovei* Aguado, Capa, Lago-Barcia, Gil, Pleijel & Nygren, 2019 (G, C)

- Falcígeros con el diente distal claramente mayor que el proximal; pigmentación distinta ... **4**



Figura 8. *Amblyosyllis*, cuerpos completos de organismos vivos. *A. lineata* A); *A. rhombeata* B); *A. ovei* C); *A. hectori* D); *A. spectabilis* E); *A. madeirensis F).* Modificados de Aguado *et al.* 2019.

4(3) Con varias líneas transversas oscuras en el centro del segmento y varias líneas longitudinales en los costados (Fig. 8D) .... *A. hectori* Aguado, Capa, Lago-Barcia, Gil, Pleijel & Nygren, 2019 (P)

- A veces con varias líneas transversas, ocasionalmente con manchas oscuras en la parte anterior de cada setígero (Fig. 8 E) ..... *A spectabilis* (Johnston 1865) (G, C)

- Con varias líneas oscuras transversas formando un rombo (Fig. 8B) .... *A. rhombeata* Grube & Ørsted *in* Grube, 1857 (G, C)

Anoplosyllinae Aguado & San Martín, 2009

Organismos de tamaño pequeño a diminuto; cuerpo subcilíndrico; palpos fusionados en la base, sin surco central. Tres antenas, más largas que los palpos, dos pares de cirros tentaculares. Con cuatro ojos y a veces con manchas oculares en el borde anterior del prostomio. Faringe recta, corta e inerme. Antenas, cirros tentaculares y primeros cirros dorsales lisos, el resto lisos o semiarticulados. Reproducción por epigamia. Con 5 géneros: *Anoplosyllis, Astreptosyllis, Streptosyllis, Streptospinigera y Syllides* y unas 40 especies.

1 Acícula de parapodios anteriores fuertemente engrosada (Fig. 5A) **2**
- Acícula fuertemente engrosada de parapodios anteriores ausente ..... *Syllides*

2(1) Setas capilares y pseudo-espiníferos presentes (Fig. 9A) .....
..... *Streptospinigera heteroseta* Kudenov, 1983 (G, C)
- Setas capilares y pseudo-espiníferos ausentes .....
..... *Streptosyllis websteri* Southern, 1914 (G, C; P Q)

Syllides **Ørsted, 1845**

1 Falcíferos con una pequeña cubierta transparente en la parte alargada de la articulación (Fig. 9B) ..... *S. gomezi* San Martín, 1990 (G, C)
- Sin tal cubierta transparente **2**

2(1) Falcíferos de lámina larga con una o varias espinas en la base articular (Fig. 9C, G) **3**
- Falcíferos sin tales espinas ..... *S. fulvus* (Marion & Bobretzky, 1875) (G, C)

3(2) Con una sola espina larga en la base del artejo (Fig. 9 E, G) **4**
- Con unas tres espinas largas en la base del artejo (Fig. 9 C) . *S floridanus* Perkins, 1981 (G, C)

4(3) Solo los falcíferos de lámina larga en la parte media del fascículo setal con una espina larga en la base articular (Fig. 9E); antena media surge entre los ojos posteriores, cirros dorsales articulados con hasta 20 artejos (Fig. 9D) ..... *S. bansei* Perkins, 1981 (G, C)
- Falcíferos de lámina larga en la parte media y dorsal del fascículo con una espina larga en la base del artejo (Fig. 9G), antena media surge entre los ojos anteriores, cirros dorsales articulados con 5-7 artejos (Fig. 9F) ..... *S. caribica* Licher, 1996 (G, C)

Autolytinae Langerhans, 1879

Organismos de tamaño mediano a grande; cuerpo subcilíndrico; palpos fusionados. Generalmente tres antenas y dos pares de cirros tentaculares, lisos. Faringe larga y delgada, sinuosa. Trepan presente, sin diente único. Cirros dorsales lisos, a veces con un cirróforo bien marcado; cirro ventral ausente (aparentemente fusionado al lóbulo parapodial). Órganos nucales en forma de lengüeta sobre el dorso de los primeros setígeros (Fig. 1A). Reproducción por esquizogamia. Actualmente con 12 géneros: *Epigamia, Erseia, Imajimaea, Levidorum, Myrianida, Pachiprocerastea, Paraproceraea, Paraprocerastea, Planicirrata, Proceraea, Procerastea, Virchowia* y unas 90 especies.

1 Sin apéndices cefálicos ..... *Levidorum* **2**
- Por lo menos con antenas **3**

2(1) Setas con dos grandes dientes (Fig. 4A) ..... *L. hartmanae* Perkins, 1987 (G, C)
- Setas con 3-5 pequeñas espinas distales (Fig.9H) ..... *L. pettibonae* Perkins, 1987 (G, C)

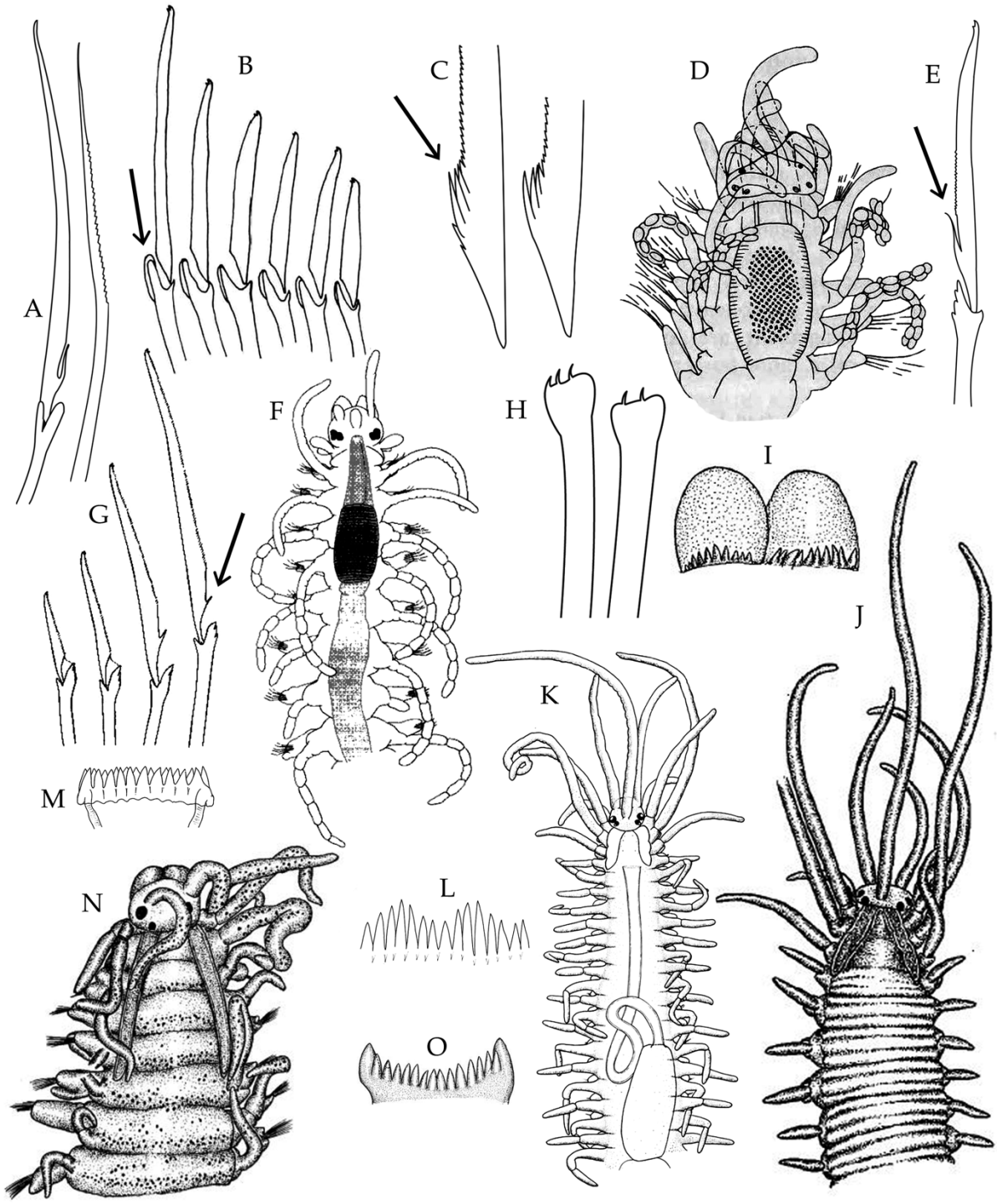


Figura 9. *Streptospinigera heterosetosa* A) pseudo-espinígero y setal capilar; *Syllides gomezi* B) falcígeros en segmento medio; *S. floridanus* C) detalle espinas en la base de los artejos; *S. bansei* D) parte anterior, E) falcígero; *S. caribica* F) parte anterior, G) falcígeros; *Levidorum pettiboneae* H) setas pseudo-simples; *Paraproceraea tamana* I) detalle del trepan, J) parte anterior; *Myrianida multidenticulata* K) parte anterior, L) detalle del trepan; *M. arborea* M) detalle del trepan; *M. dentalia* N) parte anterior, O) detalle del trepan. Redibujadas de: Kudenov 1983, A); San Martín 1990, B); Perkins 1981, C-E); Licher 1996, F-G); Perkins 1987, H; Imajima 1966, I-J) y N-O); Westheide 1974, K-M).

3(1) Trepan con alrededor de 90 dientes sub-iguales, segmentos de la región anterior con apariencia trianulada (Fig. 9I, J) ..... *Paraproceraea tamana* (Imajima, 1966) (G, C Q)
- Trepan con menos de 70 dientes; segmentos sin apariencia trianulada **4**

4(3) Cirróforos en cirros tentaculares y en el primer cirro dorsal solamente .... *Proceraea anopla* (Monro, 1933) (G, C)
- Cirróforos presentes en todos los setígeros (Fig. 9K) ..... *Myrianida*

Myrianida **Milne-Edwards, 1845**

1 Todos los apéndices con inclusiones hyalinas ..... *M. juventudensis* (San Martín, 1994) (G, C)
- Apéndices sin inclusiones hyalinas **2**

2(1) Con 4 manchas rojas dorsales en cada segmento ... *M. rubropunctata* (Grube, 1860) (G, C)
- Sin tales manchas rojas dorsales **3**

3(2) Cirros dorsales de longitud similar (excepto setígero 1) **4**
- Cirros dorsales de distinta longitud **7**

4(3) Faringe sinuosa varias veces cerca del proventrículo *M. convoluta* (Cognetti, 1953) (G, C)
- Faringe cuando mucho con una sinuosidad **5**

5(4) Antena media y cirros anales blancos ... *M. quindecimdentata* (Langerhans, 1884) (G, C Q)
- Sin tal patrón de coloración **6**

6(5) Trepan con alrededor de 18 dientes (Fig. 9M) ..... *M. arborea* (Westheide, 1974) (P)
- Trepan con 20-25 dientes ..... *M. brevipes* (Hartmann-Schröder, 1959) (P)

7(3) Trepan con dientes sub-iguales **8**
- Trepan con dientes de distinto tamaño **9**

8(7) Todos los cirróforos de los cirros dorsales más largos que el lóbulo parapodial .... *M. brevicirrata* (Winternitz, 1936) (G, C)
- Al menos algunos cirróforos de los cirros iguales o más cortos que el lóbulo parapodial .... *M. prolifera* (O. F. Müller, 1788) (G, C; P Q en todas)

9(7) Faringe con 56-65 dientes formando 9 grupos; órganos nucales llegan al tercer setígero (Fig. 9K, L) ..... *M. multidenticulata* (Westheide, 1974) (P)
- Trepan con dos dientes grandes y 25-38 dientes pequeños; órganos nucales largos llegan al quinto setígero (Fig. 9N, O) ..... *M. dentalia* (Imajima, 1966) (G, C Q)

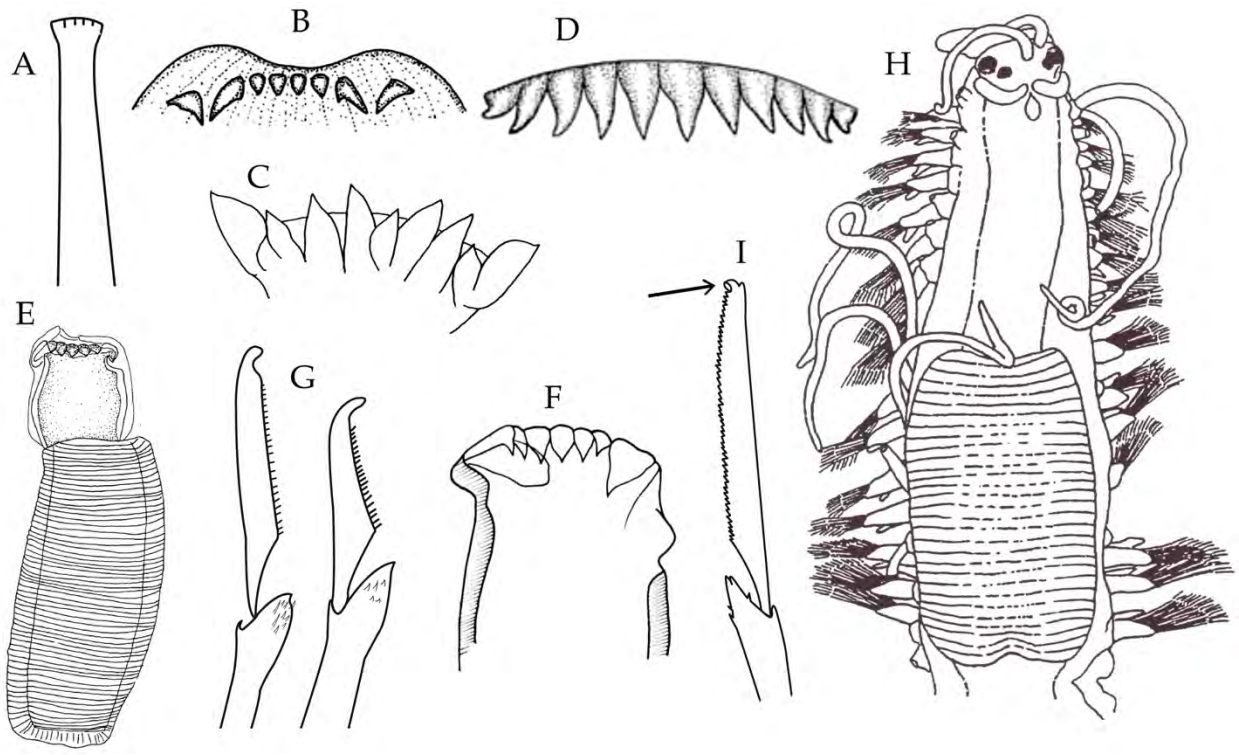


Figura 10. *Odontosyllis longigulata* A) acícula; *O. heterodonta* B) detalle del trepan; *O. septemdentata* C) detalle del trepan; *O. undecimdonta* D) detalle del trepan; *O. luminosa* E) proventrículo y faringe mostrando detalle del trepan; *O. dolerens* F) detalle del trepan; *Eusyllis kupfferi* G) falcígeros; Redibujadas de: Perkins 1981, A); Salcedo *et al.* 2016, C); Imajima 1966, D); San Martín 1990, E); Westheide 1974, F).

Eusyllinae Malaquin, 1893

Organismos de pequeños a muy grandes, usualmente de más de 10 mm de longitud, a veces hasta más de 50 mm. Palpos libres o fusionados solo en la base. Órganos nucales evidentes; algunas especies con caperuza occipital. Faringe armada, generalmente recta, con diente mediodorsal en posición anterior, media o posterior, a veces con trepan completo o incompleto (arco de dientecillos ventrales). Tres antenas y dos pares de cirros tentaculares; cirro ventral presente. Se reproducen por epigamia, en *Nudysyllis* Knox & Cameron, 1970 se presenta incubación dorsal. En la figura 5 se muestran los caracteres básicos. Actualmente se reconocen 6 géneros: *Eusyllis, Nudisyllis, Odontosyllis, Opisthodonta, Pionosyllis y Synmerosyllis* y unas 67 especies.

1 Faringe armada solo con diente medio-dorsal **2**
- Faringe con diente medio-dorsal y / o trepan **5**

2(1) Diente alejado de la abertura faríngea ..... *Opisthodonta*
- Diente situado en la parte anterior muy cerca de la abertura faríngea **3**

3(2) Segmentos de la región media del cuerpo con grupos de 2-3 setígeros fusionados en uno solo ..... *Synmerosyllis* **4**
- Segmentos de la región media del cuerpo no fusionados .... *Nudisyllis divaricata* (Keferstein, 1862) (G, C)

4(3) Segmentos posteriores con acícula muy engrosada, tridentada, sobresale del lóbulo setal, con el diente proximal muy grueso, el medio más pequeño y el distal fino y agudo (Fig. 5D) ..... *S. aciculata* (San Martín, 1990) (G, C)
- Segmentos posteriores con acícula no engrosada, no sobresale del lóbulo setal ..... *S. lamelligera* (de Saint-Joseph, 1886) (G, C)

5(4) Diente medio-dorsal presente ..... *Eusyllis*
- Diente medio-dorsal ausente ..... *Odontosyllis*

Eusyllis **Malmgren, 1867**

1 Cirro ventral del setígero 1 aplanado, en forma de hoja, más grande y diferente al resto de los otros cirros ventrales ..... *E. lamelligera* Marion & Bobretzky, 1875 (G, C; P Q)
- Todos los cirros ventrales más o menos de la misma forma **2**

2(1) Acícula de parapodios medios engrosada fuertemente, con la punta curvada, sobresale del lóbulo setal ..... *E. assimilis* von Marenzeller, 1875 (P Q)
- Acícula no fuertemente engrosada y no sobresale del lóbulo setal **3**

3(2) Artejos de las setas compuestas de tamaño similar, varían muy poco en longitud **4**
- Artejos de las setas compuestas cortos y largos, claramente diferentes en tamaño y forma (Fig. 10G) ..... *E. kupfferi* Langerhans, 1879 (G, C)

4(3) Antenas y cirros tentaculares semiarticulados ..... *E. blomstrandi* Malmgren, 1867 (P Q)
- Antenas y cirros tentaculares lisos ..... *E. spirocirrata* Hartmann-Scröder, 1959 (P)

Odontosyllis **Claparède, 1863**

1 Caperuza occipital presente (Fig. 6B) **2**
- Caperuza occipital ausente ..... *O. detecta* Augener, 1913 (G, C Q)

2(1) Acícula puntiaguda, a menudo con una corona de dientecillos (Fig. 5B, C) **3**
- Acícula con la punta roma, sin corona de dientecillos (Fig. 10A) ..... *O. longigulata* Perkins, 1981 (G, C)

3(2) Trepan con 4 dientes cónicos centrales y 4 placas laterales (Fig. 10B) ..... *O. heterodonta* Góngora-Garza & de León-González, 1993 (P)
- Trepan diferente al anterior **4**

4(3) Trepan con 7 dientes cónicos centrales y dos placas laterales (Fig. 10C) ..... *O. septemdentata* Salcedo *et al* 2016 (P)
- Trepan diferente al anterior **5**

5(4) ..... Trepan con 11 dientes cónicos que aumentan su tamaño hacia el centro (Fig. 10D) ..... *O. undecimdonta* Imajima & Hartman, 1964 (P Q)
- Trepan diferente al anterior **6**

6(5) Trepan con 6 dientes y 2 placas laterales **7**
- Trepan diferente al anterior **8**

7(6) Faringe corta, de 2-3 segmentos setígeros de largo .... *O. fulgurans* (Audouin & Milne-Edwards, 1833) (G, C; P Q)
- Faringe larga, de unos 6 segmentos setígeros ..... *O. twincayensis* Russell, 1989 (G, C)

8(6) Trepan con 8 dientes **9**
- Trepan con 6 dientes sub-iguales (Fig. 10E) ..... *O. luminosa* San Martín, 1990 (G, C)

9(8) Trepan con 8 dientes sub-iguales ..... *O. octodentata* Treadwell, 1917 (G, C)
- Trepan con 6 dientes centrales 2 mayores laterales **10**

10(9) Trepan situado en el tercio posterior de la faringe ....*O. guillermoi* Fukuda & Nogueira, 2006 (G, C)
- Trepan situado en la parte distal de la faringe (Fig. 10F) ..... *O. dolerens* Westheide, 1974 (P)

Opisthodonta **Langerhans, 1879**

1 Artejos de algunas setas con un tendón que conecta el diente proximal y el borde del artejo (Fig. 10I) **2**
- Artejos sin ese tendón **4**

2(1) Diente faríngeo localizado anteriormente (Fig. 10H) ....*O. tridentata* (Kudenov & Harris, 1995) (B, P)
- Diente alejado de la abertura faríngea **3**

3(2) Cirro dorsal más corto que la anchura del cuerpo *O. luquei* (San Martín, 1990) (G, C; P Q)
- Cirro dorsal más largo que la anchura del cuerpo ..... *O. templadoi* (San Martín, 1991) (G, C)

4(1) Diente faríngeo localizado anteriormente .....*O. uraga* (Imajima, 1966) (**P Q)**
- Diente faríngeo claramente alejado de la abertura faríngea **5**

5(4) Falcígeros con una sola línea de espinas en el margen .... *O. mitcheli* Kudenov & Harris, 1995 (B, P)
- Falcígeros con varias líneas de espinas en el margen .... *O. russelli* San Martín, López & Aguado, 2009 (G, C)

Exogoninae Langerhans, 1879

Organismos pequeños a muy pequeños, generalmente de menos de 8 mm de largo; cuerpo subcilíndrico. Palpos fusionados en toda o casi toda su longitud. Tres antenas (excepto *Exogone acerata* San Martín & Parapar, 1990, que carece de entenas); Uno o dos pares de cirros tentaculares; Organos nucales como surcos ciliados entre el prostomio y el peristomio. Faringe recta, con o sin diente único, sin trepan. Cirro ventral presente. Reproducción por epigamia con incubación de los huevos, algunos de manera dorsal y otros ventralmente. Actualmente se reconocen 9 géneros: *Brania, Cicese, Erinaceosyllis, Exogone, Parapionosyllis, Parexogone, Prosphaerosyllis, Salvatoria y Sphaerosyllis* y unas 100 especies.

1 Con un par de cirros tentaculares **2**
- Con dos pares de cirros tentaculares **11**

2(1) Palpos fusionados en la mitad o dos tercios de su longitud …… *Parapionosyllis* **3**
- Palpos fusionados en toda su longitud, a veces con una pequeña muesca al final **5**

3(2) Cirro dorsal liso, ojos presentes **4**
- Cirro dorsal biarticulado, ojos ausentes (Fig. 10A) ..... *P. floridana* San Martin, 1991 (G, C)

4(3) Falcígeros dorsales con la lámina al menos 3 ó 4 veces más larga que los ventrales, ocelos ausentes (Fig. 10B, C) ..... *P. uebelackerae* San Martín, 1991 (G, C)
- Falcígeros dorsales con la lámina a lo mucho dos veces más larga que los ventrales, ocelos presentes ..... *P. longicirrata* (Webster & Benedict, 1884) (G, C)

5(2) Cirro dorsal piriforme (a veces en forma de cebolla), cuerpo cubierto con gran cantidad de papilas diminutas **6**
- Cirro dorsal papiliforme u ovoide, cuerpo liso **10**

6(5) Acícula con la punta formando ángulo recto (Fig. 5H) ..... *Sphaerosyllis*
- Acícula acuminada (Fig. 10E) **7**

7(6) Antenas y cirros dorsales con cirrostilo alargado y retráctil …….. *Prosphaerosyllis* **8**
- Antenas y cirros dorsales sin cirrostilo retráctil ..... *Erinaceusyllis*

8(7) Setígero 2 sin cirro dorsal (Fig. 11F) ..... *P. sotoi* Salcedo *et al* 2016 (P)
- Setígero 2 con cirro dorsal **9**

9(8) Dos pares de ojos en la parte posterior del prostomio, ocelos presentes (Fig. 11D) .... *P. riseri* Perkins, 1981 (G, C)
- Un par de ojos posteriores y otro par en el borde anterior del prostomio, sin ocelos (Fig. 11G) ..... *P. brevidentata* Perkins, 1981 (G, C)

10(5) Setas compuestas de dos tipos, falcígeros y pseudoespinígeros, a veces las láminas se pierden o se fusionan al mango formando setas pseudosimples ..... *Exogone*
- Setas compuestas solo falcígeros con láminas de tamaño similar, a veces con láminas de distinta longitud, con la misma forma general ..... *Parexogone*

11(1) Dorso liso **12**
- Dorso papilado …… *Cicese* **13**

12(11) Acículas acuminadas; fijación de huevos y embriones dorsal ..... *Salvatoria*
- Acículas con punta redondeada, hinchada y hueca; fijación de huevos y embriones ventral . ..... *Brania*

13(11) Falcígeros unidentados ..... *C. arenacea* (Rioja, 1943) n. comb. (B, P)
- Falcígeros bidentados ..... *C. sphaerosylliformis* Díaz-Castañeda & San Martín, 2001 (B, P)

Brania de Quatrefages, 1865

1 Setígero 2 sin cirro dorsal **2**
- Setígero 2 con cirro dorsal **3**

2(1) Seta simple inferior bidentada (Fig, 11H); proventrículo con unos 45 ACM .... *B. gallagheri* Perkins, 1981 (G, C)
- Seta simple inferior unidentada (Fig. 11I), proventrículo con unos 30 ACM .... *B. wellfletensis* Pettibone, 1956 (G, C)

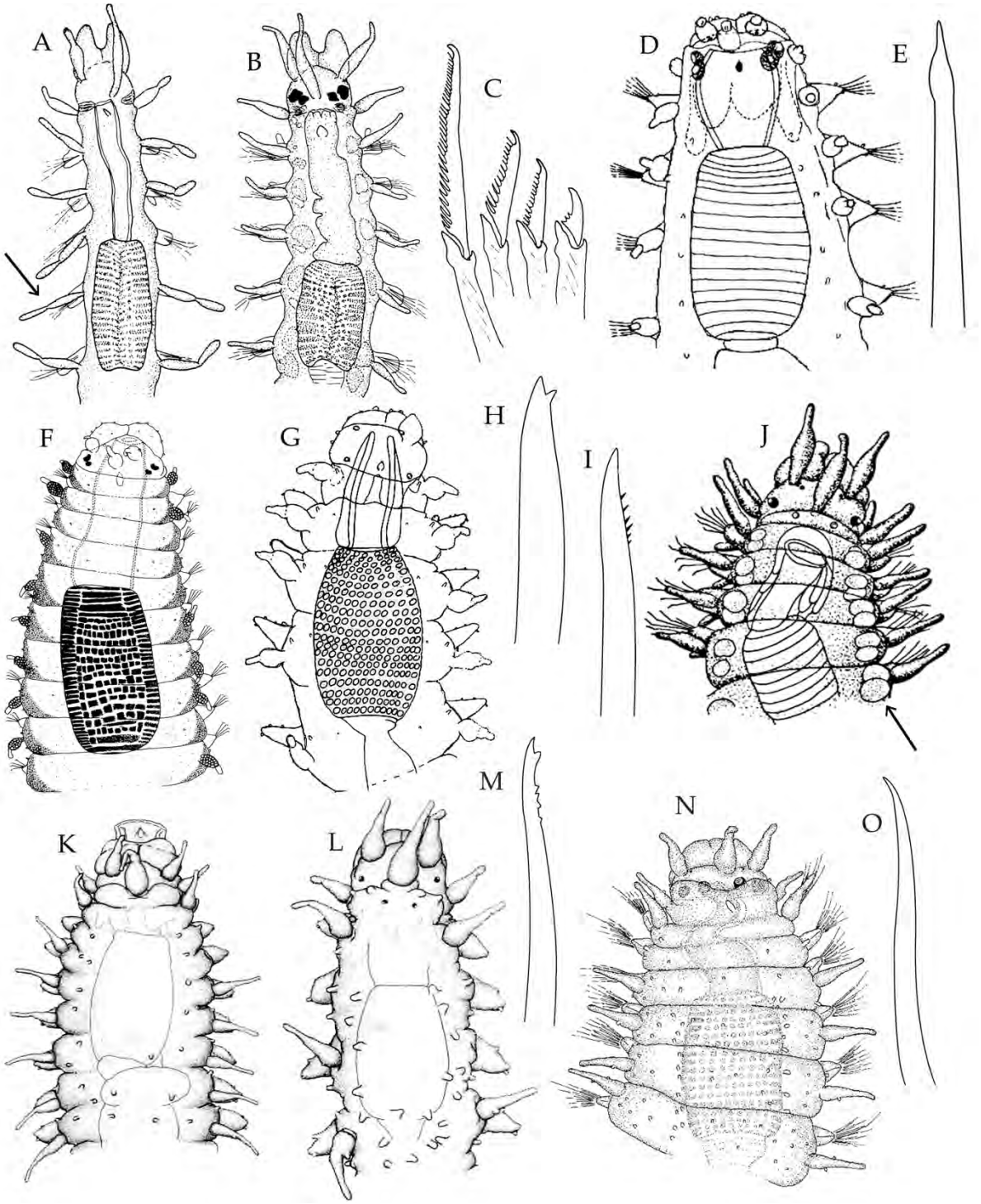


Figura 11. *Parapionosyllis floridana* A) parte anterior; *P. uebelackerae* B) parte anterior, C) falcígeros de segmentos anteriores; *Prosphaerosyllis riseri* D) parte anterior, E) acícula; *P. sotoi* F) parte anterior; *P. brevidentata* G) parte anterior; *P. gallaheri* H) seta simple ventral; *P. weellfleetensis* I) seta simple ventral; *Brania glandulosa* J) parte anterior; *Erinaceusyllis longilamina* K) parte anterior; *E. parvoculata* L) parte anterior, M) seta simple dorsal; *E. bidentata* N) parte anterior, O) seta simple dorsal. Redibujadas de: San Martín 1991, A-C); Perkins 1981, D-E) G-I); Salcedo *et al.* 2016, F); Hartmann-Schröder 1980, J); Russell 1989, K-M); San Martín 2005, N-O).

3(1) Falcígeros con lámina larga; con inclusiones sub-epidérmicas a los costados de cada segmento, muy cercanas al cirro dorsal (Fig. 11J) ..... *B. glandulosa* Hartmann-Schröder, 1980 (G, C)
- Falcígeros con lámina corta, sin inclusiones glandulares **4**

4(3) Antena media mayor que las laterales **5**
- Antenas de longitud similar ..... *B. uebelackerae* Ruiz-Ramirez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)

5(4) Proventrículo con 30-32 ACM ..... *B. russelli* Ruiz-Ramirez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)
- Proventrículo con 18-20 ACM ..... *B. westheidei* Ruiz-Ramirez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)

Erinaceusyllis **San Martín, 2005**

1 Ojos presentes **2**
- Ojos ausentes (Fig. 11K) ..... *E. longilamina* (Russel,1989) (G, C)

2(1) Todos los falcígeros bidentados **3**
- Al menos algunos falcígeros unidentados **5**

3(2) Ocelos presentes: seta simple dorsal unidentada (Fig. 11O) **4**
- Ocelos ausentes: seta simple dorsal bidentada (Fig. 11L, M) ..... *E. parvoculata* (Russell, 1989) (G, C)

4(3) Antena media surge de la parte posterior del prostomio *E. bilobata* (Perkins, 1981) (G, C)
- Antena media surge de la parte anterior del prostomio (Fig. 11N) ..... *E. bidentata* (Hartman-Schröder, 1974) (P Q)

5(2) Todas los falcígeros unidentados (Fig. 9E) ..... *E. centroamericana* (Hartmann-Schröder, 1959) (P)
- Al menos algunos falcígeros bidentados **6**

6(5) Diente faríngeo cerca del márgen anterior, proventrículo con unos 13 ACM (Fig. 9D) ..... *S. belizensis* (Russell, 1989) (G, C)
- Diente faríngeo a 1/3 de la longitud de la faringe, proventículo con unos 18-21 ACM ..... *E. perkinsi* (Riser, 1991) (G, C)

Exogone **Örsted, 1845**

1 Con setas pseudo-simples formadas por la fusión del mango y el artejo (Fig. 12A) ..... *E. naidinoides* Westheide, 1974 (G, C Q; P)
- Setas compuestas falcígeros y pseudoespinígeros, pseudosimples ausentes **2**

2(1) Antenas de longitud similar **3**
- Antena media claramente mayor que las laterales **6**

3(2) Cirro dorsal presente en el setígero 2 ..... **4**
- Cirro dorsal ausente en el setígero 2 ..... *E. verugera* Claparède, 1868 (G, C; P Q)

4(3) Pseudoespinígeros del setígero 2 con una prolongación triangular en el mango ..... *E. uniformis* (Hartman, 1961) (G, C Q; B, P)
- Pseudoespinígeros del setígero 2 sin tal modificación **5**

5(4) Acícula con la punta formando ángulo recto ..... *E. bondi* Ruiz-Ramirez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)
- Acícula con la punta redondeada ..... *E. breviantennata* Hartman-Schröder, 1959 (G, C Q; P)

6(3) Pseudospinígero del setígero 2 con una prolongación triangular en el mango (Fig. 2E) ..**7**
- Pseudoespinígeros del setígero 2 sin tal modificación **9**

7(6) Seta simple dorsal con una espina gruesa bien definida (Fig. 12B) ..... *E. arenosa* Perkins, 1981 (G, C)
- Sin tal espina en la seta simple dorsal **8**

8(7) Seta simple dorsal de setígeros medios y posteriores engrosada, fuertemente bidentada (Fig. 12C), proventrículo corto con unos 15 ACM ... *E. pseudolourei* San Martín, 1991 (G, C)
- Seta simple dorsal sin tal modificación, proventrículo con unos 20 ACM ....*E. lourei* Berkeley & Berkeley, 1948 (G, C Q; B, P)

9(6) Antenas insertas aproximadamente en la mitad del prostomio, entre los ojos anteriores; antena media hasta 2.5 veces más larga que las laterales .... *E. dispar* (Webster, 1879) (G, C; P Q)
- Antenas insertas en la parte anterior del prostomio; antena media al menos 4 veces más larga que las laterales (Fig. 12D) ..... *E. longicornis* Westheide, 1974 (P)

Parexogone **(Mesnil & Caullery, 1918)**

1 Setígero 2 sin cirro dorsal **2**
- Setígero 2 con cirro dorsal **6**

2(1) Antenas diminutas, aproximadamente de la misma longitud (Fig. 12E) **3**
- Antenas no diminutas, antena media mayor que las laterales **4**

3(2) Seta simple ventral bidentada, ocasionalmente con dos dientecillos secundarios (Fig. 12G) ..... *P. atlantica* (Perkins, 1981) (G, C)
- Seta simple ventral unidentada (Fig. 12F) ..... *P. microtentaculata* (Westheide, 1974) (P)

4(2) Antenas situadas en el centro del prostomio **5**
- Antenas situadas en la parte posterior del prostomio .... *P. caribensis* San Martín, 1991 (G, C)

5(4)..... Antena media 1/3 más larga que las laterales; falcígeros con el mango liso ..... *P. meridionalis* Cognetti, 1955 (G, C)
- Antena media del doble de la longitud que las laterales, falcígeros con el mango serrado .... *P. sanmartini* Ruiz-Ramirez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)

6(1) Con dos paquetes glandulares dorsales en la base del parapodio .... *P. glandulosa* (Rioja, 1943) (P)
- Sin tales paquetes glandulares **7**

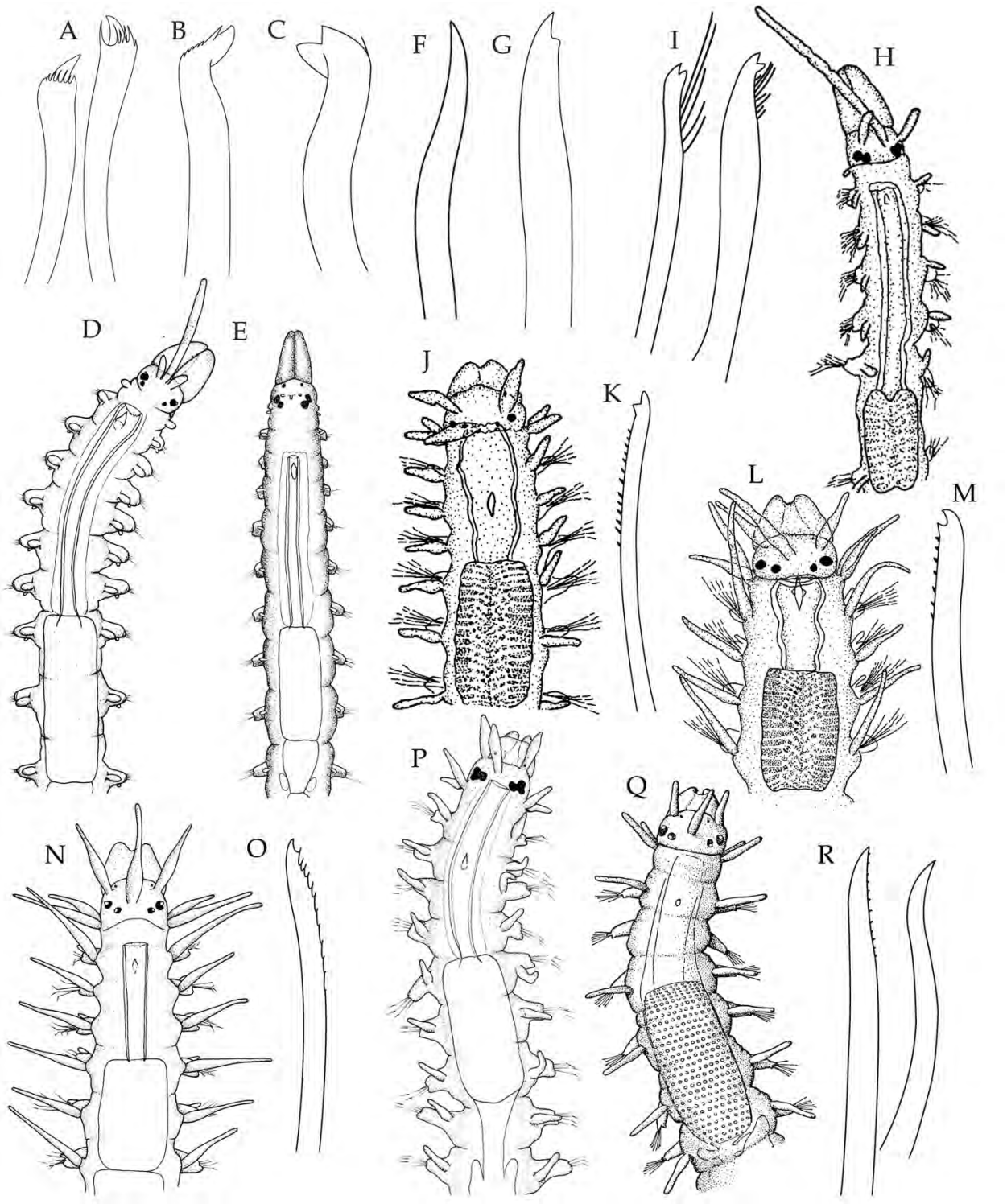


Figura 12. *Exogone naidinoides* A) Setas pseudo-simples; *E. arenosa* B) Seta simple dorsal; *E. pseudolourei* C) Seta simple dorsal; *E. longicornis* D) parte anterior; *Parexogone microtentaculata* E) parte anterior, F) seta simple dorsal; *P. atlantica* G) seta simple ventral; *P. wolfi* H) parte anterior, I) setas simples dorsal y ventral; *Salvatoria rugulosa* J) parte anterior, K) seta simple dorsal; *S. nitidula* L) parte anterior, M) seta simple dorsal; *S. concinna* N) parte anterior, O) seta simple dorsal; *S. mediodentata* P) parte anterior; *S. swedmarki* Q) parte anterior, R) setas simples dorsal y ventral. Redibujadas de: Westheide 1974, A), D-F), N-P); Perkins 1981, B) y G); San Martín 1991, C) H-I), J-M); Gidholm 1962 Q-R).

7(6) Seta simple dorsal y ventral con aristas que sobrepasan la longitud de los dientes (Fig. 12I) **8**
- Sin tales setas ..... *P. exmouthensis* (Hartmann-Schröder, 1980) (G, C)

8(7) Antena media se extiende hasta la punta de los palpos ..... *P. longicirris* (Webster & Benedict, 1887) (G, C)
- Antena media del doble de la longitud del prostomio y los palpos juntos (Fig. 12H) ..... *P. wolfi* San Martín, 1991 (G, C)

Salvatoria **McIntosh, 1885**

1 Antena media situada cerca del margen posterior del prostomio (Fig. 12J) **2**
- Antena media situada entre el par de ojos anteriores (Fig. 12L) **6**

2(1) Cirros dorsales cortos, un poco más largos que la longitud del lóbulo parapodial **3**
- Cirros dorsales largos, sobrepasan por mucho la longitud del lóbulo parapodial **4**

3(2) Seta simple dorsal unidentada ..... *S. clavata* (Claparède, 1863) (G, C)
- Seta simple dorsal bidentada (Fig. 12 K) ..... *S. rugulosa* (Verrill, 1900) (G, C)

4(2) Falcígeros unidentados o sub-bidentados **5**
- Falcígeros claramente bi-dentados ..... *S. vieitezi* (San Martín, 1984) (G, C)

5(4) Falcígeros unidentados ..... *S. limbata* (Claparède, 1868) (G, C)
- Falcígeros sub-bidentados (diente secundario diminuto) ..... *S. subterranea* (Hartmann-Schröder, 1956) (G, C)

6(1) Faringe con el diente situado cerca de la parte anterior (Fig. 12N) **7**
Faringe con el diente situado mucho más atrás de la abertura faríngea (Fig. 12P) **10**

7(6) Cirros dorsales largos, sobrepasan por mucho la longitud del lóbulo parapodial **8**
- Cirros dorsales cortos, un poco más largos que la longitud del lóbulo parapodial ..... *S. heterocirra* (Rioja, 1941) (G, C Q; P)

8(7) Seta simple dorsal bidentada (Fig. 12M); diente medio-dorsal muy cerca de la abertura faríngea **9**
- Seta simple dorsal sub-bidentada (Fig. 12O), diente medio-dorsal un poco alejado de la abertura faríngea (Fig. 12N) ..... *S. concinna* (Westheide, 1974) (P)

9(8) Diente romboidal, relativamente grande (Fig. 12L) ..... *S. nitidula* (Verrill, 1900) (G, C)
- Diente ovalado, relativamente pequeño ..... *S. euritmica* (Sardá, 1984) (G, C)

10(6) Diente faríngeo situado más o menos en la mitad de la faringe (Fig. 12P); setas simples dorsal y ventral bidentadas (Fig. 3B) ..... *S. mediodentata* (Westheide, 1974) (P)
- Diente faríngeo alejado más o menos un tercio de la longitud de la faringe (Fig. 12Q); setas simples dorsal y ventral unidentadas (Fig. 12R) ..... *S. swedmarki* (Gidholm, 1962) (G, C)

Sphaerosyllis **Claparède, 1863**

1 Ojos ausentes **2**
- Ojos presentes **3**

2(1) Prostomio y peristomio bien definidos ..... *S. renaudae* Hartmann-Schröder, 1958 (G, C)
- Prostomio y peristomio aparentemente fusionados (Fig. 13A) .....
.....*S. anoculata* Hartmann-Schröder, 1980 (G, C)

3(1) Cada segmento dividido en cuatro anillos (Fig. 13B) .....
.....*S. tetralobata* Salcedo, San Martín & Solis-Weiss 2016 (P)
- Segmentos no divididos en anillos **4**

4(3) Glándulas parapodiales ausentes **5**
- Glándulas parapodiales presentes **6**

5(4) Prostomio y peristomio bien delimitados (Fig. 13 C) .....*S. pirifera* Claparède, 1868 (G, C)
- Prostomio y peristomio parcialmente fusionados ..... *S. piriferopsis* Perkins, 1981 (G, C)

6(4) Antena media surge de la parte anterior del prostomio; faringe con el diente muy grande (Fig. 13D) ..... *S. magnidentata* Perkins, 1981 (G, C)
- Antena media surge de la parte media o posterior del prostomio, faringe con el diente normal **7**

7(6) Glandulas parapodiales con bastoncillos **8**
- Glandulas parapodiales distintas al anterior **9**

8(7) Todos los setígeros solo con falcígeros ..... *S. taylori* Perkins, 1981 (G, C)
- Setígeros medios y posteriores con setas pseudo-simples formadas por la pérdida del artejo (Fig. 12H) ..... *S. aciculata* Perkins, 1981 (G, C)

9(7) Glándulas parapodiales con granulos esféricos (fig. 13F) *S. glandulata* Perkins, 1981 (G, C)
- Glándulas parapodiales con inclusiones hialinas (Fig. 13G) .....
.....*S. sandrae* Álvarez & San Martín, 2009 (G, C)

Syllinae Grube, 1850

Organismos de tamaño mediano a muy grande, usualmente mayores a 10 mm de longitud. Cuerpo subcilíndrico o deprimido; palpos libres o fusionados solamente en su base. Antenas, cirros tentaculares, dorsales y anales articulados (*Eurysyllis* y *Plakosyllis* con un solo artrejo); con cuatro ojos y a veces con un par de ocelos; con dos pares de cirros tentaculares (*Karroonsyllis* con un solo par). Organos nucales pequeños o inconspicuos, formados por dos surcos ciliados entre el prostomio y el peristomio (*Nuchallosyllis* con láminas). Reproducción por esquizogamia. Actualmente se consideran 24 géneros: *Alcyonosyllis, Branchiosyllis, Dentatisyllis, Eurysyllis, Haplosyllis, Inermosyllis, Karroonsyllis, Megasyllis, Nuchalosyllis, Opisthosyllis, Parahaplosyllis, Paraopisthosyllis, Parasphaerosyllis, Plakosyllis, Pseudosyllis, Ramisyllis, Rhopalosyllis, Syllis, Tetrapalpia, Trypanedenta, Trypanobia, Trypanospina, Trypanosyllis, Xenosyllis* y unas 270 especies.

1 Órganos nucales como peines formados por varias láminas ……. *Nuchalosyllis* **2**
- Órganos nucales, si presentes, de otra forma **3**

2(1) Órganos nucales dirigidos hacia atrás; cirróforos lisos (Fig. 14A) .....
..... *N. lamellicornis* Rullier & Amoureux, 1979 (G, C)
- Órganos nucales dirigidos hacia adelante; cirróforos con papilas espinosas triangulares (Fig. 14B) ..... *N. maiteae* Fukuda & Nogueira, 2013 (G, C)

3(1) Apéndices cortos, esféricos, de un solo artejo **4**
- Apéndices largos, articulados o semiarticulados **6**

4(3) Dorso cubierto con cuatro filas longitudinales de tubérculos esféricos, similares a los cirros dorsales (Fig. 14C) ..... *Eurysyllis tuberculata* Ehlers, 1864 (G, C)
- Dorso sin tales tubérculos ..... *Plakosyllis* **5**

5(4) Acícula recta con punta aguda; antenas surgen del borde anterior del prostomio (Fig, 14D, E) ..... *P. quadrioculata* Perkins, 1981 (G, C)
- Acícula oblicua con punta roma; antenas surgen anteroventralmente, parcialmente cubiertas por el prostomio (Fig. 14F, G) ..... *P. curvispina* Salcedo, San Martín & Solis-Weiss, 2011 (P)

6(2) Úngulas presentes (Fig. 4K, L) ..... *Branchiosyllis*
- Úngulas ausentes **7**

7(6) Solo con setas pseudo-simples formadas por la fusión del mango y el artejo ... *Haplosyllis*
- Al menos algunas setas compuestas presentes **8**

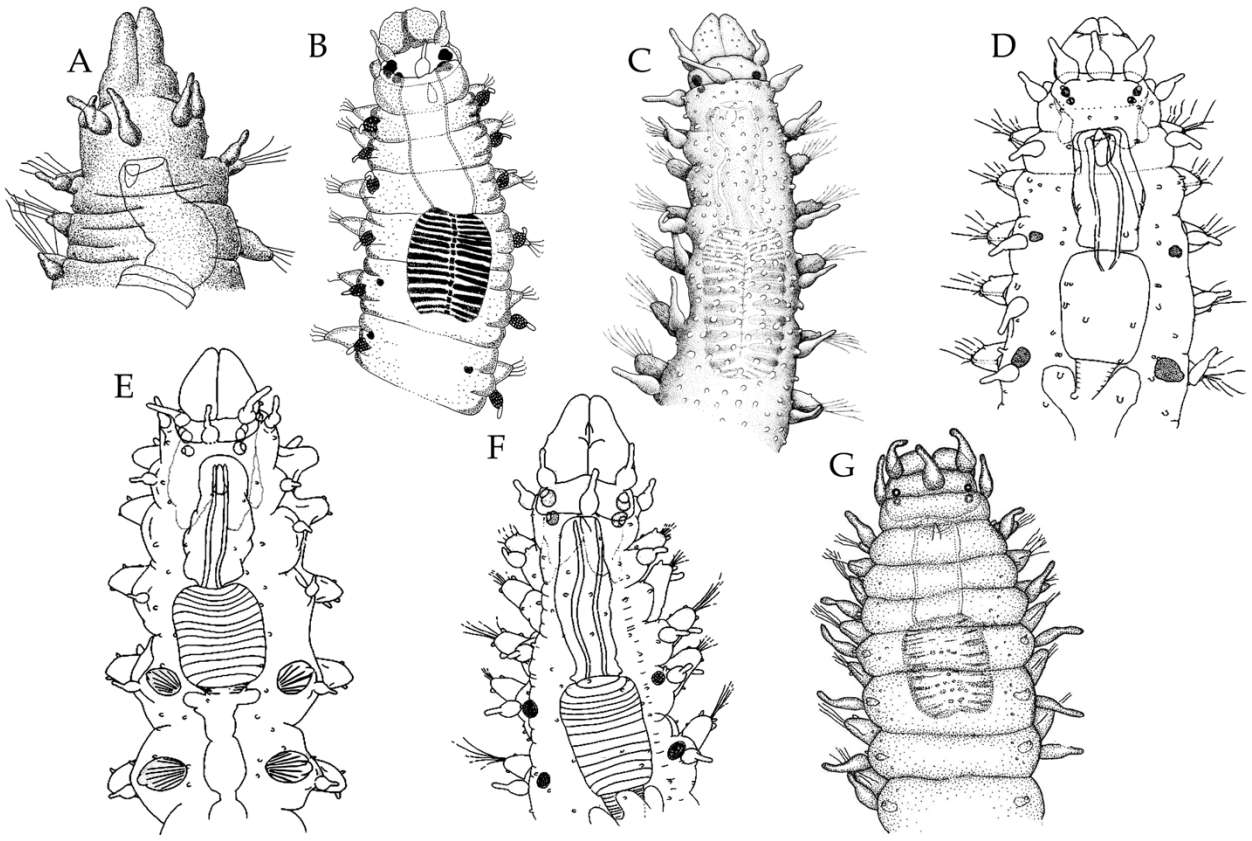


Figura 13. Algunas especies de *Sphaerosyllis*. *S. anoculata* A) parte anterior; *S. tetralobata* B) parte anterior; *S. pirifera* C) parte anterior; *S. magnidentata* D) parte anterior; *S. aciculata* E) parte anterior; *S. glandulata* F) parte anterior; *S. sandrae* G) parte anterior. Redibujadas de: Hartman-Schröder 1980, A); Salcedo *et al*. 2016, B); San Martín 2003, C); Perkins 1981, D-F); Álvarez & San Martín 2009, G).

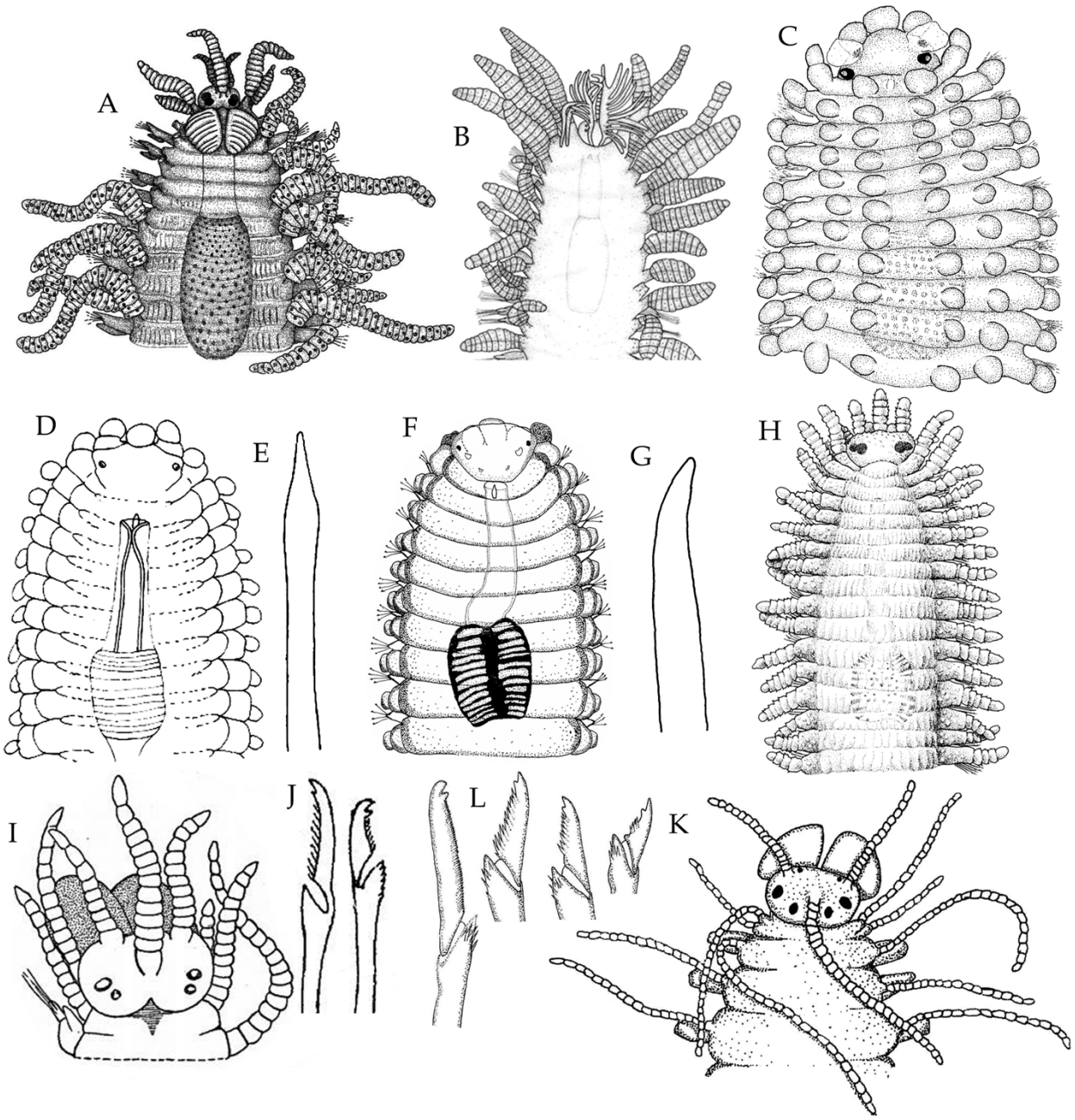


Figura14. *Nuchalosyllis lamellicornis* A) parte anterior; *N. maiteae* B) parte anterior; *Eurisyllis tuberculata* C) parte anterior; *Plakosyllis quadrioculata* D) parte anterior, E) acícula; *P. curvispina* F) parte anterior, G) acícula; *Xenosyllis scabra* H) parte anterior; *Inermosyllis curacaoensis* I) parte anterior, J) falcígeros; *I. mexicana* K) parte anterior, L) falcígeros. Redibujadas de A) Aguado & San Martín 2008; B) Fukuda & Nogueira 2013; C) San Martín *et al.* 2008; D-E) Perkins 1981; F-G) Salcedo *et al.* 2011; H) San Martín 2003; I-J) Augener 1927; K-L) Dibujo original.

8(7) Cuerpo deprimido (aplanado dorsoventralmente) **9**
- Cuerpo sub-cilíndrico, generalmente con el vientre plano, a veces la región posterior del cuerpo deprimida **12**

9(8) Faringe inerme, cuerpo cubierto con papilas y surcos (Fig. 14H) .....
..... *Xenosyllis scabra* (Ehlers, 1864) (G, C; P Q)
- Faringe armada con diente único, trepan o ambos **10**

10(9) Faringe armada con trepan y diente medio-dorsal **11**
- Faringe con trepan, diente medio-dorsal ausente .....
..... *Trypanedenta gemmipara* (Johnson, 1901) (G, C Q; B, P)

11(10) Falcígeros con las espinas más distantes en el artejo alcanzan o sobrepasan el siente distal o primario ..... *Pseudosyllis brevipennis* Claparède, 1868 (G, C)
- Falcígeros no como el anterior ..... *Trypanosyllis*

12(8) Faringe inerme ..... *Inermosyllis* **13**
- Faringe armada con diente único, trepan o ambos **14**

13(12) Prostomio sub-circular con escotadura nucal; falcígeros bidentados de lámina corta (Fig. 14I, J) ..... *I. curacaoensis* (Augener, 1927) (G, C)
- Prostomio oval, sin escotadura nucal; falcígeros dorsales con el artejo delgado y alargado y con fuerte gradación dorsoventral (Fig. 14K, L) .....
..... *I. mexicana* (Góngora-Garza & de León-González, 1993) (P)

14(12) Cirros dorsales de dos tipos, largos y cirriformes alternados con cortos y ovoides .....
..... *Parasphaerosyllis* **15**
- Todos los cirros cirriformes, ovoides ausentes **16**

15(14) Setígeros medios y posteriores solo con setas pseudo-simples formadas por el engrosamiento del mango y la pérdida del artejo (Fig. 4J) .....
..... *P. malimalii* Capa, San Martín & López, 2001 (P)
- Setígeros medios y posteriores sin setas pseudo-simples *P. indica* Monro, 1937 (G, C Q; P Q)

16(14) Cirros dorsales en forma de maza (con el extremo más grueso) (Fig. 15A) .....
..... *Paraopisthosyllis victoriae* (San Martín, López & Aguado, 2009) (G, C)
- Cirros dorsales más o menos uniformes o adelgazándose distalmente **17**

17(16) Faringe armada con trepan y diente medio-dorsal ..... *Dentatysyllis* **18**
- Faringe armada solo con diente medio-dorsal **20**

18(17) Trepan con unos 10 dientes (Fig. 15C) **19**
- Trepan con unos 50 dientecillos ..... *D. morrocoyensis* San Martín & Boone, 1999 (G, C)

19(18) Cirros dorsales de setígeros medios con 30 artejos ..... *D. carolinae* (Day, 1973) (G, C)
- Cirros dorsales de setígeros medios con 3–8 artejos (Fig. 15B) *D. mangalis* Russell, 1995 (G, C)

20(17) Diente medio-dorsal en la parte media o posterior de la faringe ..... *Opisthosyllis*
- Diente medio-dorsal en la parte anterior de la faringe ..... *Syllis*

Branchiosyllis **Ehlers, 1887**

1 Con protuberancias sobre los lóbulos parapodiales que son consideradas branquias **2**
- Sin tales protuberancias o branquias **4**

2(1) Setígeros con falcígeros y úngulas ..... *B. diazi* Rioja, 1958 (G, C)
- Setígeros sin falcígeros, solo úngulas en todos ellos **3**

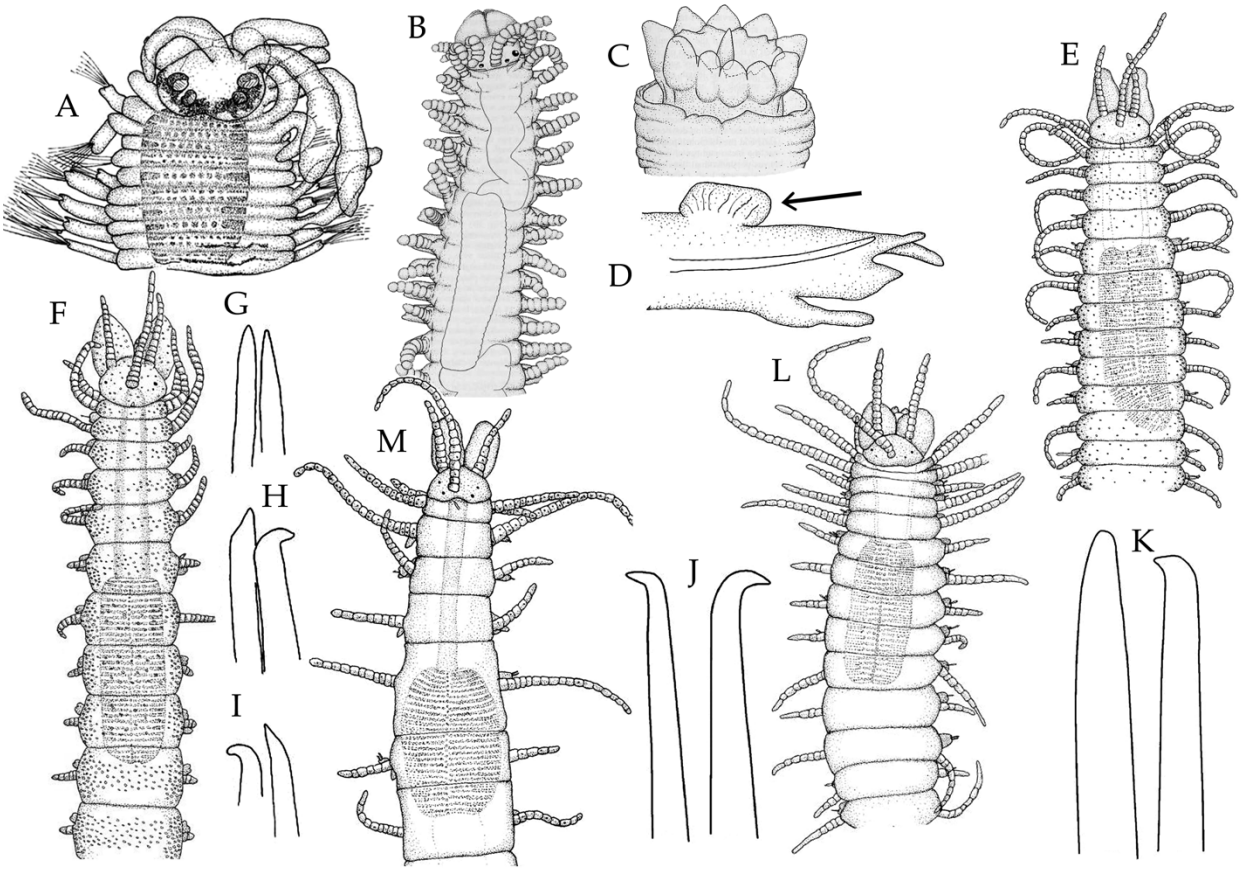


Figura 15. *Paraopisthosyllis victoriae* A) parte anterior; *Dentatisyllis mangalis* B) parte enterior, C) detalle del trepan; *Branchiosyllis oculata* D) parapodio, vista lateral mostrando la branquia; *Haplosyllis niphatesicola* E) parte anterior; *H. cephalata* F) parte anterior; *H. spongicola* acículas G) anteriores, H) medias, I) posteriores; *H. gula* J) acículas; *H. chaetofusorata* K) acículas; *H. aplysinicola* L) parte anterior; *H. navasi* M) parte anterior; Modificadas de: San Martín *et al.* 2009, A); Russell 1995, B-C); San Martín *et al.* 2013, D); Lattig *et al.* 2007, G-I); Lattig *et al.* 2011 F), J-M).

3(2) Branquias uni-lobuladas (Fig. 15D) ..... *B. oculata* Ehlers, 1887 (G, C)
- Branquias bilobuladas ..... *B. pacifica* Rioja, 1941 (P)

4(1) Falcígeros de setígeros anteriores con lámina larga y algo curva (Fig. 2D) .....
.....*B. lorenae* San Martín & Boone, 1999 (G, C)
- Sin tales falcígeros en setígeros anteriores **5**
5(4) Patrón de coloración ausente **6**
- Patrón de coloración presente **7**

6(5) Setígeros anteriores solo con falcígeros bi-dentados .....
.....*B. exilis* (Gravier, 1900) (G, C; P Q en ambos)
- Setígeros anteriores con falcígeros bi-dentados dorsales y uni-dentados ventrales .....
..... *B. riojai* Góngora-Garza, García-Garza & de León-González, 2011 (P)

7(5) Patrón de coloración con el dorso completamente negro **.....**
.....*B. sanmartini* Góngora-Garza, García-Garza & de León-González, 2011 (P)
- Parte anterior sin patón de coloración, regiones media y posterior del cuerpo con una banda transversal negra sencilla ..... *B. salazari* Ruiz-Ramirez & Harris, 2008 (G, C)

Haplosyllis **Langerhans, 1879**

1 Con al menos una acícula con punta oblicua, casi en ángulo recto (Fig. 5J) **2**
- Todas las acículas con punta recta o ligeramente doblada, no en ángulo recto **5**

2(1) Acícula de segmentos medios y posteriores engrosada, más gruesa que las setas **3**
- Acícula se segmentos medios y posteriores no engrosada **4**

3(2) Cirros dorsales alternándose largos (5-9 artejos) y cortos (1-4 artejos) (Fig. 15E) ..... *H. niphatesicola* Lattig & Martin, 2011 (G, C)
- Cirros dorsales no alternados, cortos, con 1-4 artejos (Fig. 15F) *H. cephalata* Verrill, 1900 (G, C)

4(2) Acículas rectas y oblicuas (Fig. 15G, I) ..... *H. spongicola* (Grube, 1855) (G, C; P Q)
- Todas las acículas oblicuas (Fig. 15J) ..... *H. gula* Treadwell, 1924 (G, C)

5(1) Acícula recta de segmentos medios engrosada (Fig. 15K) ..... *H. chaetofusorata* Lattig & Martin, 2011 (G, C)
- Acículas de segmentos medios no engrosadas **6**

6(5) Proventrículo con unos 40-49 ACM ..... *H. agelas* Uebelacker, 1982 (G, C)
- Proventrículo con 20-33 ACM **7**

7(6) Faringe tan ancha como el proventrículo (27-33 ACM); cirros dorsales alternados largos (6-11 artejos) y cortos (2-7 artejos) (Fig. 15L) .... *H. aplysinicola* Lattig & Martin, 2011 (G, C)
- Faringe delgada, aproximadamente la mitad del proventículo (20-25 ACM); cirros dorsales no alternados con 5-9 artejos (Fig. 15M) ..... *H. navasi* Lattig & Martin, 2011 (G, C)

Opisthosyllis **Langerhans, 1879**

1 Diente medio-dorsal muy grande y situado en la parte media de la faringe (Fig. 16A) ..... *O. longidentata* San Martín, 1991 (G, C)
- Diente medio-dorsal situado en la parte posterior de la faringe **2**

2(1) Setígeros medios con 1-2 setas pseudo-simples formadas por el engrosamiento del mango y la pérdida del artejo; caperuza occipital bilobulada (Fig. 16B, C) ..... *O. japonica* Imajima, 1966 (G, C; P Q en ambas)
- Setígeros medios sin tales setas, caperuza occipital distinta al anterior **3**

3(2) Falcígeros unidentados en todos los setígeros **4**
- Falcígeros bidentados, setígeros posteriores con falcígeros unidentados ..... *O. corallicola* Hartmann-Schröder, 1965 (G, C Q)

4(3) Falcígeros posteriores con el mango engrosado y con un pequeño diente distal; antena media con unos 25 artejos (Fig. 16D, E) ..... *O. brunnea* Langerhans, 1879 (G, C; P Q)
- Sin tal engrosamiento del mango en falcígeros posteriores; antena media con unos 14 artejos .....*O. arboricola* Hartmann-Schröder, 1959 (G, C Q; P))

Syllis **Savigny *in* Lamarck, 1818**

1 Acícula de setígeros posteriores con la punta hinchada y hueca (Fig. 5N, O) **2**
- Acícula de setígeros posteriores de otra forma **4**

2(1) Falcígeros claramente bidentados **3**
- Falcígeros unidentados o sub-bidentados ..... *S. vivipara* Krohn, 1869 (G, C)

3(2) Seta simple dorsal bidentada ..... *S. prolifera* Krohn, 1852 (G, C; P Q)
- Seta simple dorsal unidentada ..... *S. antoniae* Salcedo, San Martín & Solis-Weiss, 2012 (P)

4(1) Segmentos medios y posteriores con setas pseudo-simples formadas por la fusión del mango y el artejo o por el engrosamiento del mango y la pérdida del artejo **5**
- Sin tales setas en segmentos medios y posteriores **8**

5(4) Setas simples formadas por la fusión del mango y el artejo **6**
- Setas simples formadas por el engrosamiento del mango y la pérdida del artejo **7**

6(5) Con setas pseudo-simples ipsiloides (Fig. 4H) ..... *S. gracilis* Grube, 1840 (G, C; P Q)
- Setas pseudo-simples ipsiloides ausentes ..... *S. brasiliensis* McIntosh, 1885 (G, C)

7(5) Falcígeros sub-bidentados a unidentados, proventrículo dos veces más largo que la faringe, con unos 38-42 ACM ..... *S. amica* de Quatrefages, 1865 (G, C; P Q)
- Falcígeros unidentados, proventrículo del mismo largo que la faringe, con unos 45-50 ACM ..... *S. elongata* (Johnson, 1901) (B, P)

8(4) Setas compuestas: falcígeros y pseudo-espinígeros (Fig. 2G-K) **9**
- Setas compuestas solamente falcígeros (Fig. 1I-N) **24**

9(8) Segmentos anteriores con 20-28 setas compuestas por haz ..... *S. heterochaeta* Moore, 1909 (G, C Q; B, P)
- Segmentos anteriores con menos de 20 setas compuestas por haz **10**

10(9) Tres pares de glándulas dorsales en los setígeros 14-16 (Fig. 16F) ..... *S. maryae* San Martín, 1992 (G, C)
- Sin tales glándulas **11**

11(10) Patrón de coloración en forma de ochos en la región anterior (Fig. 16G) ..... *S. alosae* San Martín, 1992 (G, C)
- Sin patrón de coloración **12**

12(11) Parte proximal de la faringe dividida en 10 regiones longitudinales, cada una con una hilera de 5-6 papilas ..... *S. papillosus* Tovar-Hernández, Granados-Barba & Solis-Weiss, 2002 (G, C)
- Parte proximal de la faringe sin tales hileras de papilas **13**

13(12) Ojos presentes **14**
- Ojos ausentes **23**

14(13) Cirro dorsal de la región media del cuerpo con unos 40 artejos ..... *S. magna* Westheide, 1974 (P)
- Cirro dorsal de la región media del cuerpo con 10-35 artejos **15**

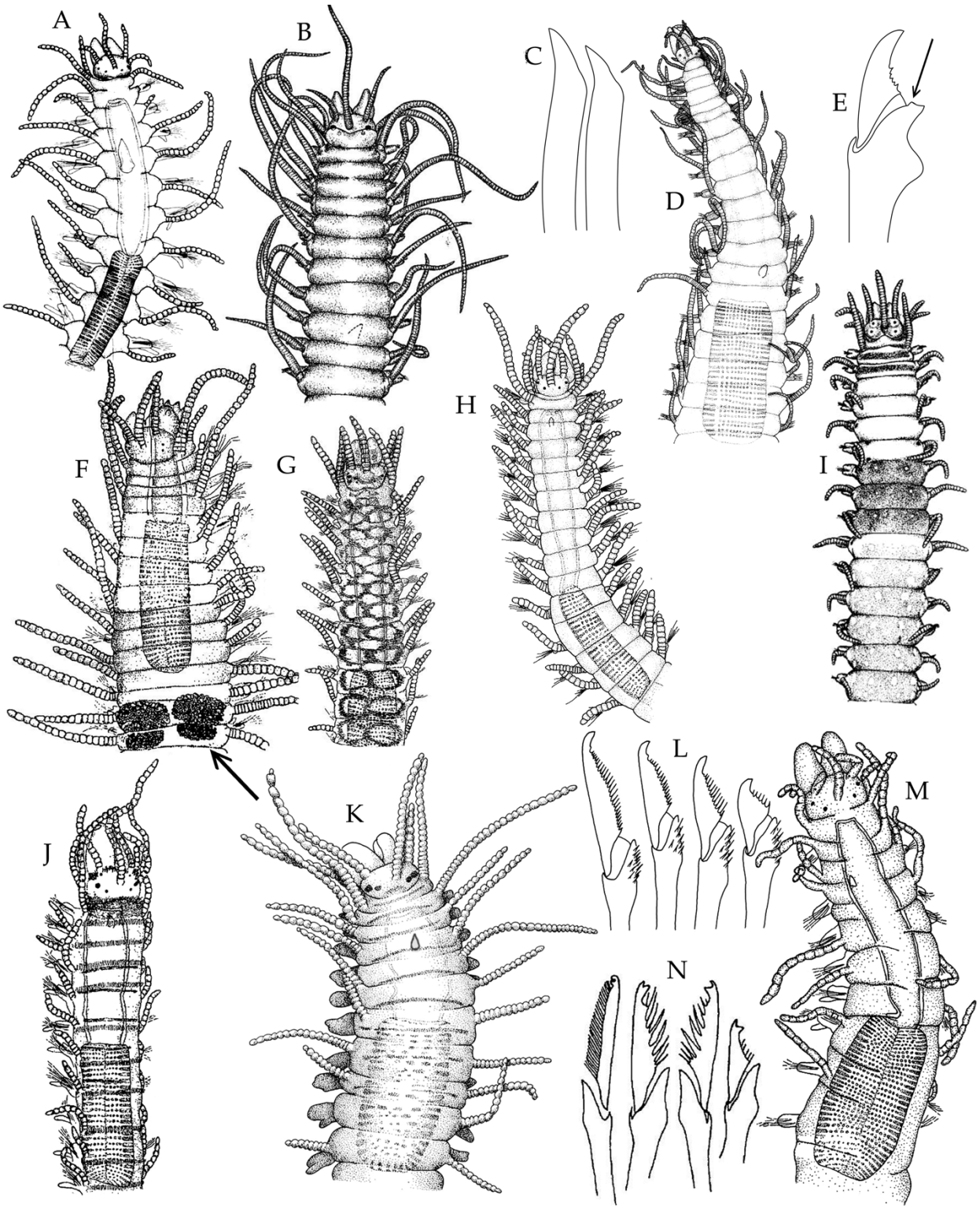


Figura 16. *Opisthosyllis longidentata* A) parte anterior; *O. japonica* B) parte anterior, C) setas pseudo-simples; *O. brunnea* D) parte anterior, E) falcígero de setígeros posteriores; *Syllis maryae* F) parte anterior; *S. alosae* G) parte anterior; *S. rosea* H) parte anterior; *S. okadai* I) parte anterior; *S. barbata* J) parte anterior; *S. pectinans* K) parte anterior, L) falcígeros; *S. riojai* M) parte anterior, N) falcígeros. Modificadas de: San Martín 1991, A); Imajima 1966, B-C), I); San Martín *et al.* 2008, D-E); San Martín 1992, F-G), J); Álvarez-Campos *et al.* 2015, H); San Martín 2003, K-L; San Martín 1990, M-N).

15(14) Parapodios con una acícula muy delgada, en forma de aguja, además de las acículas comunes **16**
- Parapodios sin acícula en forma de aguja **17**

16(15) Pseudo-espinígeros unidentados *S. beneliahuae* (Campoy & Alquézar, 1982 (G, C; P Q)
- Pseudo-espinígeros bidentados ..... *S. garciai* (Campoy, 1982) (G, C)

17(15) Parapodios de todas las regiones con una sola acícula **18**
- Al menos los parapodios de la región anterior con varias acículas **19**

18(17) Proventrículo con unos 40 ACM ..... *S. botosaneanui* (Hartmann-Schröder, 1973) (G, C)
- Proventrículo con unos 24-27 ACM (Fig. 16H) ..... *S. rosea* Langerhans, 1879 (G, C)

19(17) Acícula posterior acuminada **20**
- Acícula posterior recta y aguda **22**

20(19) Pseudo-espinígeros unidentados (Fig. 2G) **21**
- Pseudo-espinígeros bidentados .....
..... *S. lagunae* Tovar-Hernández, Hernández-Alcántara & Solis-Weiss, 2008 (G, C)

21(20) Proventrículo con unos 30 ACM ..... *S. broomensis* (Hartmann-Schröder, 1979) (G, C)
- Proventrículo con unos 40 ACM ..... *S. mexicana* (Rioja, 1960) (G, C)

22(19) Seta simple ventral unidentada, borde serrado ..... *S. alternata* Moore, 1908 (B, P)
- Seta simple ventral bidentada, borde liso ..... *S. cornuta* (Rathke, 1843) (G, C; P Q en ambos)

23(13) Antena con unos 32 artejos; proventrículo con unos 34-35 ACM .....
..... *S. caeca* Monro, 1933 (P)
- Antena media con 24-26 artejos; proventrículo con 40-43 ACM .....
..... *S. hyperioni* (Dorsey & Phillips, 1987) (B, P)

24(8) Segmentos anteriores con 20-25 setas por haz ..... *S. vittata* Grube, 1840 (G, C)
- Segmentos anteriores con hasta 16-18 setas por haz **25**

25(24) Peristomio y algunos segmentos anteriores completamente pigmentados **26**
- Segmentos anteriores no completamente pigmentados **27**

26(25) Peristomio y setígeros 1, 2, 7, 8 y 9 completamente pigmentados (Fig. 16I) .....
..... *S. okadai* Fauvel, 1934 (P Q)
- Peristomio y setígero 1 completamente pigmentados, setígeros 2 y 3 sin pigmento, segmentos anteriores con una delgada banda roja transversal (Fig. 16J) .....
.....*S. barbata* San Martín, 1992 (G, C)

27(25) Cuerpo dorso-ventralmente aplanado en la mitad posterior del cuerpo **28**
- Cuerpo subcilíndrico, generalmente con el vientre plano **29**

28(27) Falcígeros unidentados ..... *S. adamantea* (Treadwell, 1914) (B, P)
- Falcígeros bidentados ..... *S. castroviejoi* Capa, San Martín & López, 2001 (P)

29(27) Diente medio-dorsal alejado de la abertura faríngea (Fig. 16K, M) **30**
- Diente medio-dorsal muy cercano a la abertura faríngea **31**

30(29) Falcígeros unidentados a sub-bidentados (Fig. 16L), seta simple ventral finamente bidentada ..... *S. pectinans* Haswell, 1920 (G, C Q)
- Falcígeros bidentados (Fig. 16N); seta simple ventral claramente bidentada ..... *S. riojai* (San Martín, 1990) (G, C)

31(29) Solamente falcígeros unidentados ..... *S. fasciata* Malmgren, 1867 (G, C Q)
- Falcígeros bidentados o sub-bidentados, a veces en combinación con unidentados **32**

32(31) Diente proximal de los falcígeros ventrales en la región media del cuerpo al menos el doble del grueso que el distal **33**
- Diente proximal de los falcígeros ventrales en la región media del cuerpo igual, más pequeño o ligeramente más grande que el distal **36**

33(32) Segmentos medios con 1-3 falcígeros engrosados, con el diente proximal claramente mayor que el distal (Fig. 1M, N) **34**
- Segmentos medios sin tales falcígeros **35**

34(33) Falcígeros engrosados con el artejo más corto que los "falcígeros normales" (Fig. 17A) ..... *S. ortizi* San Martín, 1992 (G, C)
- Falcígeros engrosados con el artejo más largo que los "falcígeros normales" (fig. 17B) ..... *S. magnipectinis* Storch, 1967 (G, C)

35(33) Cirros dorsales en segmentos medios con 23-25 artejos ..... *S. glarearia* (Westheide, 1974) (P)
- Cirros dorsales en segmentos medios con 36-38 artejos ..... *S. lutea* (Hartmann-Schröder, 1960) (G, C Q)

36(32) Antenas, cirros tentaculares y cirros del primer setígero 2-3 veces más largos que el resto ..... *S. heterocirrata* (Hartmann-Schröder, 1960) (G, C Q)
- Apéndices distintos al anterior **37**

37(36) Cirro dorsal de la región media del cuerpo con menos de 10 artejos **38**
- Cirro dorsal de la región media del cuerpo con más de 15 artejos **40**

38(37) Acícula posterior con la punta roma (Fig. 17C, D) ..... *S. hyalina* Grube, 1863 (G, C; P Q)
- Acícula posterior acuminada (Fig. 5P) **39**

39(38) Falcígeros bidentados ..... *S. pseudoarmillaris* Nogueira & San Martín, 2002 (G, C)
- Falcígeros sub-bidentados a unidentados ..... *S. armillaris* (O. F. Müller, 1771) (G, C; P Q en ambos)

40(37) Primer par de cirros dorsales mucho más gruesos que el resto (Fig. 17E) ..... *S. setoensis* (Imajima, 1966) (P Q)
- Todos los cirros dorsales con el mismo grosor relativo **41**

41(40) Falcígeros de la región media del cuerpo con el mango ahorquillado (Fig. 17F) ..... *S. bifurcata* (Hartmann-Schröder, 1980) (G, C)
- Fálcígeros con el mango no ahorquillado **42**

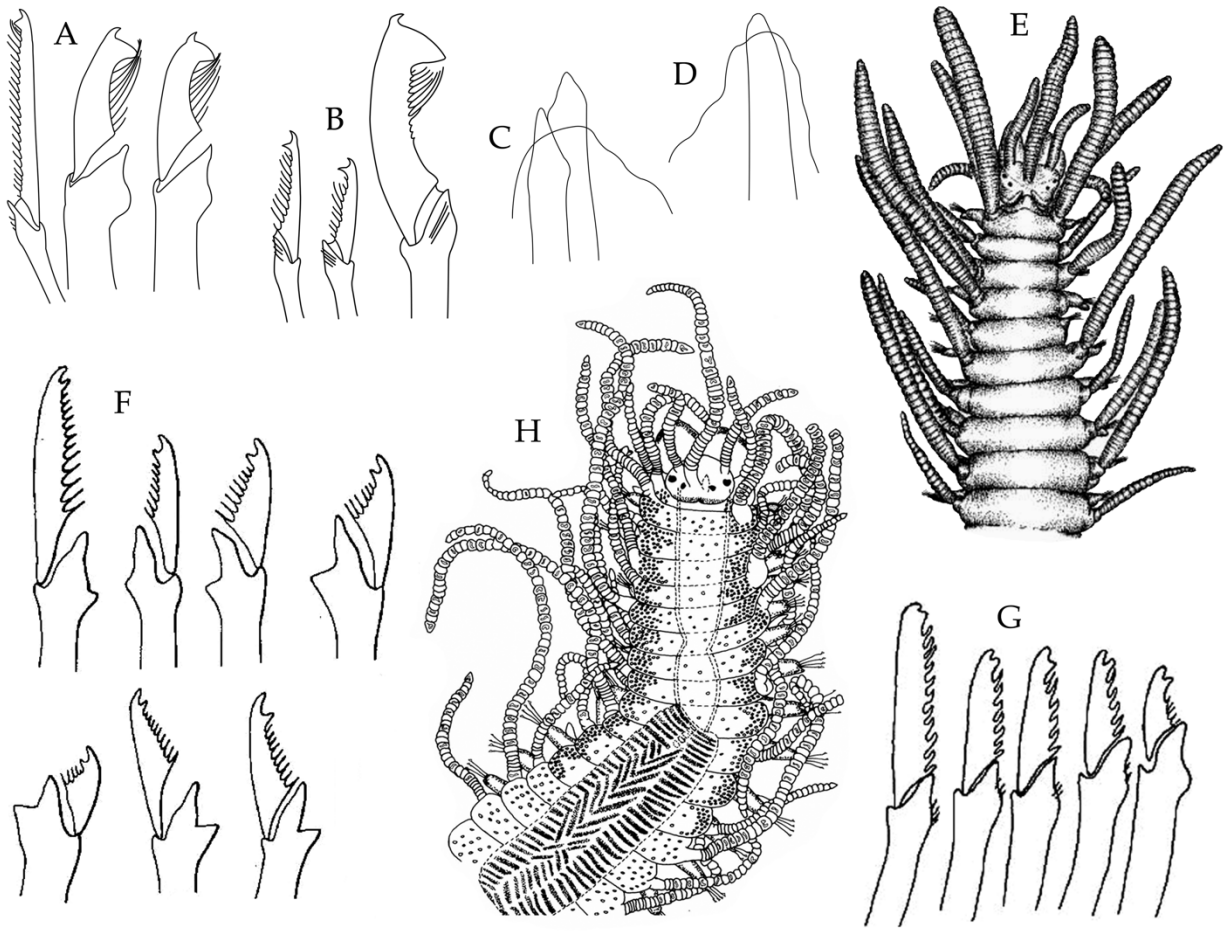


Figura 17. *Syllis ortizi* A) falcígeros de segmentos posteriores; *S. magnipectinis* B) falcígeros del segmento 25; *S. hyalina* C) acículas de la región media, D) acícula de segmentos posteriores; *S. setoensis* S) parte anterior; *S. bifurcata* F) falcígeros; *S. danieli* G) falcígeros; *S. deleoni* H) parte anterior. Modificadas de: San Martín 1992, A y G); Licher 1999, B); San Martín 2003, C-D); Imajima 1966, E); Hartman-Schröder 1980, F); Salcedo *et al.* 2016, H).

42(41) Todos los parapodios con una sola acícula ..... *S. truncata* Haswell, 1920 (G, C; P Q en ambos)
- Parapodios anteriores con al menos dos acículas **43**

43(42) Patrón de coloración presente **44**
- Patrón de coloración ausente **45**

44(43) Patrón de coloración en forma de ocho o de anteojos ..... *S. variegata* Grube, 1860 (G, C; P Q)
- Con dos bandas transversas rojizas en cada segmento anterior ..... *S. bella* (Chamberlin, 1919) (B, P)

45(43) Segmentos anteriores con 2-3 acículas por parapodio **46**
- Segmentos anteriores con 4-5 acículas por parapodio **48**

46(45) Falcígeros más dorsales (en la región media del cuerpo) con los dos dientes muy cercanos entre sí (Fig. 17G) ..... *S. danieli* San Martín, 1992 (G, C)
- Falcígeros con los dientes no tan cercanos entre sí **47**

47(46) Cirros dorsales en la región media del cuerpo alternados largos (37-46 artejos) y cortos (17-23 artejos) (Fig. 17H); seta simple dorsal bífida con el diente proximal más pequeño que el distal ..... *S. deleoni* Salcedo, San Martín & Solis-Weiss, 2012 (P)
- Cirros dorsales en la región media del cuerpo alternados largos (13-20 artejos) y cortos (10-14 artejos); seta simple dorsal bidentada con el diente proximal mayor al distal .... *S. gerlachi* (Hartmann-Schröder, 1960) (G, C; P Q en ambos)

48(45) Seta simple dorsal unidentada; cirros dorsales de la región media alternados largos (20-24 artejos) y cortos (16-18 artejos) ..... *S. aciculata* Treadwell, 1945 (P)
- Seta simple dorsal bidentada; cirros dorsales de la región media alternados largos (44-50 artejos) y cortos (35-38 artejos) ..... *S. corallicola* Verrill, 1900 **(**G, C; P Q)

Trypanosyllis **Claparède, 1864**

1 Con setas pseudo-simples formadas por la fusión del mango y el artejo (Fig. 4F) .... *T. inglei* Perkins, 1981 (G, C)
- Sin tales setas pseudo-simples **2**

2 (1) Trepan con 10 dientes diminutos **3**
- Trepan con dientes no diminutos **4**

3(2) Diente medio-dorsal presente ..... *T. parvidentata* Perkins, 1981 (G, C)
- Diente medio-dorsal ausente .... *T. microdenticulata* Salcedo, San Martín & Solis-Weiss, 2011 (P)

4(2) Falcígeros unidentados ..... *T. prampramensis* Augener, 1918 (G, C)
- Falcígeros bidentados **5**

5(4) Proventrículo más largo que la faringe ..... *T. vittigera* Ehlers, 1887 (G, C)
- Proventrículo más corto que la faringe **6**

6(5) Cirros dorsales de setígeros medios con 3-4 artejos ..... *T. savagei* Perkins, 1981 (G, C)
- Cirros dorsales de setígeros medios con al menos 5-6 artejos **7**

7(6) Con dos líneas delgadas transversas café-oscuras, una en la parte anterior y la otra en el centro de cada segmento ..... *T. californiensis* Álvarez-Campos & Rouse, 2017 (B, P)
- Con dos bandas cafés, una en la parte anterior y la otra en la parte posterior del segmento, tan cercanas una de la otra que aparentan una sola banda .... *T. luquei* Álvarez-Campos & Verdes, 2017 (B, P)
- Con dos bandas anchas transversas rojo-naranja en el centro del segmento, la anterior más ancha ..... *T. zebra* (Grube, 1860) (G, C; P Q en ambos)

Agradecimientos

Esta nueva contribución se mejoró mucho por la cuidadosa lectura y recomendaciones por los Drs. Daniel Martín y Guillermo San Martín.

Referencias

Aguado MT, Capa M, Lago-Barcia D, Gil J, Pleijel F & NIGREN A 2019 Species delimitation in *Amblyosyllis* (Annelida, Syllidae). Plos ONE 14(4): 1-71.
Aguado MT, G San Martín & E Nishi 2008 Contribution to the knowledge of Syllidae (Annelida,

Phyllodocida) from Japan with descriptions of three new species. Syst Biodiv 6(4):521–550.
Aguado MT & G San Martín 2008 Re-description of some enigmatic genera of Syllidae (Phyllodocida: Polychaeta). J Mar Biol Assoc UK 88(1): 35–56.
Aguado MT & G San Martín 2009 Phylogeny of Syllidae (Polychaeta) based on morphological data. Zool Scripta 2009: 1-24.
Álvarez P & G San Martín 2009 A new species of *Sphaerosyllis* (Annelida: Polychaeta: Syllidae) from Cuba, with a list of syllids from Guanahacabibes Biosphere Reserve (Cuba). J Mar Biol Assoc UK 1-9.
Álvarez-Campos P, Giribet G, San Martín G, Rouse G & Riesgo A 2017 Straightenning the striped chaos: systematics and evolution of *Trypanosyllis* and the case of its pseudo-cryptic type species *Trypanosyllis khronii* (Annelida, Syllidae). Zool J Linn Soc 179:492-540.
Álvarez-Campos P, Taboada S, San Martín G, Leiva C & Riesgo A 2018a Phylogentic Relationships and Evolution of Reproductive modes within flattened syllids (Annelida: Syllidae), with the description of a new genus and five new species. Invert Syst 32:224-251.
Audouin JV y Milne-Edwards H 1833 Classification des Annélides et description de celles qui habitent les côtes de la France. Ann Sci Nat Paris (ser 1) 29: 195-269.
Augener H 1913 Polychaeta 1. Errantia; pp 65-304 *In* Michaelsen W and Hartmeyer R ed. Die fauna Südwest-Australiens. Ergebn Hamb südwest-austral Forschungs 1905. Gustav Fisher, Jena 4(5):65-304, Pls 2-3.
Augener H 1924 Über litorale polychaeten von Westindien. Sitzungsber Gessellsch Naturfors Freunde Berlin 1922: 38-53.
Augener H 1927 Polychaeten von Curaçao, Bijdragen tot de Kennis der Fauna van Curaçao. Resultaten cetner Reisvan Dr. C. J. van der Horst in 1920. Jaarb Zool Natura Artis Magistra 25: 39–82.
Banse K & KD Hobson 1974 Benthic errantiate polychaetes of British Columbia and Washington. Bull Fish Res Bd Canada 185:1-111.
Bastida-Zavala JR 1991b Previous list of the Polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Cabo Pulmo-Los Frailes reef, B.C.S., Mexico. Bull Mar Sci *48*:584.
Bastida-Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Rev Inv Cient *4*(1):11-39.
Bastida-Zavala JR 1995 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, B.C.S., México. Rev Zool *6*:9-29.
Berkley E & Berkley C 1948 Canadian Pacific Fauna 9. Annelida, 9b(1). Polychaeta Errantia. Univ Toronto Press, 100pp.
Campoy A 1982 Fauna de España: Anélidos Poliquetos de la Península Ibérica. Publ Biol, Univ Navarra 7: 1-463.
Campoy A y Alquezar E 1982 Anélidos poliquetos de las formaciones de *Dendropoma petraeum* (Monterosato) de las costas del Sureste de España. Actas II Simp Ibérico Estud Benthos Marinho, Lisboa 2: 121-137.
Capa M, San Martín G & López E 2001b Description of a new species of *Parasphaerosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae). Proc Biol Soc Wash 114(1):280-284.
Capa M, San Martín G & López E 2001c Syllinae (Syllidae: Polychaeta) del Parque Nacional de Coiba, Panamá. Rev Biol Trop 49:103-115.
Claparède E 1863 Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig, Engelmann.
Claparède E 1868 Les annélides chétopodes du Golfe de Naples. Mém Soc Phys Hist Nat Genève 19: 313-584.
Cognetti G 1953 Osservazioni sulla biologia riproduttiva di una nuova specie di *Autolytus* del Golfo di Napoli. Arch Zool Ital 38: 323-332.
Cognetti G 1955 Ricerche sui Sillidi del Golfo di Napoli, 4. Osservazioni su specie criptiche e su nuove sottospecie geografiche ed ecologiche. Pubbl Staz Zool Napoli 26):1-11.
Chamberlin RV 1919 New polychaetous annelids from Laguna Beach, California. J Entomol Zool Pomona Coll 11:1-23.
Day JH 1973 New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA Technical Reports NMFS CIRC 375: 1–140.
Díaz-Castañeda V & San Martín G 2001 Syllidae (Polychaeta) from San Quintín Bay, Baja California, México, with descriptions of a new genus. Proc Biol Soc Wash 114(3): 708–719.
Dorsey JH & Phillips CA 1987 A new species of *Syllis (Ehlersia)* (Polychaeta: Syllidae) from Southern California, and description of the epitoke and atoke variation in *S. (Ehlersia) heterochaeta* Moore, 1909. Bull Biol Soc Wash 7: 152-161.
Ehlers EH 1864 Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda) nach systematischen und anatomischen Untersuchungen dargestellt. Engelmann, Leipzig, Part 1, 268 pp.
Ehlers E 1887 Report on the annelids of the dredging expedition of the U.S. coast survey steamer Blake. Mem Mus Comp Zool Harvard Coll 15:1-335.
Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep waters off western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7:1-575.
Fauchald K 1977b Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. *Smithson Contr Zool 221*:1-81.
Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaetes feeding guilds. Ocean Mar Biol Ann Rev 17:193-284.
Fauvel P 1923 Poliquetes Errantes. *FauneFrance* 5:1- 486.

Franke HD 1999 Reproduction of the Syllidae. *In Reproductive Strategies and Developmental Patterns in Annelids*. A.W.C. Dorresteijn & W. Westheide (eds), Hydrobiologia 402: 39–55.

Fukuda MV & Nogueira MM 2006. A new species of *Odontosyllis* Claparède, 1863 (Polychaeta: Syllidae: Eusyllinae), and description of Brazilian Material of *Odontosyllis cf fulgurans* (Audouin & Milne Edwards, 1834). Zool Stud 45(2): 223-233.

Fukuda MV & Nogueira MM 2013. On a new species of *Nuchalosyllis* (Polychaeta: Syllidae), a rare syllid genus only known from Brazilian waters. J Mar Biol Assoc UK 93(04): 963-966.

Gardiner SL 1976 Errant Polychaetes from North Carolina. *J Elisha Mitchel Sci Soc* 91(3): 77-220.

Gidholm L 1962 Sur quelques polychètes syllidiens des sables de la region de Roscoff avec description de deux nouvelles espèces. Cah Biol Mar 3(3): 249-260.

Glasby CJ 1993 Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). Invert Taxon 7: 1551–1573.

Gómez P, Mercado JA, Mitchell LM & Salazar-Vallejo SI 1997 Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca, México. Rev Biol Trop 45:1067-74.

Góngora-Garza G & JA de León-González 1993 Dos nuevos sílidos (Polychaeta:Syllidae) y nuevos registros para México, con una clave a las especies de sílidos del Pacífico mexicano. Cah Biol Mar 34:17-28.

Góngora-Garza G, García-Garza, ME & de León-González JA 2011 Two new species of *Branchiosyllis* (Polychaeta: Syllidae) from Western Mexico. Proc Biol Soc Wash 124: 378–385.

Hartman 1959 Catalogue of the polychaetous annelids of the world. Allan Hancock Found Occ Pap 23:1-628.

Hartman O 1961 Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Pac Exped 25:1–226.

Hartman O 1968 Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, Univ So Calif, Los Angeles.

Hartman-Schröder G 1958 Einige Polychaeten aus dem Küstengrund-wasser der Bimini Inseln (Bahamas). Kiel Meeresforsch 14: 233-240.

Hartmann-Schröder G 1959 Zur Ökologie der Polycheten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitr neotrop Fauna 1: 69-183.

Hartmann-Schröder G 1960 Polychaeten aus dem Roten Meer. Kiel Meeresforsch 16: 69–125.

Hartmann-Schröder G 1974 Zur Kenntnis des Eulitorals der afrikanischen Westküste zwischen Angola und Kap der Guten Hoffnung und der afrikanischen Ostküste von Südafrika und Mocambique unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden, 2. Die Polychaeten des Untersuchungsgebietes. Mitt Hamb Zool Mus Inst 69 (Suppl): 95-228.

Hartmann-Schröder G 1977 Die Polychaeten der Kubanisch-Rumänischen Biospelogischen Expedition nach Kuba 1973. Résult Exp Biospéol Cubano-Roum 2:51-63.

Hartmann-Schröder G 1978 Einige Sylliden-Arten (Polychaeta) von Hawaii und aus Karibischen Meer. Mitt Hamb Zool Mus Inst 75:49-61.

Hartmann-Schröder G 1980 Die Polychaeten der Amsterdam-Expeditionen nach Westindien. Bijdr Dierk 50(2): 387-401.

Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe S & Solís-Weiss V 2003 Commented checklist of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. Bull So Cal Acad Sci 102(1):1-16.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1991 New records of errantiate polychaetous annelids from the Gulf of California. Bull Mar Sci 48:251-260.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1999 Systematic and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. Oceánides 13(2), 14(1):25-38.

Imajima M 1966 The Syllidae (polychaetous annelids) from Japan, 1. Exogoninae, 2. Autolytinae, 3. Eusyllinae, 4. Syllinae 1, 5. Syllinae 2. Publ Seto Mar Biol Lab *13*:385-404, *14*:27-83, *14*:27-83, *14*:85-116, *14*:219-252, *14*:253-294.

Imajima M & O Hartman 1964 The polychaetous annelids of Japan. Allan Hancock Found Occ Pap 26:1-452.

Johnston G 1865 A catalogue of the British non-parasitical worms in the collection of the British Museum. Brit Mus Nat Hist, 365 pp, Pls 1-20.

Kudenov JD 1983. *Streptospinigera heteroseta*, a new genus and species of Eusyllinae (Polychaeta: Syllidae) from the western shelf of Florida. Proc Biol Soc Wash 96(1) pp 84-88.

Kudenov L & Harris L 1995. Family Syllidae Grube, 1850. In *axonomic* Atlas of Benthic Fauna of the Santa María Basin and Western Santa Barbara Channel, ed. J. Blake, B. Hilbig & P.H. Scott, pp 1-97. Santa Barbara, California: Santa Barbara Museum of Natural History.

Lagos MA, León MV, Quiroga SY & Martínez A 2017 Interstitial annelids from the Caribbean Coast of Colombia. Rev Biol Trop 66(2): 658-673.

Langerhans P 1879. Die Würmfauna von Madeira. Zeitschr Wissenschaft Zool 33: 513-592.

Lattig P & Martin D 2011. Sponge-associated *Haplosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from the Caribean Sea, with the description of four new species. Scientia Mar 75(4): 733-758.

Lattig P, San Martin G & Martín,D 2007 Taxonomic and morphometric analyses of the Haplosyllis spongicola complex (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from the Spanish seas, with re-description of the type species and description of two new species. Scientia Mar 71: 551–570.

Licher F 1999. Revision der Gattung *Typosyllis* Langerhans, 1879 (Polychaeta: Syllidae): Morphologie, Taxonomie und Phylogenie. Abbild Senckenberg nat Ges 551:1-336.

Martín D, Aguado M & Britayev 2009. Review of the symbiotic Genus *Haplosyllides* (Polychaeta: Syllidae), with a description of a new species. Zool Sci 26: 646-655.

Martín D & Britayev TA 1998 Symbiotic polychaetes: review of known species. Oceanog Mar Biol Ann Rev 36, 217–340.

Martín D & Britayev TA 2018. Symbiotic Polychaetes revisited: An update of the known species and relashionships (1998-2017). Oceanogr Mar Biol Ann Rev 56, 371-448.

Martin D, Núñez J, Riera R, & Gil J 2002 On the associations between *Haplosyllis* (Polychaeta, Syllidae) and gorgonians (Cnidaria, Octocorallia), with the description of a new species. Biol J Linn Soc 77: 455–477.

Monro CCA 1933 On a collection of Polychaeta from Dry Tortugas, Florida. Ann Mag Nat Hist 12: 244–269.

Monro CCA 1937 Polychaeta. The John Murray Expedition 1933–34. Brit Mus Nat Hist, Sci Rep 4(8): 32–321.

Moore JP 1909. The polychaetous annelids dredged by the U.S.S. "Albatross" off the coast of Southern california in 1904. I. Syllidae, Sphaerodoridae, Hasionidae and Phyllodocidae: Proc Acad Nat Sci Phila 61: 321-355, Láms 15-16.

Nogueira JM & Fukuda MV 2008 A new species of *Trypanosyllis* (Polychaeta: Syllidae) from Brazil, with a redescription of Brazilian material of *Trypanosyllis zebra*. J Mar Biol Assoc UK 88.

Nogueira JM & San Martín G 2002 Species of *Syllis* Savigny *in* Lamarck, 1818 (Polychaeta: Syllidae) living in corals in the state of São Paulo, southeastern Brazil. Beaufortia 52(7): 57-93.

Nygren A 2004 Revision of Autolytinae (Syllidae: Polychaeta). Zootaxa 680, 1–314.

Perkins TH 1981 Syllidae (Polychaeta), principally from Florida, with descriptions of a new genus and twenty-one new species. Proc Biol Soc Wash 93(4):1080–1172.

Rioja E 1941 Estudios anelidológicos, 3. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. An Ins Biol, UNAM 12: 669-746.

Rioja E 1943 Estudios anelidológicos. VII. Aportaciones al conocimiento de los Exogoninos (Anélidos Poliquetos) de las costas Mexicanas del Pacífico. An Ins Biol UNAM 14: 207-227.

Rioja E 1958 Estudios anelidológicos. XXII. Datos para el conocimiento de la fauna de anélidos poliquetos de las costas orientales de México. An Ins Biol UNAM 29: 219–301.

Ruiz-Ramirez J & Harris L 2008 *Branchiosyllis salazari* sp. n. (Polychaeta: Syllidae) del Caribe Noroccidental y comentarios sobre el material tipo de *B. exilis* (Gravier, 1900). Animal Biodiv Conserv 31.2: 1-9.

Ruiz-Ramirez J & Salazar-Vallejo SI 2001 Exogoninae (Polychaeta: Syllidae) del Caribe mexicano con una clave para las especies del Gran Caribe. Rev Biol Trop 70(3): 127-138.

Russell DE 1989 Three new species of *Sphaerosyllis* (Polychaeta, Syllidae) from mangrove habitats in Belize. Zool Scripta 18(3) 375-380.

Russell DE 1995 Description of a new viviparous species of *Dentatisyllis* (Polychaeta: Syllidae) from Belize with an assesment of growth and variation, and emendation of the genus. Proc Biol Soc Wash 108(4): 568-576.

Salazar-Vallejo SI 1989 (1988) Enrique Rioja y su contribución al estudio de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) en México. Brenesia *30*:39-65.

Salcedo DL, San Martín G & Solis-Weiss V 2011 Two new species of Syllidae (Annelida: Polychaeta) from the Southern Mexican Pacific. Zootaxa 2800: 41-52.

Salcedo DL, San Martín G & Solis-Weiss V 2012 The genus Syllis (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) in the Southern Mexican Pacific with the description of two new species and three new records. Zootaxa 3263: 47-62.

Salcedo DL, San Martín G & Solis-Weiss V 2016 Eusyllinae, Exogoninae and Autolytinae (Syllidae: Polychaeta) from the Southern Pacific, with description of three new species. Zootaxa 4158(4): 507-522.

San Martín G 1982 *Pseudosyllides balearica* n. sp. un nuevo Syllido (Poliquetos: Errantes) del Mar Mediterráneo. Cah Biol Mar 23: 21–27.

San Martín G (1984) Estudio biogegráfico, faunístico y sistemático de los Poliquetos de la familia Sílidos (Syllidae: Polychaeta) en Baleares. Univ Complutense Madrid, 187, 529 pp.

San Martín G 1990. Eusyllinae (Syllidae, Polychaeta) from Cuba and Gulf of Mexico. Bull Mar Sci 46(3): 590-619.

San Martín G 1991 Syllinae (Polychaeta: Syllidae) from Cuba and the Gulf of Mexico. Bull Mar Sci 48(2): 236–241.

San Martín G 1992 *Syllis* Savigny *in* Lamarck, 1818 (Syllinae: Syllidae: Polychaeta) from Cuba, the Gulf of México, Florida and North Carolina, with a revision of several species described by Verrill. Bull Mar Sci 51(3): 407–419.

San Martín G 1994 Autolytinae (Polychaeta, Syllidae) from Cuba and North American Atlantic Ocean. Mém Mus Natl Hist Nat 162: 269-277.

San Martín G 2003 Annelida Polychaeta, 2- Syllidae. Fauna Ibérica 21: 1-554.

San Martín G 2005 Exogoninae (Polychaeta, Syllidae) from Australia, with the description of a new genus and twenty-two new species. Rec Aust Mus 57: 39–152.

San Martín G & Bone D 1999 Two new species of *Dentatisyllis* and *Branchiosyllis* (Polychaeta: Syllidae:

Syllinae) from Venezuela. Proc Biol Soc Wash 112: 319–326.

San Martín G & Hutchings P 2006 Eusyllinae (Polychaeta, Syllidae) from Australia with the description of a new genus and fifteen new species. Rec Aust Mus 58: 257–370.

San Martín G, P Hutchings & Aguado MT 2008a Syllinae (Polychaeta, Syllidae) from Australia. Part. 2. Genera *Inermosyllis, Megasyllis* n. gen., *Opisthosyllis*, and *Trypanosyllis*. Zootaxa 1840*: 1-53.*

San Martín G, P Hutchings & MT Aguado 2008b Syllinae (Polychaeta, Syllidae) from Australia. Part. 1. Genera *Branchiosyllis, Eurysyllis, Karroonsyllis, Parasphaerosyllis, Plakosyllis, Rhopalosyllis, Tetrapalpia* n. gen., and *Xenosyllis*. Rec Aust Mus 60: 119–160.

San Martín G, López E & Aguado MT 2009 Revision of the genus *Pionosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Eusyllinae), with a cladistic analysis, and the description of five new genera and two new species. J Mar Biol Assoc UK 1-44.

San Martín G, Álvarez-Campos P & Hutchings P 2017 The genus *Syllis* Savigny in Lamarck, 1818 (Annelida: Syllidae: Syllinae) from Australia (second part): four new species and re-description of twelve previously described species. Zootaxa 4237(2): 201-243.

Southern R 1914 Clare Island Survey. Archiannelida and Polychaeta. Proc R Irish Acad 31(47): 1-160.

Tovar-Hernández MA, Granados-Barba A & Solis-Weiss V 2002 T*yposyllis papillosus,* a new species (Annelida: Polychaeta: Syllidae) from the Southwest Gulf of Mexico. Proc Biol Soc Wash 115(4): 760-768.

Tovar-Hernández MA, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2008 Description of *Syllis lagunae* sp. nov. (Polychaeta: Syllidae) from the Southern Gulf of México and designation of a neotype for *Syllis mexicana* (Rioja, 1960*)* Cah Biol Mar 49: 337-350.

Treadwell AL 1914 New Syllidae from San Francisco Bay, collected by the U.S.S. "Albatross". Univ Calif Publ Zool 13(9): 235-238.

Treadwell AL 1917 Polychaetous annelids from Florida, Porto Rico, Bermuda and the Bahamas. Carnegie Inst Wash Publ 251: 255-272, Láms 1-3.

Treadwell AL 1923 Polychaetous annelids from Lower California with descriptions of new species. Am Mus Novit *74*: 1-11.

Treadwell AL 1924 Polychaetous annelids collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918. Univ Iowa Stud Nat Hist 10(4): 3-23, Láms 1-2.

Treadwell AL 1945 New species of polychaetous annelids from Massachusetts and California. Amer Mus Novitates 1280: 1–3.

Uebelacker JM 1982 *Haplosyllis agelas*, a new polychaetous annelid (Syllidae) from the Bahamas. Bull Mar Sci 32: 856-861.

Uebelacker JM 1982 Review of some little-known species of syllids (Annelida: Polychaeta) described from the Gulf of Mexico and Caribbean by Hermann Augener in 1924. Proc Biol Soc Wash 95:583-593.

Uebelacker JM 1984 Family Syllidae Grube, 1850. *In*: Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*,* vol. IV. Uebelacker, J. M. & Johnson, P. G. (Eds). Barry A. Vittor and Associates, Mobile, 1–151.

Uschakov PV 1955 Polychaeta of the Far Eastern Seas of the USSR. Israel Progr Sci Transl, Jerusalem. 419 p.

Westheide W 1974 Interstitielle Fauna von Galapagos, 11. Pisionidae, Hesionidae, Pilargidae, Syllidae (Polychaeta). Microfauna Meeresb 44: 194-338.

59. Terebellidae Johnston, 1846

Mario H. Londoño-Mesa

Grupo Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Colombia
hernan.londono@udea.edu.co

Introducción

Los terebélidos son poliquetos conspicuos, componentes del bentos en aguas marinas o salobres. Cuando son adultos presentan tallas variables, desde 1 cm hasta 40 cm. Son gusanos sedentarios que generalmente construyen tubos con materiales que encuentran en el fondo, como granos de limo o arena, pequeñas piedras, restos de corales y algas calcáreas, foraminíferos, fragmentos de conchas y/o porciones de algas y pastos marinos. Sin embargo, también hay especies excavadoras en fondos blandos o, incluso, nadadoras (Rouse 2001).

Pese a esta composición tan variada, los tubos generalmente no se han usado para diferenciar especies, pues se pueden encontrar tubos semejantes construidos por diferentes especies. Estos tubos están sobre o dentro del sedimento, bajo las rocas en el fondo o entre sustratos de algas. La mayoría de las especies presentan tubos sencillos y curvos; sin embargo, algunas construyen tubos con arreglos muy elaborados como estructuras reticulares en su extremo anterior, para poder posar sus tentáculos y tomar el alimento suspendido en la columna de agua. Los terebélidos generalmente se alimentan de pequeñas partículas ricas en microalgas y otros microorganismos; estas partículas las toman con sus tentáculos al posarlos sobre el fondo; luego, a través de un canal ciliado, las dirigen hacia los labios bucales y boca, igualmente ciliados (Rouse 2001).

El nombre de la familia tal vez derive del aspecto que tienen sus especies. *Terebella* viene del latín *terebro*, que significa perforar. El término se usó para designar un taladro manual que tiene dos lugares de agarre, uno superior plano con el que se sostiene el eje (semejante al extremo anterior del gusano) y otro abultado, en la parte media, con la que se da la vuelta al "taladro" (semejante al tórax del gusano cuando se ensancha por movimientos peristálticos); por la semejanza con este taladro, posiblemente se le denominó a la familia.

De acuerdo con lo registrado por Londoño-Mesa (2009, 2012), para el Gran Caribe se han registrado 23 géneros y 46 especies. Mientras que para el Pacífico oriental tropical no se ha hecho un estudio similar; sin embargo, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004), en un listado de las especies registradas en esta región, incluyeron 21 géneros y 53 especies. No obstante, algunos de los registros del Pacífico son dudosos por ser especies descritas en regiones lejanas y muy distintas, ecológicamente hablando.

No obstante, un ejercicio de revisión, por Londoño-Mesa (2011), del material de ocho géneros y 11 especies previamente reportadas para el Caribe colombiano, por Báez & Ardila (2003), encontró que el número real fue de 11 géneros y 17 especies. Esto evidencia que aún faltan más estudios locales que ayuden a estimar realmente la riqueza de especies para la región del Gran Caribe y Pacífico oriental tropical.

Sistemática

De acuerdo a Hessle (1917), la primera referencia de un terebélido fue *Terebella lapidaria* Linnaeus, 1767, apareciendo sólo como un nombre sin descripción, siendo Müller (1776) quien describió formalmente la especie. El nombre de la familia se le debe a Johnston (1846), quien la estableció para incluir nueve especies del género *Terebella*. Sin embargo, la autoría de la familia permaneció erróneamente adjudicada por mucho tiempo a Grube (1850), quién reconoció el grupo dentro de los poliquetos, y nombrando la familia como Terebellacea, término que luego Malmgren (1867)

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

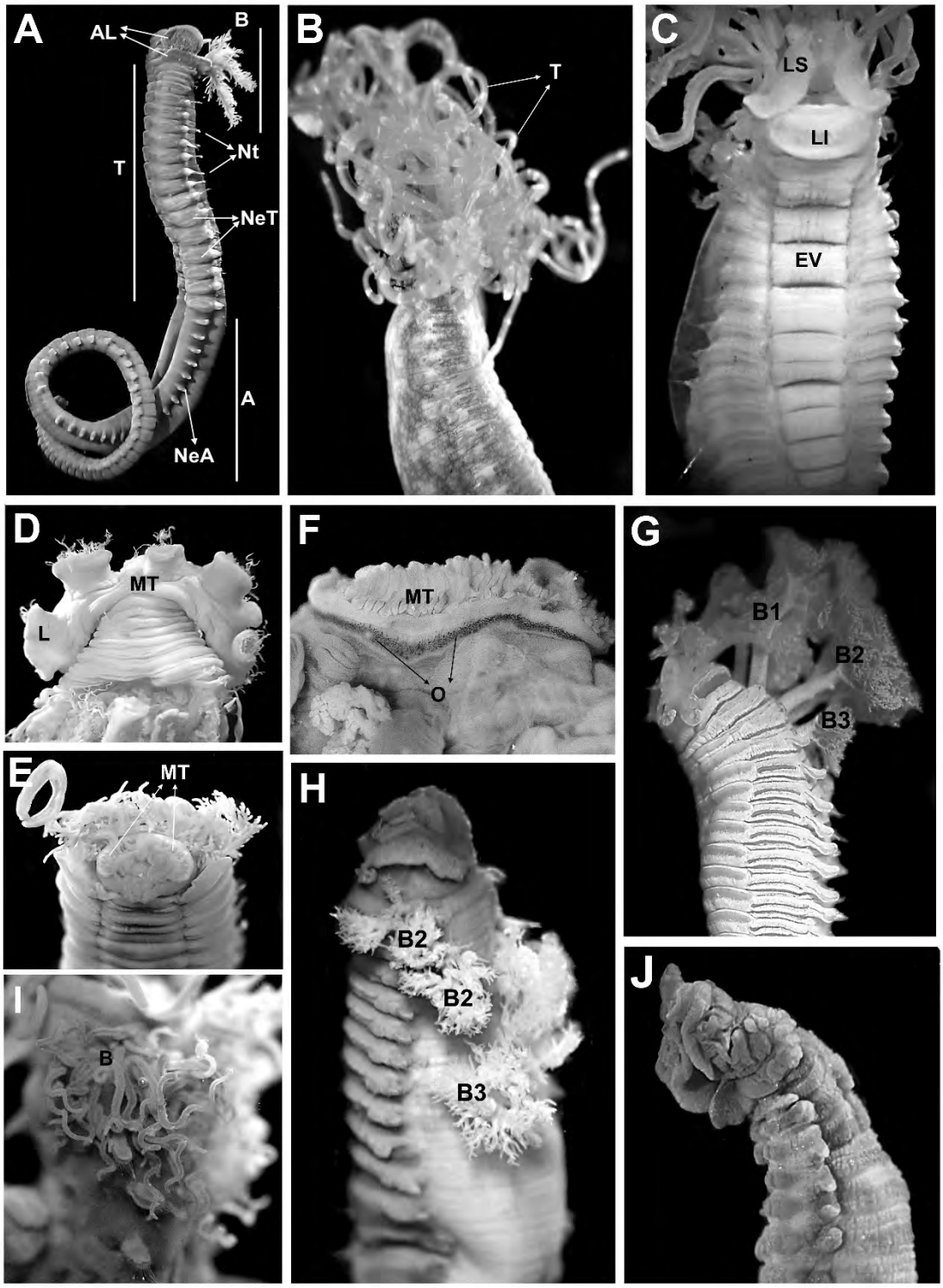


Figura 1. *Pista palmata*: A) ejemplar completo, VL; *Lanicola carus*: B) extremo anterior, VL; *Terebella turgidula*: C) extremo anterior, VV; *Biremis blandi*: D) extremo anterior, VD; *Lanicola garciagomezi*: E) extremo anterior, VF; *Eupolymnia rullieri*: F) extremo anterior, VD; G) extremo anterior, VL; *Terebellobranchia hiata*: H) extremo anterior, VL; *Thelepus haitiensis*: I) extremo anterior, VL; *Enoplobranchus sanguineus*: J) extremo anterior, VL. Abreviaturas: A= abdomen; AL= alas laterales; B= branquias; EV= escudos ventrales; L= lóbulos; LI= labio inferior; LS= labio superior; MT= membrana tentacular; Ne= neurópodo; NeA= neurópodo abdominal; NeT= neurópodo torácico; Nt= notópodo; O= ocelos; T= tentáculos; Tx= tórax; VD= vista dorsal; VF= vista frontal; VL= vista lateral; VV= vista ventral.

retomó como Terebellidae, incluyéndola dentro del orden Terebellida y separando las familias Ampharetidae y Pectinariidae (Hutchings 2000).

La familia posee tres subfamilias, Polycirrinae Malmgren, 1867, Terebellinae Johnston, 1846 y Thelepodinae Hessle, 1917, las cuales incluyen 65 géneros y 616 especies válidas (Read & Fauchald 2019). Malmgren (1866) reconoció, además, a Artacaminae como subfamilia, pero posteriormente el género *Artacama* fue incluido dentro de Terebellinae. Por último, Malmgren (1867) también reconoció a Trichobranchinae como una subfamilia, pero Hessle (1917), redefiniéndola, la separó de Terebellidae. No obstante, la propuesta de subfamilia aún es seguida por Garraffoni & Lana (2004). En este libro se continúa considerando la propuesta morfológica de la edición anterior, en concordancia con el estudio molecular presentado de Zhong *et al.* (2011), considerando Terebellidae, con sus tres subfamilias (Polycirrinae, Terebellinae y Thelepodinae), así como a Trichobranchidae como familia independiente.

Una propuesta alterna en cuanto a la sistemática de la familia fue presentada por Nogueira *et al*. (2013), quienes sustentan la hipótesis de que la familia Terebellidae realmente está conformada por cuatro familias: Polycirridae, Telothelepodidae, Thelepodidae y Terebellidae. Esta hipótesis no es seguida en el presente capítulo, en congruencia con Read & Fauchald (2019). El aumento en la terminología morfológica, en los últimos años, ha hecho que se mezclen tanto caracteres como sus estados de caracteres. Por lo tanto, se requiere mayor argumentación que ayude a la estandarización de los caracteres, sustente sus sinapomorfías y satisfaga las relaciones evolutivas entre los clados, ya sea usando morfología o técnicas moleculares.

Las tres subfamilias, reconocidas aquí, están separadas principalmente por la presencia o ausencia de branquias y por la organización de los uncinos. Terebellinae incluye géneros con branquias y uncinos en dobles hileras. Thelepodinae (a veces escrito incorrectamente como Thelepinae) incluye géneros con branquias y uncinos en hileras sencillas. Por último, Polycirrinae incluye géneros que carecen de branquias y presentan uncinos en hileras sencillas.

Morfología

Los terebélidos tienen un cuerpo robusto, generalmente liso dorsalmente y con segmentación corporal visible (Fig. 1A). Se distinguen fácilmente los tentáculos en la región anterior (Fig. 1B), mismos que al agruparse, semejan espaguetis (de allí el nombre de gusanos espagueti). Estos tentáculos son numerosos, rodeando la boca y emergiendo de una membrana tentacular, producto de la fusión del prostomio con el peristomio. Esta fusión forma anteriormente un labio superior y, ventralmente, fusionado al primer segmento, forma un labio inferior (Fig. 1C) bien desarrollado en algunos grupos (Hutchings 2000). La membrana tentacular puede ser lobulada (Fig. 1D) o lisa y circular (Fig. 1E). Adicionalmente, puede presentar series de ocelos u ojos simples dispuestos en bandas alrededor de todo su borde (Fig. 1F), o localizados en grupos laterales.

Las branquias siempre son dorsales, emergiendo de los primeros segmentos torácicos. Son estructuras arborescentes dicotómicas o ramificadas, presentes en segmentos continuos (Fig. 1G) o discontinuos (Fig. 1H), como en la subfamilia Terebellinae, o bien, son filamentos sésiles digitiformes, presentes en segmentos continuos (Fig. 1I), como en la subfamilia Thelepodinae. La subfamilia Polycirrinae carece de branquias (Fig. 1J).

Algunos géneros se distinguen por la presencia de alas laterales, las cuales son proyecciones laterales membranosas o carnosas transversales u oblicuas, con respecto al eje del cuerpo, presentes en los primeros segmentos. Su número y forma sirven para diferenciar especies. En Terebellinae, algunos géneros como *Eupolymnia* Verrill, 1900, pueden presentar poco desarrollo de ellas (Fig. 2A), mientras que otros, como *Loimia* Malmgren, 1866 y *Pista* Malmgren, 1866 presentan alas laterales muy amplias (Figs. 1A, 2B). La mayoría de los géneros en Thelepodinae no tienen alas laterales (Fig. 2C), mientras que las alas laterales están ausentes en Polycirrinae (Fig. 1J).

En la superficie ventral del tórax se distinguen unos rebordes carnosos o escudos ventrales, que son cojinetes glandulares en el tórax y con mayor desarrollo en los primeros

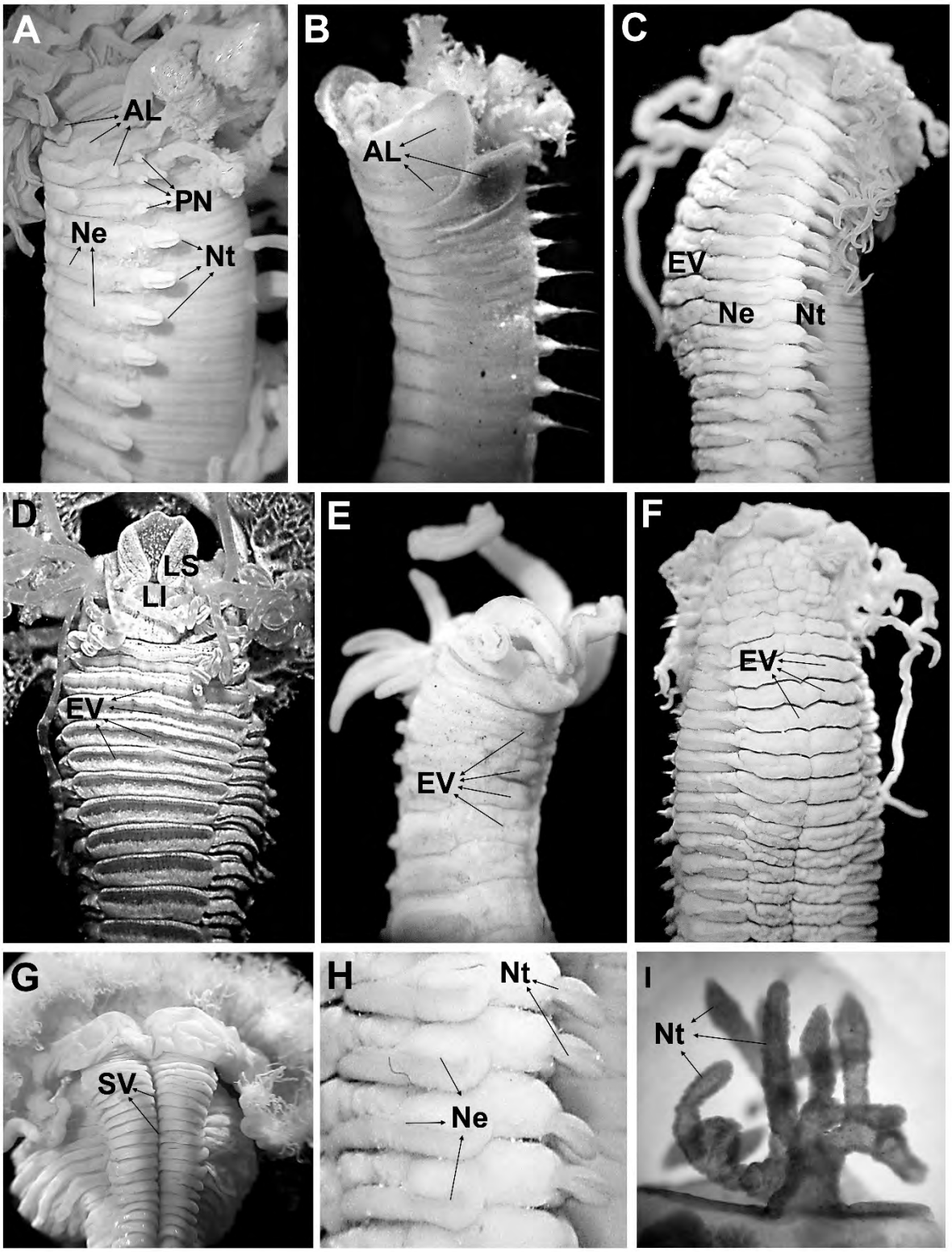


Figura 2. *Eupolymnia nebulosa*: A) extremo anterior, VL; *Pista palmata*: B) extremo anterior, VL; *Thelepus haitiensis*: C) extremo anterior, VL; *Eupolymnia rullieri*: D) extremo anterior, VV; *Thelepus crassibranchiatus*: E) extremo anterior, VV; *Thelepus haitiensis*: F) extremo anterior, VV; *Biremis blandi*: G) extremo anterior, VV; *Thelepus haitiensis*: H) parápodos torácicos; *Lanicides taboguillae*: I) parápodos torácicos. Abreviaturas: AL= alas laterales; EV= escudos ventrales; Ne= neurópodo; Nt= notópodo; PN= papilas nefridiales; SV= surco ventral; VL= vista lateral; VV= vista ventral.

segmentos. Su forma puede variar dentro de los grupos y son fácilmente reconocibles en Terebellinae (Fig. 2D). En Thelepodinae generalmente son difusos (Fig. 2E), aunque en algunos géneros y especies se pueden apreciar fácilmente (Fig. 2F). En Polycirrinae son pequeños, casi siempre con un surco ventral medio que los divide en dos (Fig. 2G).

Las papilas nefridiales son evidentes en algunos géneros de las tres subfamilias. Son estructuras esféricas, globosas o en forma de tubo que se presentan en el lado ventral o lateral de los notópodos, entre éstos y los neurópodos. Se localizan generalmente en los primeros segmentos (Fig. 2A), siendo estas papilas una evidencia de nefridios mixtos con función liberadora de gametos; las papilas de nefridios posteriores son sólo órganos excretores. En algunos géneros y especies son un carácter taxonómico.

Generalmente los primeros tres segmentos carecen de parápodos y setas (Fig. 2A). Los notópodos, generalmente comenzando en el segmento 4, pueden ser cilíndricos y largos o cortos, con setas sobresalientes (Fig. 2H). El género *Enoplobranchus* Verrill, 1879 presenta notópodos furcados o arborescentes en la primera mitad del tórax (Fig. 2I), los cuales tienen setas reducidas al final de cada uno de los cirros. Pocos géneros carecen de setas notopodiales y/o neuropodiales. En la mayoría de los taxones, el tórax se reconoce tanto por la presencia de notópodos y setas notopodiales, como por la reducción abrupta del grosor corporal, debido a que el sistema digestivo presenta una circunvolución que hace que el tórax sea más grueso. Las setas notopodiales (notosetas) son capilares simples, con diversas ornamentaciones; pueden ser capilares simples o alimbadas (Fig. 3A), unilimbadas, bilimbadas (Fig. 3B), serradas (Fig. 3C), tipo "Spinosphaera" (Fig. 3D) o verticiladas (conos sobrepuestos) (Fig. 3E).

Los neurópodos torácicos son bajos, cortos y anchos (Fig. 2H), a los cuales se les denomina torus (tori) uncinígero (uncinígeros); los abdominales, en cambio, pueden ser apéndices cortos sobresalientes, generalmente aplanados antero-posteriormente (Fig. 1A). Las setas neuropodiales (neurosetas) están transformadas en ganchos cortos llamados uncinos. La organización de éstos en el neurópodo varía según la subfamilia. En Terebellinae es común encontrar uncinos en hilera simple (Fig. 3H) entre el segmento 5 y 10, luego cambian a dobles hileras en forma de cremallera (Fig. 3I) entre el segmento 11 y 20, lo cual marca el final del tórax; algunas especies pueden tener también uncinos en hileras dobles en el abdomen. Generalmente los uncinos se presentan en hileras simples en el abdomen (Fig. 3J). Las subfamilias Thelepodinae y Polycirrinae presentan uncinos en hileras sencillas tanto en el tórax como en el abdomen.

Los uncinos pueden ser tipo aviculares, o con forma de ave (Figs. 3F, 4A), con una o varias series horizontales de dientes accesorios, sobre un diente principal, o tipo pectinados o pectiniformes, con dientes del mismo tamaño (Figs. 3G, 4B), con una sola hilera de dientes alineados verticalmente. Así, cada tipo de uncino se puede describir de acuerdo con una terminología especial propuesta por Day (1967), y mejorada por Holthe (1986). La figura 4 ilustra la terminología para cada una de las regiones en las que se compone un uncino, y que es seguida en las claves del presente capítulo.

Por último, Day (1967) y Holthe (1986) también propusieron una fórmula dental teniendo en cuenta tanto el tipo de uncino, como la cantidad vertical de filas con dientes y la cantidad horizontal de dientes en cada una de las filas. De esta forma, como ejemplo, en una fórmula dental MF:2:2:α, MF ("main fang", por sus siglas en inglés) representa al primer diente principal; los números separados por dos puntos (:2:2:) significan el número de dientes para cada una de las filas, por encima del diente principal; así, habrá tantos números separados por dos puntos, como filas de dientes habrá en el uncino. Finalmente, "α" representa un número de dientes en la última fila, difícil de contar, al menos usando microscopía óptica.

El abdomen posee un número variable de segmentos, desde unos cuantos hasta más de 100 en algunas especies gigantes; sin embargo, su número dependerá de la edad del individuo. Es cilíndrico, pero disminuye en grosor y tamaño en los últimos segmentos, el último de los cuales conforma el pigidio (Fig. 3K). En éste, la abertura anal puede ser lisa (Fig. 3L), o presentar papilas cortas o cirros digitados largos. Por último, el tubo de los terebélidos es construido con el tipo de materiales que cada especie tenga a su disposición. Algunos tubos son construidos con pequeñas piedras, fragmentos de conchas y corales, así como

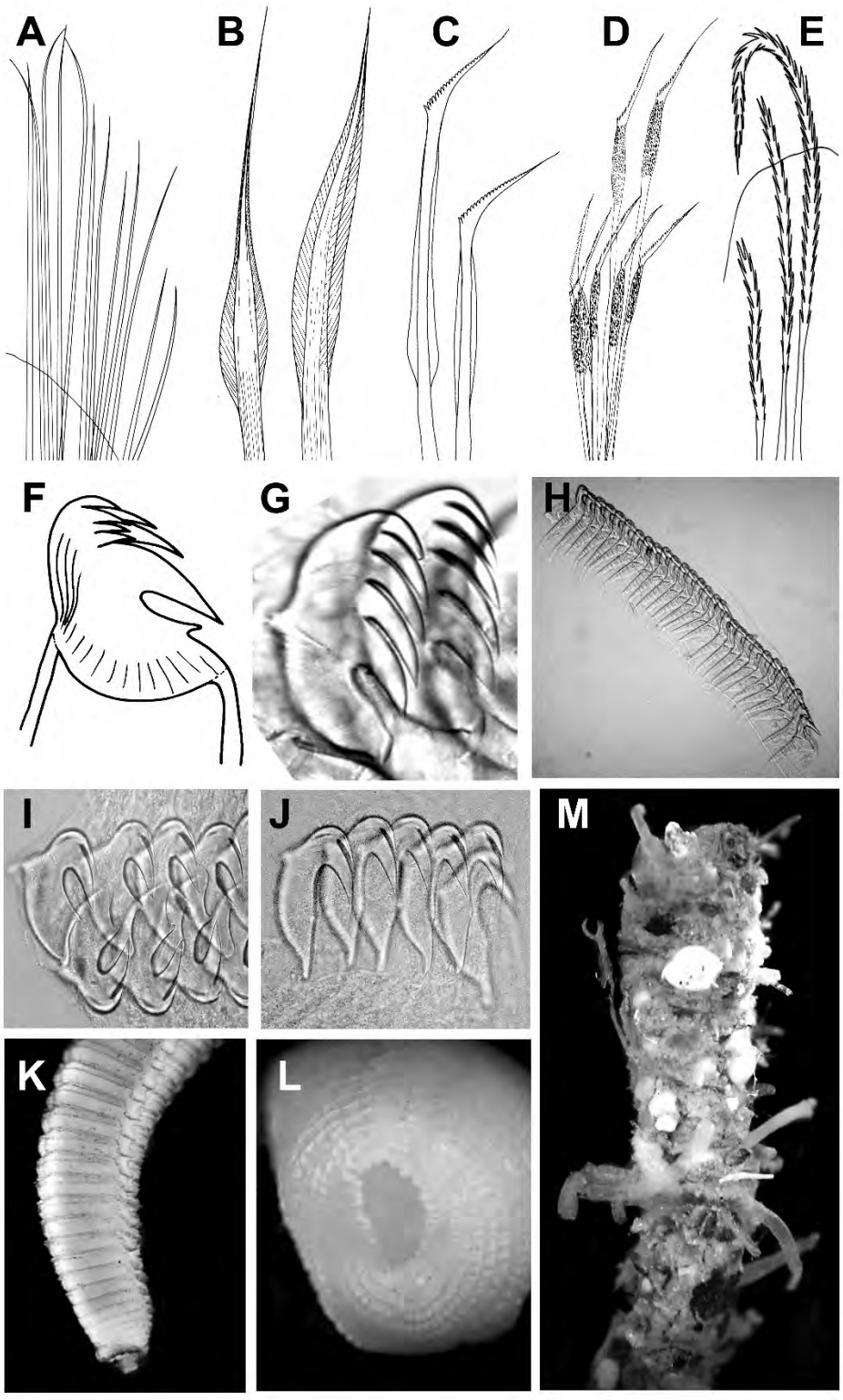


Figura 3. *Amaeana* sp.: A) setas capilares alimbadas; *Pista palmata*: B) setas torácicas bilimbadas; *Terebella turgidula*: C) setas torácicas serradas; *Spinosphaera hutchingsae*: D) setas torácicas tipo "Spinosphaera"; *Enoplobranchus sanguineus*: E) setas torácicas verticiladas; *Pista palmata*: F) uncino avicular abdominal; *Loimia bermudensis*: G) uncino pectiniforme torácico; *Pista palmata*: H) uncinos en hileras simples del segmento 5; *Eupolymnia rullieri*: I) uncinos torácicos en hileras dobles; J) uncinos abdominales en hileras simples; *Pista palmata*: K) abdomen posterior y pigidio; *Biremis blandi*: L) ano; *Pista palmata*: M) tubo.

porciones de algas y pastos marinos (Fig. 3M), mientras que otros están compuestos sólo por pequeñas piedras. Sin embargo, sólo en algunos géneros, el tipo de tubo y su composición tienen importancia taxonómica.

Claves taxonómicas

Las siguientes claves taxonómicas incluyen información relevante sobre la distribución de cada una de las especies. Para ello se usan las siguientes siglas: **B** para las especies con distribución en la costa occidental de Baja California (según Hernández-Alcántara *et al*. 2003); **P** para las de distribución en el Pacífico oriental tropical, desde el golfo de California hasta el norte de Perú (según Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004); **G** para las que tienen distribución en el golfo de México (según Londoño-Mesa 2009); y **C** para las especies con distribución en el mar Caribe, incluyendo hasta el norte de Brasil (según Salazar-Vallejo 2000 y Londoño-Mesa 2009). Para las especies con una distribución dudosa en la región, donde podría haber más de una especie bajo el mismo nombre, se incluyó una **Q** de cuestionable.

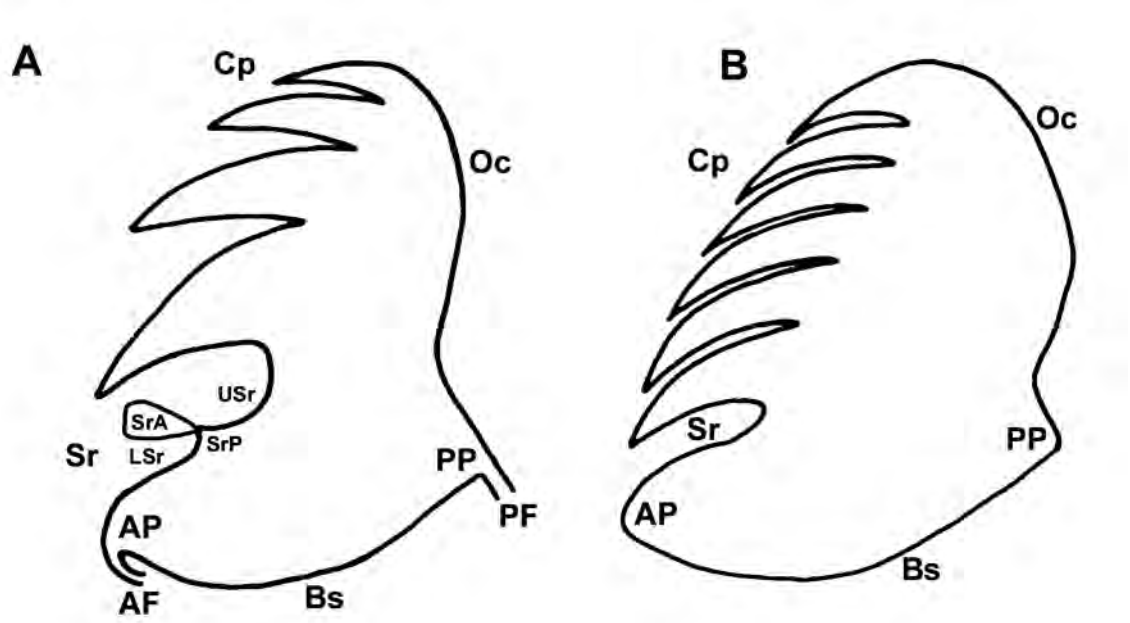


Figura 4. Tipos de uncinos y terminología de la morfología, según Day (1967) y Holthe (1986). A) Uncino avicular; B) uncino pectinado. Abreviaturas: Oc= occipitio ("occipitium"); PP= proceso posterior; PF= filamento posterior; Bs= base; AP= proceso anterior; AF= filamento anterior; Sr= subrostro ("subrostrum"); USr= subrostro superior ("upper subrostrum"); SrP= proceso subrostral; Sr= apéndice subrostral; LSr= subrostro bajo ("lower subrostrum"); Cp= capitio ("capitium").

Clave para subfamilias y géneros de Terebellidae

1 Uncinos torácicos en hileras dobles en algunos setígeros (Fig. 3I) ..... Terebellinae Grube, 1850 … 2
– Uncinos torácicos en hileras simples, o sin uncinos torácicos **26**

2(1) Con faringe eversible; faringe papilada ..... *Artacama* Malmgren, 1866[1]
– Sin faringe eversible **3**
3(2) Con branquias (Fig. 1G–H) **4**
– Sin branquias **21**

4(3) Notosetas con puntas serradas o dentadas (Fig. 3C) **5**
– Notosetas con puntas lisas (Fig. 3B) **11**

5(4) Con alas laterales (Figs. 1A, 2A–B) **6**
– Sin alas laterales **7**

6(5) Branquias con tallos largos ..... *Neoamphitrite* Hessle, 1917
– Branquias con tallos muy reducidos o sin tallos ..... *Amphitrite* Müller, 1771[2]

7(5) Neurópodos desde el setígero 3 ..... *Neoleprea* Hessle, 1917
– Neurópodos desde el setígero 2 ..... **8**

8(7) Branquias en los segmentos 2 y 3 ..... *Amphitritides* Augener, 1922[3]
– Branquias en otros segmentos **9**

9(8) Branquias en segmentos continuos 2–4, arborescentes desde la base o con un tallo corto ....
..... *Terebella* Linnaeus, 1767[4]
– Branquias en segmentos discontinuos **10**

10(9) Notópodos desde el segmento 2; neurópodos desde el segmento 3 .....
..... *Polymniella* Verrill, 1900[5]
– Notópodos desde el segmento 4; neurópodos desde el segmento 5 .....
..... *Terebellobranchia* Day, 1951

11(4) Uno o dos pares de branquias **12**
– Tres pares de branquias **17**

12(11) Dieciséis setígeros torácicos ..... *Paraxionice* Fauchald, 1972[6]
– Número de setígeros torácicos mayor o menor que 16 ..... **13**

13(19) Un par de branquias en el segmento 4 ..... *Scionella* Moore, 1903[7]
– Un par de branquias en el segmento 2, o dos pares de branquias en segmentos 2 y 3 ..... **14**

14(13) Uncinos del primer neurópodo con proceso posterior largo .....
..... *Pista* Malmgren, 1866, *partim*
– Uncinos de todos los neurópodos con proceso posterior corto o sin proceso posterior **15**
15(14) Con alas laterales **16**
– Sin alas laterales ..... *Nicolea* Malmgren, 1866

16(15) Tres alas laterales en los segmentos 1, 2 y 3 ..... *Pistella* Hartmann-Schröder, 1996[8]
– Un ala lateral en segmentos combinados 2/3 ..... *Lanicola* Hartmann-Schröder, 1986

17(11) Con alas laterales **18**
– Sin alas laterales ..... *Scionides* Chamberlin, 1919[9]

18(17) Alas laterales cortas, en los segmentos 2, 3 y 4 (Fig. 2A) ..... *Eupolymnia* Verrill, 1900
– Alas laterales largas, en otra combinación **19**

19(18) Alas laterales en los segmentos 3 y 4 ..... *Lanice* Malmgren, 1866
– Alas laterales en los segmentos 1 y 3, o bien 2 y 3 (Fig. 2B) **20**

20(19) Uncinos aviculares (Figs. 3F, 4A) ..... *Lanicides* Hessle, 1917[10]
– Uncinos pectinados (Figs. 3G, 4B) ..... *Loimia* Malmgren, 1866

21(3) Con alas laterales **22**
– Sin alas laterales **23**

22(21) Alas laterales en los segmentos 1, 2 y 3..... *Pista* Malmgren, 1866, *partim*[11]
– Alas laterales en los segmentos 2 y 3 ..... *Proclea* Saint-Joseph, 1894[12]

23(21) Neurópodos desde el segmento 10 o bien el 13 ..... **24**
– Neurópodos desde el segmento 5 ..... **25**

24(23) Neurópodos desde el segmento 10 ..... Género B Kritzler, 1984[13]
– Neurópodos desde el segmento 13 ..... *Leaena* Malmgren, 1866[14]

25(23) Notosetas subdistalmente lisas, con extremos serrados ..... *Lanassa* Malmgren, 1866[15]
– Notosetas tipo "Spinosphaera" (Fig. 3D) ..... *Spinosphaera* Hessle, 1917

26(1) Con branquias (Fig. 1I) .....Thelepodinae Hessle, 1917 … **27**
– Sin branquias (Fig. 1J) ..... Polycirrinae Malmgren, 1867 … **34**

27(26) Membrana tentacular con dos lóbulos transversales sobre la superficie dorsal; dos tamaños de tentáculos ..... *Kritzlerius* Londoño-Mesa, 2009[16]
– Membrana tentacular lisa; sólo un tamaño de tentáculos **28**

28(27) Notópodos desde el segmento 2 ..... *Streblosoma* Sars, 1872
– Notópodos desde el segmento 3 ..... **29**

29(28) Con alas laterales ..... *Euthelepus* McIntosh, 1885[17]
– Sin alas laterales **30**

30(29) Con uncinos torácicos **32**
– Sin uncinos torácicos **31**

31(30) Dos pares de branquias ..... *Telothelepus* Day, 1955[18]
– Tres pares de branquias .....*Pseudothelepus* Schmarda, 1918[19]

32(30) Neurópodos desde el segmento 5 ..... *Thelepus* Leuckart, 1849
– Neurópodos desde el segmento 8 o el 9 ..... **33**

33(32) Neurópodos desde el segmento 8 ..... *Rhinothelepus* Hutchings, 1974[20]
– Neurópodos desde el segmento 9 ..... *Glossothelepus* Hutchings & Glasby, 1986[21]

34(26) Con uno o más tipos de setas **35**
– Sin setas ..... *Hauchiella* Levinsen, 1893[22]

35(34) Sin uncinos torácicos **36**
– Con uncinos torácicos **38**

36(35) Notópodos torácicos furcados o arborescentes (Fig. 2I) ..... *Enoplobranchus* Verrill, 1879[23]
– Notópodos torácicos no furcados ni arborescentes **37**

37(36) Con notosetas torácicas y uncinos abdominales ..... *Amaeana* Hartman, 1959
– Sólo con notosetas torácicas ..... *Lysilla* Malmgren, 1866

38(35) Con notosetas ..... *Polycirrus* Grube, 1850
– Sin notosetas ..... *Biremis* Polloni, Rowe & Teal, 1973[24]

Comentarios

1) Sólo se reporta *Artacama coniferi* Moore, 1905, para el Pacífico oriental tropical.
2) Sólo se reporta *Amphitrite cirrata* (Müller, 1771), para el Pacífico oriental tropical, pero es cuestionable por que fue descrita para Islandia.
3) Sólo se reporta *Amphitritides bruneocomata* (Ehlers, 1887), para el Caribe.
4) *Terebella alata* Grube, 1858 (P) y *T. frondosa* Grube, 1859 (P) no se añadieron a la clave porque su información es escasa y, según Holthe (1986), son especies cuestionables por falta de información.
5) Sólo se reporta *Polymniella aurantiaca* (Verrill, 1900) para el Caribe y golfo de México.
6) Sólo se reporta *Paraxionice artifex* Fauchald, 1972, para el Pacífico oriental tropical y costa occidental de Baja California.
7) *Scionella japonica* Moore, 1903, fue registrada para el Pacífico oriental tropical, pero es cuestionable por que fue descrita para Japón, Q.
8) Sólo se reporta *Pistella papillosa* (Tourtellotte & Kritzler, 1988) para el Caribe y golfo de México. Nueva combinación en Londoño-Mesa (2009).
9) Sólo se reporta *Scionides reticulata* (Ehlers, 1887) para el Caribe.
10) Sólo se reporta *Lanicides taboguillae* (Chamberlin, 1919), para el Pacífico oriental tropical.
11) Sólo incluye "*Pista*" *sombreriana* McIntosh, 1885, para el Caribe. La descripción original menciona que carece de branquias (y tentáculos), por lo que se supone, se desprendieron y no fueron observadas; por lo tanto, se desconoce cuántos pares de branquias tiene la especie. Una revisión del holotipo denotó un elevado estado de deterioro, por lo que se debe considerar como *nomen dubium*, puesto que no hay material tipo adicional para su re-descripción. Ver Londoño-Mesa (2009) y Nogueira *et al.* (2011) para comentarios adicionales.
12) Sólo se reporta *Proclea* sp. 1, para el Caribe. Primer registro del género en la región (Londoño-Mesa 2009).
13) Género sin establecer formalmente por Kritzler (1984), para el golfo de México.
14) *Leaena caeca* Hartman, 1960 y *L. videns* Chamberlin, 1919, para California, son indiferenciables por falta de información en descripciones originales y subsiguientes.
15) Sólo se reporta *Lanassa* sp. A, especie no descrita formalmente en Kritzler (1984).
16) *Kritzlerius anomalus* Londoño-Mesa, 2009, para el golfo de México, es la única especie del género.
17) Sólo se reporta *Euthelepus kritzleri* Londoño-Mesa, 2009, para el golfo de México.
18) Sólo se reporta *Telothelepus* cf. *capensis* Day, 1955, por Kritzler (1984), para el golfo de México.
19) Sólo se reporta *Pseudothelepus oligocirrus* (Schmarda, 1861), para el Caribe.
20) Sólo se reporta *Rhinothelepus* sp. A, por Kritzler (1984), para el golfo de México.
21) Sólo se reporta *Glossothelepus mexicanus* Hutchings & Glasby, 1986, para la costa occidental de Baja California y el Pacífico oriental tropical.
22) Sólo se reporta *Hauchiella* sp. A, por Kritzler (1984), para el golfo de México.
23) Sólo se reporta *Enoplobranchus sanguineus* (Verrill, 1873), para el Caribe.
24) Sólo se reporta *Biremis blandi* Polloni, Rowe & Teal, 1973, para el Caribe.

Claves para especies de la subfamilia Terebellinae Grube, 1850

Eupolymnia Verrill, 1900

1 Primeros cinco uncinígeros torácicos en hileras simples .... *E. rullieri* Londoño-Mesa, 2009 (C)
– Primeros seis uncinígeros torácicos en hileras simples **2**

2(1) Alas laterales del segmento 3 considerablemente de mayor tamaño que el resto **3**
– Alas laterales de igual tamaño (Fig. 3A) **4**

3(2) Primer par de branquias más largas que el resto de las branquias .....
..... *Eupolymnia* sp. A Kritzler, 1984 (G)
– Tercer par de branquias más largas que el resto de las branquias .....
..... *E. insulana* Chamberlin, 1919 (P)

4(2) Con 25 setígeros torácicos ..... *E. crassicornis* (Schmarda, 1861) (C)
– Con 17 setígeros torácicos **5**

5(4) Uncinos torácicos con subrostro y diente principal cortos **6**
– Uncinos torácicos con subrostro y diente principal largos (Fig. 3I) **7**

6(5) Uncinos torácicos y abdominales con fórmula dental MF:2 (Fig. 3I–J) .....
..... *E. magnifica* (Webster, 1884) (C)
– Uncinos torácicos y abdominales con fórmula dental MF:1:1 .....
..... *E. regnans* Chamberlin, 1919 (P)

7(5) Uncinos abdominales con proceso anterior curvo hacia abajo .....
..... *E. nebulosa* (Montagu, 1818) (P, Q)
– Uncinos abdominales sin proceso anterior curvo ..... *E. crescentis* Chamberlin, 1919 (P)

Lanice **Malmgren, 1866**

1 Uncinos aviculares ..... *L. conchilega* (Pallas, 1766)[1] (P, Q)
– Uncinos pectinados ..... *L. haitiana* Augener, 1922 (C)

Comentario
1) Descrita para Holanda.

Lanicola **Hartmann-Schröder, 1986**

1 Tórax con dorso liso ..... *L. carus* (Young & Kritzler, 1987) (C)
– Tórax con dorso anterior con tubérculos ..... *L. garciagomezi* (Londoño-Mesa, 2006) (C)

Loimia **Malmgren, 1866**

1 Uncinos pectiniformes (Figs. 3G, 4B) **2**
– Uncinos aviculares (Figs. 3F, 4A) **5**

2(1) Notosetas de un sólo tamaño en el mismo parápodo .....
..... *L. medusa* (Savigny *in* Lamarck, 1818)[1] (P, Q)
– Notosetas de dos tamaños en el mismo parápodo **3**

3(2) Uncinos anteriores con proceso posterior largo .....
..... *L. salazari* Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)
– Todos los uncinos sin proceso posterior **4**

4(3) Segundo par de alas laterales compartido en los segmentos 2 y 3 .....
..... *L. ingens* (Grube, 1878)[2] (P, Q)
– Segundo par de alas laterales sólo en el segmento 3 ..... *L. minuta* Treadwell, 1929 (C)

5(1) Primeros escudos ventrales hinchados y extendidos lateralmente .....
..... *L. viridis* Moore, 1903 (C)
– Primeros escudos ventrales hinchados ventralmente, no extendidos lateralmente **6**

6(5) Segundo par de alas laterales perpendiculares al eje del cuerpo ..... *L. grubei* Holthe, 1984[3] (P, Q)
– Segundo par de alas laterales oblicuas al eje del cuerpo ..... *L. bermudensis* Verrill, 1900 (C)

Comentarios
1) Descrita para el mar Rojo.
2) Descrita para Filipinas.
3) Descrita para Filipinas. Posible sinonimia con *Loimia montagui* (Grube, 1878).

Neoamphitrite **Hessle, 1917**

1 Notosetas con región subdistal larga y bilimbada, sin alcanzar la región distal dentada ..... *N. robusta* (Johnson, 1901) (P)
– Notosetas con región subdistal larga y bilimbada, alcanzando la región distal dentada **2**

2(1) Uncinos torácicos en hileras simples en los setígeros 2–6 ..... *Neoamphitrite* sp. A Kritzler, 1984 (G)
– Uncinos torácicos en hileras simples en los setígeros 2–7 ..... *N. glasbyi* Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)

Neoleprea **Hessle, 1917**

1 Uncinos hasta los setígeros 33–34 ..... *N. spiralis* (Johnson, 1901) (P)
– Uncinos hasta el final del abdomen o 10 segmentos antes de terminar **2**

2(1) Papilas nefridiales en los setígeros 3–9 ..... *Neoleprea* sp. A Kritzler, 1984 (G)
– Papilas nefridiales en los setígeros 1 y 5–19 ..... *N. californica* (Moore, 1904) (B)

Nicolea **Malmgren, 1866**

1 Con 15 setígeros torácicos ..... *N. zostericola* (Ørsted 1844)[1] (P, Q)
– Con 17 setígeros torácicos **2**

2(1) Notosetas desde el segmento 3 ..... *N. modesta* Verrill, 1900 (P)
– Notosetas desde el segmento 4 ..... **3**

3(2) Segmentos torácicos separados ventralmente por surcos intersegmentales profundos ..... *N. latens* Chamberlin, 1919 (P, B)
– Segmentos torácicos separados ventralmente solo por una línea intersegmental **4**

4(3) Papillas nefridiales en los segmentos 6–7 o incluso el octavo ..... *N. galapagensis* (Chamberlin, 1919) (P)
– Papilas nefridiales en los segmentos 3, 6–7 ..... *N. chilensis* (Schmarda, 1861) (P)

Comentario
1) Descrita para Dinamarca.

Pista **Malmgren, 1866**

1 Un par de branquias; uncinos en hileras simples en los segmentos 5–9 ..... *Pista* sp. B Kritzler, 1984 (G)
– Dos o tres pares de branquias; uncinos en hileras simples en los segmentos 5–10 ..... **2**

2(1) Dos pares de branquias **3**
– Tres pares de branquias ..... *P. elongata* Moore, 1909 (P)

3(2) Todos los uncinos torácicos con proceso posterior largo **4**
– Algunos uncinos sin proceso posterior **5**

4(3) Branquias no espiraladas; sin alas laterales en segmento 2 . *P. fasciata* (Grube, 1870)[1] (P, Q)
– Branquias espiraladas; con alas latero-ventrales en segmento 2 .....
..... *P. vossae* Londoño-Mesa, 2009 (C)

5(3) Dorso liso **6**
– Dorso en segmento 4 con lóbulos **9**

6(5) Con alas laterales pequeñas en segmentos 6 y 7 ..... *P. brevibranchiata* Moore, 1923 (P)
– Sin alas laterales en segmentos 6 y 7 ..... **7**

7(6) Branquias en espiral, en forma de escobillón **8**
– Branquias arborescentes dicotómicas ..... *P. herpini* Fauvel, 1928[2] (P)

8(7) Uncinos del primer uncinígero con proceso posterior largo ..... *P. disjuncta* Moore, 1923 (P)
– Uncinos de los tres primeros uncinígeros con proceso posterior largo .....
..... *P. cristata* (Müller, 1776)[3] (P, Q)

9(5) Con un lóbulo dorsal en segmento 4 ..... **10**
– Con dos lóbulos dorsales en segmento 4 ..... **11**

10(9) Papilas nefridiales, al menos, en segmentos 7–16 ..... *P. alata* Moore, 1909 (P)
– Papilas nefridiales en segmentos 6–7 ..... *P. lizae* Londoño-Mesa, 2009 (C)

11(9) Lóbulos dorsales largos, cercanos uno de otro ..... *P. palmata* (Verrill, 1873) (C)
– Lóbulos dorsales cortos, separados por un borde medio-dorsal grueso **12**

12(11) Tercer par de alas laterales con bolsillo interno; sin ocelos .... *P. cetrata* (Ehlers, 1887)[4] (C)
– Tercer par de alas laterales sin bolsillo interno; con ocelos .....
..... *P. hataam* Londoño-Mesa, 2009 (C)

Comentarios
1) Descrita para Japón, considerada de amplia distribución para el Pacífico oriental norte y tropical.
2) Descrita para India.
3) Descrita para Noruega.
4) Combinación nueva en Londoño-Mesa (2009).

Spinosphaera **Hessle, 1917**

1 Con 40–42 notosetígeros ..... *S. oculata* Hartman, 1944 (P)
– Con 15–23 notosetígeros 2

2(1) Con 20–23 notópodos; primeros siete con setas bilimbadas de igual tamaño; uncinos torácicos con fórmula dental MF:6–7:6–7:11–12:11–12; uncinos abdominales con fórmula dental MF:4–6:5–6:7–8 ..... *S. hutchingsae* Londoño-Mesa, 2003 (C)
– Con 15 notópodos; primeros seis con setas bilimbadas de dos tamaños; uncinos torácicos y abdominales con fórmula dental MF:3:3–4:6–7 ..... *S. carrerai* Londoño-Mesa, 2003 (C)

Terebella **Linnaeus, 1767**

1 Con ocelos; cerca de 80 notosetígeros ..... *T. verrilli* Holthe, 1986[1] (C)
– Sin ocelos; cerca de 26 notosetígeros ..... *T. turgidula* Ehlers, 1887 (C)

Comentario
1) Holthe (1986) considera la homonimia con *Terebella rubra* (Verrill, 1873).

Terebellobranchia **Day, 1951**

1 Branquias en los segmentos 3, 4 y 7 (Fig. 1H) .....
..... *T. mchughae* Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)
– Branquias desde segmento 2 ..... **2**

2(1) Branquia en los segmentos 2, 3 y 5 ..... *T. gorgonae* (Monro, 1933)[1] (P)
– Branquias en los segmentos 2, 5 y 8 ..... *T. hiata* (Treadwell, 1931)[2] (C)

Comentarios
1) *Terebella gorgonae* Monro, 1933 fue descrita con branquias discontinuas, por lo que se sugiere ubicar a la especie en este género.
2) Nueva combinación en Londoño-Mesa (2009).

Claves para especies de la subfamilia Thelepodinae Hessle, 1917

Streblosoma **Sars, 1872**

1 Con cinco pares de branquias ..... *S. polybranchia* Verrill, 1900 (C)
– Con tres pares de branquias **2**

2(1) Primer par de branquias emergen anteriormente al notópodo .....
..... *S. hartmanae* Kritzler, 1971 (C)
– Primer par de branquias emergen dorsalmente al notópodo **3**

3(2) Con 18 setígeros torácicos ..... *S. crassibranchia* Treadwell, 1914 (P)
– Con 22 o más setígeros torácicos **4**

4(3) Con 22 setígeros torácicos ..... *S. tenhovei* Londoño-Mesa, 2009 (C)
– Con 36 o más setígeros torácicos **5**

5(4) Con 36–39 setígeros torácicos ..... *S. longifilis* Rioja, 1963 (P, B)
– Con 55 setígeros torácicos ..... *S. uncinatus* Kudenov, 1975 (P, B)

Thelepus **Leuckart, 1849**

1 Con dos pares de branquias **2**
– Con tres pares de branquias **4**

2(1) Branquias con 2–4 filamentos ..... *T. crassibranchiatus* Treadwell, 1901 (C)
– Cada branquia como un filamento simple **3**

3(2) Notosetas lanceoladas, distalmente bilimbadas ..... *T. tenuis* (Verrill, 1900)[1] (C)
– Notosetas paleadas ..... *T. pascua* (Fauchald, 1977) (C)

4(1) Branquias con numerosos filamentos (Figs. 1I, 2C) **5**
– Branquias con 2–4 filamentos (Fig. 2E) **7**

5(4) Notópodos hasta el final del abdomen ..... *T. comatus* (Grube, 1859) (P)
– Notópodos en 2/3 del cuerpo; segmentos posteriores del abdomen sin notópodos..... **6**

6(5) Con 10–14 filamentos branquiales en el primer par; con 9–14 filamentos en el segundo par, con 6–7 filamentos en el tercer par ..... *T. setosus* (Quatrefages, 1866) (P, Q)
– Con 35–43 filamentos branquiales en el primer par, con 20–30 filamentos en el segundo par; con 20–30 filamentos en el tercer par ..... *T. haitiensis* Treadwell, 1931 (C)

7(6) Uncinos con fórmula dental MF:2:0–1 ..... *T. verrilli* (Treadwell, 1911)[1] (C)
– Uncinos con fórmula dental MF:2:3 ..... *Thelepus* sp. 1 Londoño-Mesa, 2009 (C)

Comentario
1) Nueva combinación en Londoño-Mesa (2009).

Claves para especies de la subfamilia Polycirrinae Malmgren, 1866

Amaeana Hartman, 1959

1 Con 11 pares de notópodos ..... *A. antipoda* Augener, 1926[1] (P, Q)
– Con 12 pares de notópodos ..... *A. occidentalis* (Hartman, 1944) (P)

Comentario
1) Descrita para Nueva Zelanda.

Lysilla Malmgren, 1866

1 Con 9–12 setígeros torácicos ..... *L. pacifica* Hessle, 1917[1] (P, Q)
– Con 13 setígeros torácicos **2**

2(1) Membrana tentacular plegada y libre, sin lóbulos ..... *Lysilla* sp. B Kritzler, 1984 (G)
– Membrana tentacular con lóbulos divididos en tres proyecciones digitadas **3**

3(2) Con 10 pares de notópodos; setas capilares lisas ..... *L. caribe* Londoño-Mesa, 2009 (C)
– Con 13 pares de notópodos; setas capilares híspidas ..... *Lysilla* sp. A Kritzler, 1984 (G)

Comentario
1) Descrita para Japón.

Polycirrus Grube, 1850

1 Dos tipos de notosetas (lisas y pinadas) **2**
– Un tipo de notosetas (lisas, hirsutas o verticiladas) **5**

2(1) Con 72 pares de notópodos ..... *Polycirrus* sp. A Kritzler, 1984 (G)
– Con menos de 72 pares de notópodos **3**

3(2) Con 14–18 pares de notópodos ..... *P. mexicanus* (Rioja, 1947) (P, B)
– Con 30–42 pares de notópodos **4**

4(3) Con 31 pares de notópodos ..... *P. angeli* Londoño-Mesa, 2009[1] (C)
– Con 39–42 pares de notópodos ..... *P. coibensis* Glasby & Hutchings, 2014 (P)

5(1) Notosetas verticiladas (Fig. 3E) **6**
– Notosetas lisas o hirsutas **7**

6(5) Con 20 pares de notópodos; uncinos desde el segmento 21 .....
..... *P. pennulifera* Verrill, 1900 (C)
– Con 12 pares de notópodos; uncinos desde el segmento 5 .....
..... *P. holthei* Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)

7(5) Notosetas lisas **8**
– Notosetas hirsutas **9**

8(7) Con 23 pares de notópodos; uncinos desde el segmento 16 .....
..... *P.* cf. *haematodes* (Claparède, 1864)[2] (C)
– Con 19 pares de notópodos; uncinos desde el segmento 13 .....
..... *P.* cf. *denticulatus* Saint-Joseph, 1894[2] (C)

9(7) Con 10 pares de notópodos ..... *P. purpureus* Schmarda, 1861 (C)
– Con 17 o más pares de notópodos **10**

10(9) Con 17 pares de notópodos **11**
– Con 20 o más pares de notópodos **12**

11(10) Uncinos desde el segmento 17 ..... *P.* cf. *albicans* Malmgren, 1866[2] (C)
– Uncinos desde el segmento 18 ..... *Polycirrus* sp. B Kritzler, 1984 (C)

12(10) Con 20–25 pares de notópodos ..... *P. californicus* Moore, 1909 (P)
– Con 30–60 pares de notópodos ..... *P. caliendrum* Claparède, 1870[3] (P, Q)

Comentarios

1) No incluida en la revisión del género hecha por Glasby & Hutchings (2014).
2) Como especies no descritas en Londoño-Mesa & Carrera-Parra (2005).
3) Descrita para el golfo de Nápoles.

Agradecimientos

Esta contribución se realizó en parte por el respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). Julio Parapar (Departamento de Biología, Universidad de la Coruña), y Pablo Hernández-Alcántara (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM), ayudaron a mejorar la presente versión.

Referencias

Báez D & Ardila N 2003 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del mar Caribe colombiano. Biota Colombiana 4(1): 89–109.

Day JH 1967 A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus Nat Hist Publ 656: 1–878.

Garraffoni ARS & Lana PC 2004 Cladistic analysis of Trichobranchinae (Polychaeta; Terebellidae). J Mar Biol Ass UK 84: 973–982.

Glasby CJ & Hutchings P 2014 Revision of the taxonomy of *Polycirrus* Grube, 1850 (Annelida: Terebellida:

Polycirridae). Zootaxa 3877(1): 1–117.
Grube AE 1850 Die familien der Anneliden. Archiv für Naturgeschichte, Berlin. 16(1): 249–364.
Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC & Solís-Weiss V 2003 Commented checklist of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. Bull So Cal Acad Sci 102(1): 1–16.
Hessle C 1917 Zur kenntnis der Terebellomorphen Polychaeten. Zool Bidr Uppsala 5: 39–258.
Holthe T 1986 Evolution, systematics, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. Gunneria 55: 1–236.
Hutchings P 2000 Family Terebellidae. *In*: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaeta and allies: the Southern Synthesis. Fauna of Australia. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. Vol. 4a. CSIRO Pub., Melbourne, pp: 226–232.
Johnston G 1846 An index to the British Annelides [sic]. Ann Mag Nat Hist, ser 1, 16 (suppl): 433-462.
Kritzler H 1984 Chapter 52. Family Terebellidae Grube, 1950. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Vol. 7. Barry A. Vittor & Associates Inc., Mobile, Alabama, pp: 52.1–52.72.
Londoño-Mesa MH 2009 Terebellidae (Polychaeta: Terebellida) from the Gran Caribbean region. Zootaxa 2320: 1–93.
Londoño-Mesa MH 2011 Terebélidos (Terebellidae: Polychaeta: Annelida) del Caribe colombiano. Biota Colombiana 12(1): 17–34.
Londoño-Mesa MH 2012 New species of *Pista* Malmgren, 1866 (Polychaeta: Terebellidae) from the Caribbean. Zootaxa 3317: 39–48.
Londoño-Mesa MH & Carrera-Parra LF 2005 Terebellidae (Polychaeta) from the Mexican Caribbean with description of four new species. Zootaxa 1057: 1–44.
Malmgren AJ 1866 Nordiska Hafs-Annulater. Öfversigt af Konigl. Vet Akad Förhand Stockholm 22(5): 355–410.
Malmgren AJ 1867 Annulata Polychaeta Spetsbergiæ, Grœnlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslæ. 127 pp.
Müller OF 1776 Zoologica Danicae. Prodromus seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characters, nomine et synonyma imprimis popularium. Copenhagen, 274 pp.
Nogueira, JMM, Harris L, Hutchings P & Fukuda MV 2011 Four terebellines (Polychaeta, Terebellidae) with problematic taxonomic histories. Zootaxa 2995: 1-26.
Nogueira JMM, Fitzhugh K & Hutchings P 2013 The continuing challenge of phylogenetic relationships in Terebelliformia (Annelida: Polychaeta). Inv Syst 27(2): 186–238.
Read G & Fauchald K 2019 World Polychaeta database. Terebellidae Johnston, 1846. *In*: World Register of Marine Species en: http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=982 on 2019-08-31.
Rouse GW 2001 Terebellidae Grube, 1850. Captítulo 86. *In*: Rouse GW & Pleijel F (eds) Polychaetes. Oxford University Press, New York, pp: 246–250.
Salazar-Vallejo SI 2000 Biogeografía marina del Gran Caribe. Interciencia 25(1): 7–12.
Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, UNAM, ser Zool, 75(1): 9–97.
Zhong M, Hansen B, Nesnidal M, Golombek A, Halanych KM & Struck TH 2011 Detecting the symplesiomorphy trap: a multigene phylogenetic analysis of terebelliform annelids. BMC Evol Biol 11: 369.

60. Tomopteridae Grube, 1848

María Ana Fernández-Álamo

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias,
mafa@ciencias.unam.mx

Introducción

Los tomoptéridos son organismos exclusivamente planctónicos, con cuerpos deprimidos, sin septos segmentarios, de color ligeramente blanquecinos o transparentes. El nombre procede de *Tomopteris* Eschscholtz, 1825, que significa con las alas cortadas, en alusión a que las proyecciones parapodiales tienen una extensión membranosa, con forma de alas claramente separadas, o cortadas, a la mitad.

El carácter distintivo de estos poliquetos es que carecen de setas y acículas en los parápodos, excepto en los cirros tentaculares de los dos primeros segmentos. Éstos últimos se modifican notoriamente y llevan una sola acícula totalmente interna que les sirve de soporte. Los parápodos del tronco son distalmente bilobulados y cada rama se encuentra rodeada por una estructura membranosa llamada pínula, en la que se encuentran varios tipos de glándulas, algunas con actividad bioluminiscente (Greeff 1885, Terio 1964, Dales 1971, Gouveneaux, 2016). El tamaño de estos poliquetos es variable, desde pocos milímetros hasta 10 cm o más (Fig 1).

Los tomoptéridos son integrantes comunes de la comunidad pelágica y constituyen una de las familias que con más frecuencia aparece en los muestreos de plancton. Su distribución es bastante amplia, registrándose en todas regiones marinas del planeta y en todas las profundidades de la columna de agua. Vivos, son como delicadas plumas cristalinas (Day 1967) y los actuales submarinos de investigación oceanográfica han podido fotografiar y filmar estos organismos en su ambiente natural.



Figura 1. Ejemplar fijado en formaldehido al 4% de *Tomopteris planktonis* del Golfo de California. Foto Adrián Fernández.

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

De acuerdo con Pettibone (1963) estos gusanos son depredadores voraces, se alimentan principalmente de quetognatos y tunicados (Fauchald & Jumars 1979). Cuando son dominantes en las comunidades pelágicas deben tener una importancia considerable como alimento de los peces ya que se pueden presentar en altas densidades (Southern 1911).

Schroeder & Hermans (1975) resumieron la información sobre la reproducción del grupo, incluyendo la formación de los gametos femeninos y la morfología interna de los conductos genitales. En muchos de los organismos fijados se observan las gónadas en el interior de los troncos parapodiales. Åkësson (1962) describió el desarrollo de las larvas en *Tomopteris helgolandica* Greeff, 1879 demostrando que el primer par de cirros tentaculares, denominado primer setígero, se pierde en los individuos adultos, pero se encuentra presente en los individuos jóvenes.

Sistemática

Esta familia ha sido cuidadosamente revisada por numerosos autores destacando los trabajos de Apstein (1900), Rosa (1908), Southern (1911), Malaquin & Carin (1922), Fauvel (1923), Støp-Bowitz (1948), Dales (1957), Tebble (1960, 1962), Ushakov (1955), Fernández-Álamo (1983, 2000), Pleijel & Dales (1991), Rozbaczylo *et al*. (2004), entre otros.

Debido a las características morfológicas únicas, altamente especializadas para su existencia pelágica, las relaciones filogenéticas de los tomoptéridos con el resto de los poliquetos son inciertas (Eklöf *et al*. 2007) y la mayoría de los autores los colocan como un grupo de difícil integración, principalmente relacionados con los filodócidos (Rouse & Pleijel, 2001). Grube (1850) los consideró separados del resto de los poliquetos en el grupo Gymnocopa. Mileikovsky (1977) propuso la creación del orden Tomopterimorpha y Pleijel & Dales (1991) la superfamilia Tomopteroidea. Sin embargo, Rouse & Fauchald (1997) y Rouse & Pleijel (2001) los incluyen en el orden Phyllodocida.

Struck *et al*. (2007) en un análisis multigenético definen a *Tomopteris* sp como grupo hermano del clado Goniadidae / Glyceridae (Glyceriformes), a su vez hermano del clado Alciopidae (*Alciopina* sp y *Torrea* sp) / Phyllodocidae (*Phyllodoce groelandica*). Nygren & Pleijel (2011) comparten una idea similar a la anterior al incluir a *Tomopteris* como parte un clado formado por Goniadidae-Nereididae-Glycerida; sin embargo, difiere en que dicho clado es el grupo hermano de un clado mayor constituido por las familias Typhloscolecidae-Lopadorhynchidae-Phyllodocidae (incluyendo Alciopidae). Es importante señalar que las posibles incongruencias en este tipo de filogenias pueden deberse no solo a un problema de ensamblaje en las secuencias genéticas, sino también al utilizar un número reducido de especies, sumado a lo difícil de establecer las sinapomorfías morfológicas en los clados obtenidos.

En general los organismos de esta familia presentan una morfología bastante homogénea, haciendo difícil la caracterización de las especies. En los trabajos de finales del siglo XIX y principios del XX, se usaba el subgénero *Johnstonella* Gosse, 1853 para diferenciar organismos con o sin primeros setígeros y glándulas roseta, Tebble (1960) argumentó que los caracteres para su definición no son claros y por lo tanto rechazó este taxon. Rosa (1908), erige al género *Enapteris* y lo diferenció de *Tomopteris*, por la forma de las ramas parapodiales y la extensión de sus pínulas, e incluyó a *Tomopteris euchaeta* Apstein, 1900. Con base en la debilidad de los argumentos taxonómicos, Day (1967) debatió la validez de este género y Fernández-Álamo (1983, 2000) argumentó que la diferencia en las características de las ramas parapodiales y las pínulas no son las establecidas por Rosa (1908), por lo que coincide con la posición de Day (1967) al considerar a *Tomopteris* como el único género válido de los tomoptéridos. Rozbaczylo *et al*. (2004) consideraron que las diferencias morfológicas de los ejemplares que estudiaron son suficientes para incluirlos en cualquiera de ambos géneros. No obstante, para definir esta situación, se requiere una revisión cuidadosa que incluya la revisión del material tipo.

Dales & Peter (1972) en su revisión de los poliquetos pelágicos, mencionaron que la familia Tomopteridae incluye dos géneros *Enapteris* (ver párrafo anterior) con una sola especie y *Tomopteris*, en donde enlistan 41 especies, de las cuales 22 han sido citadas sólo una o a lo más dos veces, mientras que de las restantes 19, varias han sido consideradas en sinonimia, lo que deja en claro la

existencia de problemas taxonómicos en este grupo. Por ello, es una necesidad urgente realizar exámenes cuidadosos de las especies que integran a esta familia de poliquetos. En aguas mexicanas, los tomoptéridos se han registrado en la costa occidental de Baja California, el Golfo de California, las costas de los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, el Golfo de México, el Canal de Yucatán y las costas de Quintana Roo, en el Mar Caribe. También se incluyen algunos registros observados en las regiones adyacentes que por la dinámica oceánica tienen influencia sobre las costas del Pacífico mexicano, como son la Corriente de California y las aguas del Pacífico Tropical Oriental, así como del Mar Caribe.

La literatura consultada en donde aparecen estos registros es la siguiente: Rosa (1908), Dales (1957), Fernández-Álamo & Segura (1979), Salazar-Vallejo (1981, 1992), Fernández-Álamo (1983, 1987, 1989, 1991, 1992, 1996, 2000, 2006, 2008), Jiménez-Cueto & Suárez-Morales (1999), Fernández-Álamo *et al*. (2003, 2008), Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004), Fernández-Álamo & Farber (2006) y Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005). La siguiente clave se elaboró mediante el programa DELTA (Dallwitz *et al*. 1993).

Morfología

En el cuerpo, deprimido y transparente, se distinguen claramente la cabeza, el cuello y el tronco; este último puede o no prolongarse en la porción posterior para formar un alargamiento con parápodos reducidos al que se denomina cola.

La cabeza está formada por el prostomio, al que se fusionan los dos primeros segmentos del cuerpo y del que se origina un par de antenas laterales en forma de bandas que se adelgazan en su región distal, también lleva un par de ojos evidentes y un par de órganos nucales, difíciles de observar en el material fijado (Fig. 2A). Presenta una faringe protráctil, corta e inerme. De cada segmento que se fusiona al prostomio, se origina un par de cirros tentaculares, soportados por acículas internas. En algunas especies durante el desarrollo del animal, la acícula o todo el cirro del primer segmento se pierden, constituyendo un carácter taxonómico importante para la identificación de las especies; sin embargo, como su desaparición es gradual en la ontogenia, su utilización resulta difícil en los individuos jóvenes. El segundo par de cirros tentaculares es muy robusto y se alarga considerablemente, de tal forma que llega a sobrepasar la longitud de todo el cuerpo en los adultos. En algunas descripciones constituye un carácter taxonómico, pero en la mayoría de los ejemplares ésta estructura se encuentra rota, por lo que tiene poca utilidad (Fig. 2A). El cuello es la región posterior a la base de los segundos setígeros.

El tronco no presenta una delimitación clara de los segmentos (ya que no existen septos) y por ello sólo se distinguen por la presencia de los parápodos; éstos son birrámeos y aquetos, con una base alargada, de la cual se originan una rama notopodial y una rama neuropodial, ambas rodeadas por estructuras membranosas, denominadas pínulas (Fig. 2B). En éstas se presentan varios tipos de glándulas, algunas con importancia en la determinación de las especies, por lo que sus características, como la forma, el tamaño, su afinidad a los colorantes y su presencia o ausencia, tienen valor taxonómico. En las Figuras 2A y 2C se pueden apreciar algunas de las características de estas glándulas, describiéndose a continuación brevemente:

1) las glándulas cromófilas se encuentran en la región ventral de las pínulas neuropodiales; son llamadas así por su fuerte afinidad con la hematoxilina. Son generalmente abultadas y resaltan claramente en las pínulas, aún sin teñir.

2) las glándulas en aguijón están íntimamente asociadas con las glándulas cromófilas. Tienen la forma de una estructura triangular con la punta curvada y dirigida hacia abajo, a veces sobresaliendo de los bordes de la pínula.

3) las glándulas en roseta corresponden con los órganos fosforescentes. Tienen una zona central, que se tiñe con ácido ósmico, alrededor de la cual se disponen varias células a manera de una flor, de donde viene su nombre. Se pueden presentar en el tronco de los dos primeros pares de parápodos y en la región dorsal o dorso-apical de las pínulas notopodiales y neuropodiales

4) las glándulas hialinas son de forma variable, no se tiñen con hematoxilina y por su claridad

son difíciles de observar. Se localizan en las pínulas notopodiales y neuropodiales.

El pigidio como tal no se describe en la diagnosis de la familia y en su lugar lo que se considera es la presencia o ausencia del alargamiento posterior del cuerpo con parápodos reducidos para formar la cola, que es un carácter taxonómico relevante.

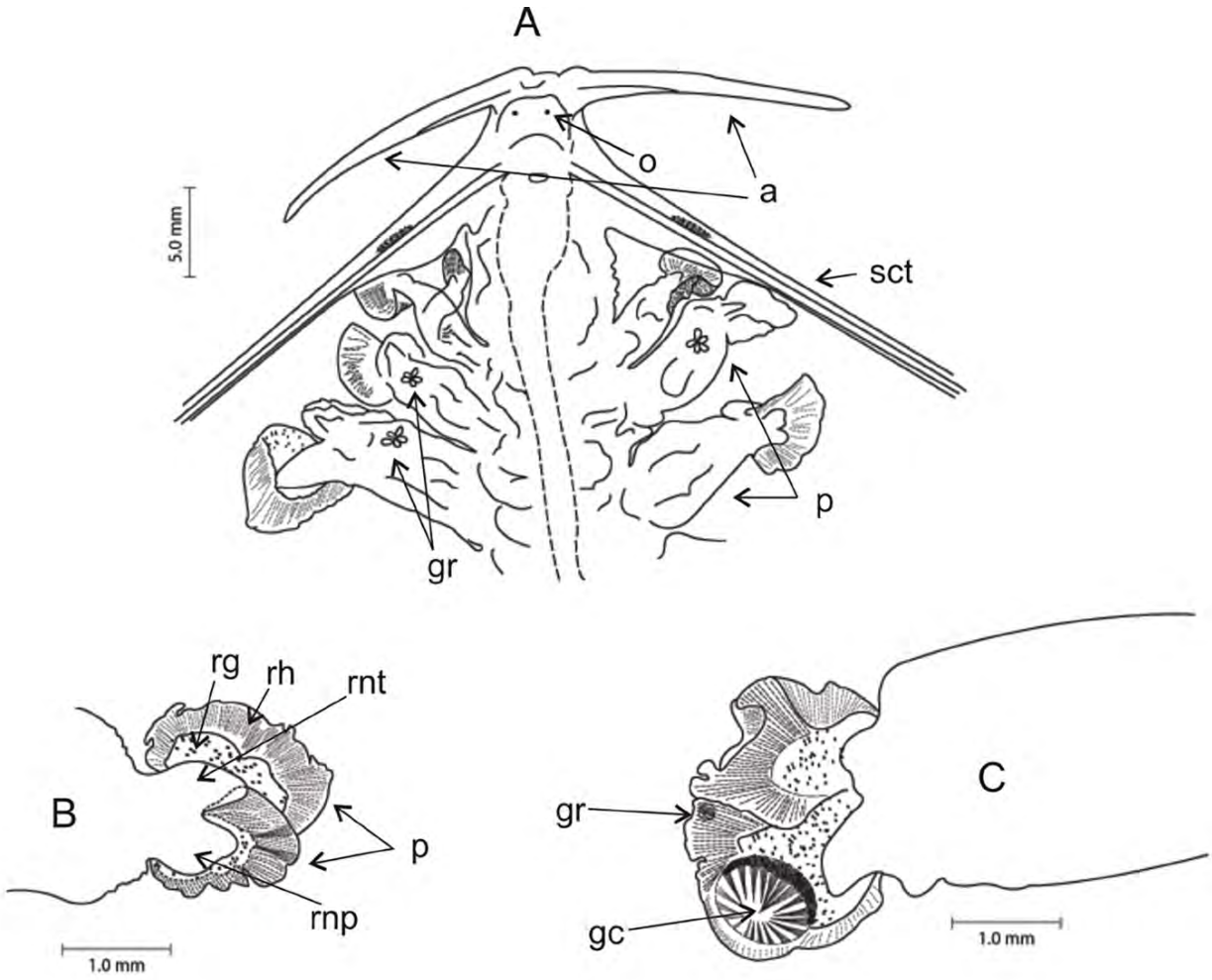


Figura 2. *Tomopteris euchaeta*. A= Región anterior, VD (o= ojos, a= antenas, sct= segundo par de cirros tentaculares, gr= glándulas en roseta, p= parápodos). B= Primer par de parápodos, VL (rnt= rama notopodial, rnp= rama neuropodial, pn= pínulas, rh= región hialina, rg= región granular). C= Tercer par de parápodos, VL (gr= glándulas en roseta, gc= glándula cromófila). Modificado de Fernández-Álamo (1983)

Clave para especies
Tomopteris **Eschscholtz, 1825**

1 Cuerpo sin proyección posterior en forma de cola **2**
– Cuerpo con proyección posterior en forma de cola **4**

2(1) Primer par de setígeros ausentes (Fig. 2A) **3**
– Primer par de setígeros presentes ..... *T. elegans* Chun, 1887[1]

3(2) Glándulas cromófilas triangulares, ventrales y bien diferenciadas .....
..... *T. planktonis* Apstein, 1900[2]
– Glándulas cromófilas difusas y distales en la pínula . *T. septentrionalis* de Quatrefages, 1865[3]

4(1) Primer par de setígeros ausentes (Fig.2A) **5**
– Primer par de setígeros presentes ..... *T. nationalis* Apstein, 1900[4]

5(4) Anchura del tronco menor o igual que la longitud de los parápodos 6
– Anchura del tronco mayor que la longitud parápodial ..... *T. nisseni* Rosa, 1908[5]

6(5) Pínulas homogéneas, granuladas ..... *T. dunckeri* Rosa, 1908[6]
- Pínulas con zonación (regiones hialina y granulada) (Fig. 2B) ..... *T. euchaeta* Chun, 1887[7]

Comentarios

1) *Tomopteris elegans* tiene una amplia distribución en las aguas cálidas y templadas del Mediterráneo y de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. Como la mayoría de los poliquetos del holoplancton tiene distribuciones muy amplias, tanto horizontales como verticales, lo cual podría explicarse porque ocupan todo el ambiente pelágico, el cual tiene una estructura tridimensional con una compleja dinámica de las masas de agua. En las costas mexicanas también tiene una distribución extensa en la costa occidental de Baja California, el Golfo de California, frente a las costas de Colima y en las aguas del Canal de Yucatán y las costas de Quintana Roo en el Golfo de México.
2) *Tomopteris planktonis* ha sido considerada cosmopolita en el amplío significado de la palabra, con registros en las regiones polares, templadas y tropicales en todos los océanos del planeta. Ha sido ampliamente registrada en todas las aguas y costas de México.
3) *Tomopteris septentrionalis* se ha catalogado también como cosmopolita por la amplitud de sus registros, sin embargo parece ser que se trata de una especie estenotérmica de aguas frías, que habita en la superficie de las regiones subpolares y polares, mientras que en las regiones cálidas y templadas lo hace a profundidades considerables. Aparentemente puede ser capturada en el estrato somero en las segundas regiones debido a los fenómenos de surgencias, como sucede en el Pacífico Tropical Oriental (Fernández-Álamo & Farber 2006). Esta especie tiene escasos registros en México, en las costas de Guerrero y en las costas noroccidentales de Quintana Roo. Treadwell (1943) la registró en el Golfo de Panamá y frente a las costas de Ecuador.
4) *Tomopteris nationalis* se ha observado, principalmente en las aguas cálidas, en el Mar Mediterráneo y en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En México ha sido registrada en la costa occidental de Baja California Sur, en el Golfo de California, frente a las costas de Colima y Guerrero en el Pacífico, así como en las costas noroccidentales de Quintana Roo.
5) *Tomopteris nisseni* tiene una distribución amplia en el Atlántico, más restringida en el Índico y sus registros en el Pacífico son bastante más escasos, en la Corriente de California y en el Pacífico Tropical Oriental. Esta especie solo se ha observado en las costas noroccidentales de Quintana Roo. Treadwell (1928) la registró, como *T. opaca* frente a Costa Rica del lado del Pacífico.
6) *Tomopteris dunckeri* se ha registrado en el océano Índico y ha sido observada con una distribución relativamente amplia en el Pacífico Tropical Oriental (Fernández-Álamo 1981, 2000), así como en el Golfo de California (Fernández-Álamo 1981, 1989, 2000).
7) *Tomopteris euchaeta* se distribuye en el Mediterráneo y las aguas cálidas y templadas de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. También fue registrada por Rosa (1908) en la región central del Mar Caribe. En México se ha observado en las costas occidentales de Baja California Sur, en el Golfo de California, en la región oceánica frente a las costas de Colima en el Pacífico y en las aguas del Canal de Yucatán en el Golfo de México.

Agradecimientos

Un reconocimiento muy especial a: Adrián Fernández por la fotografía y digitalizar los dibujos, y a Magali Roa Venicio por la organización de las referencias y la edición del manuscrito.

Referencias

Akësson B. 1962. The embriology of Tomopteris helgolandica (Polychaeta). Acta Zool Stockh. 42: 135–199.

Apstein C. 1900. Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton Expedition. Ergebn Plankton Exp 11: 1–61

Dales RP. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. Bull. Scripps Inst Oceanogr Univ Calif 7: 99–168.
Dales RP. 1971. Bioluminescence in pelagic polychaetes. J Fish Res Board Can 28: 1487–1489.
Dales RP & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic Polychaeta. J Nat Hist 6: 55–92.
Dallwitz MJ, Paine TA & Zurcher EJ. 1993. Onwards. User's Guide to the DELTA System: a General System for Processing Taxonomic Descriptions. 4th edition. http: / / delta-intkey.com
Day JH 1967 A Monograph on the Polychaeta of southern Africa. Part 1 Errantia. Brit Mus (nat Hist) Publ 656: 1–458.
Eklöf J, Pleijel F & Sundberg P. 2007. Phylogeny of benthic Phyllodocidae (Polychaeta) based on morphological and molecular data. Mol Phyl Evol 45: 261–271.
Fauchald K & Jumars P. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feedings guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17:193–284.
Fauvel P. 1923. Polychétes errantes. Faune de France 5: 183–230.
Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacífico Tropical Oriental: Sistemática y Zoogeografía. Tes Doc Univ Nal Autón México, 481 pp.
Fernández-Álamo MA. 1987. Distribución y abundancia de los poliquetos pelágicos (Annelida: Polychaeta) en el Golfo de Tehuantepec, México, In: S Gómez Aguirre & V Arenas Fuentes (eds) Contrib Hidrobiol UNAM México, pp 267–278.
Fernández-Álamo MA. 1989. Una aportación al conocimiento del zooplancton del Golfo de California. Mem VII Simp Intern Biol Mar UABCS, pp 17–22.
Fernández-Álamo MA. 1991. The Holoplanktonic Polychaetes from the Gulf of California during August September, 1977. CalCOFI Rep 32: 97 104.
Fernández-Álamo MA. 1992. Distribución y abundancia de los poliquetos holoplanctónicos en el Golfo de California durante marzo y abril de 1984. Invest Mar CICIMAR 7(1): 75–89.
Fernández-Álamo MA. 1996. Holoplanktonic polychaetes from the southwestern region of Baja California, México, in March, 1977. An Inst Biol UNAM Ser Zool 67(1): 51–66.
Fernández-Álamo MA. 2000. Tomopterids (Annelida Polychaeta) from the Eastern Tropical Pacific Ocean. Bull Mar Sci 67(1): 45–53.
Fernández-Álamo MA. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition "El Golfo 6311-12" of Scripps Institution of Oceanography. Sci Mar 70S3: 209–215.
Fernández-Álamo MA. 2008. Diversidad de los poliquetos del holoplancton en el Océano Atlántico. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 97–103.
Fernández-Álamo MA & Farber J. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *In:* Fiedler P & Lavin M (eds). A review of Easten Tropical Pacific Oceanography. Elsevier Progr Oceano 69: 318–359.
Fernández-Álamo MA & Segura L. 1979. Nota faunística sobre los poliquetos pelágicos de la Bahía de Acapulco, Guerrero, México. VI Simp Lat Oceanog Biol San José de Costa Rica, pp 13.
Fernández-Álamo MA, Sanvicente-Añorve L & Alatorre-Mendieta MA. 2003. Changes in pelagic polychaete assemblages along the California Current System Hydrobiologia 496: 329–336.
Fernández-Álamo MA, Ruiz-Boijseauneau I, Vicencio-Aguilar ME, Castillo-Sandoval O, Naranjo-Zavaleta K, Piña-González MV, Aranda-Rodríguez AN, Galván-Delgado M & Solano-Vargas AF. 2008. Listados de los sifonóforos, poliquetos, decápodos y quetognatos en el Golfo de California, México. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 105–113.
Gouveneaux, A. 2016. Bioluminescence of Tomopteridae species (Annelida): multidisciplinary approach. Tes Doc Univ. Cath Louvain, Bélgica. 205 pp.
Greeff R. 1885. Ueber die pelagische fauna an der Küsten der Guinea-Insela.Pelagische Anneliden von Rolas. Z wiss Zool 42: 432–458.
Jiménez-Cueto S & Suárez-Morales E. 1999. *Tomopteris* (Polychaeta: Tomopteridae) of the western Caribbean Sea. Bull Inst Royal Sci Nat Belgique Biol 69: 5–14.
Malaquin A & Carin F. 1922. Tomoptérides provenant des campagnes de l'Hindorelle et de la Princesse-Alice (1888-1910). Rés Camp Sci Institut Ocean Monaco 61: 1–52.
Mileikovsky SA. 1977. On the systematic interrelationships within the polychaetes and Annelida, an attempt to create an integrated system based on their larvae morphology. *In:* Reish D & Fauchald K (eds) Essays on polychaetous annelids in memory of Dr. Olga Hartman. Allan Hancock Foundation, Univ Southern Cal. pp 503–524.
Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England Region. 1 Families Aphroditidae throught Trochochaetidae. Nat Mus Bull 227: 1–356.
Pleijel F & Dales RP. 1991. Polychaetes: British Phyllodocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans. Synop Br Fauna N S 45: 1–202.
Rosa D. 1908 Anellidi 1. Tomopteridi. Raccolte Plantoniche fatte dalla R. Nave Liguria nel viaggio di circonnavigazione del 1903-05 sotto il comando di S.A.R. Luigi di Savoia Ducca degli Abruzzi. Publ R Istituto Studi Superiori Pratici Perfezionamento Firenze 1: 247–327.
Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scripta 26: 139–204.
Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press New York, 354 pp.
Rozbaczylo N, Moreno RA, Guzmán G & Jaque J. 2004. Poliquetos pelágicos (Annelida, Polychaeta) del Pacífico suroriental frente a Chile e islas oceánicas.

Investig mar 32 (2): 11–22.
Salazar-Vallejo SI. 1981. La Colección de Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León, México. Tes Prof Univ Autón Nuevo León, pp 1–156.
Salazar-Vallejo SI. 1992. Updated checklist of polychaetes (Polychaeta) from the Gulf of Mexico, the Caribbean Sea and adjacent areas in the western Atlantic Ocean. In: Navarro D & Suárez-Morales E (eds). Diversidad Biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo Mexico Vol. II CIQRO / SEDESOL, pp 43–76.
Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol UNAM Ser Zool 75(1): 9–97.
Schroeder PC & Hermans CO. 1975. Annelida: Polychaeta. *In:* Giese AC & Pearse JS (eds) Reproduction of marine invertebrates. 3: Annelids and echiurans. Marine invertebrates. Academic Press New York, pp. 1–213.
Southern R. 1911. Polychaeta of the coasts of Ireland. The Alciopinae, Tomopteridae and Typhloscolecidae. Scient Invest Fish Branch Ireland 3: 1–37.
Støp-Bowitz C. 1948. Polychaeta. Rep "Michael Sars" North Atlantic Deep-Sea Exp 1910 5(8): 1–91.
Tebble N. 1960. Distribution of pelagic polychaetes in the South Atlantic Ocean. Discovery Rep 30: 161–300.
Tebble N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. Bull Brit Mus (nat Hist) Zool 7: 371–492.
Terio B. 1964. Possibili interrelazioni tra bioluminescenza e fluorescenza di materiali fotosensibili presenti nelle pinne e sui parapodi dei Tomopteridi. Atti Soc Peloritana Sci Fis Mat Natur 10: 1–11.
Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic expedition. Zoologica 8: 449–468.
Treadwell AL 1943 Polychaetous annelids. Biology 4. Carnegie Inst Wash Dept Terrestrial Magnetism, 555: 31–59.
Ushakov PV. 1955. Polychaeta of the far Eastern Seas of the U.S.S.R. Acad SciUSSR 56:1–445.
Vicencio-Aguilar ME & Fernández-Álamo MA. 2005. Radiolarios, Cnidarios, Anélidos, Crustáceos y Quetognatos del plancton en el Golfo de California. Rev Soc Mex Hist Nat 2 (1): 91–106.

61. Travisiidae Hartmann-Schröder, 1971

Alexandra E. Rizzo[1] & Sergio I. Salazar-Vallejo[2]

1) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
aerizzo@hotmail.com
2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Travisiidae Hartmann-Schröder, 1971, ha sido recientemente elevado en rango de subfamilia a familia (Blake & Maciolek 2019) con *Travisia* Johnston, 1840 como el único género válido. Las especies de travísidos se encuentran principalmente en sedimentos de aguas profundas, desde la plataforma continental hasta las profundidades abisales, aunque varias especies se encuentran en aguas someras (Blake & Maciolek 2019). Son excavadores y comedores de depósitos, generalmente no selectivos en sedimentos finos (Jumars *et al*. 2015); su sistema digestivo incluye un intestino retorcido, aunque se sabe muy poco sobre su biología.

Los miembros de las especies de *Travisia* tienen un cuerpo relativamente corto, fusiforme, a menudo con ambos extremos cónicos, e hinchado mediamente. El epitelio es grueso, no transparente, con papilas redondas de varios tamaños. El prostomio puede ser cónico, raramente truncado, pero nunca se han reportado ojos para ninguna especie, pero hay un par de órganos nucales eversibles. La boca está localizada ventralmente. Los parápodos están mejor desarrollados en los segmentos medianos y posteriores. Las setas son todas capilares simples, lisas o finamente espinuladas. Las branquias pueden estar presentes; si presentes, comienzan desde el setígero 2–3, siendo cirriformes, aunque se han encontrado branquias ramificadas en algunas especies. Surcos laterales y medioventrales pueden estar presentes, pero generalmente son reducidos. Se han informado surcos laterales a lo largo de los últimos 10 segmentos de *T. glandulosa* McIntosh, 1879, pero esto necesita confirmación. Según Sene-Silva (2007), estos surcos poco desarrollados son probablemente artefactos de fijación o preservación. Las crestas transversas están presentes a lo largo de los últimos segmentos, a menudo continuadas como rebordes dorsales y ventrales que se hacen progresivamente mayores de modo que pueden unirse dorsalmente y ventralmente. El pigidio es corto y cilíndrico, con margen multilobulado, comúnmente con papilas pequeñas.

Las características diagnósticas incluyen la presencia y el tipo de branquias, la presencia de un surco lateral o medioventral, el número de segmentos (setígeros, branquíferos) y los lóbulos o pliegues posteriores. Los pliegues parapodiales son en realidad engrosamientos laterodorsal y lateroventral del integumento, proyectados sobre las ramas setales (Sene-Silva 2007).

Sistemática

Hartmann-Schröder (1971) propuso la subfamilia Travisiinae para *Dindymenides* Chamberlin, 1919, *Kesun* Chamberlin, 1919 y *Travisia*, entonces considerados ofélidos. Después de más de 20 años, Dauvin y Bellan (1994) se basaron en estudios fenéticos y filogenéticos, y al no tener en cuenta la ausencia de branquias como característica diagnóstica para separar los géneros, restringieron la subfamilia para incluir solo a *Travisia*, con los otros dos nombres considerados como sinónimos menores. Sin embargo, *Travisia* fue considerada como perteneciente a los Opheliidae (Rouse 2001).

Se han realizado estudios filogenéticos morfológicos y moleculares que han resultado en la separación de *Travisia* de Opheliidae. Los ofélidos generalmente tienen cuerpos lisos y alargados, con surcos laterales y ventrales, mientras que las especies de *Travisia* tienen un cuerpo corto con un grueso tegumento papilado. Este tipo de tegumento es similar al presente en otra familia, Scalibregmatidae, y esto explica por qué algunos autores consideraron a *Travisia* como perteneciente a los escalibregmátidos (Rouse 2001;

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Persson & Pleijel 2005; Law *et al*. 2013; Martínez *et al*. 2013). Sin embargo, las especies de *Travisia* tienen papilas epidérmicas que difieren de las presentes en los escalibregmátidos, que son elevaciones en forma de almohadilla cuadradas o redondeadas (Sene-Silva 2007; Vodopyanov *et al*. 2014; Blake 2016). Los estudios moleculares y morfológicos respaldaron que *Travisia* no es un ofélido, lo que sugiere afinidades evolutivas con Scalibregmatidae, cuya monofilia puede caracterizarse por la ausencia de parápodos y la presencia de pliegues parapodiales (Bleidorn *et al*. 2003; Hall *et al*. 2004; Sene-Silva 2007). Basado en estos aspectos, Blake y Maciolek (2016) elevaron la categoría de Travisiinae y lo propusieron como una familia, Travisiidae Hartmann-Schröder, 1971, rechazando su inclusión dentro de Opheliidae o Scalibregmatidae. Esta perspectiva se sigue en esta contribución.

Morfología

Cuerpo. Es relativamente grueso, corto, fusiforme y afilado en ambos los extremos, pero es cilíndrico en sección transversal. Surcos laterales o ventrales, si presentes, son muy reducidos y restringidos en su extensión. El número de segmentos corporales es fijo en adultos de algunas especies, pero aparentemente es variable en otras (Blake & Maciolek 2019).

Tegumento. Los segmentos del cuerpo tienen 1 a 3 anulaciones, y en el integumento se forma surcos externos adicionales o crestas transversas similares a las de los escalibregmátidos. Sin embargo, la naturaleza de estos es diferente, en que las de los escalibregmátidos son más numerosas y a menudo se subdividen en areolaciones con elevaciones en forma de almohadilla que forman patrones distintos; que a veces tiene importancia taxonómica (Blake 2016). Además de las crestas transversas, la epidermis de *Travisia* generalmente está cubierta con numerosas papilas pequeñas, especialmente en los segmentos posteriores. Tales papilas faltan en los escalibregmátidos. Los anillos de los segmentos posteriores generalmente se modifican formando pliegues completos dorsales y ventrales a los parápodos.

Prostomio y peristomio. El prostomio es pequeño, liso, redondeado, cónico, puntiagudo o truncado (Figs 1B, F, I, 2A, E, I). Cuernos o procesos prostomiales están completamente ausentes, asi como ojos prostomiales (o a lo largo del cuerpo). Los órganos nucales son hendiduras simples. La boca de los travísidos es una abertura oval, rodeada por los labios superiores e inferiores, derivados de anulaciones alargadas del setígero 1 y 2 para el labio superior e inferior, respectivamente (Fig. 1J) (Blake & Maciolek 2019).

Parápodos. Los parápodos son birrámeos y se reducen a montículos bajos o faltan por completo (Figs 1D, 2H). Cuando presentes, son lóbulos parapodiales a lo largo de la mayor parte del cuerpo, o están limitados a los segmentos medianos y posteriores. Presentan órganos sensoriales o poros interramales.

Branquias. Las branquias están presentes o ausentes; si presentes (Figs. 1H, 2H), empiezan en el setígero 2 o 3 y continúan a lo largo de la mayor parte del cuerpo. Son típicamente estructuras cirriformes simples, cortas o alargadas, a veces anuladas. La distribución de las branquias a lo largo del cuerpo tiene importancia taxonómica. Se conocen dos especies con numerosos filamentos que surgen de un lado de una sola branquia; otra especie tiene 2–3 ramas branquiales, pero todas las demás especies con branquias tienen solo una rama (de León-González 1998, Blake & Maciolek 2019).

Setas. Las setas son todas simples, capilares (Figs. 1E, 2D). En algunas especies, las setas tienen finas estrías marginales.

Pigidio. El extremo posterior se estrecha a un pigidio relativamente simple, a veces con varios lóbulos y a menudo con papilas cortas (Figs. 1C, G, 2B, F, J). En una especie, *T. palmeri*, los segmentos pigidiales se desplazan lateralmente (Blake & Maciolek 2019).

Claves

Se incluye una clave para identificar las 35 especies y 2 subespecies de toda la familia. Debido a que algunas especies se describieron brevemente, es necesario llevar a cabo una revisión taxonómica de esta familia para aclarar algunas dudas. Los taxa marcados con asterisco no se han registrado para las regiones consideradas. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico

oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Las ilustraciones presentadas son redibujadas de las usadas en las descripciones originales, o de alguna redescripción reciente. En los pies de figura, las vistas se abrevian así: **VD** para vista dorsal, **VL** vista lateral y **VV** vista ventral.

Clave para espécies de *Travisia* del mundo
(Modificada de Rizzo & Salazar-Vallejo 2020; * no registrada en la región)

1 Con branquias **2**
- Sin branquias **33**

2(1) Branquias cirriformes (Fig. 2H) **3**
- Branquias ramificadas (Fig. 1H) **36**

3(2) Prostomio cónico, aguzado (Fig. 1B, F) **4**
- Prostomio truncado (Fig. 1I-J); cuerpo con 23 pares de branquias (27 setígeros, 31 segmentos); nefridióporos en los setígeros 3–14 ..... *T. foetida* Hartman, 1969 (B, P)

4(3) Con surco medioventral; lóbulos parapodiales bien desarrolladas **5**
- Sin surco medioventral **6**

5(4) Cuerpo con 30-31 setígeros; pigidio con 5-9 papilas anales de diferente anchura (Fig. 1C); surco medioventral poco desarrollado ..... *T. hobsonae* Santos, 1977 (G)
- Cuerpo con 34-35 setígeros; pigidio con 6-7 papilas anales de anchura similar (Fig. 2B); surco medioventral bien desarrollado ..... *T. fusiformis* Kudenov, 1975 (P)

6(4) Cuerpo con más de 40 segmentos **7**
- Cuerpo con hasta 40 segmentos **10**

7(6) Parápodos posteriores proyectados en lóbulos o rebordes **8**
- Parápodos posteriores no proyectados en lóbulos o rebordes **9**

8(7) Lóbulos parapodiales posteriores triangulares; pigidio en forma de collar con 6 papilas anales dorsales largas (cuerpo de 10 cm de largo) ..... *T. gigas* Hartman, 1938 (B, P)
- Lóbulos parapodiales posteriores redondeados, pequeños; pigidio ensanchado, con papilas anales indistintas (cuerpo de 3 cm de largo) ..... *T. elongata* Grube, 1866 (P)

9(7) Tegumento con tubérculos gruesos grandes, dorsales y ventrales; pigidio con 12-13 papilas irregulares (cuerpo con unos 45 setígeros) ..... *T. granulata*[1] Moore, 1923 (P, *partim)*
- Tegumento finamente reticulado; pigidio con 7 papilas anales (cuerpo con 44–53 setígeros) ..... *T. lithophila* Kinberg, 1866 (P)

10(6) Cuerpo con más de 30 segmentos **11**
- Cuerpo con hasta 30 segmentos **17**

11(10) Parápodos posteriores proyectados como cojinetes **12**
- Parápodos posteriores no proyectados; cuerpo con 26-45 setígeros .... *T. granulata*[1] Moore, 1923 (P, *partim)*

12(11) Cuerpo con crenulaciones laterales grandes, notorias **13**
- Cuerpo sin crenulaciones laterales; pigidio con 6 cirros anales de anchura similar .... *T. amadoi* Elías, Bremec, Lana & Orensanz, 2003 (Atlántico SW)*

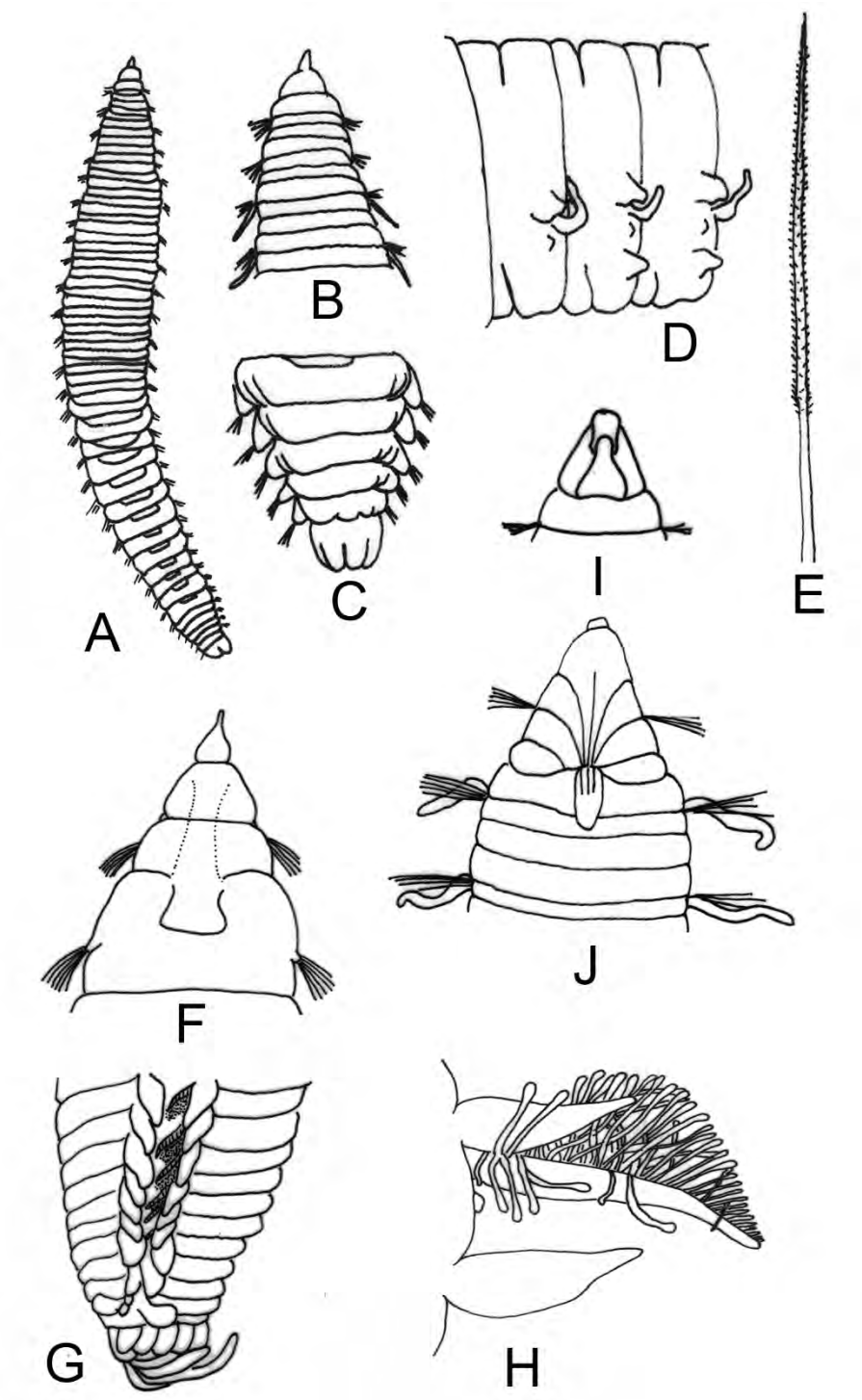


Figura 1. *Travisia hobsonae*: A) Completo, VD; B) Extremo anterior, VD; C) Extremo posterior, VD; D) Setígeros 16-18, VL; E) Seta simple; *T. filamentosa*: F) Extremo anterior, VV; G) Extremo posterior, VD; H) Setígero 18, VL; I) Prostomio, VD; J) Extremo anterior, VV.

13(12) Pigidio con papilas ventrales ovales, grandes y otras 6 latero-dorsales **14**
- Pigidio de otra forma **15**

14(13) Cuerpo con 33 pares de branquias (35 segmentos) .... *T. concinna* (Kinberg, 1866) (Atlántico SE)*
- Cuerpo con 26–32 pares de branquias (32–39 segmentos) .... *T. japonica* Fujiwara, 1933 (Pacífico W)*

15(13) Cuerpo delgado 16
– Cuerpo ancho, 3.5 veces más largo que ancho, con 33 segmentos .... *T. horsti* Caullery, 1944 (Pacífico W)*

16(15) 7 veces más largo que ancho, con 29–32 segmentos ..... *T. olens* Ehlers, 1897 (Antártico)*
- Cuerpo 5 veces más largo que ancho, con 38-40 segmentos .... *T. olens novaezealandia* Benham, 1927 (Pacífico SW)*

17(10) Cuerpo con 18 setígeros (23 segmentos) .... *T. oregonensis* Fauchald & Hancock, 1981 (Pacífico NE)*
- Cuerpo con más de 19 setígeros **18**

18(17) Parápodos posteriores proyectados en grandes cojinetes laterales **19**
- Parápodos posteriores débilmente proyectados en cojinetes laterales, o sin proyecciones **29**

19(18) Cuerpo rojo púrpura en vida (negro después de la preservación); 17 pares de branquias ..... *T. doellojuradoi* Rioja, 1944 (Atlántico SW)*
- Cuerpo no rojo púrpura; más de 17 pares de branquias **20**

20(19) Región posterior con 2 segmentos aquetos **21**
- Región posterior con 3–5 segmentos aquetos **25**

21(20) Extremos posterior del cuerpo truncado **22**
- Extremo posterior del cuerpo cónico **24**

22(21) Segmentos posteriores no crenulados; pigidio con un par de cirros anales dorsales .... *T. monroi* Maciolek & Blake, 2006 (Antártico)*
- Segmentos posteriores crenulados **25**

23(22) Tubo anal recto, tan largo como los últimos cuatro segmentos; cuerpo con 23–27 segmentos ..... *T. kerguelensis* McIntosh, 1885 (Antártico)*
- Tubo anal desplazado lateralmente, tan largo como los dos últimos segmentos; cuerpo con 24 segmentos; cojinetes laterales en los setígeros 15–16 .... *T. palmeri* Maciolek & Blake, 2006 (Antártico)*

24(21) Cuerpo con 23–26 setígeros; segmentos abdominales con margen posterior liso, no irregular; pigidio ovoide ..... *T. forbesii* Johnston, 1840 (Atlántico NE)*
- Cuerpo con 26–29 setígeros; segmentos abdominales con margen posterior ondulado o serrado; pigidio cilíndrico ..... *T. forbesii intermedia* Annenkova, 1937 (Pacífico NW)*

25(22) Cuerpo con 23–27 segmentos (20–25 setígeros) **26**
- Cuerpo con 29 segmentos (23–27 setígeros) **27**

26(25) Cuerpo con 20 pares de branquias (segmentos 2-21) y con 24 setígeros (27 segmentos) ..... *T. chiloensis* Kükenthal, 1887 (Pacífico SE)*
- Cuerpo con 22 pares de branquias (segmentos 2-23) y con 20–25 setígeros (23–27 segmentos) ..... *T. oksae* Hartmann-Schröder & Parker, 1995 (Pacífico SW)*

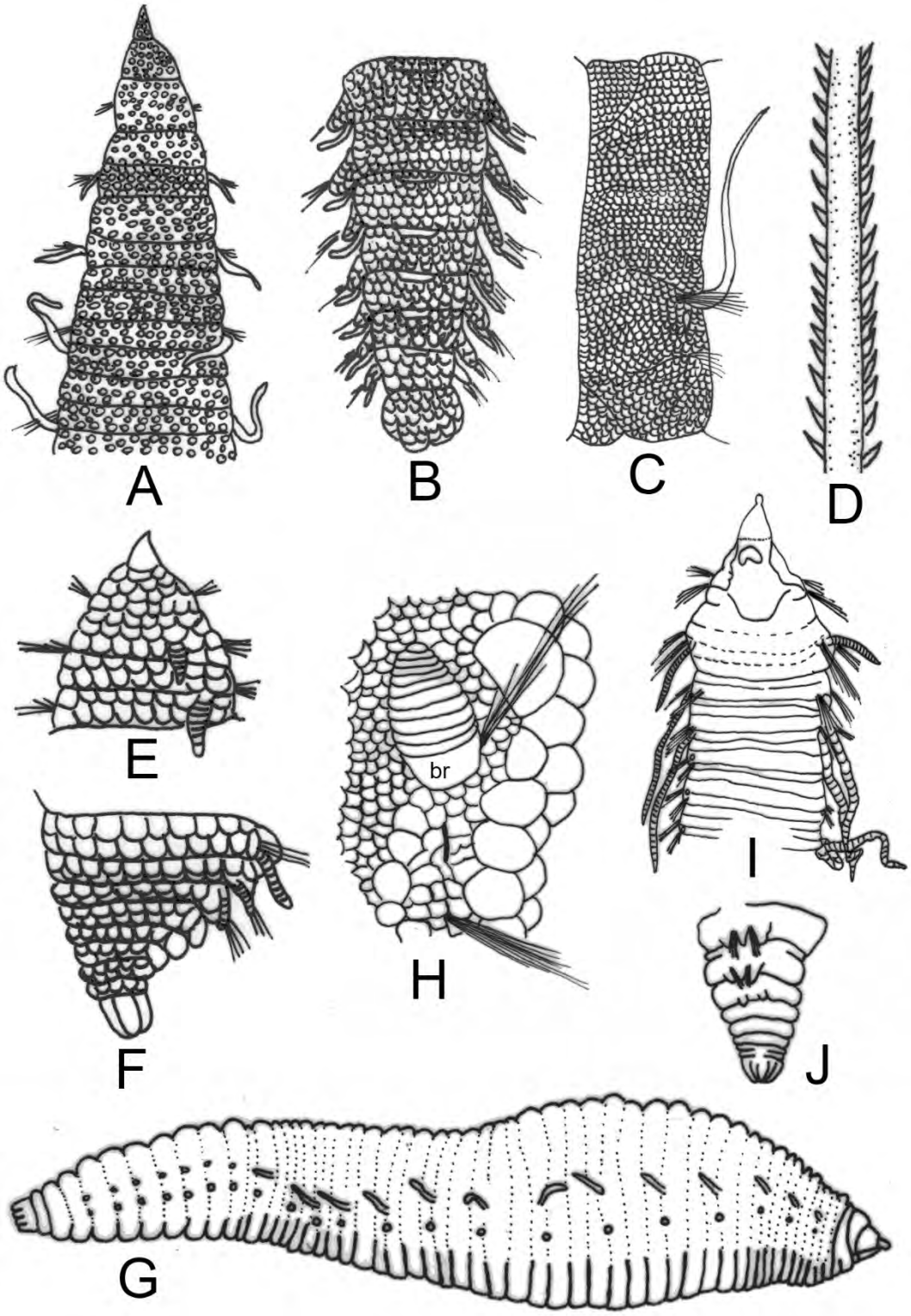


Figura 2. *Travisia fusiformis*: A) Extremo anterior, VD; B) Extremo posterior, VD; C) Parápodo 17, VL; D) Seta simple; *T. oregonensis*: E) Extremo anterior, VD; F) Extremo posterior, VD; *T. profundi*: G) Completo, VL; H) Setígero 3, primera branquia, VL; *T. tincta*: I) Extremo anterior, VD; J) Extremo posterior, VL.

27(25) Cuerpo con 23–25 setígeros **28**
- Cuerpo con 27 setígeros ..... *T. chinensis* Grube, 1869)Pacífico NW)*

28(27) Branquias desde el setígero 2 (23 pares); poros interramales desde el setígero 1 .....
..... *T. araciae* Rizzo & Salazar-Vallejo, 2020 (Atlántico SW)*
- Branquias desde el setígero 3 (22 pares); poros interramales desde el setígero 2 .....
..... *T. brevis* Moore, 1923 (B, P)

29(17) Cuerpo con hasta 24 setígeros **30**
- Cuerpo con 25 o más setígeros **31**

30(29) Filamentos branquiales muy largos (Fig. 2I); cuerpo con 21 setígeros .....
..... *T. tincta* Maciolek & Blake, 2006 (P)
- Filamentos branquiales cortos; cuerpo con 24 setígeros .....
..... *T. carnea* Verrill, 1873 (Atlántico NW)*

31(29) Con 9–12 pares de branquias (Fig. 2H); cuerpo con 26 setígeros (25–27 segmentos) .....
..... *T. profundi* Chamberlin, 1919 (P)
- Con más de 15 pares de branquias **32**

32(31) Con 22–25 pares de branquias; cuerpo con 25–28 setígeros (30–32 segmentos) .....
..... *T. pupa* Moore, 1906 (Ártico)*
- Con 17–21 pares de branquias; cuerpo con unos 25 setígeros (<30 segmentos); cilindro anal con papilas anales cortas ..... *T. antarctica* Hartman, 1967 (Antártico)*

33(1) Con surco lateral a lo largo de los últimos 10 segmentos .....
..... *T. glandulosa* McIntosh, 1879 (Atlántico W) y *T. abyssora* (Monro, 1930) (Antártico)*
- Sin surco lateral **34**

34(33) Fascículos setales con setas notorias; cuerpo fusiforme (≥ 25 segments) **35**
- Fascículos setales con setas muy cortas; cuerpo en forma de gusano (<25 segmentos); con surco medioventral ..... *T. gravieri* McIntosh, 1908 (Atlántico NE)*

35(34) Cuerpo con 25 setígeros (28 segmentos) ..... *T. fusus* (Chamberlin, 1919) (Pacífico S)*
- Cuerpo con 17 setígeros (25 segmentos) ..... *T. nigrocincta* Ehlers, 1913 (Antártico)*

36(2) Branquias desde el setígero 2; poros nefridiales a lo largo de los setígeros 3–14 .....
..... *T. arborifera* Fauvel, 1932 (Índico)*
- Branquias desde el setígero 3 (Fig. 1H); poros nefridiales a lo largo de los setígeros 1–14 .....
..... *T. filamentosa* de León-González, 1998 (P)

1) *Travisia granulata* aparece dos veces en la clave porque Moore (1923) indicó que los especímenes tenían desde 32 a casi 50 segmentos.

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por Cheah Hoay Chuar y Marcelo Veronesi Fukuda mejoró mucho la calidad final de esa contribución.

Referencias

Annekova N. 1937. The polychaete fauna of the northern part of the Japan Sea [in Russian). Issledovaniya Fauny Morei *SSSR* 23:139-316.

Benham WB. 1927. Polychaeta. Brit Antarctic Terra Nova Exped 1910. Nat Hist Rep Zool 7:47-182.

Blake JA. 2016. Scalibregmatidae Malmgren, 1867. *In*: Handbook of Zoology Online. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Annelida: Polychaetes. Schmidt-Rhaesa, A. (editor-in-chief). De Gruyter. 35 pp. Online version.

Blake JA & Maciolek NJ. 2019. Travisiidae Hartmann-Schröder, 1971, New Family Status. *In*: Handbook of Zoology Online. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Annelida: Polychaetes. Schmidt-Rhaesa, A. (editor-in-chief). De Gruyter.10 pp. Online version.

Bleidorn C, Vogt L & Bartolomaeus T. 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. Mol Phylogenet Evol 29:279–288.

Caullery M. 1944. Polychètes sédentaires de l'expédition du Siboga: Ariciidae, Spionidae, Chaetopteridae, Chloraemidae, Opheliidae, Oweniidae. Sabellariidae, Sternaspidae. Amphictenidae, Ampharetidae, Terebellidae. Siboga Exped 24:1-204.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool, Harvard 48:1–514.

Dauvin JC & Bellan G. 1994. Systematics, ecology and biogeographic relationships in the sub-family Travisiinae (Polychaeta, Opheliidae). Mem Mus Natl Hist Nat 162:169–184.

De León-González JA. 1998. Spionidae and Opheliidae (Annelida: Polychaeta) from the western coast of Baja California, Mexico. Bull Mar Sci 62:7–16.

Ehlers E. 1897. Polychaeten. Hamburger magalhaenischen Sammelreise, Hamburg, 148 pp.

Ehlers E. 1913. Die Polychaeten-Sammlungen der deutschen Südpolar Expedition 1901-1903. Deutsche Südpolar Exped 13(4):397-598.

Elías R, Bremec CS, Lana PC & Orensanz JM. 2003. Opheliidae (Polychaeta) from the southwestern Atlantic Ocean, with description of *Travisia amadoi* n. sp., *Ophelina gaucha* n. sp., and *Ophelina alata* n. sp. Hydrobiologia 496:75–85.

Fauchald K & Hancock DR. 1981. Deep-water polychaetes from a transect off central Oregon. Allan Hancock Monogr Mar Biol 11:1-73.

Fauvel P. 1932. Annelida Polychaeta of the Indian Museum, Calcuta. Mem Indian Mus Calcutta 12(1):1-262.

Fujiwara T. 1933. On a new species of japanese Polychaeta, *Travisia japonica* sp. nov. J Sci Hiroshima Univ 2:91-103.

Grube AE. 1866. Eine neue Annelida, zunächst einer nordischen, in der näbe der Ophelien und Scalibregmen zu stellenden Annelide, *Euzonus arcticus*. Jahresb Schles Gesells Vaterl Breslau 43:64-65.

Grube AE. 1869. Familie der Opheliaceen. Jahresb Schles Gesells Vaterl Breslau 46:59-68.

Hall KA, Hutchings PA & Colgan DJ. 2004. Further phylogenetic studies of the Polychaeta using 18S rDNA sequence data. J Mar Biol Ass UK 84:949–960.

Hartman O. 1938. Descriptions of new species and new generic records of polychaetous annelids from California of the families Glyceridae, Eunicidae, Stauronereidae and Opheliidae. Univ Calif Publs Zool 43:93-111.

Hartman O. 1967. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic seas. Allan Hancock Monogr Mar Biol 2:1-387.

Hartman O. 1969. Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California, Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.

Hartmann-Schröder G. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Tierwelt Deutschl 58:1–594

Hartmann-Schröder G & Parker SA. 1995. Four new species of the family Opheliidae (Polychaeta) from southern Australia. Rec South Aust Mus 28:1-12.

Johnston G. 1840. Miscellanea zoologica British annelids. Ann Mag Nat Hist 4:368-375.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsey SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7:497–520.

Kinberg JGH. 1866. Annulata nova. Öfvers K Vetensk Förh 22:239-258.

Kudenov J. 1975. Sedentary polychaetes from the Gulf of California, Mexico. J Nat Hist 9:205-231.

Kükenthal W. 1887. Die Opheliaceen der Expedition der Vettore Pisani. Jenaische Zeits Naturw 21: 361–373.

Law CJ, Dorgan KM & Rouse GW. 2013 Relating divergence in polychaete musculature to different burrowing behaviors: A study using Opheliidae. J Morphol 275(5):548–571.

Maciolek NJ & Blake JA. 2006. Opheliidae (Polychaeta) collected by the R/V Hero and the USNS Eltanin cruises from the Southern Ocean and South America. Sci Mar 70S3: 101–113.

Martínez A, Di Domenico M & Worsaae K. 2013. Evolution of cave *Axiokebuita* and *Speleobregma* (Scalibregmatidae, Annelida). Zool Scripta 42(6):623–636.

McIntosh WC. 1879. On the Annelida obtained during the cruise of H.M.S. Valorous to Davis Strait in 1875. Trans Linn Soc London 1:499-511.

McIntosh WC. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. Challenger Rep 12:1-554.

McIntosh WC. 1908. A monograph of the British annelids. Vol. 2, pt. 1. Polychaeta. Nephtyidae to Syllidae. Ray society, London.

Monro CCA. 1930. Polychaete worms. Discovery Rep 2:1-222

Moore JP. 1906. Descriptions of two new Polychaeta from Alaska. Proc Acad Nat Sci Phila 32:352-355.

Moore P. 1923. The polychaetous annelids dredged by the U.S.S. 'Albatross' off the coast of southern California in 1904. IV. Spionidae to Sabellariidae. Proc Acad Nat Sci Phila 75:179-259.

Persson J & Pleijel F. 2005. On the phylogenetic relationships of *Axiokebuita, Travisia* and Scalibregmatidae (Polychaeta). Zootaxa 998:1-14.

Rioja E. 1944. Estudios anelidológicos, 10. Estudio de algunos poliquetos del Museo Argentino de Ciencias Naturales. An Inst Biol Mexico 15:115-138.

Rizzo AE & Salazar-Vallejo SI. 2020. A new species of *Travisia* (Annelida, Travisiidae) from Campos Basin, Brazil. Stud Neotrop Fauna Environm 9 pp.

Rouse GW. 2001. Opheliidae Malmgren, 1867. *In*: Rouse, G.W. & Pleijel, F. (Eds.), *Polychaetes*. Oxford University Press, Oxford, pp. 53–56.

Santos SL. 1977. A new species of *Travisia* (Polychaeta, Opheliidae) from Tampa Bay, Florida. Proc Biol Soc Wash 89:559–564.

Sene-Silva G. 2007. Filogenia de Opheliidae (Annelida: Polychaeta). Unpublished Thesis, Doctor of Sciences, Univ Federal Paraná, Curitiba: Brasil.

Vodopyanov S, Tzetlin A & Zhadan A. 2014. The fine structure of epidermal papillae of *Travisia forbesii* (Annelida). Zoomorphology 133(1):7–19.

62. Trichobranchidae Malmgren, 1866

Vivianne Solis-Weiss[1], Mario H. Londoño-Mesa[2]
& Pablo Hernández-Alcántara[1]

1) Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, solisw@mar.icmyl.unam.mx
2) Grupo Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Colombia

Introducción

La familia Trichobranchidae está constituida por poliquetos sedentarios típicos, prácticamente sésiles en estado adulto, de cuerpo relativamente corto y compacto, cuyo tamaño varía de pocos milímetros a unos 10 cm de largo. Viven en su mayoría en tubos lodosos, generalmente no muy bien consolidados, en especial en aguas templadas o frías y en sedimentos someros, donde llegan a ser localmente abundantes. Sin embargo, también se pueden encontrar en ambientes tropicales y hasta 2700 m de profundidad (Solis-Weiss et al. 1991; Hutchings & Peart, 2000). Son predominantemente marinos, aunque se ha registrado a Terebellides stroemii Sars, 1835 en salinidades de 3% en el Báltico (Remane & Schlieper, 1958).

Se caracterizan por la fusión del prostomio y del peristomio a lo largo del margen anterior del peristomio, y por sus gruesas espinas neuropodiales curvas en el primer setígero. Esto último, aunado a que se trata de un grupo de organismos bastante uniforme, es considerado como base para determinar la monofilia de la familia (Fauchald & Rouse, 1997). Read & Fauchald (2019) registran sólo tres géneros válidos, de los 10 que se han establecido, agrupados en una única subfamilia, Trichobranchinae.

Son gonocóricos, aunque no presentan dimorfismo sexual, excepto en periodos reproductivos cuando difieren por el color del cuerpo que cambia por los gametos; los machos son blancuzcos, las hembras rosadas a verdosas). La reproducción ha sido estudiada solo en aguas del norte de Europa, donde es iterópara, con un episodio reproductivo anual a lo largo de varios años, al menos en la más conocida de las especies, T. stroemii; no se conocen larvas en el plancton (Thorson, 1946), los huevos son depositados en masas gelatinosas y tienen desarrollo directo (Curtis, 1977; Christie, 1986). Son consumidores no selectivos de sedimento, o detritívoros. Su alimento principal son las bacterias y depósitos de algas que cubren las partículas que ingieren (Jumars & Fauchald, 1979; Jumars et al., 2015).

Sistemática

La familia Trichobranchidae fue propuesta por Malmgren (1866) pero como subfamilia en Terebellidae (Trichobranchinae), caracterizada por presentar un prostomio como en Terebellinae, branquias cirriformes, uncinos anteriores aciculares y posteriores aviculares. La mayoría de los autores, entre ellos muchos de los especialistas que han publicado en la última década y con los cuales estamos de acuerdo, los considera como una familia separada y bien estructurada (Holthe, 1986a, b; Hilbig, 2000; Hutchings & Peart, 2002; Rousset et al., 2003; Glasby et al., 2004; Nogueira et al., 2013; Lavesque et al., 2019). Estos autores se basan en la uniformidad de los caracteres presentes entre sus miembros, incluyendo las espinas curvas características del primer setígero que, según Fauchald & Rouse (1997), definen el carácter monofilético de la familia.

Sin embargo, Rouse & Pleijel (2001) no dan soporte a estos argumentos y vuelven a bajar al grupo al rango de subfamilia Trichobranchinae dentro de la familia Terebellidae. Es posible que esta postura se deba a que, la consideración de este grupo de organismos a nivel de familia pueda poner en entredicho la monofilia de la familia Terebellidae tal y como ya lo han referido

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Fauchald & Rouse (1997). Una muy buena discusión sobre la sistemática de esta familia y sus relaciones con la familia Terebellidae fue elaborada por Garraffoni & Lana (2004). Sin embargo, recientemente, Nogueira et al. (2013) consideraron que el clado formado por Trichobranchidae, Ampharetidae, Pectinariidae y Alvinellidae crea una parafilia dentro de Terebellidae. Por esta razón, sustentan la hipótesis de que Terebellidae realmente está compuesto por 4 familias.

Hasta el momento, no hay revisiones comprensivas de la familia; Hessle (1917) y Holthe (1986a) son los únicos autores que la han analizado con algo de detalle hasta hoy, mientras que Holthe (1986a) y Garrafoni et al. (2005) presentaron catálogos de esta, tratada como subfamilia en el último trabajo. Terebellides stroemii fue considerada durante mucho tiempo como cosmopolita y común en los fondos blandos someros del mundo. Sin embargo, y como ha sucedido con casi todas las especies presuntamente cosmopolitas de las diferentes familias de poliquetos, esta aseveración resultó incorrecta al examinar con detalle los diferentes caracteres propios de organismos supuestamente conespecíficos, pero originarios de diversas regiones del planeta. Por ello, Williams (1984), en uno de los trabajos pioneros en el desmontaje del mito de las especies cosmopolitas, y posteriormente Solis-Weiss et al. (1991), utilizando caracteres adicionales, describieron nuevas especies del género, y se reconocieron como válidas varias especies anteriormente consideradas sinónimas (Fauchald & Rouse, 1997). Recientemente, se llevó a cabo la revisión detallada de las especies de la familia para aguas francesas (Lavesque et al. 2019), tomando en cuenta argumentos morfológicos y moleculares, lo que actualizó el número de especies dentro de la familia y resolvió algunos problemas de distribuciones erróneamente consideradas amplias para ciertas especies en el Atlántico y Mediterráneo. La misma metodología aplicada a otras regiones del planeta revelará posiblemente una diversidad en el grupo hasta hoy subestimada.

Read & Fauchald (2019) sostienen que sólo tres géneros son válidos para la familia (dentro de la única subfamilia Trichobranchinae,): *Octobranchus* Marion & Bobretzky, 1875, *Terebellides* Sars, 1835 y *Trichobranchus* Malmgren, 1866. Otros 7 géneros y sus especies han sido sinonimizados e incluidos dentro de estos tres primeros géneros. De esta forma, la familia consta actualmente de 92 especies y dos subespecies válidas.

Morfología

El prostomio, generalmente cónico y poco conspicuo, se caracteriza por una membrana tentacular amplia y numerosos tentáculos bucales de dos tipos: tentáculos acanalados no retráctiles emergiendo del borde prostomial, y tentáculos bucales normales (Fig. 1A, B).

El peristomio, fusionado en su borde anterior al prostomio, forma labios muy conspicuos: el labio superior puede llegar a formar lóbulos externos (Fig. 1C, D), similares a los presentados en los terebélidos, mientras que el labio inferior puede expandirse para formar una faringe eversible cónica cuya cresta puede estar completamente retraída (Fig. 1D). No se presentan antenas en el prostomio. Los órganos nucales sólo se presentan en Trichobranchus Malmgren, 1866, ya que no se han documentado en los demás géneros (McHugh, 1995). La segmentación corporal es muy visible, principalmente en el tórax (Fig. 1B, C, E). Algunas especies pueden presentar lóbulos laterales en algunos setígeros anteriores (Fig. 1C); estos lóbulos, a veces con tamaños diferentes, son similares a las alas laterales que se presentan en los terebélidos, aunque no son tan largos, por lo que se prefiere llamarles lóbulos, en lugar de alas.

El tórax se diferencia del abdomen por tener un número fijo de segmentos (Fig. 1E); es decir, un número de segmentos que varía entre géneros, pero es estable dentro de cada género. El primer segmento, fusionado a la parte cefálica, no presenta parápodos y es aqueto (Fig. 1F, G). El abdomen, a diferencia del tórax, tiene un número variable de segmentos.

Los parápodos son birrámeos, con notópodos rectangulares sólo en la región torácica (Fig. 1B, E), e insertados dorso-lateralmente. Las notosetas son distales formando haces con una o dos hileras; son capilares (Fig. 1J) con diversas

ornamentaciones que, a menudo, sólo son obvias al microscopio electrónico. Generalmente son de dos tamaños y varian en el tórax.

Los neurópodos son estructuras glandulares carnosas alargadas denominadas tori (singular: torus) (Fig. 1B), los cuales están presentes hasta el pigidio; su forma varía a lo largo del cuerpo; los tori llevan ganchos llamados uncinos que sirven para el desplazamiento dentro del tubo; no se presentan cirros ni acículas. Las neurosetas del primer neurópodo son espinas gruesas curvas (Fig. 1K); luego, se presentan como uncinos torácicos aciculares (Fig. 1L, M) o uncinos abdominales aviculares, ambos con varias series horizontales de dientes (Fig. 1N, O).

Las branquias son dorsales y están presentes en todas las especies. Se presentan en dos formas según el género, branquias lameladas con un solo tallo (Fig. 1E), o branquias digitiformes sésiles (Fig. 1F). Las especies del género Terebellides presentan una branquia grande con un sólo tallo en el segmento 2, formada típicamente por cuatro lóbulos lamelados (aunque pueden variar de dos a cinco lóbulos) que se unen a dicho tallo (Fig. 1G, H). Dichas lamelas pueden presentar papilas pequeñas y redondas, evidentes en el borde externo (Fig. 1I). Por el contrario, las especies del género Trichobranchus presentan 3 pares de filamentos branquiales sésiles cirriformes, en los segmentos 2-4 (Fig. 1F).

Las especies de *Octobranchus* tienen 4 pares de filamentos branquiales sésiles en los segmentos 2-5.

Los metanefridios anteriores tienen función excretora, y los posteriores tienen función reproductora al fusionarse con los gonoductos (mixonefridios). El pigidio (Fig. 1P) es redondo o lobulado y puede presentar pequeños cirros anales, aunque es una condición rara.

Los caracteres que se utilizan para identificar y diferenciar a las especies son: a) Estructura cefálica (prostomio y peristomio), b) Branquias, c) Estructura, distribución y alineamiento de las setas, y d) Número del segmento en que aparecen las primeras setas. Otros caracteres importantes son el número de dientes en los uncinos y el ángulo de curvatura de las espinas del primer neurópodo.

En México se han registrado 2 géneros y 15 especies, incluyendo 2 especies aún sin nombrar, sp. C. y sp. D. por Williams (1984), además de 5 especies ya reconocidas como nuevas, pero aún en etapa de descripción y por ello no se incluyen en la clave (3 por Solís-Weiss et al. para el Golfo de California, y 2 por Londoño-Mesa para el Caribe mexicano).
En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

Clave para especies

1 Branquias sésiles pareadas, cirriformes (Fig. 1F) .....*Trichobranchus* Malmgren, 1866..... **2**
- Branquia con un tallo simple sobre la superficie medio-dorsal (Fig. 1E) .....
..... *Terebellides* Sars, 1835 ……. **4**

2(1) Labio inferior expandido, formando una proboscis eversible cónica .....
..... *Trichobranchus hancocki* (Hartman, 1955) (B)
– Labio inferior no expandido **3**

3(2) Dos pares de branquias ..... *T. bibranchiatus* Moore, 1903 (B, P)
– Tres pares de branquias ..... *T. glacialis* Malmgren, 18661 (P Q)

4(1) Lóbulos branquiales libres desde la base (Fig. 1G) **5**
– Lóbulos branquiales fusionados en gran parte de su longitud **7**

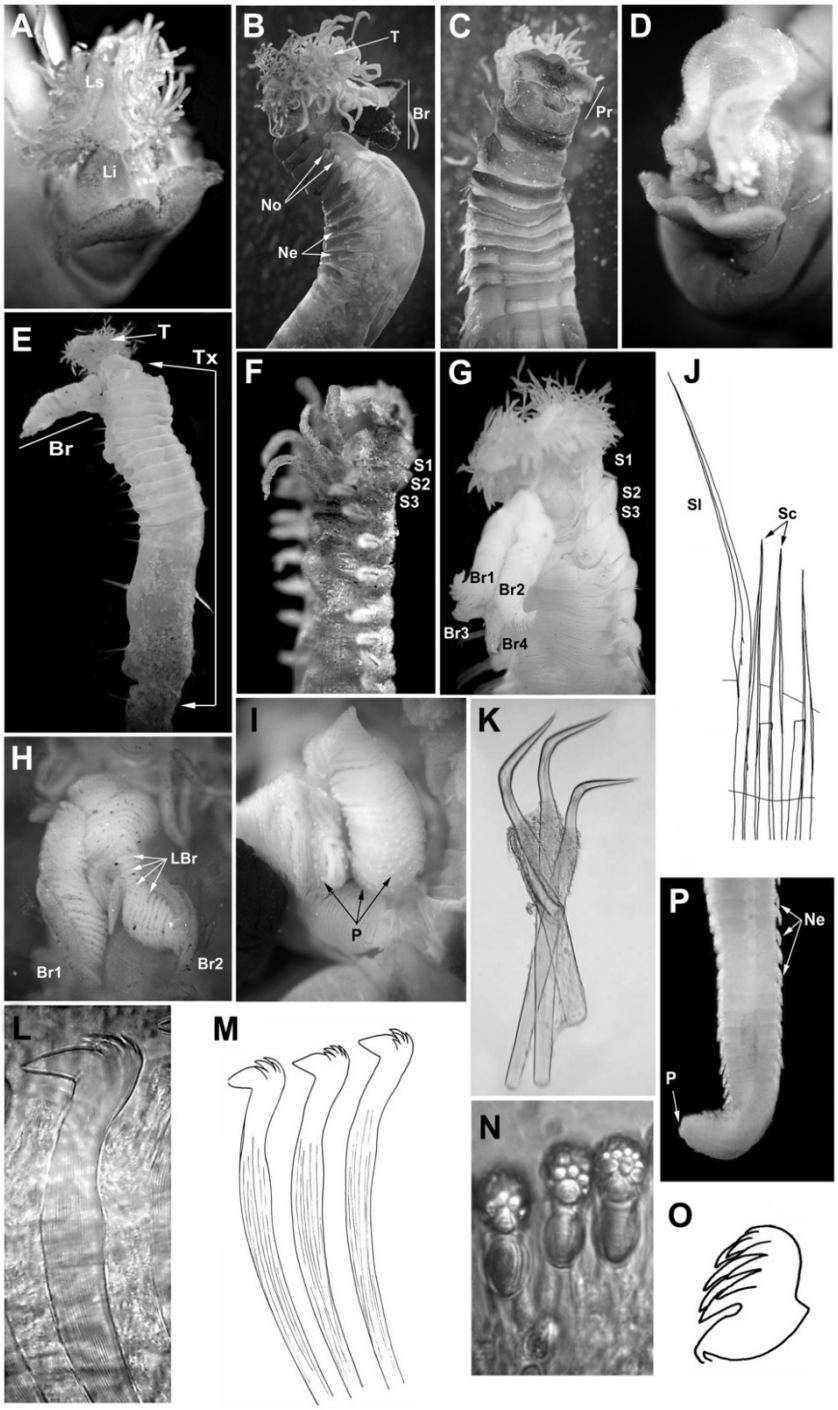


Figura 1. *Terebellides parvus*: A) Extremo anterior VF. E) Extremo anterior VL; G) Extremo anterior VD; H) Branquias VD; J) Setas torácicas. K) Espinas primer neurópodo. L, M) Uncinos aciculares. N, O) Uncinos aviculares. *Terebellides* sp.: B) Extremo anterior VL. T. lanai: C) Extremo anterior VV. T. atlantis: D) Extremo anterior VF. *Trichobranchus americanus*: F) Extremo anterior VL. *Terebellides* sp. (sensu Londoño-Mesa): I) Branquias VD. Terebellides distincta: P) Abdomen posterior y pigidio. (Abreviaturas: Br= branquia; Br1,2,3,4= número de la branquia; LBr= lamelas branquiales; Li= labio inferior; Ls= labio superior; Ne= neurópodos; No= notópodos; P= pigidio; Pa= papilas; Pr= prostomio; S1,2,3= números de segmentos; Sc= setas cortas; Sl= seta larga; T: tentáculos; Tx= tórax).

5(4) Lamelas branquiales papiladas (Fig. 1I) ..... *T. klemani* Kinberg, 1867 (G, P)
– Lamelas branquiales lisas (Fig. 1H) **6**

6(5) Lóbulos branquiales gruesos; el par interno con un extremo posterior digitado .....
..... *T. distincta* Williams, 1984 (G)
– Lóbulos branquiales delgados; sin extremos digitados ..... *T. ehlersi* McIntosh, 1885 (B)

7(4) Primer par de notópodos mayor que los siguientes **8**
- Primer par de notópodos de tamaño similar o menor que los siguientes **9**

8(7) Setas del primer par de notópodos mayores que las setas del resto de los notópodos y dirigidas dorsalmente; 30-35 segmentos abdominales .....
.....*T. californica* Williams, 1984 (B, P)
– Setas del primer par de notópodos similares a las setas del resto de los notópodos y dirigidas lateralmente; 27 a 31 segmentos abdominales .....
..... *Terebellides* Tipo C sensu Williams, 1984 (B)

9(7) Abdomen con hasta 38 setígeros **10**
– Abdomen con 40-55 setígeros ..... *T. reishi* Williams, 1984 (B, P)

10(9) Quinto lóbulo branquial (Fig. 1I), dirigido anteriormente hacia el prostomio .....
..... *Terebellides* Tipo D sensu Williams, 1984 (B)
– Dos pares de lóbulos branquiales dirigidos posteriormente desde la base (Fig. 1K) sin lóbulo branquial anterior **11**

11(10) Primer par de notópodos menores que los siguientes, con setas más cortas **12**
– Segundo par de notópodos mayores que los siguientes, con setas similares o más largas que las subsecuentes ..... *T. horikoshii* Imajima & Williams, 19852 (B, P Q)

12(11) Región dorsal anterior expandida o con "joroba" (Fig. 1B); todos los lóbulos branquiales del mismo tamaño .... *T. carmenensis* Solís-Weiss, Fauchald & Blankensteyn, 1991 (G, C)
– Región dorsal escasamente curva (Fig. 1E); lóbulos branquiales internos más delgados .. **13**

13(12) Espinas del primer neurópodo con un ángulo de 130°; curvatura muy estrecha (Fig. 1K)
..... **14**
– Espinas del primer neurópodo con un ángulo inferior a 100°; extremadamente curvas a manera de gancho ..... *T. lanai* Solís-Weiss, Fauchald & Blankensteyn, 1991 (G, C)

14(13) Sin lóbulos laterales ..... *T. parvus* Solís-Weiss, Fauchald y Blankensteyn, 1991 (G, C)
–Con lóbulos laterales en setígeros 1-5, más largos en setígeros 2 y 3 .....
..... *T. stroemii* Sars, 18353 (G, C Q)

Comentarios

1) Descrita para la Antártida, pero según Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) hay dos registros en el Pacífico mexicano. Los registros son cuestionables y podría haber más de una especie bajo ese nombre.
2) El registro regional es cuestionable y podría haber más de una especie bajo ese nombre.
3) Descrita en Noruega, pero según Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) hay seis registros en el Pacífico mexicano. Se considera dicha distribución cuestionable y podría haber más de una especie bajo ese nombre.

Agradecimientos

Esta investigación fue realizada gracias al material prestado por Jesús Ángel de León-González, Universidad Autónoma de Nuevo León, México. Igualmente, el respaldo de Leslie Harris, Museo de Historia Natural de Los Angeles y Eric Lazo-Wasem, Museo Peabody, Universidad de Yale, fue indispensable para que uno de los autores (MHLM) pudiera revisar especímenes de sus colecciones. Esta investigación se realizó en parte con fondos de los proyectos Semarnat-2004-C01-0066 y Conacyt 61609. Los autores agradecen muy especialmente a los revisores Sergio Salazar-Vallejo y João Gil, por sus comentarios que contribuyeron a mejorar el presente capítulo.

Referencias

Christie G 1986 Observations on the reproductive biology of Trichobranchus glacialis Malmgren, 1866 (Polychaeta: Trichobranchidae). Sarsia 71: 259–263.

Curtis MA 1977 Life cycles and population dynamics of marine benthic polychaetes from the Disko Bay area of West Greenland. Ophelia 16: 9–58.

Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol, Annual Rev 17: 193–284.

Fauchald K & Rouse G 1997 Polychaete systematics: Past and present. Zool Scripta 26: 71–138.

Garraffoni ARS & Lana PC 2004 Cladistic analysis of Trichobranchinae (Polychaeta; Terebellidae). J the Mar Biol Ass UK 84: 973–982.

Garrafoni ARS, Lana PC & Hutchings P 2005 A catalogue of the Trichobranchinae (Polychaeta: Terebellidae) of the world. Zootaxa 1065: 1–27.

Glasby CJ, Hutchings P & Hall K 2004 Assesment of monophyly and taxon affinities within the polychaete clade Terebelliformia (Terebellida). J Me BiolAss UK 84: 961–971.

Hartman O 1955 Endemism in the North Pacific Ocean, with emphasis on the distribution of marine annelids, and descriptions of new or little known species. Essays in Natural Science in honor of Captain Allan Hancock. Univ So Calif. 39–60 pp.

Hessle C 1917 Zur Kenntnis der Terebellomorphen Polychaeten. Zool Bidr Uppsala 5: 39–258.

Hilbig B 2000 Family Trichobranchidae Malmgren, 1866. In: JA Blake, B Hilbig & PV Scott (eds) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 4 vol. 7. Santa Barbara Mus Nat Hist. pp. 295–309.

Holthe T 1986a Evolution, systematics, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. Gunneria 55: 1–236.

Holthe T 1986b Polychaeta Terebellomorpha. Marine Invert Scandinavia 7: 1–192.

Hutchings PA y Peart R 2000 A revision of the Australian Trichobranchidae. Invert Tax 14: 225–272.

Imajima M & Williams S 1985 Trichobranchidae (Polychaeta) chiefly from the Sagami and Suruga Bays, collected by R/V Tansei-Maru (Cruises KT-65~76). Bull Nat Sci Mus 11(1): 7–18.

Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Appendix A Family-by-Family updates. Supplemental Material: Ann Rev Mar Sci 7: 497–520.

Kinberg JGH 1867 Annulata nova [Contnuatio.]. Öfversigt af Kongl. Vetensks-Akads Förhandl, Stockholm 23: 337–357.

Lavesque N, Hutchings P, Daffe G, Nygren A & Londoño-Mesa MH 2019 A revision of the French Trichobranchidae (Polychaeta), with descriptions of nine new species. Zootaxa 4664(2): 151–190.

Malmgren AJ 1866 Nordiska Hafs-Annulater. Öfversigt af Kongl. Vetensks-Akad Förhandl, Stockholm 22: 355–410.

Marion AF & Bobretzky N 1875 Étude des annélides du golfe de Marseille. Ann Sci Nat, Paris, Série 6, Zoologie et Paléontologie 2: 1–106, 12 pls.

McHugh D 1995 Phylogenetic analysis of the Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae). Zool J Linn Soc 114: 405–429.

McIntosh WC 1885 Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. Challenger Reports 12: 1–554.

Moore JP 1903 Polychaeta from the coastal slope of Japan and from Kamchatka and Bering Sea. Proc Acad Nat Sci Philadelphia 55: 401–490.

Nogueira JMM, Fitzhugh K & Hutchings P 2013 The continuing challenge of phylogenetic relationships in Terebelliformia (Annelida: Polychaeta). Invert Syst 27(2): 186–238.

Read G & Fauchald K (Ed.) 2019. World Polychaeta database. Trichobranchidae Malmgren, 1866. http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetailsyid=983 el 2019-10-06

Remane A & Schlieper C 1958 Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewaesser 22: 1–348.

Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford Univ Press, London, 354 pp.

Rousset V, Rouse GW, Féral JP, Desbruyères D & Pleijel F 2003 Molecular and morphological evidence of Alvinellidae relationships

(Terebelliformia, Polychaeta, Annelida). Zool Scripta 32: 185–197.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol, UNAM, Ser Zool 75: 9–97.

Sars M 1835 Beskrivelser og Iagttagelser over nogle moerkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr IV. Annelidernes, med en kort oversigt over de hidtil af Forfatteren sammesteds fundne Arter og deres Forekommen. Bergen. xii and 81 pp., 15 pls.

Solís-Weiss V, Fauchald K & Blankensteyn A 1991 Trichobranchidae (Polychaeta) from shallow warm water areas in the Western Atlantic Ocean. Proc Biol Soc Wash104: 147–158.

Thorson G 1946 Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). Meddel Komm Danmarks Fisk- Havundersf 4(1): 1–523.

Williams SJ 1984 The status of Terebellides stroemi (Polychaeta; Trichobranchidae) as a cosmopolitan species, based on a worldwide morphological survey, including description of new species. In: PA Hutchings (ed.). Proceedings of the First International Polychaete Conference, Linn Soc New South Wales, pp. 118–142.

63. Trochochaetidae Pettibone, 1963

Araceli Jaquelín Mercado-Santiago, Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
ara.ms@ciencias.unam.mx

Introducción

Los poliquetos de la familia Trochochaetidae Pettibone, 1963 son organismos pequeños que llegan a medir entre 3 y 90 mm de longitud (Gilbert 1984). El único género reconocido es *Trochochaeta* Levinsen, 1883 que incluye 12 especies, de las cuales únicamente tres se han registrado en América tropical: *Trochochaeta multisetosa* (Örsted, 1843), *Trochochaeta kirkegaardi* Pettibone, 1976 y *Trochochaeta mexicana* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2011, y una especie descrita por Gilbert (1984) como *Trochochaeta* sp. A para el norte del golfo de México. Inicialmente se pensaba que la distribución de la familia estaba restringida al hemisferio norte, sin embargo, Bochert y Zettler (2013) describieron una nueva especie, *Trochochaeta ankeae* de Angola, en África, mientras que Santos *et al*. (1994) en un estudio ecológico registraron una probable nueva especie (*Trochochaeta* sp.) del sistema estuarino de Piauí, Sergipe Radashevsky *et al*. (2018) registraron *Trochochaeta japonica* para las costas de São Paulo, ambos sitios localizados al sur de Brasil.

Los miembros de esta familia son animales de hábitos sedentarios y suelen habitar en sedimentos blandos donde elaboran tubos mediante a la combinación de secreciones fibrosas elaboradas por ellos mismos con partículas de lodo fino, los tubos que crecen continuamente al ir añadiendo ramificaciones (Pettibone 1976). Se alimentan de detritus y con sus palpos seleccionan las partículas de la superficie del sedimento. Aunque la distribución batimétrica de los trocoquétidos es muy amplia, registrándose entre los 2 y 3700 m de profundidad (Pettibone 1976, Fauchald & Jumars 1979), no es una familia dominante en los ambientes bénticos (Fauchald & Jumars 1979) y sus abundancias usualmente son menores a 100 ind. m^{-2} (Buzhinskaja & Jorgensen 1997; Quijón & Snelgrove 2005; Gogina et al. 2009). Tanto los tubos como los propios organismos son frágiles y se rompen con facilidad, por lo que es poco común encontrar ejemplares completos en las colecciones taxonómicas (Pettibone 1976).

Los trocoquétidos tienen palpos espioniformes (Fig. 2K) y la mayoría de sus parápodos son birrámeos (Fig. 1B-D), sin embargo, en la región media del cuerpo éstos son unirrámeos, característica que los distingue de los demás miembros del Orden Spionida (Rouse 2001). De acuerdo con el estudio de Weitbrecht (1984) sobre la función de las principales regiones del cuerpo de *Trochochaeta multisetosa* (Örsted, 1843), la región anterior del cuerpo se utiliza para la locomoción, las espinas neuropodiales son empleadas para sujetarse al interior del tubo, mientras que la región abdominal se mueve para permitir la circulación del agua a través del tubo. En la parte terminal del cuerpo se encuentran los gametos y los conductos genitales, y se presentan grupos de espinas notopodiales eversibles (Fig. 1K).

Los sexos están separados y pueden producir larvas planctotróficas, como es el caso de *Trochochaeta multisetosa*, sin embargo, *Trochochaeta carica* (Birula, 1897) genera una larva lecitotrófica que se desarrolla principalmente dentro del tubo materno, aunque posteriormente la larva sale del tubo y la presencia de setas largas temporales le ayudan a dispersarse (Buzhinskaja & Jørgensen 1997).

Sistemática

Las especies de *Trochochaeta* fueron incluidas en el género *Disoma* por Örsted (1843), quien describió *Disoma multisetosum*, aunque colocándola junto a otros géneros como *Spio* y *Leucodorum* (= *Polydora*). Posteriormente, *Disoma* y *Poecilochaetus* Claparedè,

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

1875, fueron incluidos en la familia Spionidae por Levinsen (1883), quien también describió una nueva especie y estableció un nuevo género, *Trochochaeta sarsi* Levinsen, 1883, pero ubicándola dentro de la familia Amphinomidae Lamarck, 1818. Sin embargo, poco después, Michaelsen (1897) reasignó a *T. sarsi* como sinónima de *D. multisetosum* y la ubicó en la familia Spionidae.

Mesnil (1897) estableció formalmente Disomidae como una nueva familia de poliquetos, integrada por los géneros *Disoma* y *Poecilochaetus*. Posteriormente, esta familia fue renombrada como Disomididae y el género tipo como *Disomides* por Chamberlin (1919), debido a que el nombre inicial ya había sido previamente asignado a un grupo de protozoarios: *Disoma* Ehrenberg, 1831. Por su parte,

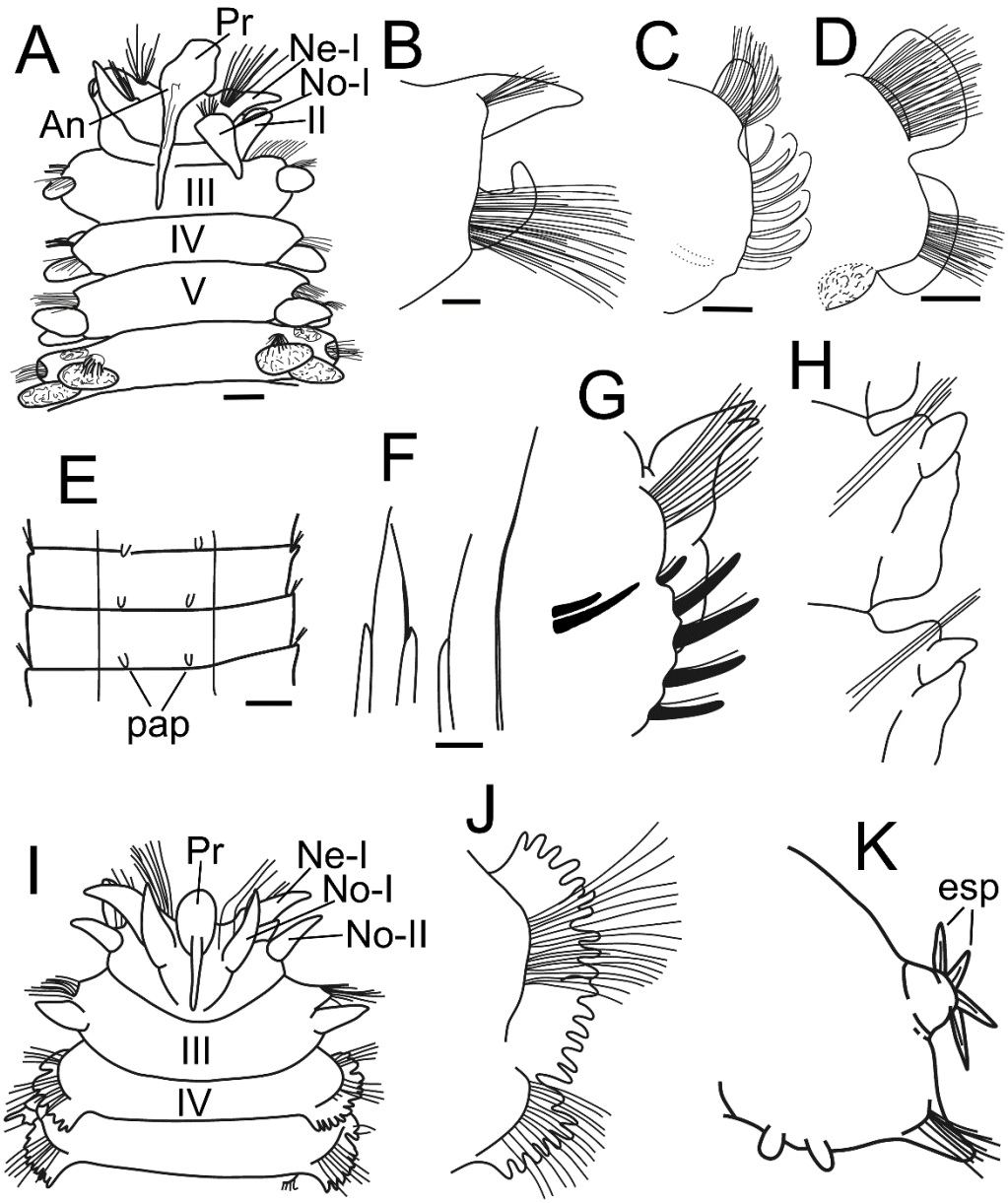


Figura 1. *Trochochaeta kirkegaardi*: A) prostomio, vista dorsal; B) setígero 1; C) setígero 3; D) setígero 5; E) papilas abdominales ventrales; F) setas abdominales; *T. multisetosa*: G) setígero 3; H) setígeros transicionales; I) prostomio, vista dorsal; J) setígero 4; K) setígero abdominal. (Abreviaturas: An= antena; esp= espinas notopodiales; Ne= neurópodo; No= notópodo; pap= papilas; Pr= prostomio; el número de los setigégeros está indicado en números romanos. Escala: A= 0.25 mm; B= 0.13 mm; C-E= 0.17 mm; F= 30 µm; G-K= sin escala. Modificados de: A-F) *T. kirkegaardi*: Pettibone (1976); G-K) *T. multisetosa*: Pettibone (1963).

Hannerz (1956) examinó larvas de *Poecilochaetus* y concluyó que pertenecían a una nueva familia, Poecilochaetidae y, sin tomar en cuenta el trabajo de Chamberlin (1919), mantuvo a *Disoma* dentro de la familia Disomidae. Pettibone (1963), basándose en la homonimia mencionada por Chamberlin (1919), reubicó a las especies previamente incluidas en *Disoma* a *Trochochaeta* Levinsen, 1883, y al mismo tiempo estableció la familia Trochochaetidae. Posteriormente, Pettibone (1976) realizó una detallada revisión de la familia, incluyendo cinco especies y la descripción de una nueva especie, mientras que Gilbert (1984), Mackie (1990), Fauchald & Rouse (1997), Rouse (2001), Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2011), Bouchert & Zettler (2013) y Blake & Maciolek (2018) han publicado revisiones breves sobre la familia.

Actualmente, la familia Trochochaetidae ha sido ubicada dentro del grupo Spionida, estrechamente relacionada con la familia Spionidae, incluso algunos autores han considerado que el género *Trochochaeta* pertenece a esta familia (Radashevsky *et al.* 2018), debido a los resultados obtenidos en estudios cladísticos basados en caracteres larvales (Blake & Arnofsky 1999, Hausen 2007). Struck *et al*. (2008) realizaron un análisis molecular confirmando la estrecha relación entre Spionidae, *Poecilochaetus* y *Trochochaeta*, pero sin esclarecer la posición taxonómica de estos tres taxones. Otros estudios han analizado caracteres morfológicos y moleculares y también han confirmado la cercanía entre Spionidae, *Trochochaeta* y *Poecilochaetus*: Zrzavý *et al*. (2009) evaluaron la filogenia de los anélidos utilizando 93 caracteres morfológicos y seis genes (18S, 28S, and 16S rRNA, EFI α, H3, and COI), en el cual ubicaron al género *Trochochaeta* junto a Spionidae y *Poecilochaetus*, que a su vez formaron un clado con Sabellidae y Sabellaridae. Por otro lado, Capa *et al*. (2012) estudiaron la relación de la familia Sabellaridae con otros poliquetos, confirmando la monofilia de los Sabellariidae y una relación de grupo hermano con el Orden Spionida, incluyendo *Polydora* sp., *Trochochaeta* y *Poecilochaetus serpens*. Sin embargo, hasta el momento, las familias Trochochaetidae y Poecilochaetidae se mantienen como válidas, mientras no haya estudios que analicen con mayor detalle la sistemática de estos grupos de poliquetos.

Morfología

El cuerpo de los trocoquétidos es largo, delgado y cilíndrico o subcilíndrico (aplanado en la región anterior) y llega a estar integrado por hasta 200 setígeros (Pettibone 1976), es frágil y es raro encontrar especímenes completos. El cuerpo se divide en una región anterior o torácica corta (Fig. 1I) y una larga región posterior o abdominal (Fig. 1E), estas regiones están separadas por uno a cinco segmentos transicionales (Fig. 1H). El prostomio es pequeño y está rodeado por los primeros dos setígeros torácicos, mismos que forman los labios bucales. Los setígeros 3 y 4 están modificados en comparación con los torácicos restantes. Los primeros setígeros abdominales difieren de los posteriores al tener el notópodo reducido, a estos setígeros, Pettibone (1963) los consideró como una región distinta o transicional; sin embargo, en estudios recientes estos setígeros son considerados parte de la región abdominal. En el pigidio se encuentra el ano en posición terminal. Se desconoce el color de los especímenes vivos, pero se ha observado que los ejemplares conservados en alcohol son blancos, cafés o amarillentos, y algunas veces los parápodos o áreas glandulares son de color café, distinguiéndose del resto del cuerpo (Blake & Macioleck 2018).

Prostomio. Es simple, elongado, oval o fusiforme, truncado, redondeado (Fig. 1A, I) o ligeramente bilobulado en el margen anterior (Fig. 2A, B); con 1–2 pares de ojos (Fig. 2B). Presenta una cresta media que se extiende posteriormente como una carúncula estrecha sobre el primer setígero (Fig. 2A, B), y a veces sobre el segundo o tercero (Fig. 1A, I); puede presentar una antena media pequeña, filiforme (Figs. 1A, 2A, B) o estar ausente (Fig. 1I). Los órganos nucales se presentan como surcos ciliados en la parte posterior del prostomio. Hay un par de palpos espioniformes largos y extensibles con un surco longitudinal a lo largo (Fig. 2K). Los palpos se ubican lateralmente entre el prostomio y el primer setígero (Fig. 2K), se pueden romper con facilidad y es común que se desprendan durante el proceso de recolección del material biológico. La probóscide es eversible, voluminosa, lobulada, densamente ciliada y sin aparato maxilar.

Región anterior o torácica. Tiene 9–20 setígeros con parápodos birrámeos; los primeros dos se

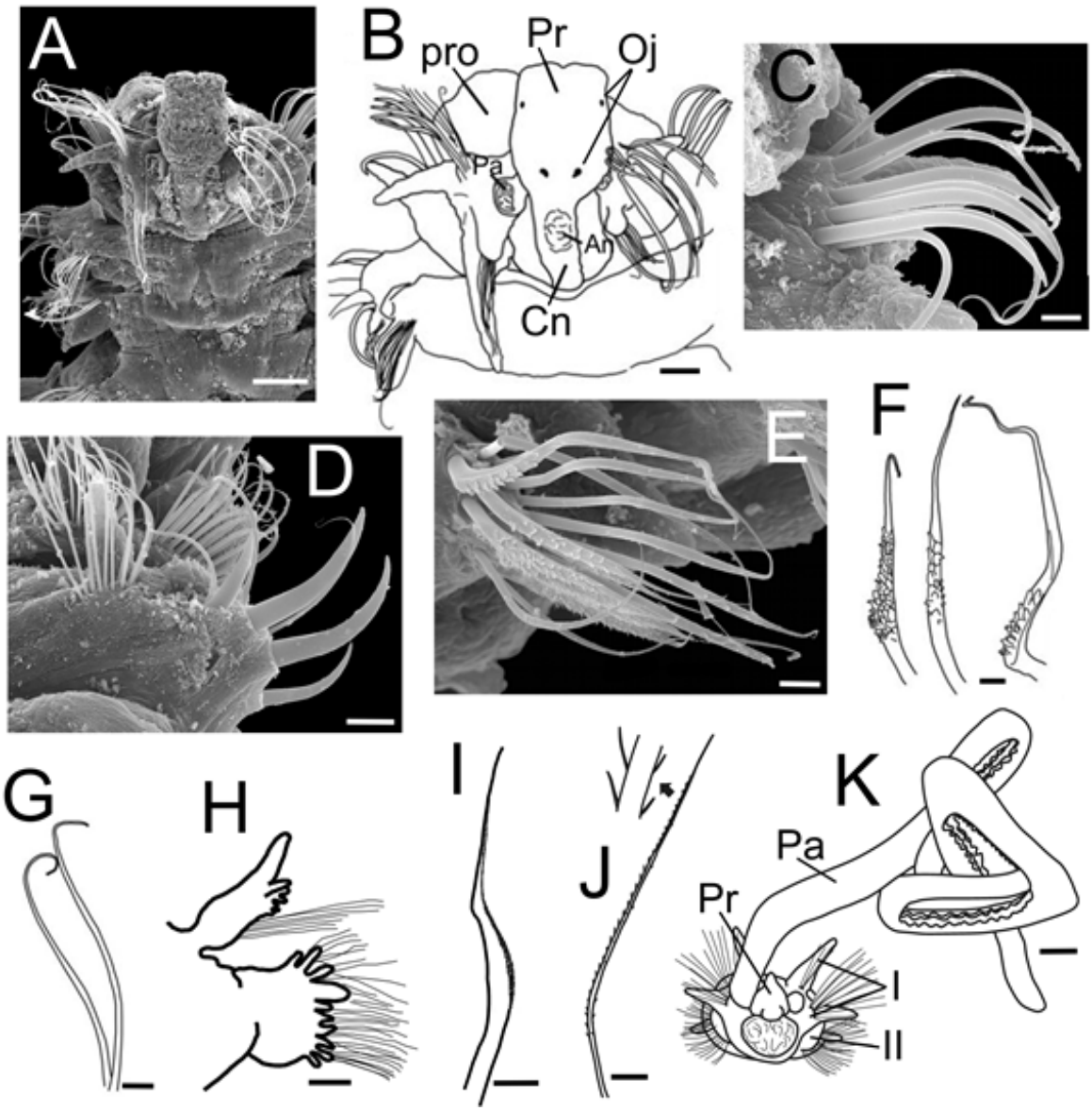


Figura 2. *Trochochaeta mexicana*: A), B) prostomio, vista dorsal; C) setígero 2; D) setígero 3; E) setígero 5; F) setas capilares con proyecciones cortas en la región basal; G) capilares lisos; *Trochochaeta* sp. A: H) setígero 11; I) seta geniculada; *T. carica*; J) seta bipinnada; K) prostomio, vista dorsal. (Abreviaturas: An= antena; Cn= cresta nucal (carúncula); Oj= ojos; Pa= palpo; Pr= prostomio; pro= probóscide; el número de los setígeros está indicado en números romanos. Escala: A= 50 µm; B= 25 µm; C, E= 10 µm; D= 20 µm; F, G= 10 µm; H= 0.16 mm; I, J= 50 µm; K= 0.25 mm. Modificados de: A-G) *T. mexicana*: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2011); H, I) *Trochochaeta* sp. A: Gilbert (1984); J, K) *T. carica*: Pettibone (1976).

proyectan hacia adelante y rodean al prostomio, y en la porción ventral rodean a la boca.

Primeros cuatro setígeros: a) Los parápodos del primer setígero se encuentran ubicados a ambos lados del prostomio y están proyectados hacia el frente en posición dorsal, con un haz de setas capilares en el noto- y neurópodo, y lóbulos postsetales subcónicos (Fig. 1A, B, I). b) El segundo setígero se encuentra muy unido al primero y en la porción ventral forma el labio inferior de la boca; los lóbulos postsetales son similares a los del parápodo del primer setígero y usualmente carece de notosetas; el neurópodo tiene un haz en forma de abanico de setas capilares lisas, pero en *T. carica* hay capilares bipinadas (Fig. 2J), y a veces espinas

gruesas, como es el caso de *T. mexicana* (Fig. 2C). c) El tercer setígero tiene lóbulos postsetales cortos, anchos, ovales o planos, con los bordes completos o aserrados (Fig. 1C, G); las notosetas son capilares, el neurópodo tiene espinas aciculares gruesas que pueden ser negras o ámbar y algunas setas capilares intercaladas con las espinas en forma vertical (Figs. 1C, G, 2D). d) El cuarto setígero presenta lóbulos postsetales ovalados o truncados, con los márgenes enteros o multilobulados, similares en forma a los de los setígeros torácicos posteriores, y portan notosetas y neurosetas capilares (Fig. 1J).

A partir del quinto setígero torácico, los notópodos presentan lóbulos redondeados, anchos o cortos, con setas capilares en haces con forma de abanico; los lóbulos neuropodiales son subcilíndricos (Fig. 1D) con neurosetas capilares limbadas y de otros tipos, que son más gruesas hacia el centro del haz: rectas, lanceoladas, aciculares o curvas, con el borde estriado y puntas erectas finas, y pueden estas provistas de una cubierta irregular que le dan la apariencia de ser espinosas o hirsutas (Fig. 2E-G).

Región abdominal y pigidio. En el abdomen la pared del cuerpo se vuelve notoriamente más delgada y frágil, por lo que en las colecciones biológicas es difícil encontrar ejemplares que preserven esta región corporal. En los primeros setígeros abdominales los parápodos son unirrámeos y el notópodo está ausente, aunque algunas veces, y en ciertos segmentos, está representado por una pequeña papila. Los lóbulos neuropodiales son pequeños y los lóbulos postsetales son rebordes o membranas delgadas y ligeramente onduladas (Fig. 1F, H); portan pocas acículas gruesas y pocas setas capilares. Estos segmentos abdominales anteriores son referidos comúnmente como segmentos transicionales y suelen incluir entre uno y cinco setígeros. En los segmentos abdominales posteriores los parpápodos son birrámeos, los notópodos tienen la forma de un reborde bajo y presentan pocas notosetas aciculares negras, gruesas y puntiagudas que aun cuando están retraídas son visibles a través de la pared del cuerpo, y cuando están expuestas tienen una forma parecida a una rueda (característica que deriva en su nombre *τροχο*= rueda) (Fig. 1K). Ventralmente, a lo largo del cuerpo, a cada lado de la línea media de los segmentos puede haber algunas papilas retráctiles cortas (Fig. 1E). El extremo posterior es cilíndrico, con un pigidio en forma de collar, o con papilas o cirros. El número de cirros anales está relacionado con el tamaño del organismo y los organismos más grandes suelen tener más cirros anales; en la parte ventral se pueden encontrar papilas retráctiles que algunas veces son referidas como branquias (Blake y Maciolek 2018).

Particularmente, en los mares de América tropical la familia Trochochaetidae está poco representada y solo se han registrado en el Pacífico este tropical y en el golfo de México (Tabla 1).

Clave para especies de *Trochochaeta*

1 Con notosetas en el setígero 2; con setas geniculadas en los setígeros 5-13 (Fig. 2I); lóbulos neuropodiales a partir del setígero 4 fimbriados (Fig. 2H) . *Trochochaeta* sp. A Gilbert, 1984
– Sin notosetas en el setígero 2; sin setas geniculadas **2**

2(1) Lóbulos postsetales noto- y neuropodiales fimbriados a partir del setígero 3 (Fig. 1J); neuroseta acicular del setígero 3 negra (Fig. 1G) ..... *T. multisetosa* (Örsted, 1843)
– Lóbulos postsetales simples, lisos (no fimbriados); neuroseta acicular del setígero 3 color ámbar **3**

3(2) Con ojos (Fig. 2B); prostomio con antena pequeña sobre la cresta nucal que llega hasta el setígero 1 (Fig. 2A, B); sin papilas abdominales en la línea medio-ventral .... *T. mexicana* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2011
– Sin ojos (Fig. 1A); prostomio con una antena subtriangular pequeña sobre la cresta nucal que llega hasta el setígero 3 (Fig. 1A); con papilas abdominales en la línea medio-ventral (Fig. 1E) .....*T. kirkegaardi* Pettibone, 1976

Agradecimientos

Agradecemos a Julio Parapar y Cinthya S. G. Santos sus valiosas revisiones y acertados comentarios que contribuyeron significativamente a mejorar el escrito.

Referencias

Blake JA & Arnofsky PL. 1999. Reproduction and larval development of the spioniform Polychaeta with application to systematics and phylogeny. Hydrobiologia 402: 27–106.

Blake JA & Maciolek NJ 2018. Trochochaetidae Pettibone, 1963. *In*: Westheide W & Purschke G (eds) Handbook of Zoology. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Annelida: Polychaetes. De Gruyter, Berlin, (En línea).

Bochert R & Zettler M. 2013. A record of the genus *Trochochaeta* (Polychaeta) in the southern hemisphere with description of a new species. J Mar Biol Assoc UK 93(4): 967–972.

Buzhinskaja GN & Jørgensen LL. 1997. Redescription of *Trochochaeta carica* (Birula, 1897) (Polychaeta, Trochochaetidae) with notes on reproductive biology and larvae. Sarsia 82: 69–75.

Capa M, Hutchings P & Peart R. 2012. Systematic revision of the Sabellariidae (Polychaeta) and their relationships with other polychaetes using morphological and DNA sequence data. Zool J Linnean Soc 164: 245–284.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Mem Mu Comp Zool Harv 48: 1–514.

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17: 193-284.

Gilbert KM. 1984. Family Trochochaetidae Pettibone, 1963. *In* Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico, Volume 2. Mobile, AL: Barry A. Vittor and Associates, Inc., pp. 8.1–8.4.

Gogina M, Glockzin M & Zettler ML. 2010. Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 1. Causal analysis. J Mar Syst 79: 112–23.

Hannerz L. 1956. Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). Zoologiska bidrag fran Uppsala 31: 1–204.

Hausen H. 2007. Ultrastructure of presumptive light sensitive ciliary organs in larvae of Poecilochaetidae, Trochochaetidae, Spionidae, Magelonidae (Annelida) and its phylogenetic significance. Zoomorphology 126(3): 185–201.

Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2011. *Trochochaeta mexicana*, a new species from an unusual family of Polychaeta, with comments on the world distribution of Trochochaetidae. J Mar Biol Assoc UK 91: 403–413.

Levinsen GMR. 1883. Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Köbenhavn 1882: 160–251.

Mesnil F. 1897. Études de morphologie externe chez les Annélides; remarques complémentaires sur les spionidens; la famille nouvelle des Disomidiens, la place des Aonides (sensu Tauber, Levinsen). Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique 30: 83–100.

Michaelsen W. 1897. Die Polychaetenfauna der deutschen Meere, einschliesslich der benachbarten und verbindenden Gebiete. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Neue Folge 2: 1–216.

Örsted AS. 1843. Maxicolae. Part I of Annulatorum Danicorum Conspectus. Copenhagen.

Quijón PA & Snelgrove PV. 2005. Polychaete assemblages of a sub-arctic Newfoundland fjord: habitat, distribution, and identification. Polar Biol 28: 495–505.

Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England region, Part I: Aphroditidae through Trochochaetidae. Bul US Nat Mus 227: 1–356.

Pettibone MH. 1976. Contribution to the polychaete family Trochochaetidae Pettibone. Smithsonian Contrib Zool 230: 1–21.

Radashevsky V, Rizzo AE & Peixoto AJM. 2018. First record of *Trochochaeta japonica* (Annelida: Spionidae) in Brazil with identification key to species of the genus. Zootaxa 4462: 566–578.

Rouse GW 2001. *Trochochaeta* Örsted, 1843. *In*: Rouse GW y Pleijel F (eds) Polychaetes. Oxford University Press, Hong Kong, pp. 273–275.

Santos MA, Santos CSG & Oliveira CMM. 1994. Polychaeta in the estuary of the Piauí River, Sergipe, Brazil. Mém Mus natn hist Nat, Paris 162: 541–547.

Struck TH, Nesnidal MP, Purschke G & Halanych KM. 2008. Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). Mol Phylogenet Evol 48(2): 628–645.

Weitbrecht BE. 1984. Muscular anatomy of *Trochochaeta multisetosum* (Polychaeta; Trochochaetidae). *In:* Hutchings PA (ed) Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney. The Linnean Society of New South Wales, Sydney, pp. 401–412.

Zrzavý J, Říha P, Piálek L & Janouškovec J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evol Biol 9: 189.

Tabla 1. Distribución, profundidad y tipo de sedimento de las especies de Trochochaetidae registradas en América tropical.

Especies de *Trochochaeta*	Pacífico Este Tropical	Profundidad; tipo de sedimento	Golfo de México	Profundidad; tipo de sedimento
T. kirkegaardi Pettibone, 1976	X	44–175 m		
T. mexicana Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2011	X	40 m; arena lodosa (51.1% arena, 47.3% lodo, 1.6% grava)		
T. multisetosa (Örsted, 1843)			X	1–676 m; arena fina, lodo
Trochochaeta sp. A Gilbert, 1984			X	134–189 m; arena limosa, limo arenoso, limo arcilloso, arcilla limosa, arcilla

64. Typhloscolecidae Uljanin, 1878

María Ana Fernández-Álamo

Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias,
mafa@ciencias.unam.mx

Introducción

La familia Typhloscolecidae incluye organismos exclusivamente pelágicos, con un cuerpo fusiforme o cilíndrico y translúcido o blanquecino. Su talla es pequeña variando de pocos milímetros hasta cerca de 50 mm (Fig 1).

La forma de estos gusanos es bastante diferente a la del resto de las familias de poliquetos, ya que además de su especialización a la vida pelágica, se han adaptado, aparentemente, a succionar los líquidos vitales de otros grupos de invertebrados con cuerpos gelatinosos, por ejemplo medusas, sifonóforos, ctenóforos, salpas y quetognatos (Reibisch 1895, Ushakov 1972, Fernández-Álamo 2004). Como posibles ectoparásitos de algunos de estos depredadores del plancton, Feigenbaum (1979) asumió que los tifloscolécidos eran los responsables de la falta de cabeza de muchos quetognatos, fenómeno frecuentemente observado en las muestras de zooplancton. Actualmente se ha estudiado la relación morfológica parásito hospedero de estos organismos (Øresland & Pliejel 1991, Øresland & Bray 2005).

Como en los otros grupos de poliquetos holopelágicos, no se conoce mucho de su biología y ecología. Uljanin (1878) menciona que los organismos del género *Sagitella* son hermafroditas, presentando tanto óvulos como espermatozoos que llenan la cavidad celómica, cuando los individuos alcanzan la madurez sexual, sin embargo no hace ninguna mención sobre el origen de estos gametos.

Los tifloscolécidos poseen una amplia distribución geográfica, ya que han sido observados en casi todos los mares y océanos, desde las regiones polares hasta las tropicales y desde la superficie del agua hasta zonas abisales (Benham 1929, Ushakov 1972).



Figura 1. *Sagitella kowalewski* ejemplar fijado en solución de formaldehido y teñido con una solución acuosa de rosa de bengala.

de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Salazar-Vallejo SI, Solís-Weiss V y Tovar-Hernández MA (Eds.) 2021 Anélidos Marinos de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 1054 pp.

Sistemática

Desde su descripción por Uljamin en 1878, los tifloscolécidos fueron establecidos como un taxón independiente. Varios autores han considerado a esta familia como aberrante (Støp-Bowitz 1948, Ushakov 1972, Rouse & Fauchald 1997) y por la forma de uno de sus representantes, donde las estructuras ciliadas permanecen en el estado adulto, se piensa que pudieron derivar por neotenia de algún ancestro béntico (Dales 1955). Ushakov (1972) incluyó a la familia Typhloscolecidae en el suborden Phyllodociformia del orden Phyllodocemorpha; Pleijel & Dales (1991) la consideraron como la superfamilia Typhloscolecoidea, mientras que Rouse & Fauchald (1997) y Rouse & Pleijel (2001) la consideran dentro de Phyllodocida. Halanych *et al*. 2007 definieron que la forma de los cirros parapodiales es una reminiscencia de los filodócidos y Ekföl *et al*. (2007) mencionan que las relaciones de los tifloscolécidos son inciertas, como sucede con los otros grupos de poliquetos holopelágicos.

Posteriormente Struck & Halanych (2010) reconocieron a partir de una filogenia molecular, con base en las unidades 18S y 28S, que Typhloscolecidae y Lopadorhynchidae constituían un clado dentro de la familia Phyllodocidae; sin embargo, Nygrens & Pleijel (2011) obtuvieron, con el mismo conjunto de secuencias, un árbol filogenético donde la unión de tifloscolécidos y lopadorrínquidos forman un grupo parafilético, y a la vez completamente fuera del clado de los filodócidos. Es evidente que las eventuales incongruencias en la obtención de dichas filogenias pueden deberse no solo a un problema de ensamblaje de las secuencias, sino también por el número reducido de especies de Typhloscolecidae de las cuales se ha logrado extraer material genético, aunado a la dificultad de establecer sinapomorfias morfológicas en los clados que se obtienen.

Dales & Peter (1972) reconocen tres géneros dentro de esta familia: *Sagitella* Wagner, 1872, *Typhloscolex* Busch, 1851 y *Travisiopsis* Levinsen, 1885. Del primero se reconoce una sola especie, *Sagitella kowalewski* Wagner, 1872 (ver sinonimias en Dales & Peter 1972, Tebble 1960, 1962); del segundo se han descrito varias especies tomando como criterio principal la proporción del tamaño de los lóbulos ciliados y el ancho del cuerpo (Friedrich 1950), sin embargo la validez de este carácter ha sido discutida por Tebble (1960) quien sugiere considerar una sola especie, *Typhloscolex muelleri* Busch, 1851, criterio que es seguido en este trabajo. En la lista sinóptica realizada por Dales & Peter (1972) para el género *Travisiopsis* Levinsen, 1885, se incluyen seis especies, de las cuales consideran a *T. lumbricoides* Reibish, 1985 de dudosa validez; sin embargo Støp-Bowitz en 1992 la encuentra en el material proveniente del Golfo de Guinea en el Atlántico Oriental y hace una redescripción, con lo que el número de especies queda integrado por seis.

Morfología

El cuerpo es cilíndrico, generalmente fusiforme, casi transparente o blanquecino. La región anterior es indistinta y se encuentra envuelta por tres pares de cirros parapodiales rectangulares; el metastomio es homómero y el pigidio lleva un par de cirros anales bien diferenciados.

La cabeza está conformada por un prostomio pequeño, casi indiferenciado del resto del cuerpo, el cual lleva una estructura digitiforme en su región distal llamada palpodio (Fig. 2 AI, BII y CIII); no presentan ojos y en la región dorsal se observa un engrosamiento o carúncula de forma variable, así como un par de órganos nucales bien diferenciados, que adoptan formas distintas a nivel de especie y por lo tanto tienen importancia sistemática (Fig. 2 AI, BII, CII y III). En la región ventral se abre la boca, rodeada por un labio circular, que generalmente no es visible, salvo que la faringe se encuentre evertida (Fig. 2 CII). Esta estructura es protráctil e inerme y cuando se encuentra extendida se nota una pieza maciza en forma de cuerno, dirigida frontalmente (Fig. 2 CII) y en su porción basal se observa una zona glandular o muscular, denominada por su forma esférica como “órgano retorta”. El peristomio y los siguientes dos segmentos del cuerpo llevan un par de grandes cirros parapodiales foliáceos, dirigidos hacia la región anterior (Fig. 2), que en organismos bien conservados cubren completamente la región cefálica del animal.

El tronco o metastomio es muy homogéneo y casi cilíndrico. Cada segmento lleva

un par de parápodos, descritos como unirrámeos por Day (1967) y Ushakov (1972); sus lóbulos setígeros están reducidos, especialmente en la región anterior del cuerpo, en donde casi no se distinguen; tienen un par de cirros foliáceos hipertrofiados, con forma laminar, uno dorsal y otro ventral, que se disponen de tal manera que envuelven al cuerpo, siendo muy frágiles y desprendiéndose con mucha facilidad. El lóbulo setígero se reduce a un pequeño mamelón, que lleva unas pocas setas simples, pequeñas, cortas y en forma de espinas, aparentes sólo después del primer tercio del cuerpo (Fig.2 AIII).

El pigidio lleva un par de cirros anales aplanados, de forma y tamaño variables, siendo estos caracteres de importancia taxonómica (Fig. 2 AII, BIII y CI).

En las aguas de México las especies de la familia Typhloscolecidae se han registrado en la costa occidental de Baja California, en el Golfo de California, en las costas de los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, en varias localidades del Golfo de México, en el Canal de Yucatán y en las costas del Caribe mexicano. También se incluyen datos de las regiones adyacentes que por la dinámica oceánica tienen influencia sobre las costas mexicanas, como la Corriente de California y las aguas del Pacífico Tropical Oriental y del Mar Caribe. La literatura consultada en donde aparecen estos registros es la siguiente: Chamberlin (1919), Dales (1957), Rioja (1958, 1962), Reisch (1968), Salazar-Vallejo (1981) Salazar-Vallejo & Londoño (2004), Fernández-Álamo (1983, 1987, 1989, 1991, 1992, 1996, 2004, 2006), Fernández-Álamo *et al*. (2003), Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005). En trabajos recientes se han hecho registros de esta familia en varios países de la región tropical de América, como los de Díaz-Díaz *et al*. (2009), Cárdenas-Oliva *et al*. (2010) y Márquez-Rojas *et al*. (2013) que citan a *Sagitella kowalewski*, *Travisiopsis dubia* y *Typhloscolex muelleri* en la costa atlántica de Venezuela. Para el mar Caribe Dean (2012) registra tres especies de la familia Typhloscolecidae, pero sin especificar sus nombres. Aguirre & Canales (2017) incluyen a la familia en el cuadro de especies con tres de ellas registradas para Perú, pero sin mencionar los nombres.

Clave para géneros y especies
(modificada de Day 1967**)**

1 Prostomio con lóbulos ciliados, uno dorsal y uno ventral. (Fig. 2C) .....
.....*Thyphloscolex muelleri* Busch, 1851[1]
– Prostomio sin lóbulos ciliados **2**

2(1) Prostomio con un engrosamiento oval o piramidal rodeado por bordes redondeados que corresponden a los órganos nucales no libres. (Fig. 2 AI) .....
..... *Sagitella kowalewski* Wagner, 1872[2]
– Prostomio con órganos nucales libres en su extremo distal. (Fig. 2 BII) .....
..... *Travisiopsis* Levinsen, 1885

Comentarios

1) *Thyphloscolex muelleri* tiene una distribución cosmopolita ya que se ha registrado en todas las masas de agua que han sido exploradas en el planeta. En México tiene una amplía distribución ya que se ha encontrado en las costas occidentales de Baja California, en el Golfo de California, frente a las costas de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, así como en las costas de Campeche y las aguas del Canal de Yucatán en el Golfo de México. Treadwell (1943) la observó en el Atlántico frente a las Antillas menores y en el Pacífico frente a Ecuador y a Perú. Márquez-Rojas *et al*. (2013) la registraron en la costa atlántica de Venezuela.
2) *Sagitella kowalewski* también ha sido considerada cosmopolita, ya que sus registros se extienden en todas las aguas de los mares y los océanos del planeta, sin embargo es posible que se trate de una especie de aguas cálidas y templadas y que su presencia en aguas o regiones frías represente extensiones de dichas masas (Fernández-Álamo 2004). En las costas mexicanas se ha observado en las costas occidentales de Baja California, en el Golfo de California, frente a las costas de Colima, Guerrero y Oaxaca, así como en las costas de Campeche en el Golfo de México. Treadwell

(1943) la observó, como *Plotobia paucchaeta* en el Caribe central cerca de las Antillas menores y en el Pacífico frente a Ecuador y frente a Perú. Márquez-Rojas *et al*. (2013) la registró en la costa atlántica de Venezuela.

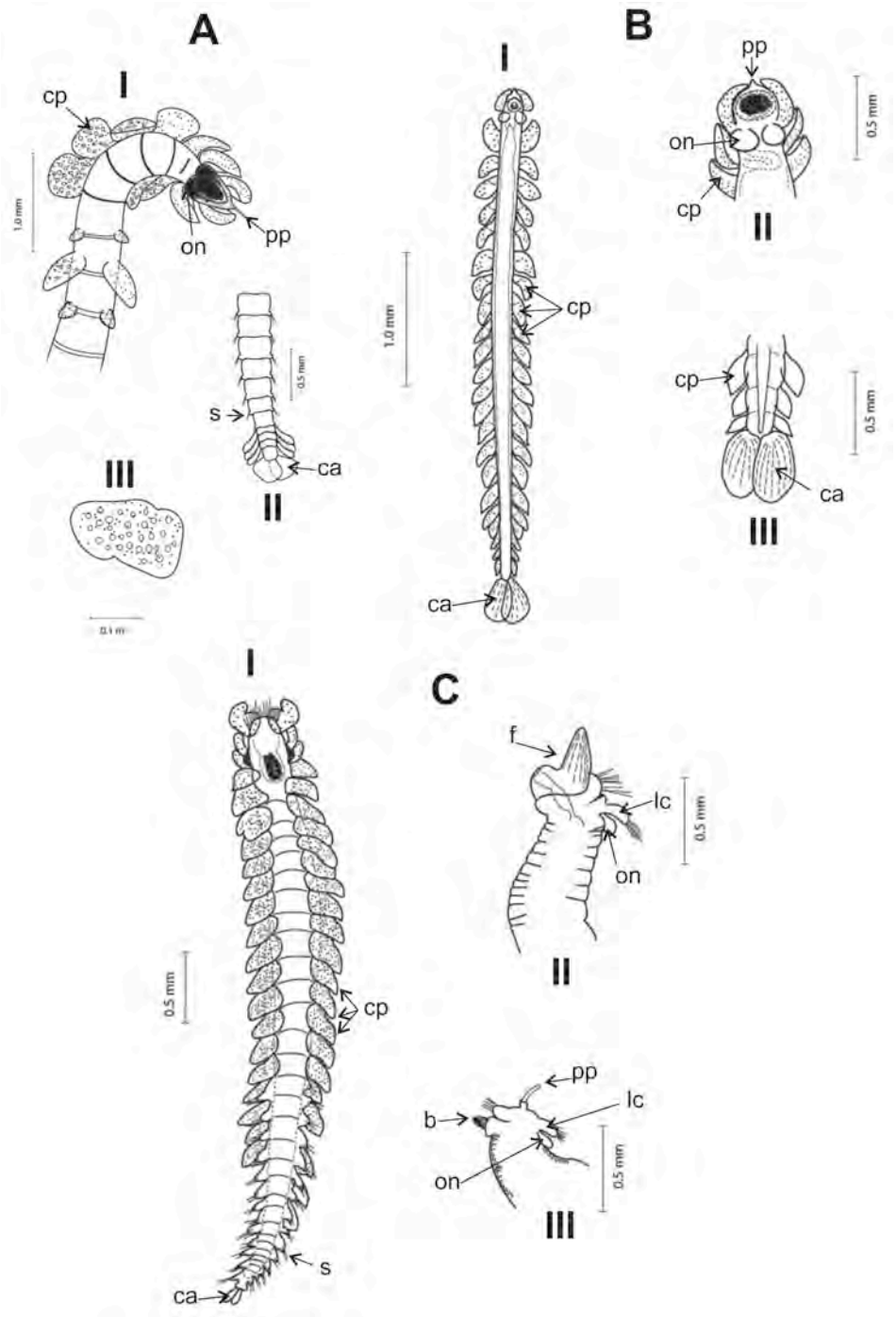


Figura 2. Tifloscolécidos registrados en costas mexicanas. A. *Sagitella kowalewski*. I. Región anterior, vista dorsal; II. Región posterior. III. Detalle de un cirro parapodial. B. *Travisiopsis dubia*. I. organismo completo, vista dorsal. II. Región anterior, vista dorsal. III. Región posterior. C. *Typhloscolex muelleri*. I. organismo completo, vista dorsal. II. Región anterior, vista lateral con la faringe evertida. III. Región anterior, vista lateral. Abreviaturas: pp= palpodio, cp= cirros parapodiales, ca= cirros anales, lc= lóbulos ciliados, on= órgano nucal, pp= palpodio, b= boca s= setas. Modificado de Fernández-Álamo (1983)

Clave para especies

Travisiopsis **Levinsen, 1885**
(modificada de Tebble 1960 y Day 1967)

1. Los órganos nucales están bordeando una carúncula media dorsal 2
– Sin carúncula media dorsal, órganos nucales redondeados ..... *T. dubia* Støp-Bowitz, 1948 [1]

2(1) Carúncula de forma ovalada o redondeada 3
– Carúncula de otra forma 4

3(2) Órganos nucales simples; cirros anales subtriangulares ..... *T. lobifera* Southern, 1910 [2]
– Órganos nucales ramificados; cirros anales espatulados .....*T. coniceps* (Chamberlin, 1919) [3]

4(2) Carúncula de forma más o menos triangular, órganos nucales simples y digitiformes; cirros anales largos y ovados ..... **T. lanceolata* Southern, 1911
– Carúncula de forma rectangular, órganos nucales semicirculares; cirros anales espatulados. .....**T. levinseni* Southern, 1911

*Especies no registradas en las regiones estudiadas

Comentarios

1) *Travisiopsis dubia* se ha observado en el Atlántico, Índico y Pacífico. En México existen registros en el Golfo de California y frente a las costas de Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca. Márquez-Rojas *et al*. (2013) la registraron en la costa atlántica de Venezuela.
2) *Travisiopsis lobifera* se distribuye en las aguas cálidas y templadas de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En las costas mexicanas solo se han hecho dos observaciones, una frente al noroeste de la península de Baja California (Dales 1957) y en la Bahía de Manzanillo, Colima (Rioja 1962).
3) *Travisiopsis coniceps* no se ha registrado en aguas mexicanas y Chamberlin (1919) la describió como *Plotobia coniceps* frente a Perú y al sureste de las islas Galápagos.

Agradecimientos

Un reconocimiento muy especial a: Adrián Fernández por digitalizar los dibujos, y a Magali Roa Venicio por la organización de las referencias y la edición del manuscrito.

Referencias

Aguirre L. & Canales R. 2017. Poliquetos de Perú: estado actual y perspectivas para la investigación. *In*: Díaz-Díaz, OF, Bone D, Rodríguez CT & Delgado-Blas (eds.). Poliquetos de Sudamérica. Vol. Esp. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, 149 pp.

Benham WB. 1929. The pelagic Polychaeta. British Antarctic (Terra Nova) Expedition, 1910. Brit Mus Nat Hist Rep Zool 7: 183–201.

Cárdenas-Oliva, A. V., Díaz-Díaz, O. & Márquez- Rojas, B. 2010. Caracterización taxonómica de los poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma norte de la Península de Paria y Golfo de Paria, V enezuela. Bol. Inst. Oceanogr, Venezuela 49(1): 53–63.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool Harvard 48: 1–514.

Dales RP. 1955. The evolution of the pelagic alciopid and phyllodocid polychaetes. Proc Zool Soc Lond 125: 411–420.

Dales RP. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. Bull Scripps Inst Oceanogr Univ Calif 7: 99–168.

Dales RP & Peter G .1972. A synopsis of the pelagic polychaeta. J Nat Hist 6: 55-92. Day JH 1967 A Monograph on the Polychaeta of southern Africa. Part 1 Errantia. Brit Mus (nat Hist) Publ 656: 1–458.

Dean HK. 2012. A literatura review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.

Díaz-Díaz, OF, Henriquez, E., Liñero-Arana, I. & Marín. B. 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. Ciencia y Mar XIII (38): 15–26.

Eklöf J, Pleijel F & Sundberg P. 2007 Phylogeny of benthic Phyllodocidae (Polychaeta) based on morphological and molecular data. Mol Phyl Evol 45: 261–271.

Feigenbaum, D. 1979. Predation on chaetognaths by Typhloscolecidae polychaetes: one explanation for headless specimens. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 59: 631-633.

Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacífico Tropical

Oriental: Sistemática y Zoogeografía. Tes Doc Univ Nal Autón México, 481 pp.

Fernández-Álamo MA. 1987. Distribución y abundancia de los poliquetos pelágicos (Annelida: Polychaeta) en el Golfo de Tehuantepec, México, *In*: Gómez Aguirre S & Arenas Fuentes V (eds.) Contrib Hidrobiol U.N.A.M México DF, pp: 267–278.

Fernández-Álamo MA. 1989. Una aportación al conocimiento del zooplancton del Golfo de California. Mem VII Simp Intern Biol Mar UABCS, pp 17–22.

Fernández-Álamo MA. 1991. The Holoplanktonic Polychaetes from the Gulf of California during August September, 1977. CalCOFI Rep 32: 97–104.

Fernández-Álamo MA. 1992. Distribución y abundancia de los poliquetos holoplanctónicos en el Golfo de California durante marzo y abril de. 1984. Invest Mar CICIMAR 7(1): 75–89.

Fernández-Álamo MA. 1996. Holoplanktonic polychaetes from the southwestern region of Baja California, México, in March, 1977. An Inst Biol UNAM Ser Zool 67(1): 51–66.

Fernández-Álamo MA. 2004. Distribution of holoplanktonic typhloscolecids (Annelida-Polychaeta) in the eastern tropical Pacific Ocean. J Plankton Res 26(6): 647–657.

Fernández-Álamo MA. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition "El Golfo 6311-12" of Scripps Institution of Oceanography. Sci Mar 70S3: 209–215.

Fernández-Álamo MA, Sanvicente-Añorve L & Alatorre-Mendieta MA. 2003. Changes in pelagic Polychaete Assemblages along the California Current System. Hydrobiologia 496: 329–336.

Friedrich H. 1950. Beitrage sur kenntnis der Polychaeten familien Typhloscolecidae: (Fie pelagischen Polychaeten der "Meteor" Expedition II). Zool Jb Abt System 79: 309–320.

Halanych KM, Cox LN & Struck TH. 2007. A bried review of holopelagic annelids. Integr Comp Biol 47(6): 872–879.

Márquez-Rojas B. Díaz-Díaz O & Balza MA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. Pam-American J Aquat Sci 8 (3):160–165.

Øresland V & Bray RA .2005. Parasites and headless chaetognaths in the Indian Ocean. Mar Biol 147: 725–734.

Øresland V & Pliejel F. 1991. An ectoparasitic typhloscolecid polychaeteon the chaetognath Eukronhia hamaca from de Antartic Peninsula. Mar Biol 108: 429–432.

Pleijel F & Dales RP .1991. Polychaetes: British Phyllodocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans. Synop Br Fauna N S 45: 1–202.

Reibish J. 1895. Die pelagischer Phyllodociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboltd-Stiftung 2: 1–63.

Reisch DJ. 1968. A biological survey of Bahia de los Angeles, Gulf of California, México. II Benthic polychaetous annelids. Trans of San Diego Soc Na Hist 15(7): 67–106.

Rioja E. 1958. Estudios anelidológicos XXII. Datos para el conocimiento de la fauna de Anélidos Poliquetos de las costas orientales de México. An Inst Biol UNAM Ser Zool 29: 219–301.

Rioja E. 1962. Estudios anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol UNAM Ser Zool 32: 131–229.

Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.

Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press New York, 354 pp.

Salazar-Vallejo SI. 1981. La colección de poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León, México. Tes Prof Univ Autón Nuevo León, 156 pp.

Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol UNAM Ser Zool 75(1): 9–97.

Støp-Bowitz C. 1948. Polychaeta. Rep "Michael Sars" North Atlantic Deep-Sea Exp 1910 5(8): 1–91.

Støp-Bowitz C. 1992. Polychètes pélagiques des campagnes de "L´OMBANGO" dans les eaux équatoriales et tropicales ouesr-africaines. Editions de l´ORSTOM, Paris. 115 pp.

Uljanin B. 1878 Sur le genre Sagitella N. Wagner. Arch Zool Exp Gen 7: 1–32.

Tebble N. 1960. Distribution of pelagic polychaetes in the South Atlantic Ocean. Discovery Rep, 30: 161–300.

Tebble N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. Bull Brit Mus (nat Hist) Zool 7: 371–492.

Treadwell AL. 1943 Polychaetous annelids. Biology 4. Carnegie Inst Wash Dept Terrestrial Magnetism 555: 31–59.

Uljanin B. 1878. Sur le genre *Sagitella* N. Wagner. Arch Zool Exp Gen 7: 1–32.

Ushakov PV. 1972. Polychaeta 1 Polychaetes of the sub-order Phyllodociforma of the Polar Basin and the north-western part of the Pacific. Akad Nauk SSR Zool Inst Fauna USSR 102: 1–271. (translated from the Russian by the Israel Program for Scientific Translation

Vicencio-Aguilar ME & Fernández-Álamo MA. 2005. Radiolarios, cnidarios, anélidos, crustáceos y quetognatos del plancton en el Golfo de California. Rev Soc Mex Hist Nat 2(1): 91–106.


UNIVERSIDAD AUTONOMA D NUEVO LEON
ALERE FLAMMAM VERITATIS
UANL