

30. Maldanidae Malmgren, 1867

Sergio I. Salazar-Vallejo¹ & 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).

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 filogenéticas 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) reevaluó 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 redescubrir *Clymenura gracilis* Hartman, 1969. Por otro lado, de Assis *et al.* (2010) realizaron un análisis filogenético 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, Z₂, 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 primitivos 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

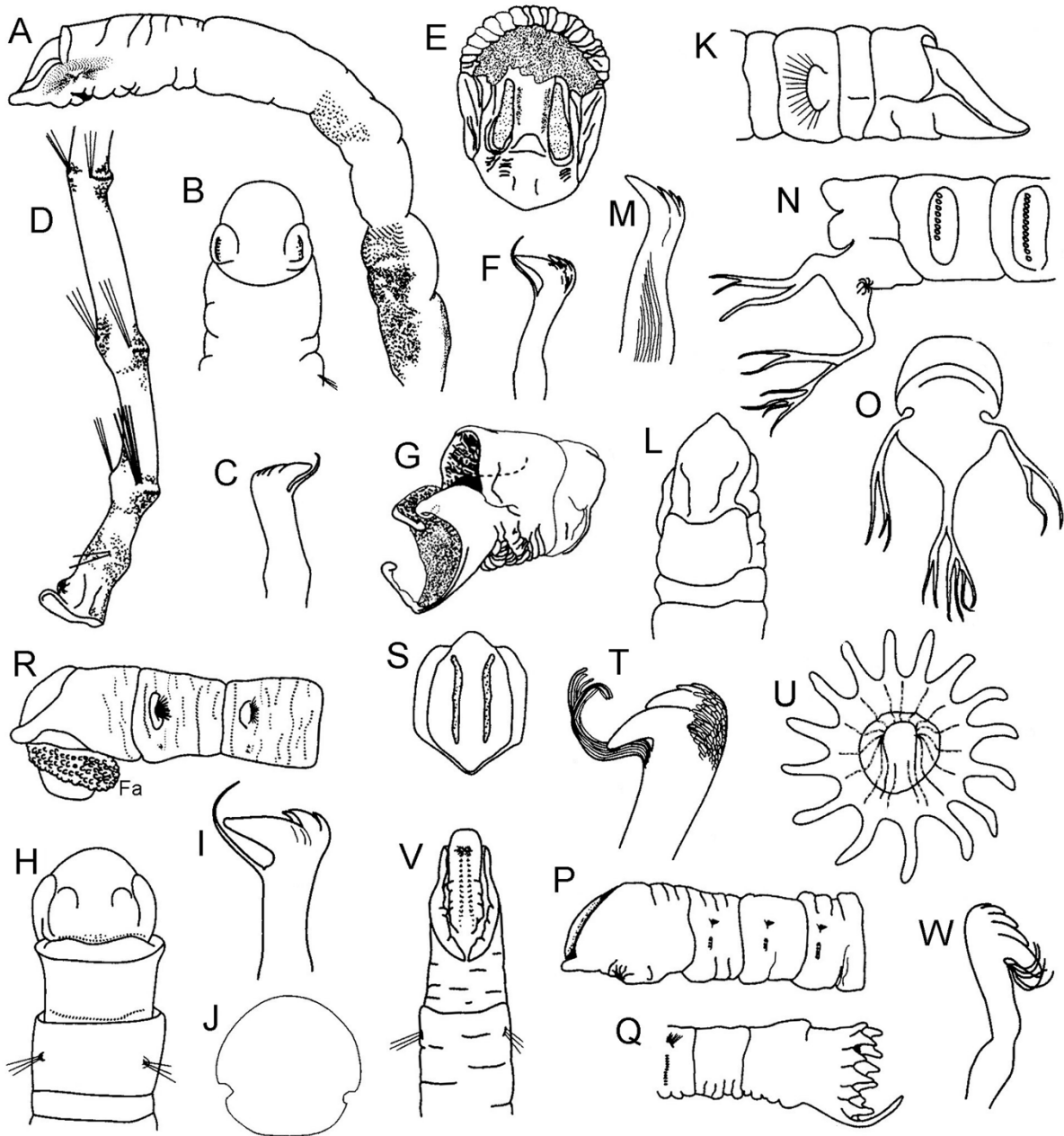


Figura 1. *Asychis abyssicolus*: A) Extremo anterior, VL; B) Mismo, VD; C) Gancho; D) Extremo posterior, VL; *A. atlanticus*: E) Extremo anterior, VF; F) Gancho acicular del setígero 2, VL; G) Extremo posterior, VL; *A. brasiliensis*: H) Extremo anterior, VD; I) Gancho; J) Extremo posterior, VF; *A. ramosus*: K) Extremo anterior, VL; L) Mismo, VD; M) Gancho acicular; N) Extremo posterior, VL; O) Mismo VF; *Axiiothella 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 nucleares 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, Z₁, 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 setíferos llevan los nefridios (setíferos 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 setíferos del tronco posterior realizan la ventilación por movimientos peristálticos hacia atrás o hacia delante. En algunos géneros, las notosetas del setífero 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 setíferos 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 setíferos anteriores, pero se torna longitudinal en setíferos 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.

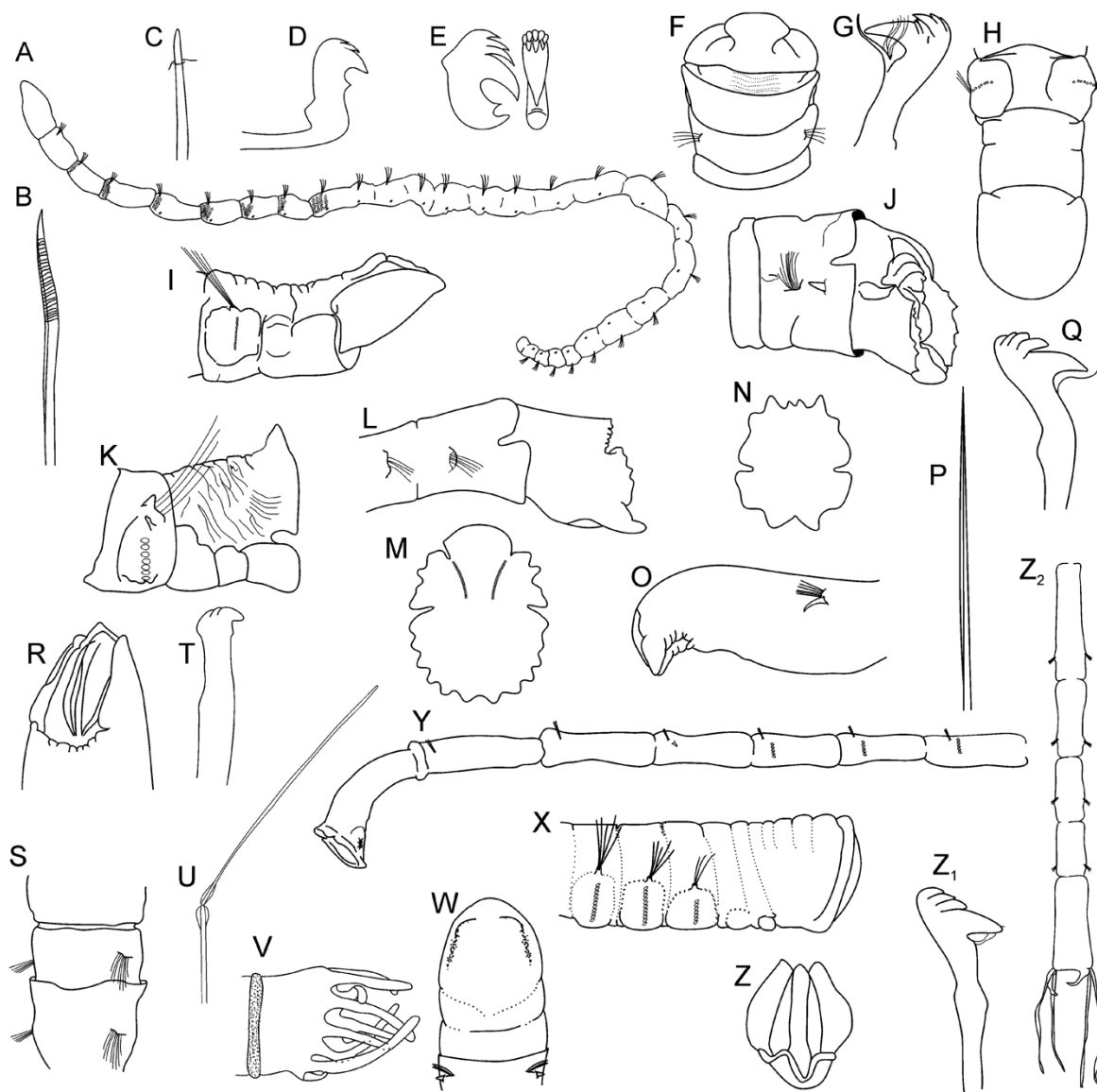


Figura 2. *Boguea enigmatica*: A) Ejemplar completo, VL; B) Notoseta del setígero 16; C) Espina acicular del setígero 27; D) Uncino del setígero 2 (juveniles); E) Uncinos setígero 7, VL y VF; *Chirimia amoena*: F) Extremo anterior, VD; G) Gancho; H) Extremo posterior, VV; I) Extremo posterior, VL; *C. 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; Z₁) Gancho; Z₂) 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 subrostró 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 redesccripciones 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 | |
| <i>Boguea enigmatica</i> Hartman, 1945 (G, C) | |
| – Sin uncinos aviculares, sólo ganchos rostrados | 3 |

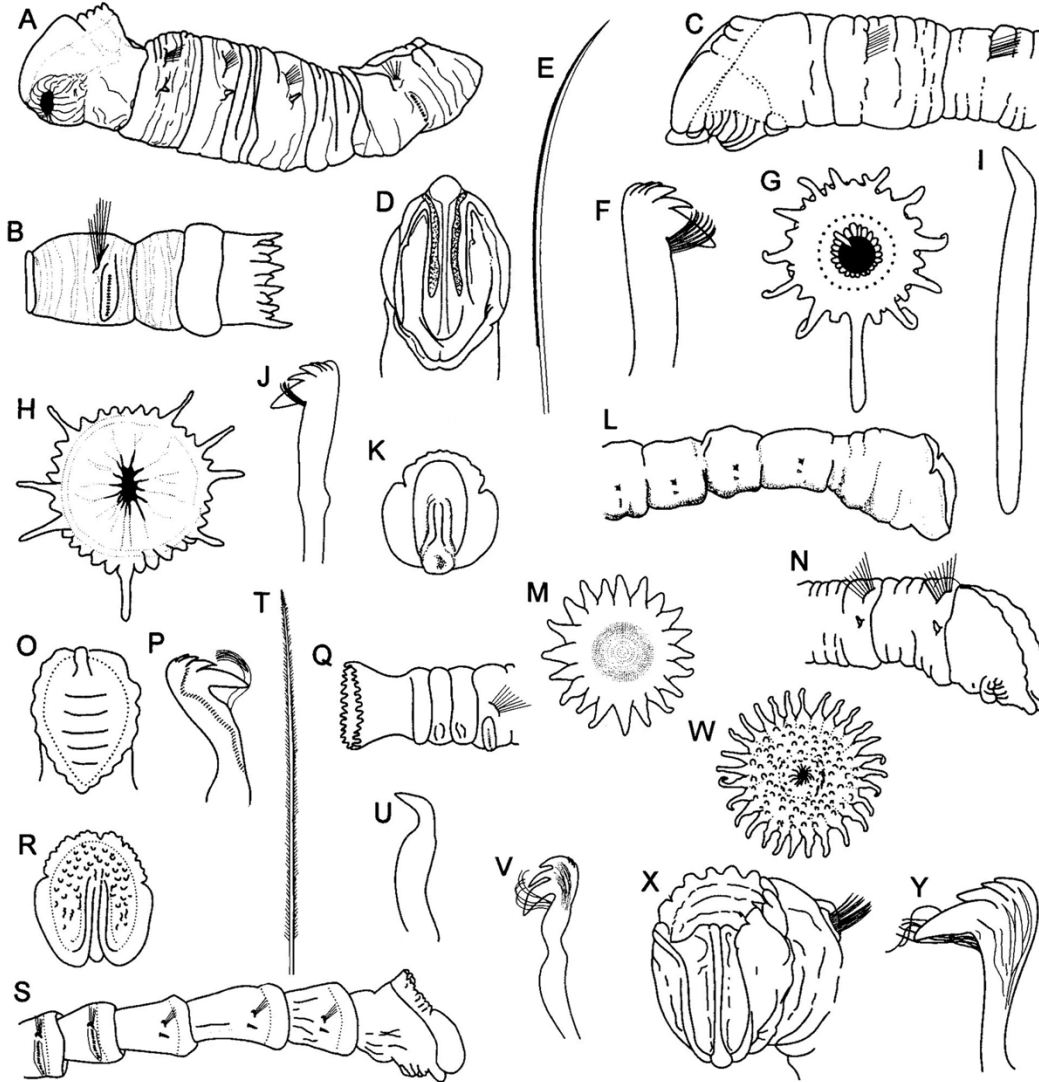


Figura 3. *Euclymene coronata*: A) Extremo anterior, VL; B) Extremo posterior, VL; *E. rubrocincta*: C) Extremo anterior, VL; D) Placa cefálica, VF; E) Notoseta capilar; F) Gancho; G) Placa anal, VF; *Heteroclymene glabra*: H) Placa anal, VF; I) Espina del setífero 1; J) Gancho; *Isocirrus corallicolus*: 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 setífero 1; V) Gancho; W) Placa anal, VF; *I. tropicus*: X) Placa cefálica, VF; Y) Gancho.

- 3(2) Ganchos en hileras dobles desde el setífero 5 (Fig. 7N), diente principal separado de los accesorios; segmentos posteriores con collares . . . **Rhodininae** . . . setíferos 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) Setífero 4 sin collar; pigidio cónico *Lumbriclymene* Sars, 1872¹
 - Setífero 4 con un collar conspicuo; neurópodos 1-3 con espinas (Fig. 20); 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); setíferos 5–8 con 6–10 uncinos, cada uno con hasta 6 bárbulas; dos aquetos (Fig. 6D)
 *Notoproctus oculus* Arwidsson, 1907² (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 setíferos (Fig. 6J, K); notosetas lanceoladas, espatuladas; con hasta 17 setíferos (Fig. 6F)
 *Micromaldane ornithochaeta* Mesnil, 1879³ (G, C, Q)
 – Con espinas aciculares en los primeros tres setíferos 8
- 8(7) Setíferos 1–3 con 4 (3–5) espinas en los neurópodos; embudo anal simétrico, con cirros anales *Nicomache* Malmgren, 1865
 – Setíferos 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); setífero 1 con collar (Fig. 7P); neurópodos 1–3 con uncinos barbulados . . . *Sabaco* Kinberg, 1867 . . . setíferos 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); setífero 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) Setífero 1 sin collar (raramente presente); notosetas tipo A o C 13
 – Setífero 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) Setífero 5 con 50 o más uncinos por lado; órganos nucales divergentes posteriormente (Fig. 7Y) *Sonatsa* Chamberlin, 1919
 – Setífero 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

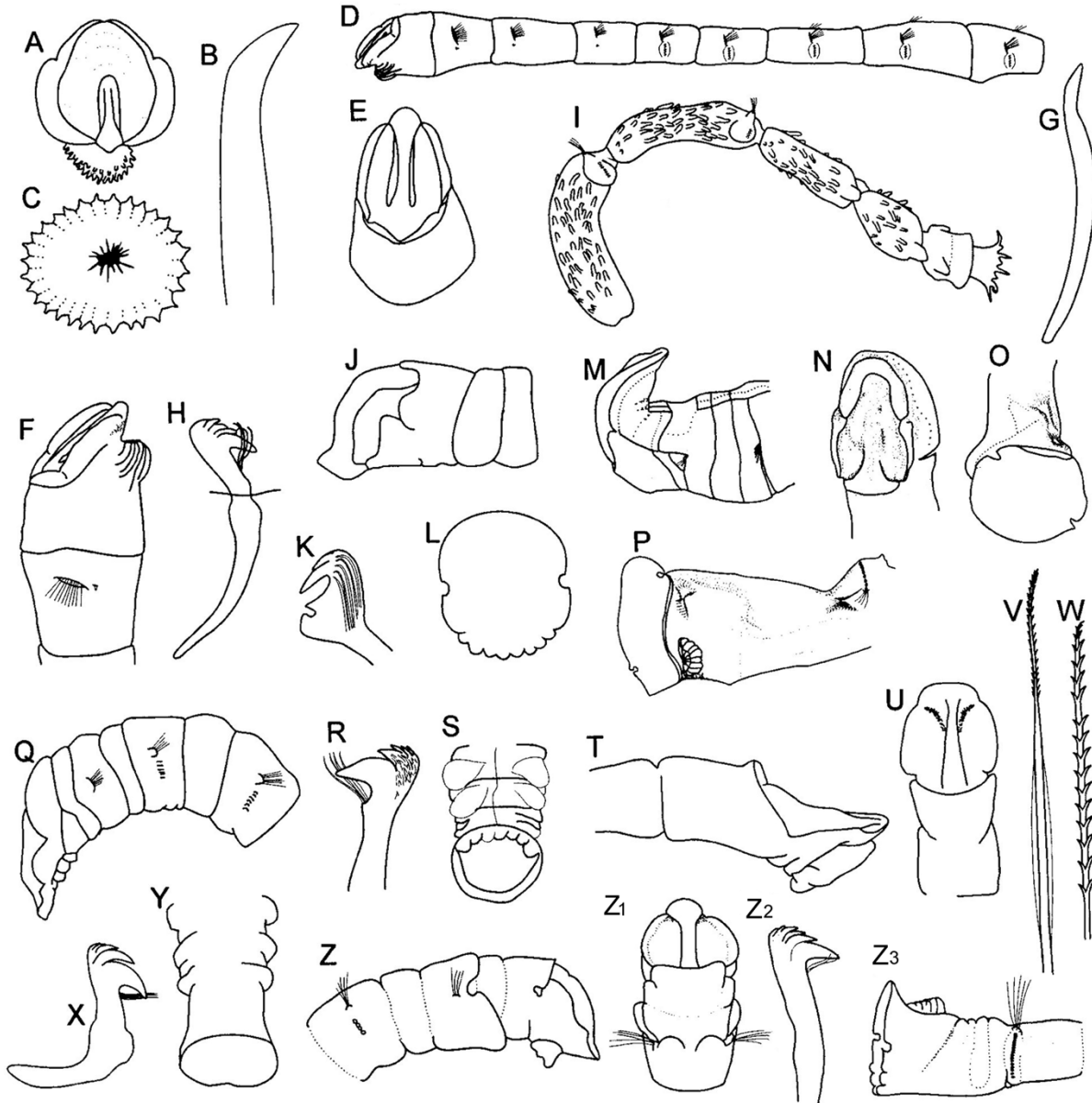


Figura 4. *Isocirrus reticulatus*: A) Placa cefálica, VF; B) Espina acicular; C) Placa anal, VF; *Johnstonia duplicata*: D) Extremo anterior, VL; E) Placa cefálica, VF; F) Extremo anterior, VL; G) Espina acicular; H) Gancho; I) Extremo posterior, VL; *Maldane cristata*: J) Extremo anterior, VL; K) Gancho; L) Placa anal, VF; *M. cuculligera*: M) Extremo anterior, VL; N) Placa cefálica, VD; O) Placa anal, VF; P) Extremo posterior, VL; *M. gorgonensis*: R) Gancho; S) Extremo posterior, VV; 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; Z₁) Mismo, VD; Z₂) Gancho; Z₃) 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. 2Z₂); 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, 1919⁶ (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).

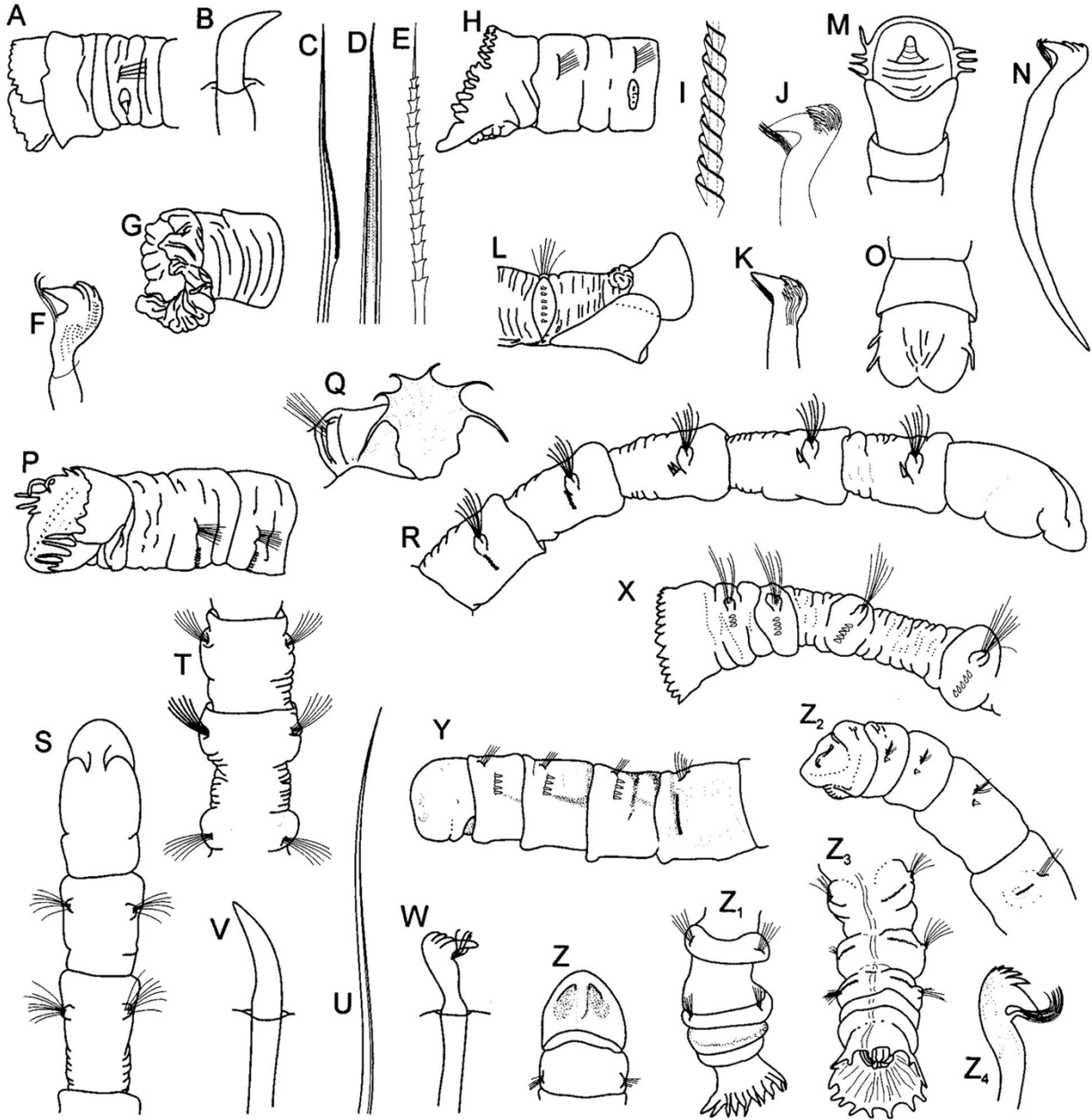


Figura 5. *Metasychis collariceps*: A) Extremo anterior, VL; B) Gancho acicular del setífero 1; C) Notoseta limbada de margen finamente serrado; D) Notoseta bilimbada; E) Notoseta espiralada; F) Gancho del setífero 4; G) Extremo posterior, VL; *M. disparidentatus*: H) Extremo anterior, VL; I) Porción de notoseta espiralada del setífero 14; J) Gancho del setífero 2, VL; K) Gancho rostrado del setífero 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) Setíferos 7-9, VD; U) Seta capilar; V) Gancho acicular del setífero 1; W) Gancho rostrado del setífero 4; X) Extremo posterior, VL; *N. antillensis*: Y) Extremo anterior, VL; Z) Extremo anterior, VD; Z₁) Extremo posterior, VD; *N. carinata*: Z₂) Extremo anterior, VL; Z₃) Extremo posterior, VV; Z₄) 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, 1951⁸ (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, 2007⁹ (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, 1900¹²

- 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 setífero: 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 setífero: 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, 1860¹³

- 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. 4Z₃); 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.

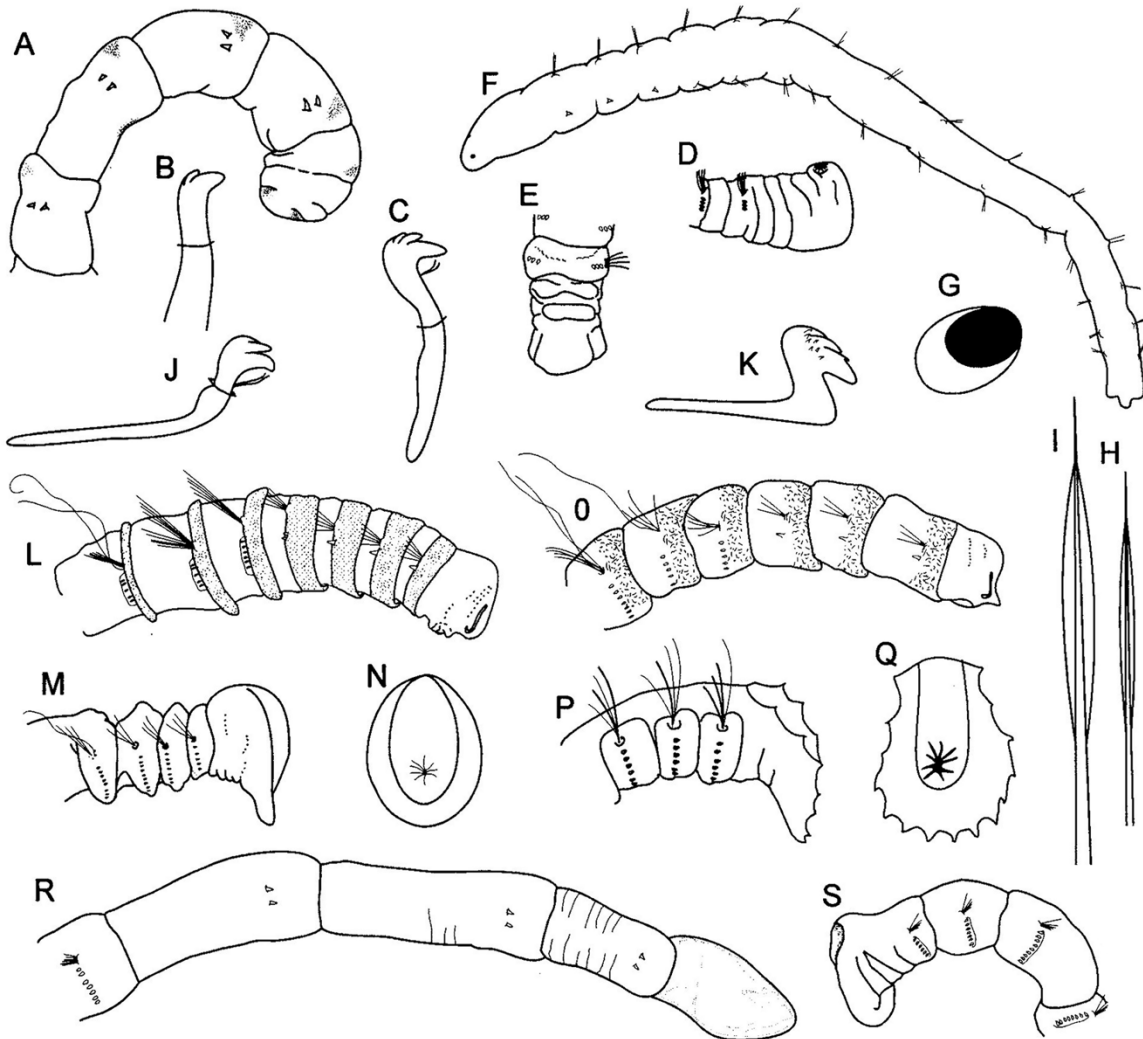


Figura 6. *Notoproctus oculatus*: A) Extremo anterior, VL; B) Gancho el setígero 5; C) Gancho del setígero 9; D) Extremo posterior, VL; E) Mismo, VV; *Micromaldane ornithochaeta*: F) Organismo completo, VDL; G) Ocelo lenticulado; H-I) Notosetas; J) Uncino acicular; K) Uncino avicular; *Petaloproctus 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 setíferos; setíferos 1–3 con 1–2 espinas (Fig. 5V) *N. (L.) arwidssoni* Blake, 1985 (P)
- 2(1) Setíferos anteriores con una espina acicular; 22 setíferos; placa anal con 17–31 cirros asimétricos (Fig. 5Z₃) *N. (N.) carinata* Moore, 1906 (B, P Q)
 – Setíferos anteriores con 3–5 espinas aciculares; 22 setíferos; placa anal con 22 cirros (Fig. 5Z₁) *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); setífero 4 con 5 uncinos barbulados
 *P. socialis* Andrews, 1891 (G, C; P Q)
 – Prostomio truncado (Fig. 6L); setífero 4 con 1–2 espinas aciculares
 *P. neoborealis* Hartman, 1969¹⁵ (B, P Q)
- 15) Podría incluir registros de *P. borealis* Arwidsson, 1907.

Praxillella Verrill, 1881

(modificada de Hartman 1969)

- 1 Cuerpo con 36 setíferos; placa cefálica con muescas lateral y posterior someras; 20–24 cirros anales medianos *P. elongata* (Webster, 1879) (G, C)
 – Cuerpo con 18 setíferos 2
- 2(1) Placa anal con muchos cirros 3
 – Placa anal con tres cirros largos (Fig. 7G); unos 18 setíferos *P. triflora* Hartman, 1960 (B, P)

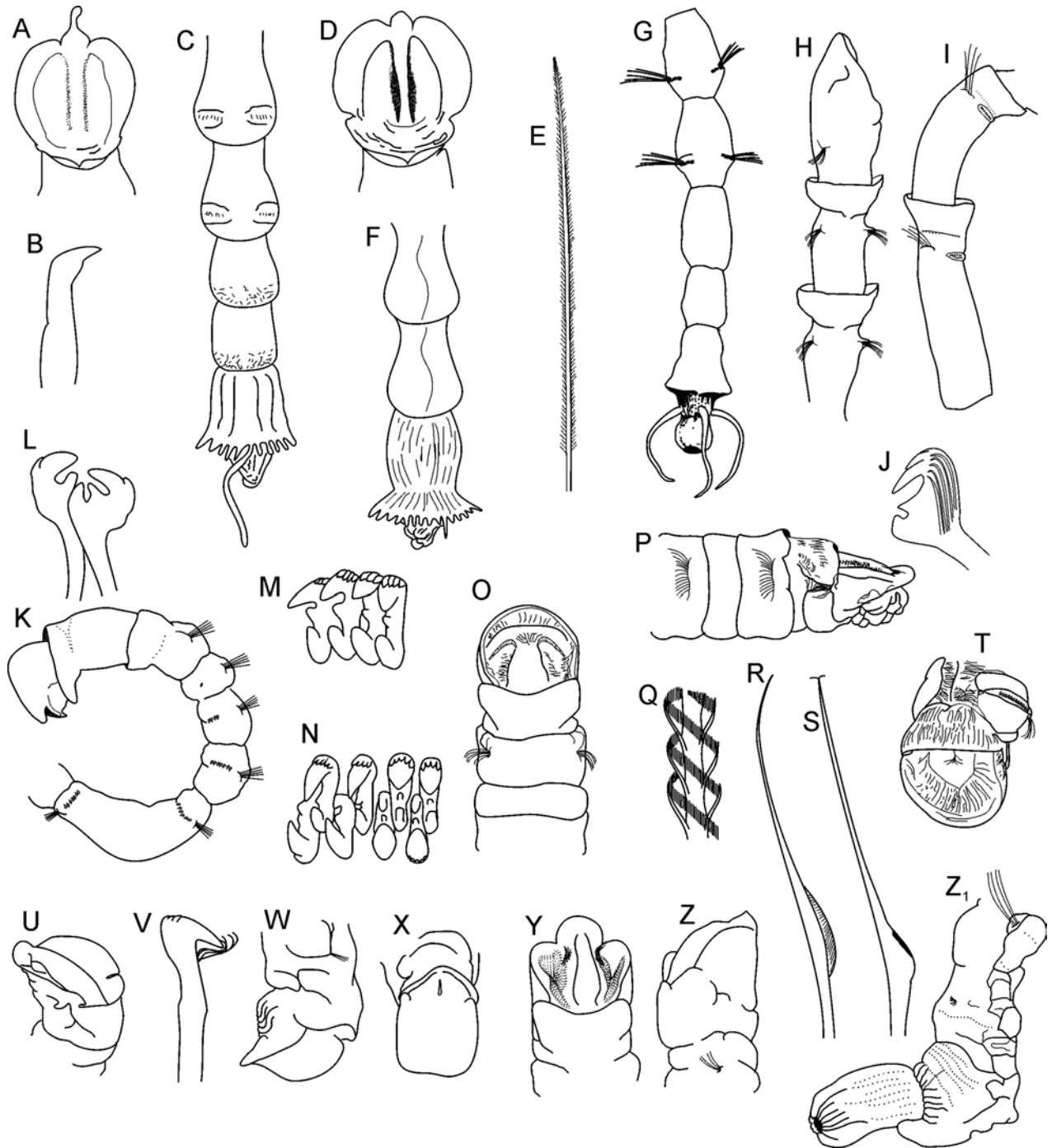


Figura 7. *Praxillella gracilis*: A) Placa cefálica, VF; B) Espina acicular; C) Extremo posterior, VV; *P. pacifica*: D) Placa cefálica, VF; E) Notoseta plumosa; F) Extremo posterior, VV; *P. trifila*: G) Extremo posterior, VV; *Rhodine bitorquata*: H) Extremo anterior, VD; I) Segmentos 4-5, VL; J) Uncino; *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; Z₁) 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, 1929¹⁶ (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 ($\frac{1}{4}$ superficie cefálica), semilunares; placa anal con escotaduras someras, poco definidas (Fig. 7Z₁) *S. meridionalis* Chamberlin, 1919 (P)
- Órganos nucales largos ($\frac{1}{2}$ 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 Über die Skandinavischen und Arktischen Maldaniden nebst zusammenstellung der Ubrigen bisher 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. *Axiiothella 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 (*Polymoe* – *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 Maldaniae. *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 phylogeographic 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, Grønlandiæ, 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 sédentaires 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 oerstedii*. *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 oerstedii*. *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 annelids 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-González³ & Luis F. Carrera-Parra¹

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* Meczniow, 1865, que fue el primer género propuesto en el grupo por Meczniow (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 simbioses 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 simbioses, 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 toda 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.

Microphthalmus Mecznirow, 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 simbioses 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 depósito 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 simbiote, 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 nucleares), 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 Microphthalamidae fueron abordadas por distintos autores. Así, Pleijel (1998) y Pleijel & Dahlgren (1998) concluyeron que, aunque *Hesionides* y *Microphthalmus* formaban un grupo monofilético, 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 *Microphthalmus* 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 Microphthalmidae. Cinco géneros tienen 6 pares, pero sólo en *Friedericiella*, *Microphthalmus* y *Westheidius* 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 sesquirrámicos o birrámicos. 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 *Westheidius* 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 redescrición reciente. En los pies de figura, las vistas se abrevian así: **VD** para vista dorsal, **VL** vista lateral y **VV** vista ventral.

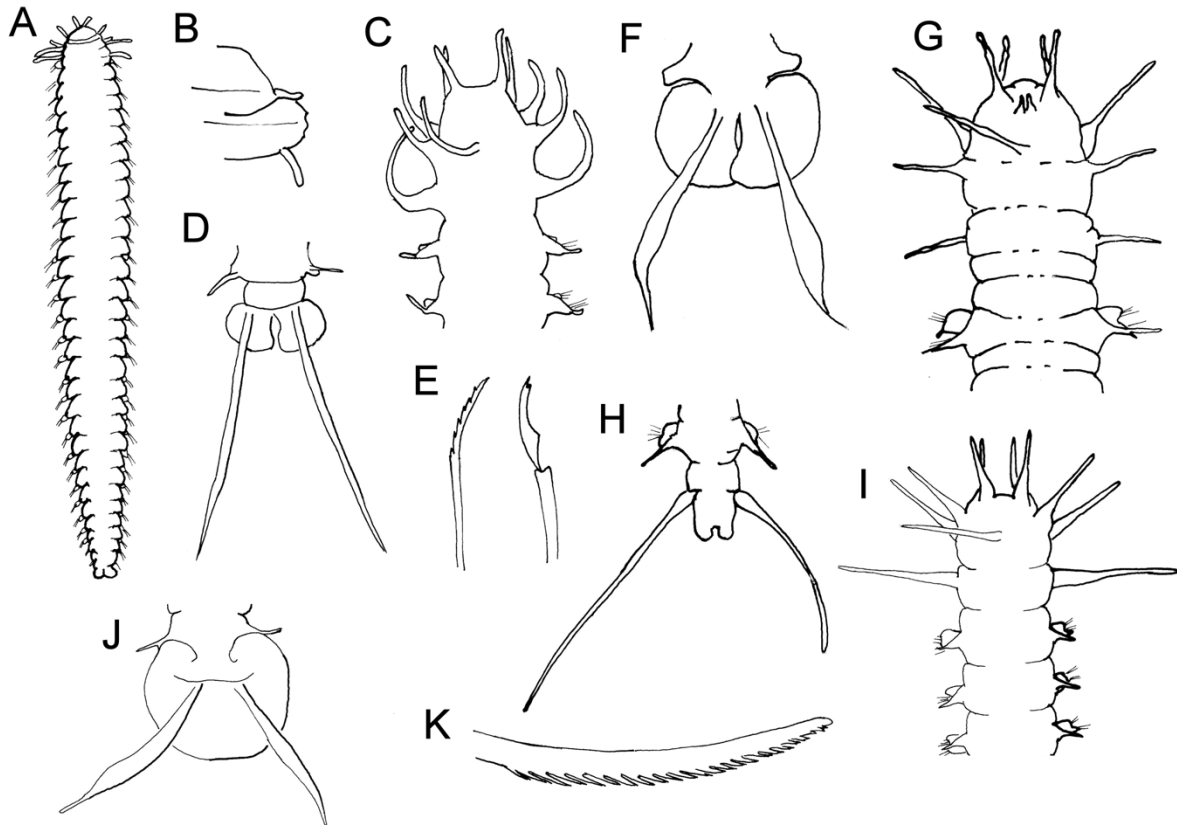


Figura 1. *Hesionella macculochae*: A) Ejemplar completo, VD; B) Parápodo; *Hesionides arenaria*: C) Extremo anterior, VD; D) Extremo posterior, VV; E) Noto- y neuroseta; *H. a. pacifica*: F) Extremo posterior, VV; *H. gohari*: G) Extremo anterior, VD; H) Extremo posterior, VD; *H. unilamellata*: I) 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; setífero 1 con grandes falcíferos 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, falcíferos con láminas más largas que anchas; membrana anal foliosa, nunca convoluta 5
 – Parápodos anteriores (setíferos 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 simbiote de sipuncúlidos *W. hamosus* (Westheide, 1982) (G, C)
- 5(4)** Parápodos medianos con notosetas *Microphthalmus* Meczniow, 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 Falcíferos 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 Meczniow, 1865

(Modificada de Uebelacker 1984)

- 1** Neurosetas simples y compuestas; notosetas aciculares y pectinas 2
 – Neurosetas todas compuestas; membrana anal con margen liso 6

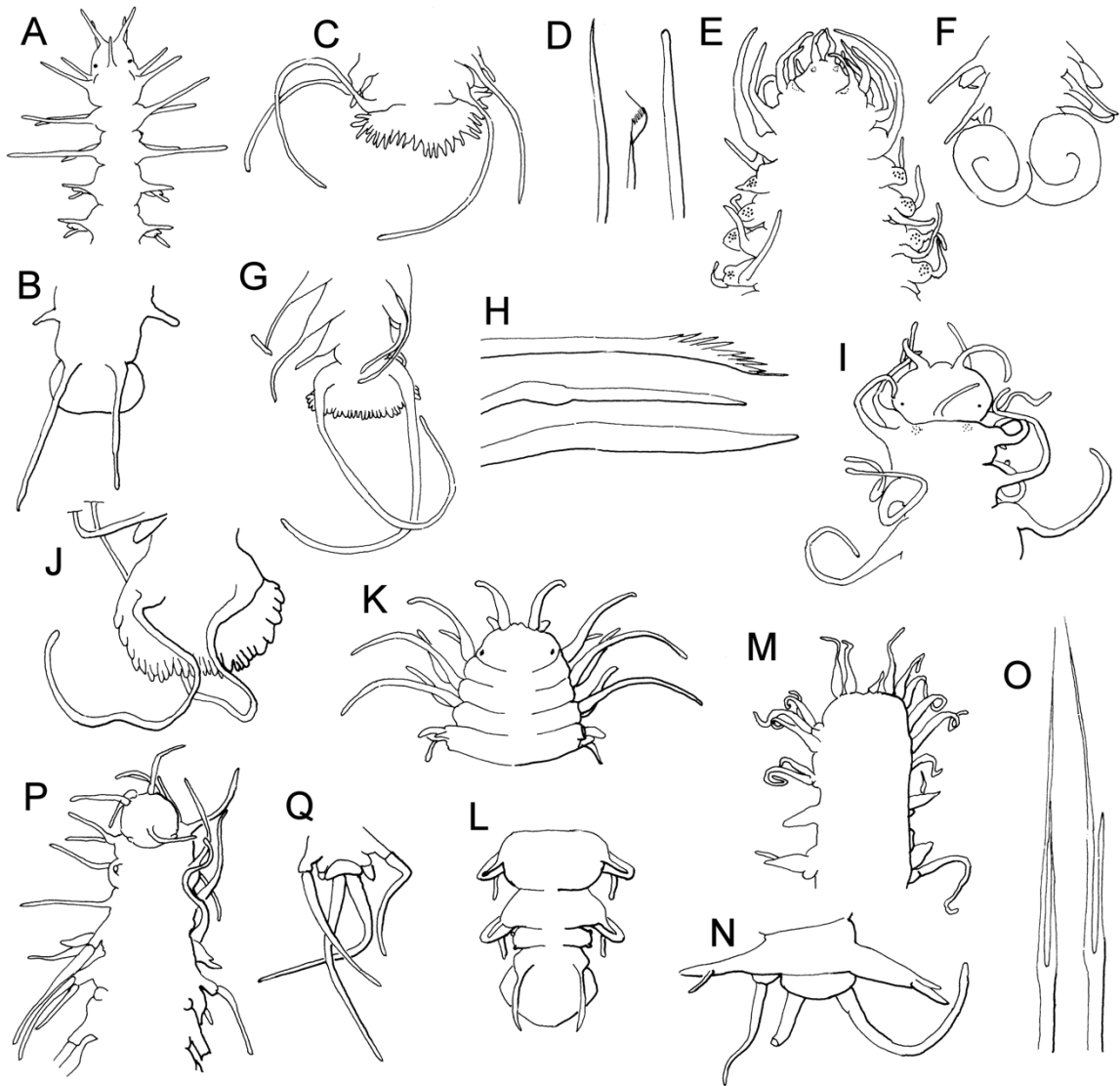


Figura 2. *Microphthalmus arenarius*: A) Extremo anterior, VD; B) Extremo posterior, VV; *M. bermudensis*: C) Extremo posterior, VV; D) Notosetas y notacícula (a la derecha); *Westheideius hamosus*: E) Extremo anterior, VD; F) Extremo posterior, VD; *M. hartmanae*: G) Extremo posterior, VV; H) Notosetas 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. szelkowi* Meczniow, 1865*
 – Dorso con pigmento difuso; cirro dorsal rebasa fácilmente las neurosetas
 *M. sp C* Uebelacker, 1984 (G, C)

- 4(2)** Falcíferos compuestos bidentados; membrana anal con margen truncado, fimbriado ... **5**
 – Falcíferos 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)

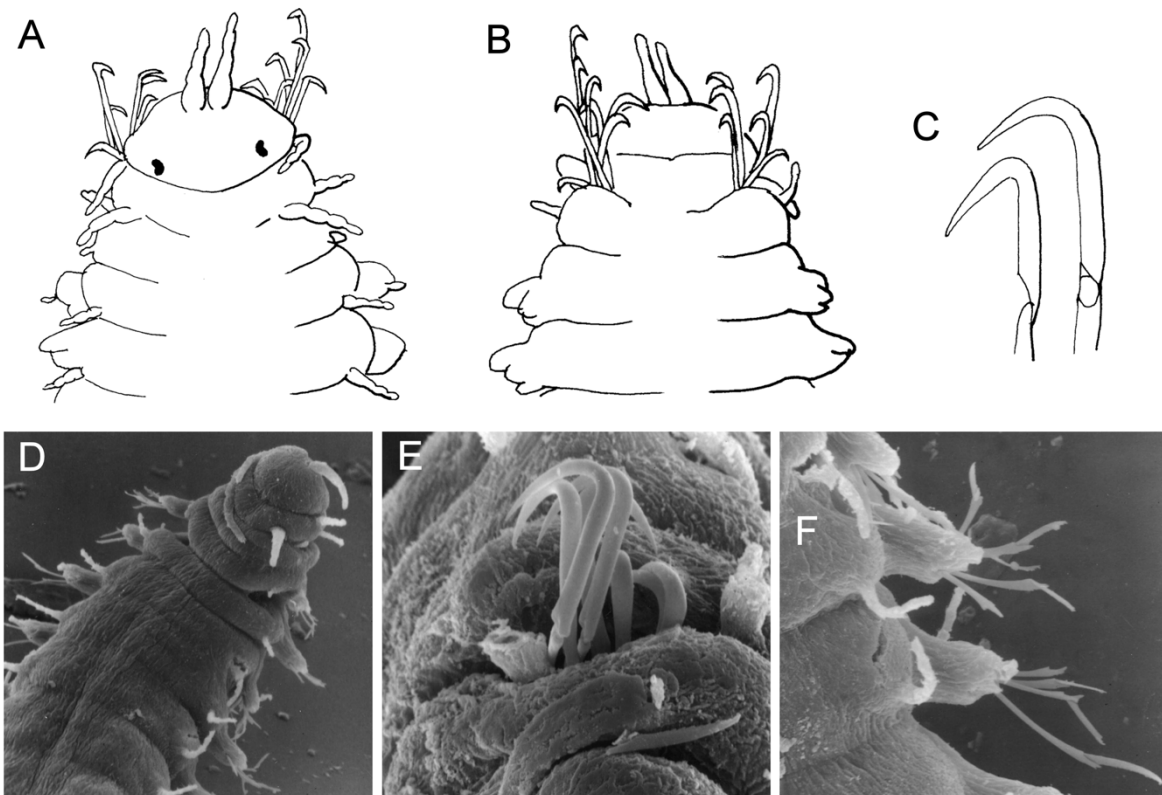


Figura 3. *Struwela nodti*: A) Extremo anterior, VD; B) Mismo, VV; C) Neurofalcíferos del setígero 1); *S. camposi*: D) Extremo anterior, VD; E) Neurofalcíferos del setígero 1; F) Parápodos derechos de los setígeros 4 y 5, VD.

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, 2019¹ (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 incrementa 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, Mollusca) 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 hesionoides; 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, Polychaeta (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* Mecznirow (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. *Mikr 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 oscuro 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 *Micronephtys* 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

fue posteriormente sinonimizado con *Aglaophamus*. Friedrich (1939) estableció el género *Micronephthys* que se caracteriza por presentar la branquia interrimal 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, *Inermonephthys*.

Posteriormente, Imajima & Takeda (1987) erigieron un nuevo género a partir de una de las especies descritas por Hartman en 1950, *Dentinephthys 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 *Dentinephthys* 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 *Bipalponephthys* 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 *Micronephthys* al estimar que todos los caracteres que se proponen como diagnósticos de *Bipalponephthys* son los mismos que caracterizan a la especie tipo de *Micronephthys*, *M. minuta* (Théel, 1879). Es evidente que la validez de los géneros *Dentinephthys* y *Bipalponephthys* 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 *Micronephthys*, 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 *Inermonephthys* (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 *Inermonephthys 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 *Inermonephthys*, la probóscide no porta papilas. Internamente, la probóscide porta un par de maxilas laterales, que pueden ser cónicas (*Aglaophamus*, *Bipalponephthys*, *Micronephthys* y *Nephtys*) o fusiformes (*Inermonephthys*) 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

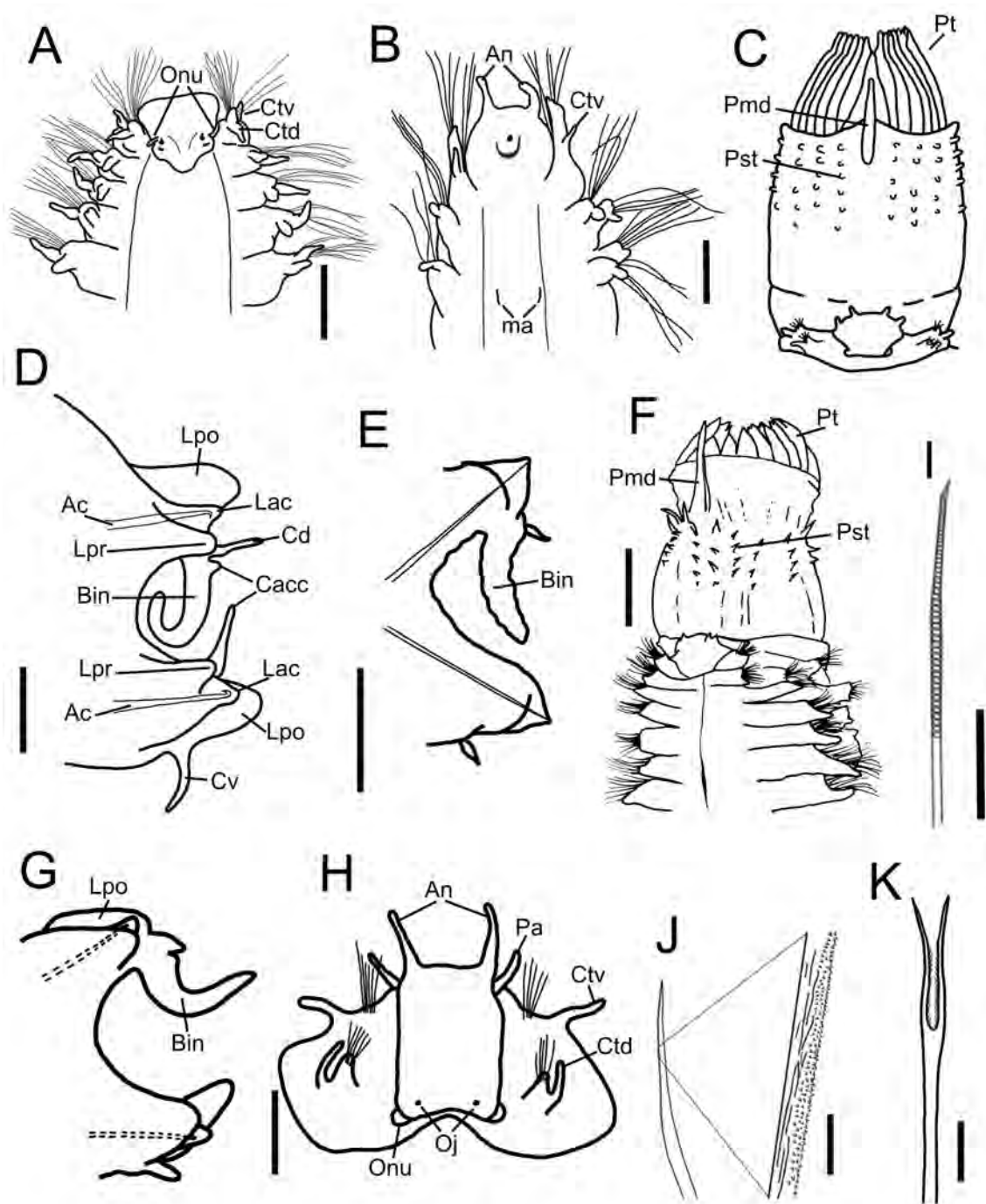


Figura 1. A) *Inermonephthys inermis*, región anterior, VD; B) *Micronephthys minuta*, región anterior, VD; C) *Nephtys incisa*, probóscide y prostomio, VD; D) *Aglaophamus verrilli*, setígero medio; E) *Micronephthys cornuta*, setígero medio; F) *Aglaophamus longicirrata*, región anterior, probóscide 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 interrasmal; 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 μ m; J= 2 μ m; 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 interrimal. 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).

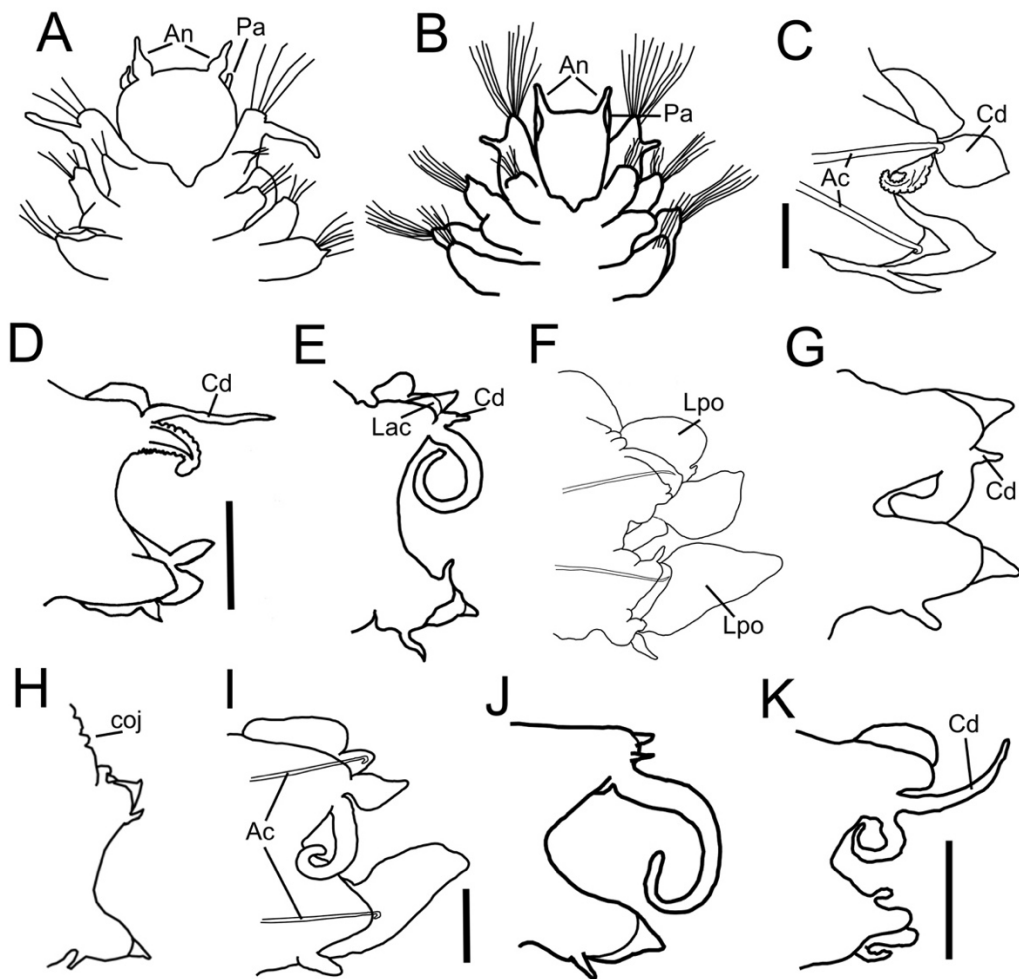


Figura 2. A) *Aglaophamus eugeniae*, región anterior, VD; B) *A. paucilamellata*, región anterior, VD; C) *A. foliosa*, setígero 30; D) *A. longicirrata*, setígero 23; E) *A. erectans*, setígero medio; F) *A. dibranchis*, setígero 24; G) *A. paucilamellata*, setígero 30; H) *A. surrufa*, setígero 11; 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= palp; VD= vista dorsal). Escala: A, B= 50X; C= 20 μ m; 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 neuropodo (Fig. 3K).

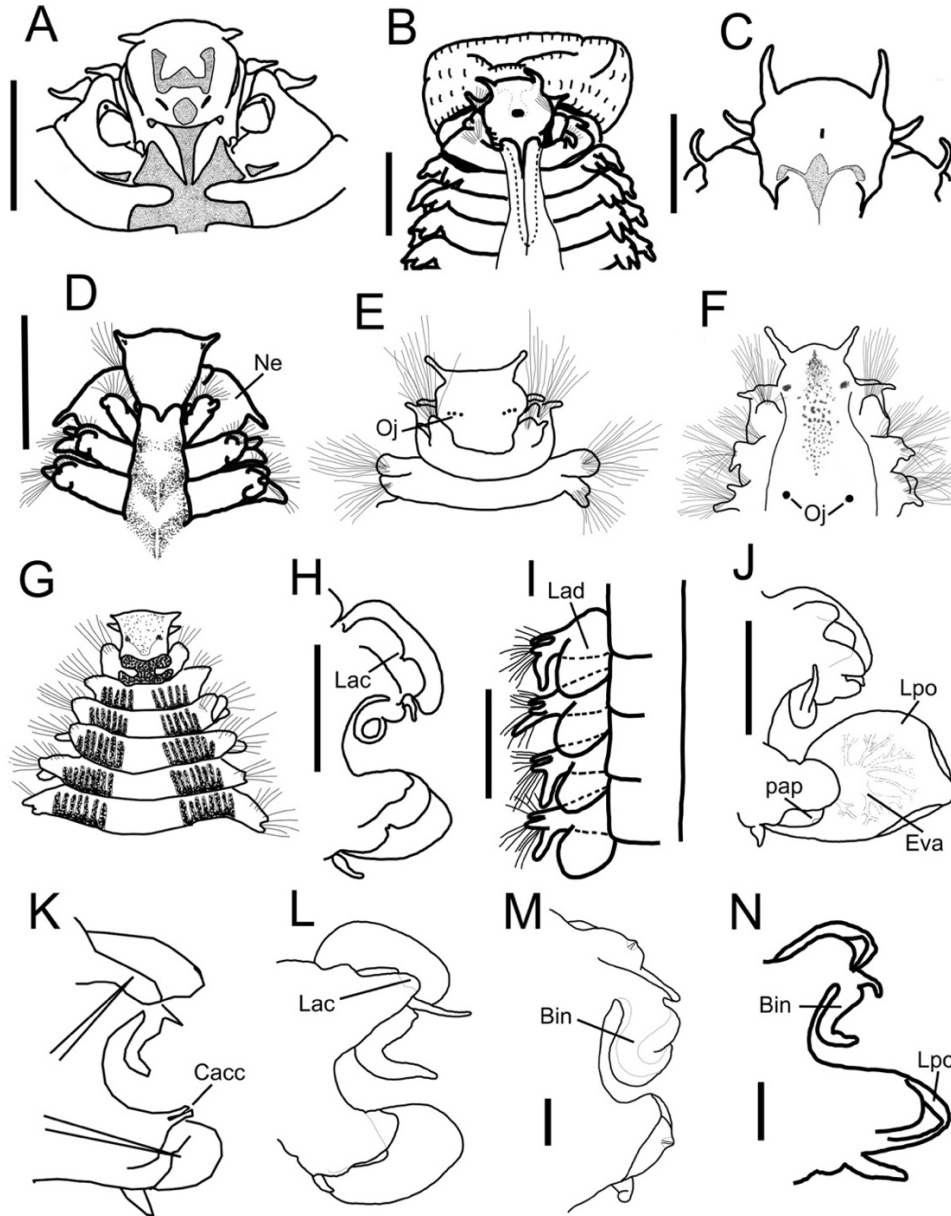


Figura 3. A) *Nephtys caecoides*, región anterior, VD; B) *N. simoni*, región anterior, VD; C) *N. californiensis*, región anterior, VD; D) *N. buccera*, región anterior, VD; E) *N. brevibranchis*, región anterior, VD; F) *N. oculata*, región anterior, VD; G) *N. ferruginea*, región anterior, VD; H) *N. caecoides*, setífero 25; I) *N. squamosa*, setíferos medios; J) *N. assimilis*, setífero 40; K) *N. bilobatus*, setífero 20; L) *N. panamensis*, setífero 25; M) *N. paradoxa*, setífero 29; N) *N. simoni*, setífero medio. (Abreviaturas: Bin= branca interramal; Cacc= cirro accesorio; Eva= estructura vascular; Lac= lóbulo acicular; Lad= lamela dorsal; Lpo= lóbulo postsetal; Ne= neuropodo; 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-Scróder (1959); G y L de Hartman (1940); J y M de Ravara *et al.* (2010a); K de Kudenov (1975).

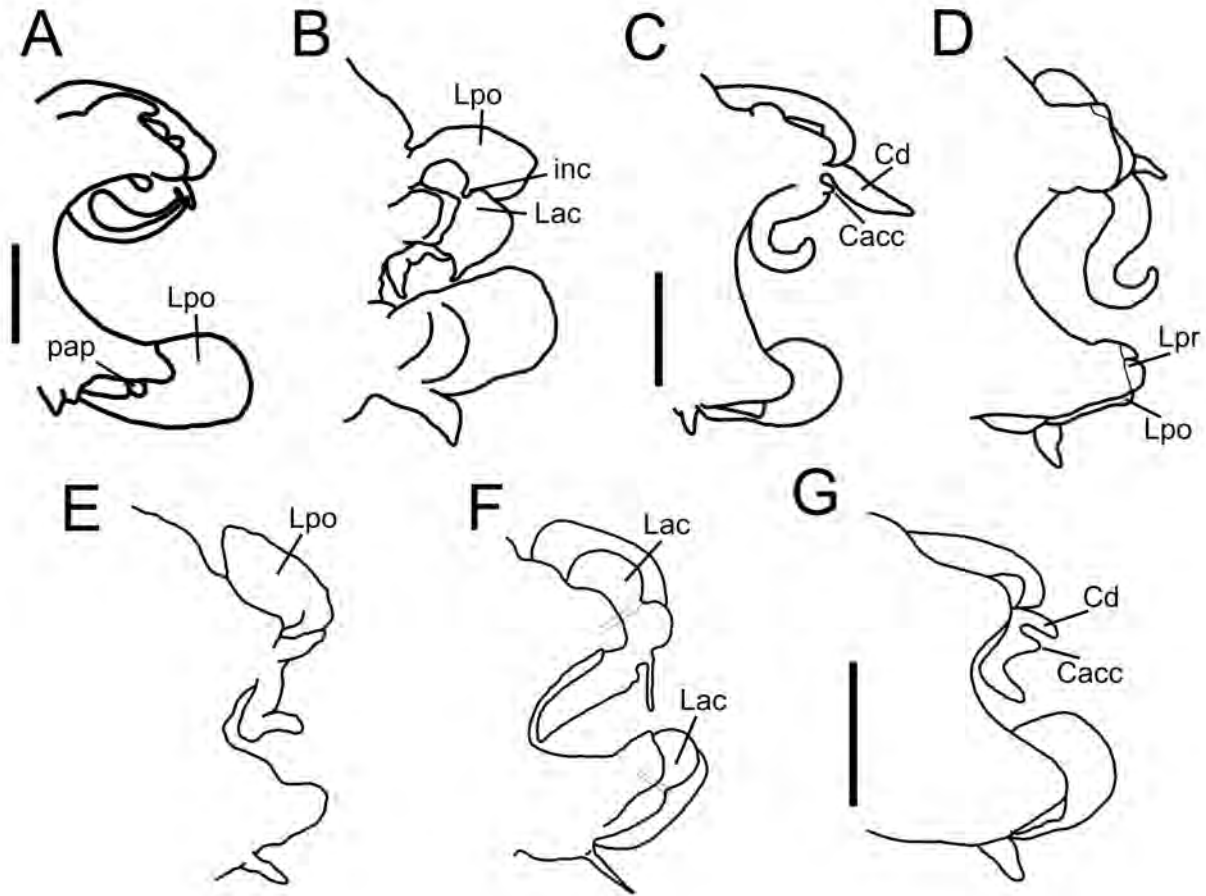


Figura 4. A) *Nephtys hombergii*, setífero 40; B) *N. assignis*, setífero 48; C) *N. cryptomma*, setífero 70; D) *N. furcifera*, setífero 10; E) *N. phyllocirra*, setífero medio; F) *N. ferruginea*, setífero 20; G) *N. picta*, setífero medio. (Abreviaturas: Cacc= cirro accesorio; Cd= cirro dorsal; inc= 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 setíferos 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*, *Inermonephthys* 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 *Inermonephthys* (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) *Inermonephthys* 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, 1939¹

- 3(2)** Branquias interramales involutas (Fig. 1D) *Aglaophamus* Kinberg, 1865
 – Branquias interramales recurvadas (Fig. 1G) *Nephtys* Cuvier, 1817

Comentarios

- 1) El género *Micronephthys* puede 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 neuropodo (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, 1817¹

- 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, 1874² (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 setífero 4; lóbulos postsetales neuropodiales ampliamente redondeados y vascularizados (Fig. 3J) *N. assimilis* Oersted, 1843³ (G, Q)
 – Lóbulos aciculares neuropodiales con un bulbo o papila media prominente (Fig. 4A); branquias interramales a partir del setífero 4 o 5; lóbulos postsetales neuropodiales sin estructura interna vascular *N. hombergii* Savigni in Lamarck, 1818⁴ (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 setífero 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 setífero 8; cirro neuropodial accesorio a partir del setífero 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 setífero 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 setífero 1 o 2 11
 – Branquias interramales a partir del setífero 3 o posterior 12

- 11(10)** Branquias interramales a partir del primer setífero; 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 setífero 2; con 2 ojos grandes en el setífero 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 setífero 6–7 **13**
- Branquias interramales a partir del setífero 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 inconspicuas y poco numerosas en setíferos 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. buccera* 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 se 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 oscuro (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 redescrición 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'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. 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 Meeresforschungen* 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 Königlich 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 *Dentinephlys* 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 détermination des caracteres essentiels de l'Animal, sa distinction du vegetal et des autres 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 naturæ, 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. Nephtyidae 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 København* 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. *Annulorum Danicorum Conspectus. Fasc. 1. Maricolæ, Hafniæ (Copenhagen): Sumtibus Librariæ Wahlianae.*
- 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=taxde tails&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-González¹, Tulio F. Villalobos-Guerrero^{2,3}
& Víctor M. Conde-Vela²

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 simbiotes 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

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) reconfirmaron 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 sinonimizándolo 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 setíferos 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 *sub-birrámeos*. Si la rama notopodial está completamente ausente, como en los primeros dos setíferos 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 néréidos, 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 birrámico (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 setíferos 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 setíferos 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 néréidos y pueden aparecer en *Neanthes uncinula* o en epitocos 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 *espiníferas* cuando son largas y terminan

puntiagudas, y *falcíferas* 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 falcíferos.

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 neréidos 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 ovals 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.

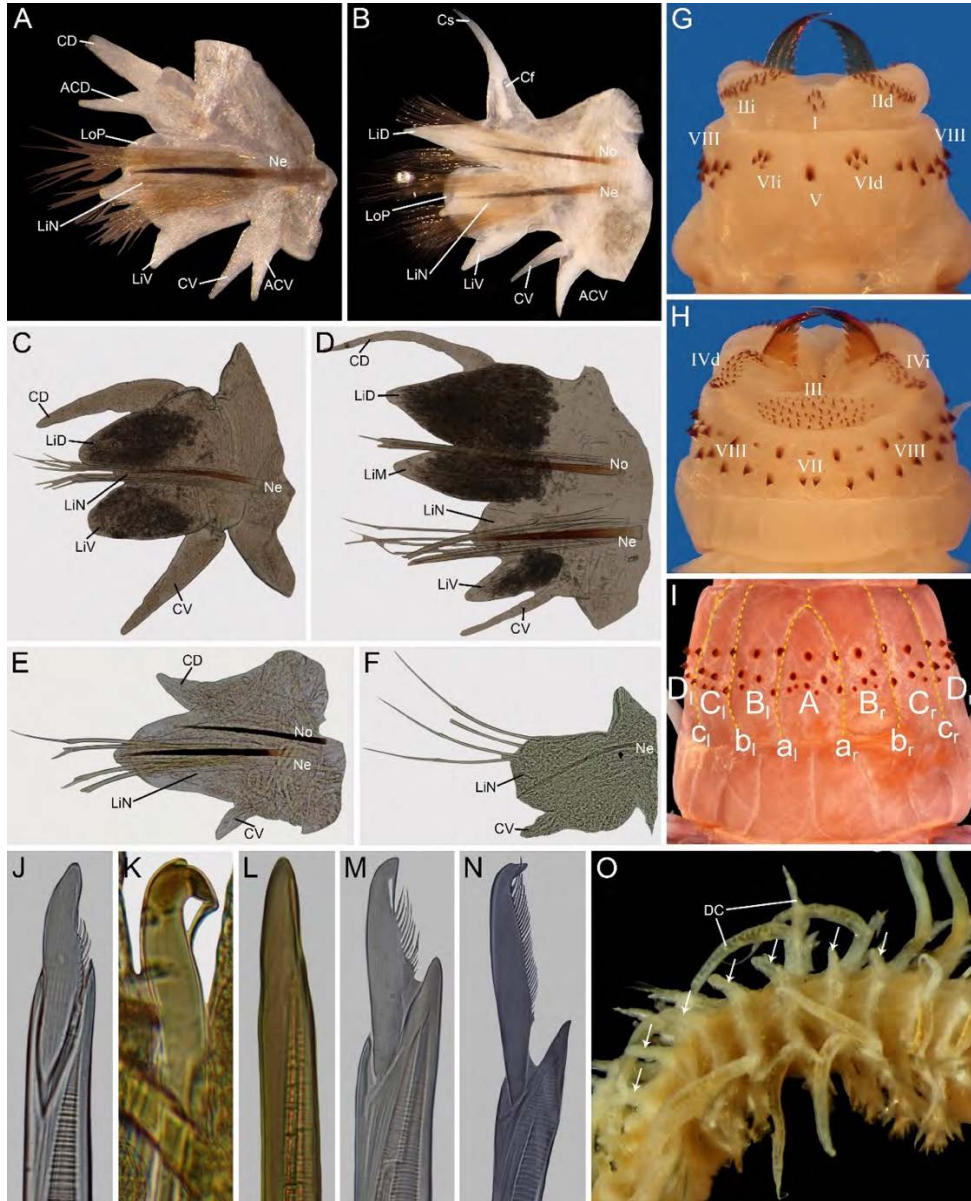


Figura 1. A) Parapodio 1 de gimnoneréidino; B) parapodio anterior de gimnoneréidino; C) parapodio 1 de neréidino; D) parapodio posterior de neréidino; E) parapodio anterior de namaneréidino; F) parapodio medio de notofícino; G) faringe de neréidino, vista dorsal (números romanos indican áreas faríngeas); 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) falcífero notopodial; K) seta simple notopodial; L) seta simple neuropodial; M) y N) falcíferos neuropodiales; O) setíferos 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 falcíferas notopodiales
 *Rullierinereis* Pettibone, 1971
 – Parapodios en setígeros posteriores con lígulas dorsales y sin setas falcíferas 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 papilas 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 falcíferos notopodiales en parapodios
 posteriores *Ceratonereis* Kinberg, 1865
 – Prostomio con margen anterior entero; sin falcíferos 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 falcíferas o simples notopodiales **22**
 – Parapodios posteriores sin setas falcíferas o simples notopodiales **23**
- 22(21)** Parapodios posteriores con falcíferos notopodiales *Nereis* Linnaeus, 1758¹
 – Parapodios posteriores con setas simples notopodiales
Cirronereis Kinberg, 1865 ... *C. gracilis* Kinberg, 1865² (P)
- 23(21)** Parapodios posteriores con lígula dorsal foliosa *Alitta* Kinberg, 1865
 – Parapodios posteriores con lígula dorsal cónica o redondeada *Neanthes* Kinberg, 1865³

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 setíferos medios con papilas medio dorsales (Fig. 1O) 2
- Superficie dorsal de setíferos medios lisa 3
- 2(1) Con ojos (Fig. 3A); cirro ventral doble desde el setífero 1 *C. papillata* de León-González & Góngora-Garza, 1993 (B)
- Sin ojos (Fig. 3B); cirro ventral doble desde el setífero 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) Falcíferos 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)
- Falcíferos notopodiales bidentados (Fig. 4E); lígulas dorsales en parapodios posteriores muy cortas con respecto a lígulas medias, apenas visibles (Fig. 4C) *C. mirabilis* Kinberg, 1865¹ (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); falcíferos 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); falcíferos neuropodiales heterogonfos con lámina corta 2

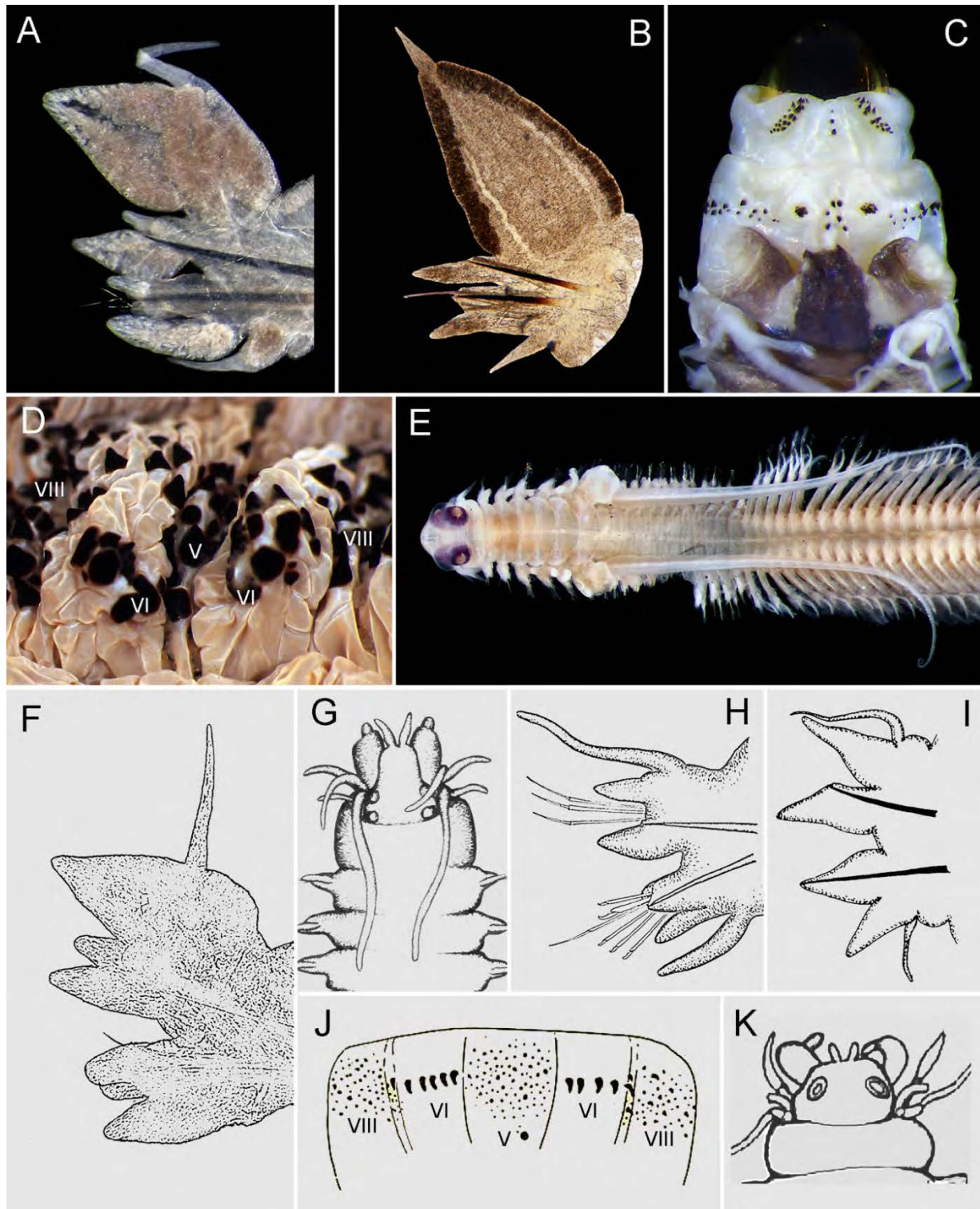


Figura 2. *Alitta plenidentata*: A) Parapodio posterior, D) anillo oral de la faringe, acercamiento VD; *A. acutifolia*: B) Parapodio posterior, C) extremo anterior, VD; *Neanthes egregiacirrata*: E) Región anterior, VD; *N. acuminata*: F) Parapodio anterior; *N. galetae*: G) Extremo anterior; H) parapodio 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).

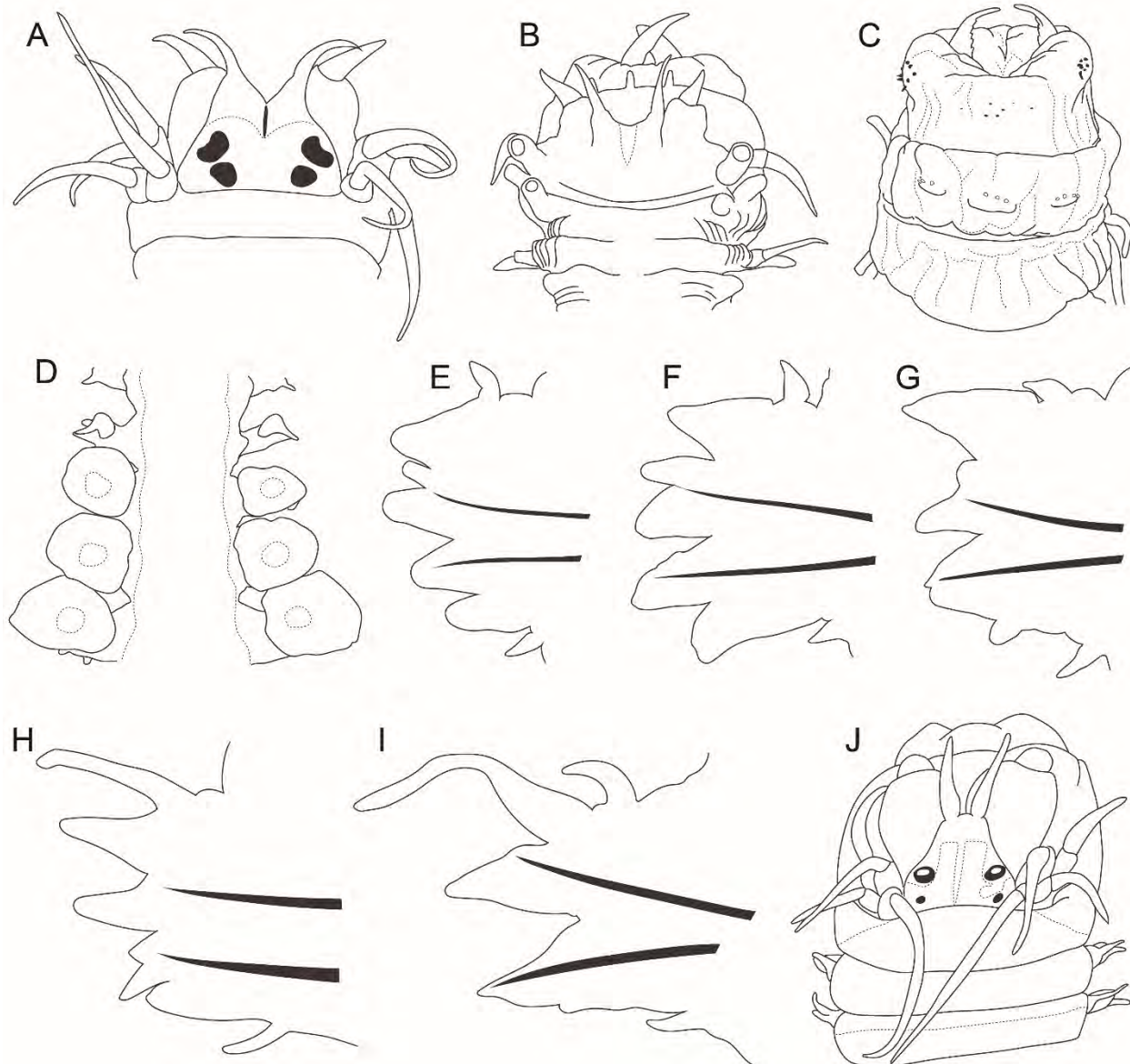


Figura 3. *Ceratocephale papillata*: A) extremo anterior; *C. hartmanae*: B) extremo anterior; *Leonnates guadalupensis*: C) extremo anterior, vista ventral; *Kainonereis peltifera*: D) setígeros 3–7, vista dorsal; *Laonereis nota*: E) parapodio medio; *L. watsoni*: F) parapodio anterior; *L. brunnea*: 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 falcíferos 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 falcíferos 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 falcíferos *E. paitillae* Fauchald, 1977 (P)
 – Parapodios posteriores con cirros dorsales más largos que lígula dorsal (Fig. 5M); notopodios con falcíferos (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, 2013¹ (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 troglomorfiás presentes en estos últimos no son únicas de especies cavernícolas; asimismo, sugirió mecanismos de formación de estas supuestas troglomorfiás 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 diagnósis genéricas. La combinación original de *N. occulta* es aquí seguida hasta que un estudio más detallado desvele su posición genérica.

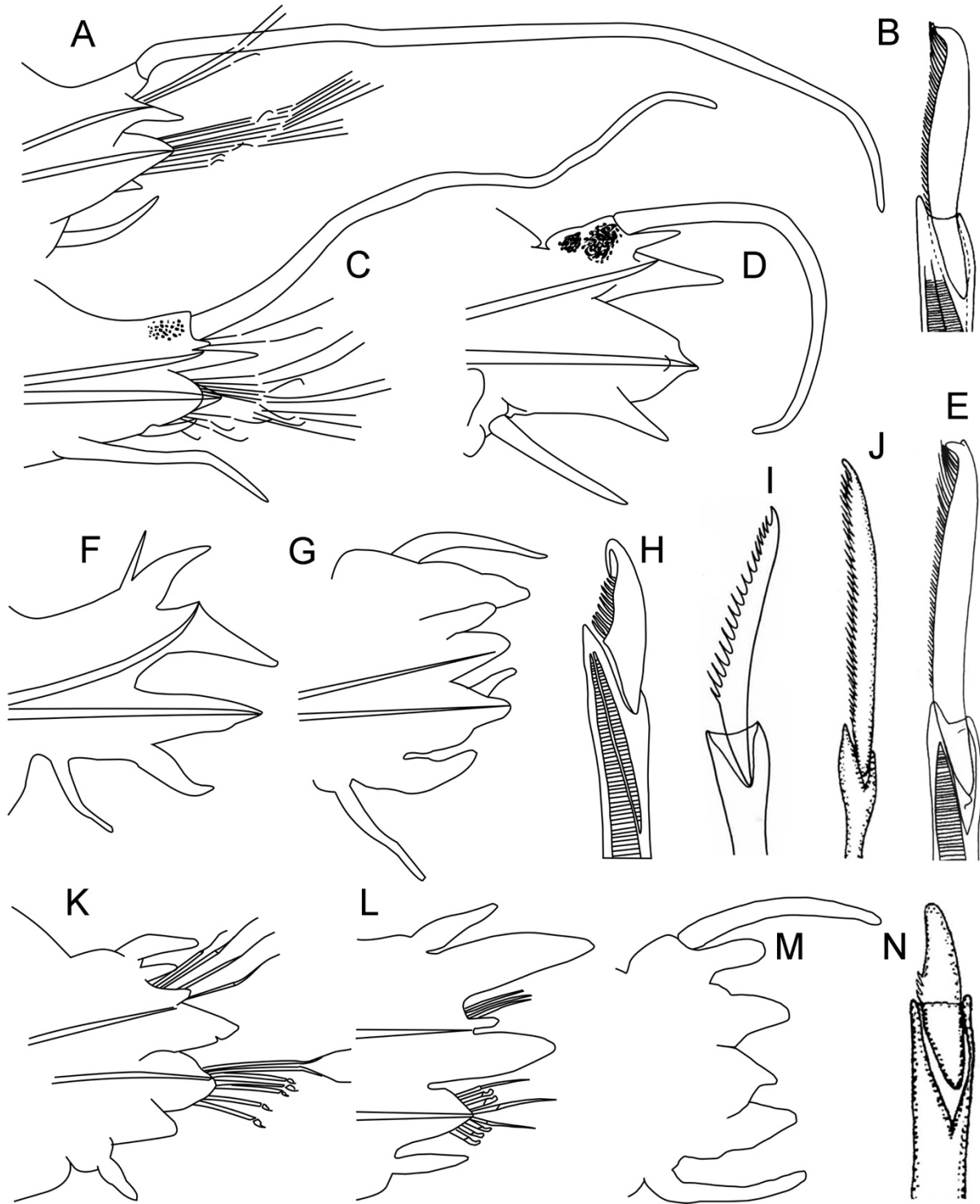


Figura 4. *Ceratonereis longicirrata*: A) Parapodio posterior; *Ceratonereis singularis*: B) Falcígero notopodial sesquigonfo, D) parapodio posterior; *Ceratonereis mirabilis*: C) Parapodio posterior, E) falcígero notopodial sesquigonfo; *Compositia vermillionensis*: F) Parapodio anterior, J) falcígero heterogonfo; *Compositia versipedata*: G) Parapodio anterior, H) falcígero heterogonfo; *Compositia 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)	<i>N. minuta</i> Glasby, 1999 (C)
– Cirros dorsales en los parapodios de setígeros posteriores más largos que la lígula neuroacicular (Fig. 5K)	<i>N. stocki</i> 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)	<i>N. sublittoralis</i> 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)	<i>N. littoralis</i> (Müller & Grube <i>in</i> Grube, 1872) grupo de especies C-Q
6(5) Falcígeros con láminas más largas que el extremo más largo de la articulación (Fig. 5G) ..	<i>N. amboinensis</i> (Pflugfelder, 1933) (G-Q, C-Q)
– Falcígeros con láminas más cortas que el extremo más largo de la articulación (Fig. 5M)	<i>N. riojai</i> (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)	<i>N. cavernicola</i> (Solís-Weiss & Espinasa, 1991) (P)
– Cirro dorsal más largo que las lígulas neuroaciculares en setígeros anteriores (Fig. 5I)	<i>N. alticola</i> (Johnson, 1903) (P)
9(7) Falcígeros supra-aciculares con dientes basales notablemente más grandes que los distales (Fig. 5L)	<i>N. hummelincki</i> (Augener, 1933) (C)
– Falcígeros supra-aciculares con dientes de similar longitud a lo largo de la lámina (Fig. 5H)	<i>N. christopheri</i> Conde-Vela, 2017 (C)

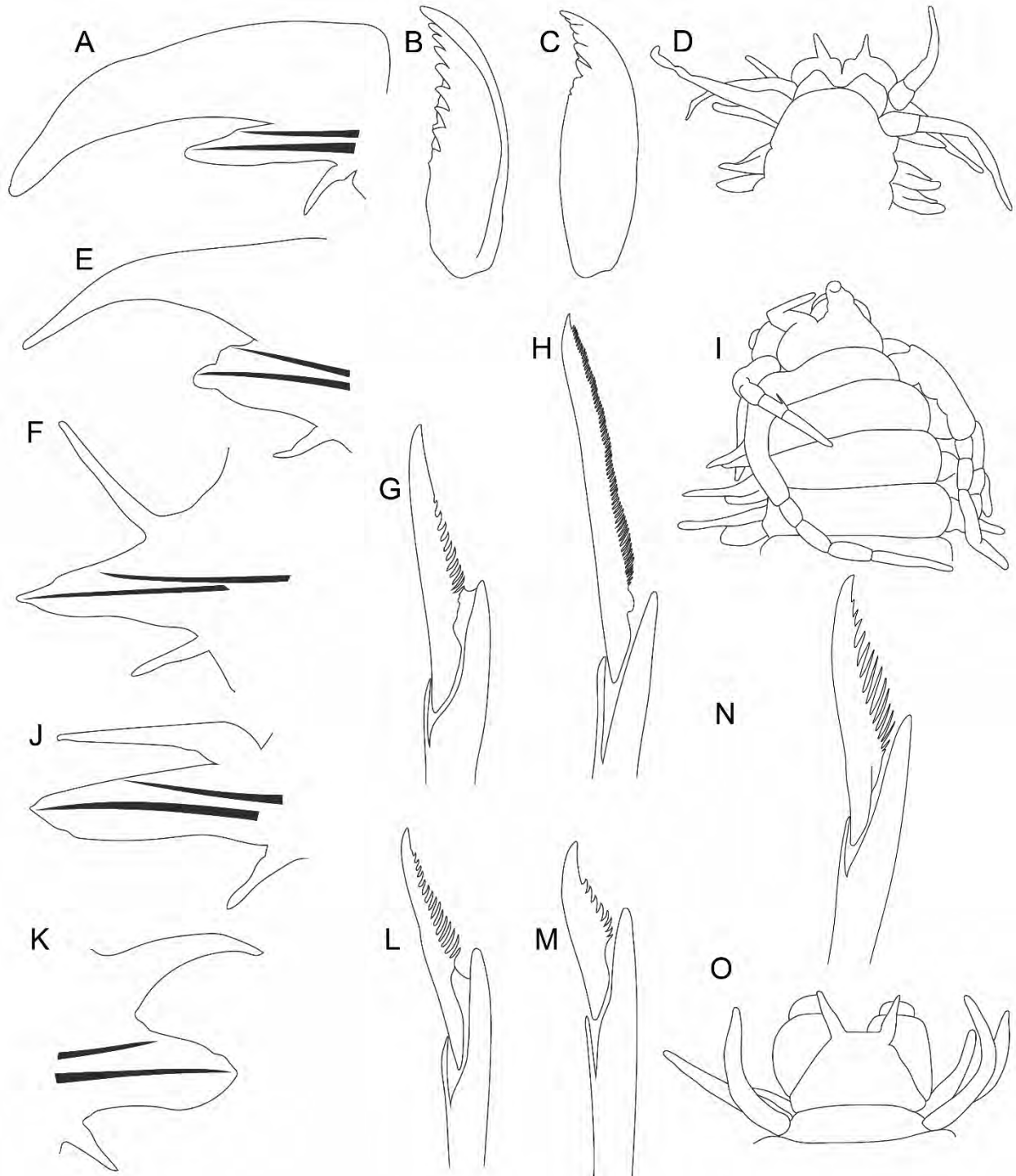


Figura 5. *Namalycastis abiuma*: A) parapodio posterior, B) mandíbula; *N. macroplatis*: C) mandíbula; *N. occulta*: D) extremo anterior; *N. borealis*: E) parapodio posterior; *Namanereis cavernicola*: F) parapodio anterior; *N. amboinensis*: G) falcígero supra-acicular; *N. christopheri*: H) falcígero 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. egregiacirrata* (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); falcíferos 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); falcíferos 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 espionido 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, 1956¹ (C)
 – Parapodios del setígero 10 con lígulas cónicas (Fig. 6C) 6
- 6(5) Lámina de falcíferos homogonfos notopodiales con diente distal recurvado (Fig. 6R)
 *N. riisei* Grube & Ørsted *in* Grube, 1858 (C, G, P–Q)
 – Lámina de falcíferos 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 bifida (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**

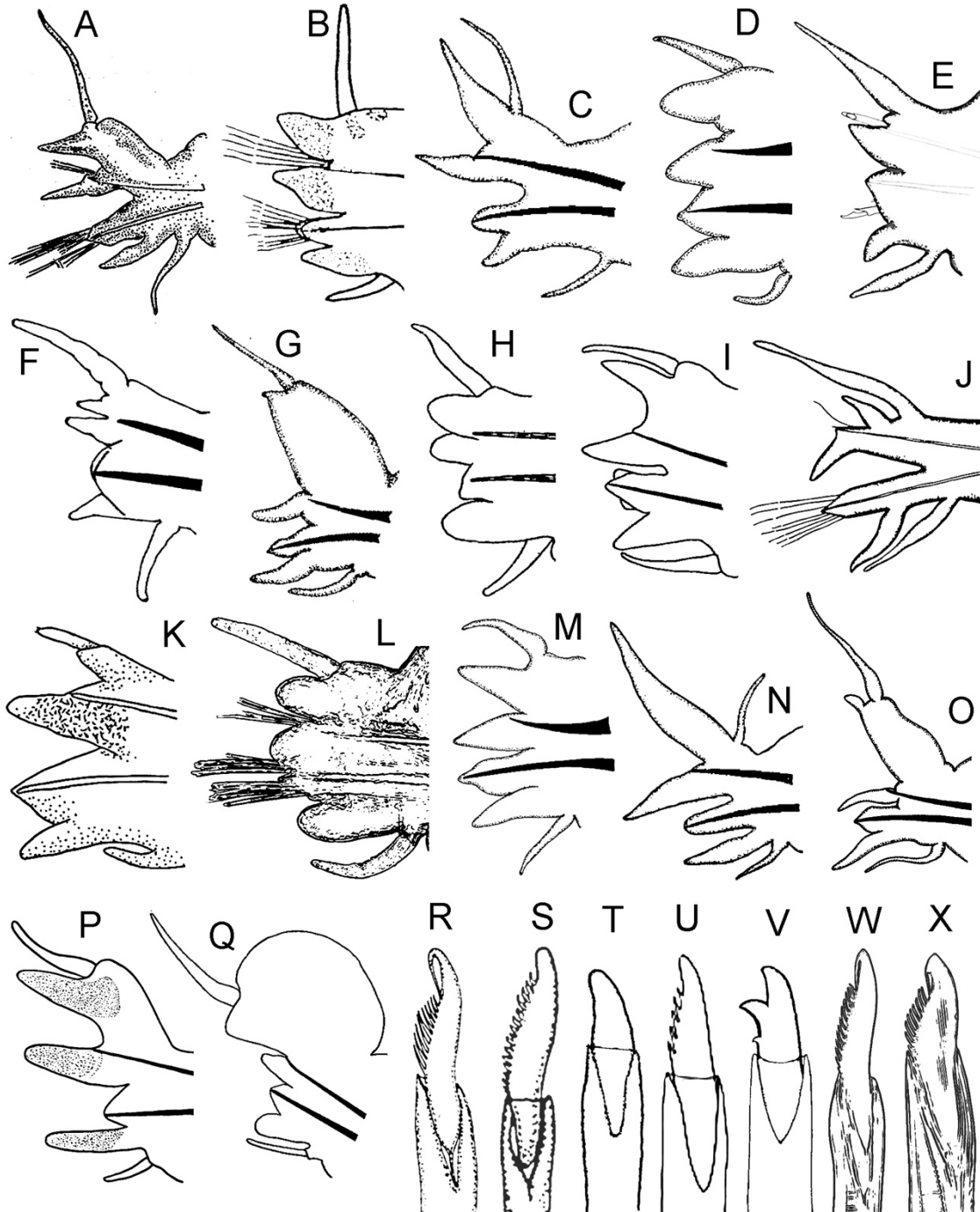


Figura 6. *Nereis sandersi*: A) Parapodio posterior; *N. allenae*: B) Parapodio anterior; *N. fossae*: C) Parapodio posterior, T) falcígero homogonfo; *N. baolingii*: D) Parapodio anterior; *N. panamensis*: E) Parapodio posterior, V) falcígero homogonfo bifido; *N. alacranensis*: F) Parapodio posterior; *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. anculopsis*: 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 falcíferos 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 falcíferos 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**

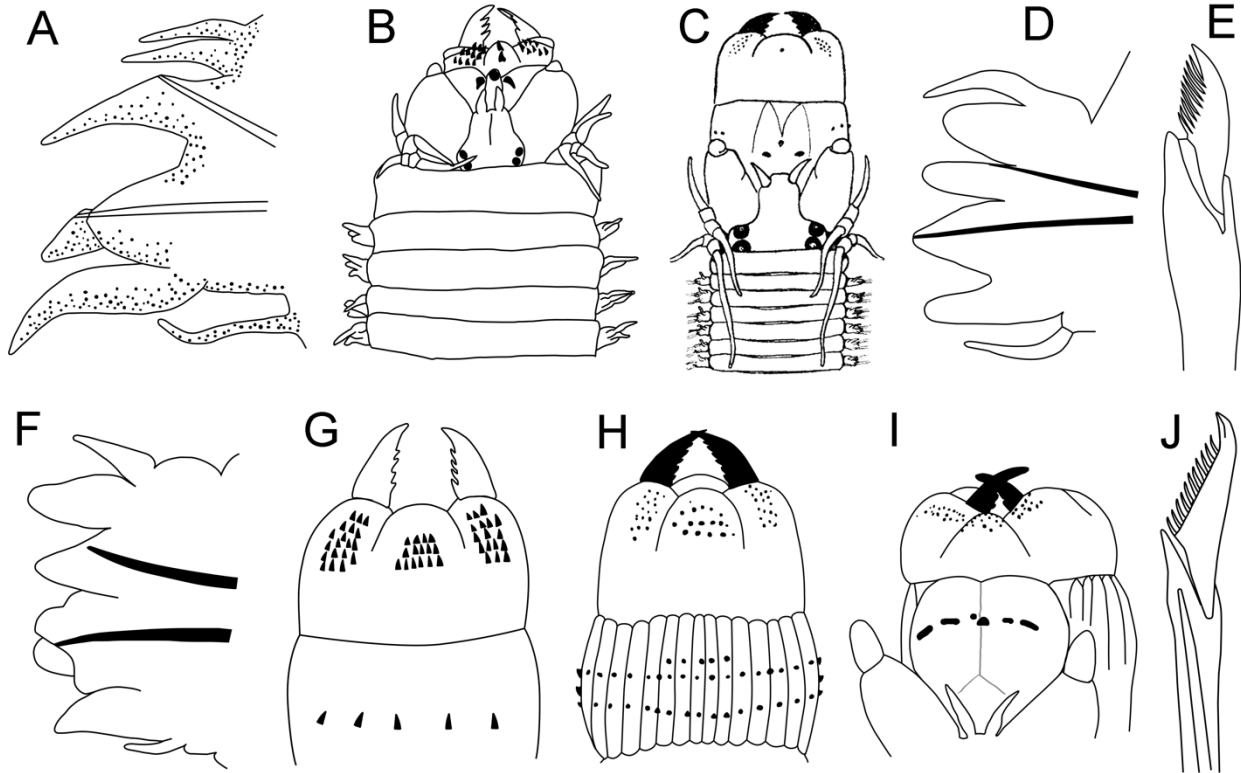


Figura 7. *Perinereis seridentata*: A) Parapodio anterior; *P. rookeri*: B) Región anterior, F) parapodio anterior; *P. villalobosi*: C) Región anterior; *P. caricoensis*: D) Parapodio anterior; *P. bajacalifornica*: G) Faringe, VV; *P. elenacosoae*: H) Faringe, VV; *P. cariboea*: E) Falcigero heterogonfo; *P. mochimaensis*: I) Faringe, VD, J) falcigero 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. caricoensis* 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 lineal5

- 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; falcíferos 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); falcíferos 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 (*vide* Villalobos-Guerrero 2019). La especie se mantiene en *Perinereis* hasta que su posición genérica sea reevaluada.

Platynereis Kinberg, 1865

- 1** Falcíferos notopodiales ausentes a lo largo del cuerpo
 *P. hutchingsae* de León-González, Solís-Weiss & Valadez-Rocha, 2001 (G)
 – Falcíferos notopodiales presentes en setígeros medios y posteriores (Fig. 8^a)
 *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 & Krøyer *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

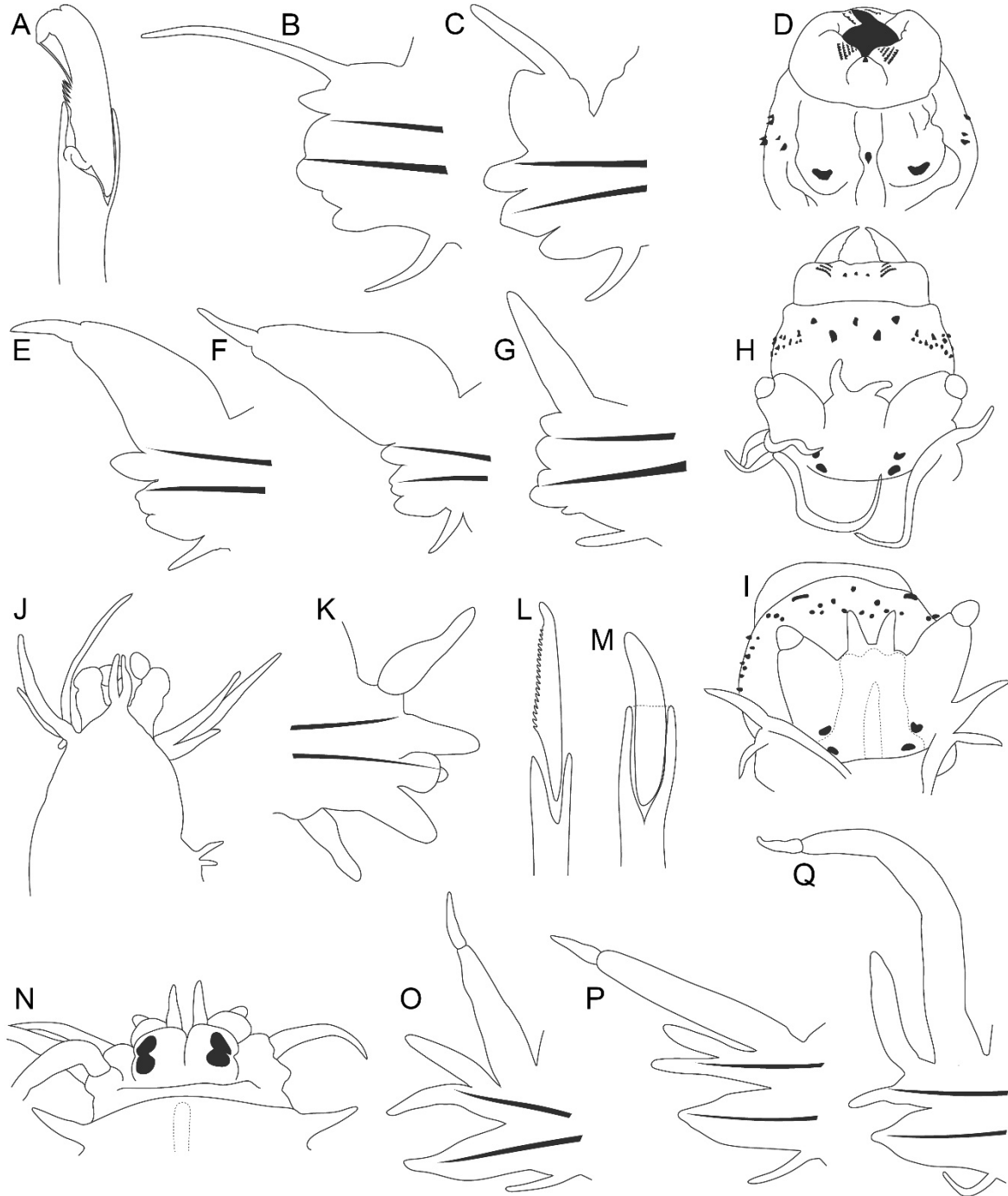


Figura 8. *Platynereis mucronata*: A) Falcigero notopodial en parapodio posterior; *Pseudonereis citrina*: B) Parapodio anterior; *P. deleoni*: C) Parapodio medio; *P. variegata*: D) Extremo anterior; *P. brunnea*: E) Parapodio posterior; *P. gallapagensis*: F) Parapodio posterior; *P. noodti*: G) Parapodio 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) Falcigero notopodial en parapodio posterior; *R. fauchaldi*: M) Falcigero notopodial en parapodio posterior; *Stenonereis tecolatlensis*: 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 falcíferos heterogonfos delgadas, ahusándose distalmente; acículas negruzcas; paragnatos del anillo oral robustos y negruzcos *P. pseudonoodti* (Fauchald, 1977) (P)
 – Lóbulo neuropodal superior presente; láminas de falcíferos 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, 1865³ (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)** Falcíferos notopodiales en setígeros posteriores con láminas dentadas (Fig. 8L)
 *R. mexicana* (Treadwell, 1942) (C)
 – Falcíferos 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 setíferos anteriores con cirróforos de tamaño similar que las lígulas ventrales (Fig. 8O) *S. lackeyi* (Hartman, 1958) (G)
 – Cirros dorsales en setíferos anteriores con cirróforos al menos dos veces más grandes que las lígulas ventrales 3
- 3 (2) Cirros dorsales en setíferos anteriores con cirróforos 2–3 veces más grandes que los cirrostilos (Fig. 8P)..... *S. martini* Wesenberg-Lund, 1958 (C)
 – Cirros dorsales en setíferos 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). TFGV 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: Nereididae) 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 32° 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 Nereididae. 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 à 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 redescrptions 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 française. 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 Nereididae, 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 Polychaeten 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 redescription 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 zoological laboratory at Harvard University, in celebration of twenty-five years of successful work for the advancement of zoology 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; précédés 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. 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, Stockholm, Sweden 48: 1–578.
- Liñero-Arana I 1983 Dos nuevas especies de Nereididae (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 *Laonereis* (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=taxdata&ilsid=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 Neréidos (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
<i>Alitta brandti</i> 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).
<i>Alitta succinea</i> (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 <i>A. acutifolia</i> . Aquellos registros en el C y G corresponden a una especie nueva.
<i>Ceratonereis excisa</i> (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.
<i>Ceratonereis mirabilis</i> 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.
<i>Ceratonereis singularis</i> 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.
<i>Ceratonereis tentaculata</i> 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).
<i>Cheilonereis cyclurus</i> (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.
<i>Composetia costae</i> (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 <i>Ceratonereis</i> , posiblemente correspondan a otras especies.
<i>Composetia hircinicola</i> (Eisig, 1870)	C	Localidad tipo: Palma de Mallorca, mar Balear, España. Redescrita utilizando material ibérico (Núñez 2004). Registro para C, como <i>Ceratonereis</i> , no incluye caracteres críticos ni ilustraciones que ayuden a confirmar su presencia. Se considera cuestionable en la región.

Taxón	Reportes	Comentarios
<i>Composetia irritabilis</i> (Webster, 1879)	P, C	Localidad tipo: Virginia, EUA. Redescrita utilizando material tipo (Bakken & Wilson 2005). Registros en América tropical, como <i>Ceratonereis</i> , no incluyeron descripciones o ilustraciones. No es posible confirmar su presencia. Se considera cuestionable en ambas regiones.
<i>Composetia paucidentata</i> (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 <i>Ceratonereis</i> , no incluye caracteres ni ilustraciones que ayuden a confirmar su presencia. Se considera cuestionable en la región.
<i>Composetia tunicatae</i> (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.
<i>Eunereis longipes</i> (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.
<i>Gymnonereis crosslandi</i> (Monro, 1933)	P, C, G	Localidad tipo: Isla Gorgona, Pacífico colombiano. La sinonimia de <i>Ceratocephale crosslandi americana</i> 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.
<i>Kainonereis alata</i> Chamberlin, 1919	P	Localidad tipo: Kiribati. Género y especie redescritos y restablecidos recientemente; el registro del Golfo de California posiblemente corresponda a <i>K. peltifera</i> (Conde-Vela <i>et al.</i> 2018).
<i>Kinberginereis inermis</i> Hoagland, 1920	NA	Localidad tipo: Filipinas. Género monoespecífico. No existen registros del género y especie en América tropical.
<i>Laeonereis culveri</i> (Webster, 1879)	C, G, P	Localidad tipo: Carolina del Norte, EUA. Redescrita utilizando material topotipo (de Jesús-Flores <i>et al.</i> 2016). Registros para G y C corresponden a <i>L. nota</i> (Treadwell, 1941). Registro para P no incluye caracteres críticos ni ilustraciones que ayuden a confirmar su presencia.
<i>Leonnates decipiens</i> 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.
<i>Namalycastis abiuma</i> (Müller & Grube <i>in</i> 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 <i>N. abiuma</i> grupo de especies, reportando su presencia en Belice. Dicho reporte amerita una segunda revisión para confirmar se trata de la misma especie.
<i>Namanereis amboinensis</i> (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 <i>Lycastopsis tecolulensis</i> 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.
<i>Namanereis littoralis</i> (Müller & Grube <i>in</i> 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 <i>N. littoralis</i> grupo de especies, reportando su presencia en las Antillas. Dichos reportes ameritan una segunda revisión para confirmar se trata de la misma especie.

Taxón	Reportes	Comentarios
<i>Namanereis pontica</i> (Bobretzky, 1872)	C	Localidad tipo: Mar Negro. Especie redescrita utilizando materiales topotipos y otros no tipos (Glasby 1999). Registro posiblemente corresponda a otra especie.
<i>Neanthes acuminata</i> (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 <i>N. caudata</i> , posiblemente corresponden a especies indescritas; no hay nombres de especies similares para estas regiones.
<i>Neanthes galetae</i> 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 <i>et al.</i> 2013) es dudoso y debe ser re-evaluado.
<i>Neanthes unifasciata</i> (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.
<i>Nereis anodonta</i> Schmarda, 1861	C	Localidad tipo: Jamaica. Descripción original incompleta y con pocas ilustraciones. Actualmente es considerada indeterminable (Hartman 1959a).
<i>Nereis articulata</i> 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 <i>Ceratonereis</i> incluso después de haber revisado el material tipo (en malas condiciones, sin faringe). Hartmann-Schröder (1985) la transfirió al subgénero <i>Compositia</i> . La especie requiere de una redesccripción.
<i>Nereis callaona</i> (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.
<i>Nereis caudipunctata</i> 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.
<i>Nereis eakini</i> (Hartman, 1936)	NA	Localidad tipo: Centro de California, EUA. Descrita brevemente. Conocida sólo para la localidad tipo. No existen registros para América tropical.
<i>Nereis eugeniae</i> (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.
<i>Nereis falsa</i> (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 <i>et al.</i> 2017). Registros para América tropical son dudosos.
<i>Nereis grayi</i> Pettibone, 1956	C, G	Localidad tipo: Massachusetts, EUA. Descrita adecuadamente utilizando ejemplares átocos y epítocos. Registros posiblemente pertenezcan a <i>N. alacranensis</i> o una especie indescrita.
<i>Nereis grubei</i> (Kinberg, 1865)	B	Localidad tipo: Valparaíso, Chile. No ha sido redescrita utilizando el material tipo, pero sí brevemente utilizando topotipos (como <i>N. callaona</i> ,

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.
<i>Nereis jacksoni</i> 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.
<i>Nereis krebsii</i> Grube & Ørsted in Grube, 1858	NA	Localidad tipo: Islas Vírgenes, EUA. Descripción original incompleta y sin ilustraciones. Actualmente es considerada indeterminable (Hartman 1959).
<i>Nereis lamellosa</i> (Ehlers, 1868)	C, G, P	Localidad tipo: Mar Adriático. Descripción original detallada. Redescrita utilizando materiales topotipos (Gravina <i>et al.</i> 2015). Registros en América tropical son cuestionables. Posiblemente la especie sea confundida con <i>N. inflata</i> o jóvenes de <i>A. acutifolia</i> en P, mientras que en C y G quizás sea una especie indescrita.
<i>Nereis marginata</i> Grube & Ørsted in Grube, 1858	NA	Localidad tipo: Islas Vírgenes, EUA. Descripción original incompleta y sin ilustraciones. Actualmente es considerada indeterminable (Hartman 1959a).
<i>Nereis occidentalis</i> (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.
<i>Nereis pelagica</i> (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 <i>N. largoensis</i> y aquellos en P a <i>N. rigida</i> , ambas requieren redesccripciones.
<i>Nereis procera</i> (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.
<i>Nereis puncturata</i> 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).
<i>Nereis rigida</i> 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.
<i>Nereis riisei</i> 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.
<i>Nereis zonata</i> (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
<i>Nicon aestuarensis</i> 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.
<i>Perinereis anderssoni</i> 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.
<i>Perinereis elenacasoae</i> 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.
<i>Perinereis obfuscata</i> (Grube, 1878)	P	Localidad tipo: Filipinas. Redescrita utilizando materiales tipo y otros no tipos (Hutchings <i>et al.</i> 1991). Registros corresponden a <i>P. elenacasoae</i> (de León-González & Solís-Weiss 1998), aunque algunos también podrían correspondan a otras especies.
<i>Perinereis vancaurica</i> (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.
<i>Platynereis bicanaliculata</i> (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.
<i>Platynereis coccinea</i> (delle Chiaje, 1822)	C	Localidad tipo: Mar Tirreno, Italia. Reportada para el Golfo de Cumaná, Venezuela. Posiblemente se refiera a <i>P. mucronata</i> .
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne-Edwards, 1833)	B, C, G, P	Localidad tipo: La Rochelle, Francia. Presenta una taxonomía compleja; requiere una revisión y redescipción 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 <i>P. mucronata</i> (de León-González <i>et al.</i> 2001)
<i>Platynereis peruviana</i> (Berkeley & Berkeley, 1964)	P	Localidad tipo: Frente a las costas de Perú. Originalmente descrita como una especie de <i>Nicon</i> . Fue transferida a <i>Platynereis</i> (Pettibone 1971), pero se considera dudoso ya que la faringe está perdida.
<i>Platynereis polyscalma</i> 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. Oeononidae 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 oeonónidos 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 ($\delta^{15}\text{N}$) 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* secretan 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).

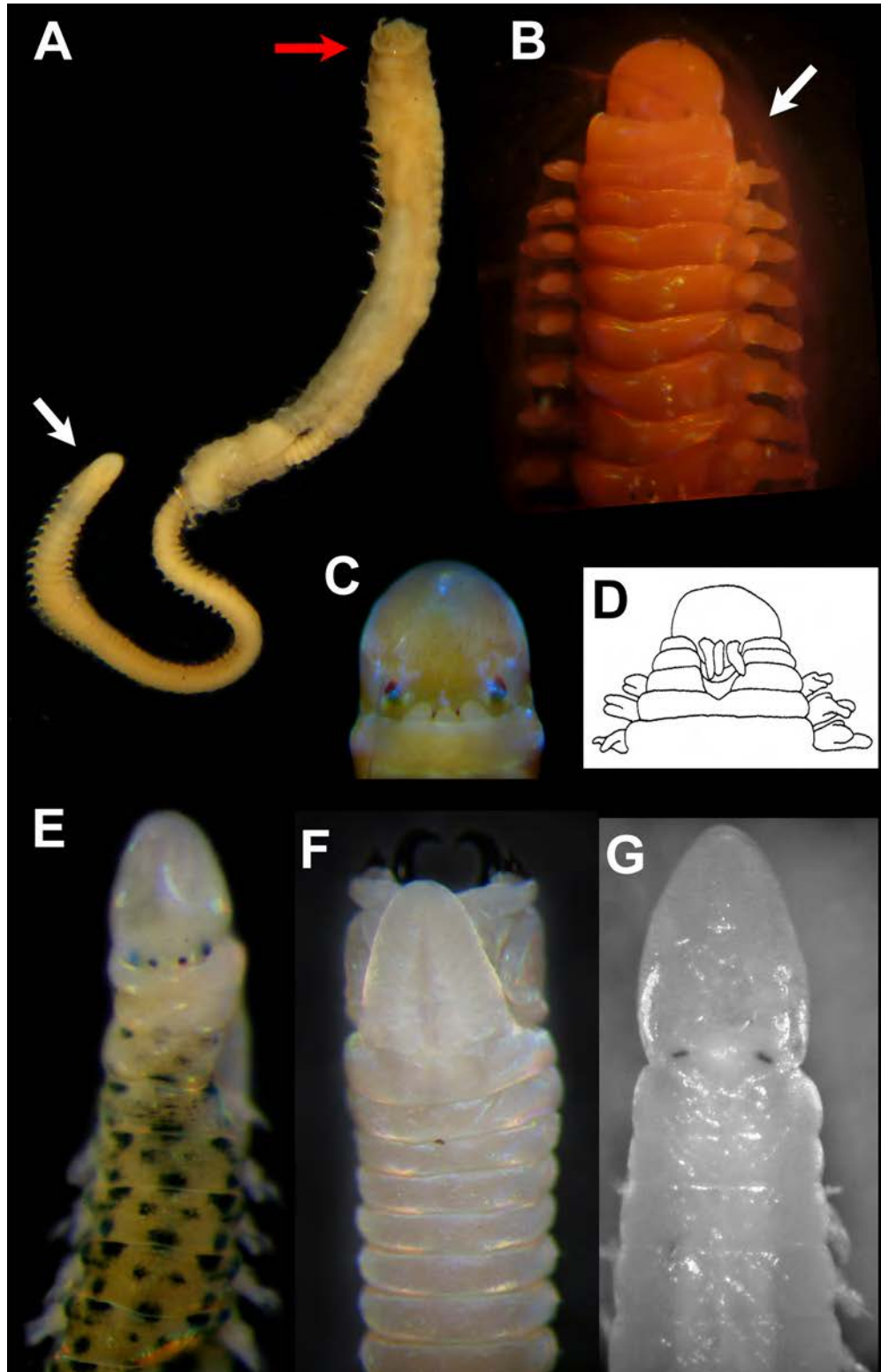


Figura 1. A) *Haematocleptes leaena* (flecha blanca) en su hospedero el terebélido *Leaena minima* (flecha roja); B) *Oenone*, extremo anterior VD, flecha señala la mucosidad que recubre su cuerpo; C) *Oenone*, acercamiento extremo anterior VD, antenas parcialmente expuestas; D) *Halla*, extremo anterior 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 sinonimias a nivel de familia (ver Colbath 1989a, Orensanz 1990, Hilbig 1995).

Uno de los cambios más notorios en la delimitación de Oeonidae fue la inclusión de la familia Arbellidae 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 los cuales incluyeron a los oenónidos.

Estudios más recientes, con base en datos moleculares, han mostrado que la hipótesis de que Oeonidae incluye Arbellidae 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 Oeonidae 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

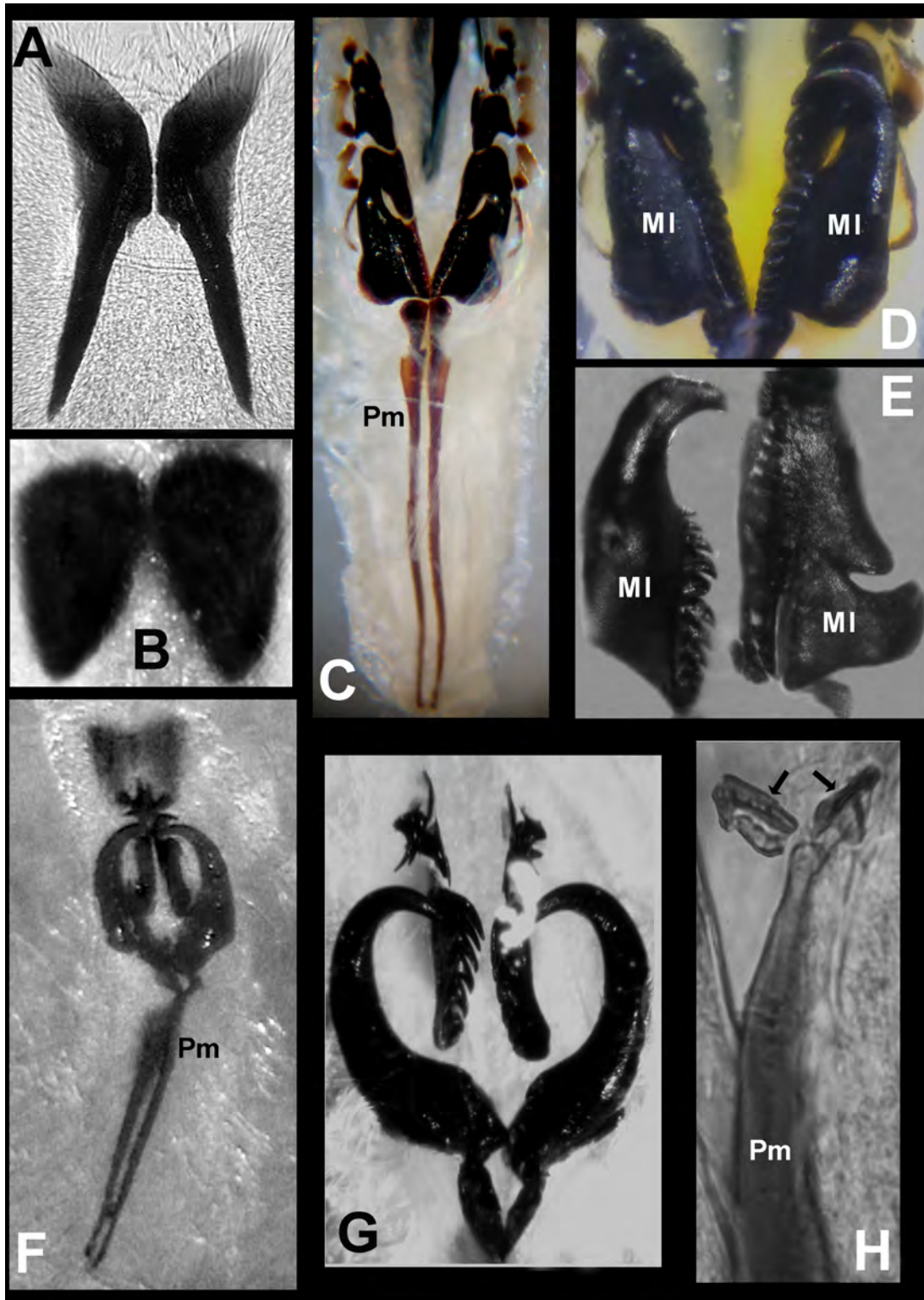


Figura 2. A) *Labrorostratus*, mandíbulas VD; B) *Drilonereis*, mandíbulas; C) *Arabella*, aparato maxilar VD; D) *Oenone*, Maxilas I simétricas VD; E) *Oenone*, Maxilas I asimétricas VD; F) *Drilonereis*, aparato maxilar VD; G) *Drilonereis*, acercamiento maxilas I-III; H) *Labrorostratus* aparato maxilar 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 *Drilogmathus* 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 mandíbulas.

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,

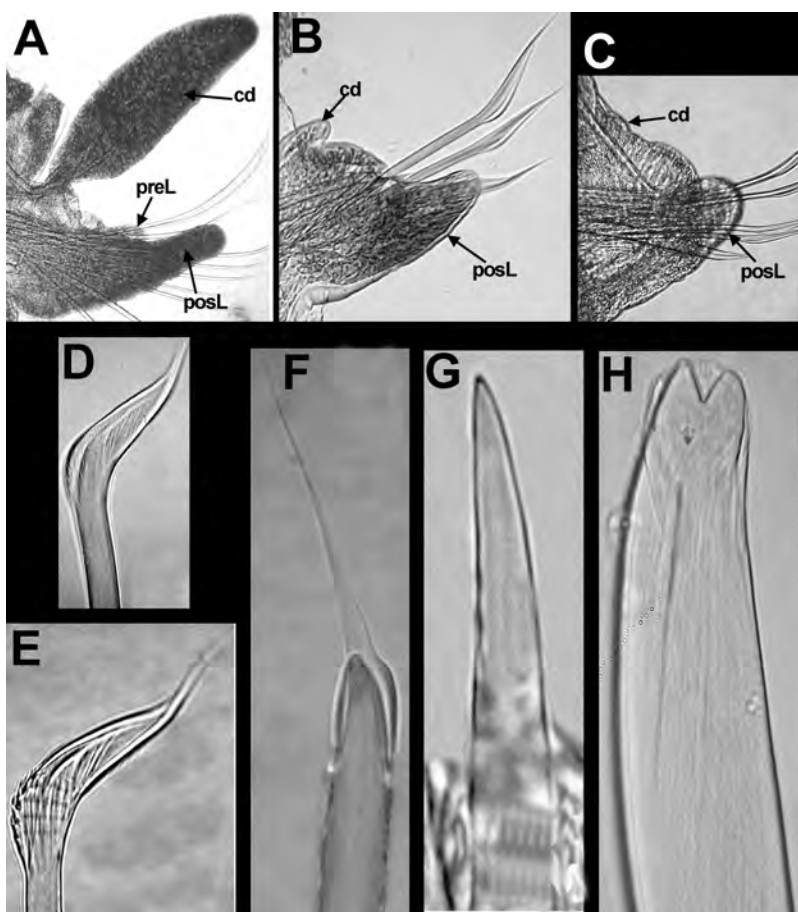


Figura 3. A) *Oenone* parápodo 150; B) *Arabella* parápodo 3; C) *Drilonereis* parápodo 80; D) *Arabella* seta limbada lisa; E) *Arabella* seta limbada denticulada; F) *Arabella* seta acicular encapuchada; G) *Drilonereis* espina acicular; H) *Oenone* gancho subacicular encapuchado bidentado. (Abreviaturas: 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 | <i>Biborin</i> Chamberlin, 1919*1... |
| Mandíbulas cortas, anchas, edentadas, unidas frontalmente en un ángulo agudo; | |
| lóbulo postsetal aguzado, más largos en parápodos medios | |
| | <i>B. ecbola</i> 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 | <i>Arabella</i> 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, 1850¹

- 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)** MIII asimétrica, izquierda más corta que la derecha **6**
 – MIII 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 considera 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, 1887¹ (G, Q)
- 5(4)** Espinas aciculares presentes desde el primer setífero *D. debilis* (Ehlers, 1887) (G, C)
 – Espinas aciculares presentes desde los setíferos 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 redescipción 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, 2015¹ (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 Oeonidae (*v.gr.*, Hartman 1944; Fauchald 1977). Por la forma del aparato 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: Oeononidae, Polychaeta). World Appl Sci J 6: 144–153.
- Amaral ACZ. 1977. Um poliqueto endoparasita, *Labrostratus 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. Oeononidae 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 Oeononidae 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 León-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 Eunicia. 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 & Solís-Weiss V. 1998. Parasitism among polychaetes: a rare case illustrated by a new species: *Labrostratus zaragozensis*, n. sp. (Oeononidae) found in the Gulf of California, Mexico. J Parasitol 84: 978–982.
- Hernández-Alcántara P, Cruz-Pérez IN & Solís-Weiss V. 2015. *Labrostratus caribensis*, a new oeononid 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 Oeononidae 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* (Oeononidae) 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: Oeonidae). *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. Oeonidae 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: Oeonidae) 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

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 (Brinkhurst & 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) (Brinkhurst & 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 (Crasicitellata) 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**
 - Familia **Parvidrilidae**
 - Subclase Tubificata
 - Familia **Tubificidae**
 - Familia **Naididae**
 - Familia **Phreodrilidae**
 - Subclase no nombrada
 - Familia **Propappidae**
 - Familia **Enchytraeidae**
 - Subclase Lumbriculata
 - Familia **Lumbriculidae**
 - Subclase Diplotesticulata
 - Superorden Haplotaxidae
 - Orden Haplotaxida
 - Familia **Haplotaxidae**
 - Familia **Tiguassuidae**
 - Superorden Metagynophora
 - Orden Moniligastrida
 - Familia **Moniligastridae**
 - Orden Opisthopora
 - Suborden Alluroidina
 - Familia **Alluroididae**
 - Familia **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, Phallogodrilinae 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: Aquamegadrii, familias de hábitos acuáticos o semiacuáticos (Sparganophilidae Michaelsen, 1918, Biwadrilidae Jamieson, 1971, Almidae Duboscq, 1902, Lutodrilidae McMahan, 1976 y Kynotidae Jamieson, 1980) y Terramegadrii, 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 Terramegadrii 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.

Microdrilos

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, Phallogodrilinae 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 (Brinkhurst & 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 pareados 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 (Brinkhurst & 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 pseudopenes. 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 (Brinkhurst & 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. (Brinkhurst & Jamieson 1971). Alrededor de 200 especies.

Familia Enchytraeidae: Gusanos de ambientes terrestres muy húmedos, ambientes limnóticos 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 monotheucus* 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* Claparède, 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* Pigué, 1906, *Pristina aquiseta* 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 Opisthocystidae (encontrada en el río Tecolutla de Veracruz; Harman & Loden 1978); *Stylaria* prob. *lacustris* (Linnaeus, 1767), *Stephensoniana trivandranana* (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 Ocnodrilidae: 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 entretrejido. 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 Crassiclitellata 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; Csuzdi & 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 Pangaeian 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 Agricoles, Paris 1– 671.
- Brinkhurst RO 1964 A Taxonomic revision of the Alluroididae (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-Martínez 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: Oligochaeta) 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.
- DRILLOBASE 2021 World earthworm database. <http://taxo.drillobase.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 Biochemistry. 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 ocerodrilid earthworm genus from Southeastern Mexico (Annelida: Oligochaeta), with a key for the genera of Ocerodrilidae. *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 Manto 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 *Diploptrema* and *Lavellodrilus* earthworm species from southern Mexico (Annelida, Crassiclitellata, Acanthodrilidae). *Zootaxa* 4496 (1): 414–430.
- Fragoso C & Rojas P 2019 More new *Diploptrema* 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 *Protopotencia unamensis* sp.nov (Annelida, Crassiclitellata, 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 Callahan 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, Science Publishers, 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, Enfield 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/nomencligo> (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 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 (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 riqueza 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 documentado 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

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 "Onuphidae", 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, Budaeva & 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 *Dioptra*, 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 los 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 peristomiales (*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 Eunicidae. 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 párápodos que son modificados. Paxton (1986) delimitó la región de los párápodos modificados a aquellos párápodos, 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 párápodos modificados; así como la evaluación del número de filamentos branquiales y el inicio de los ganchos subaculares 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 párápodos 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).

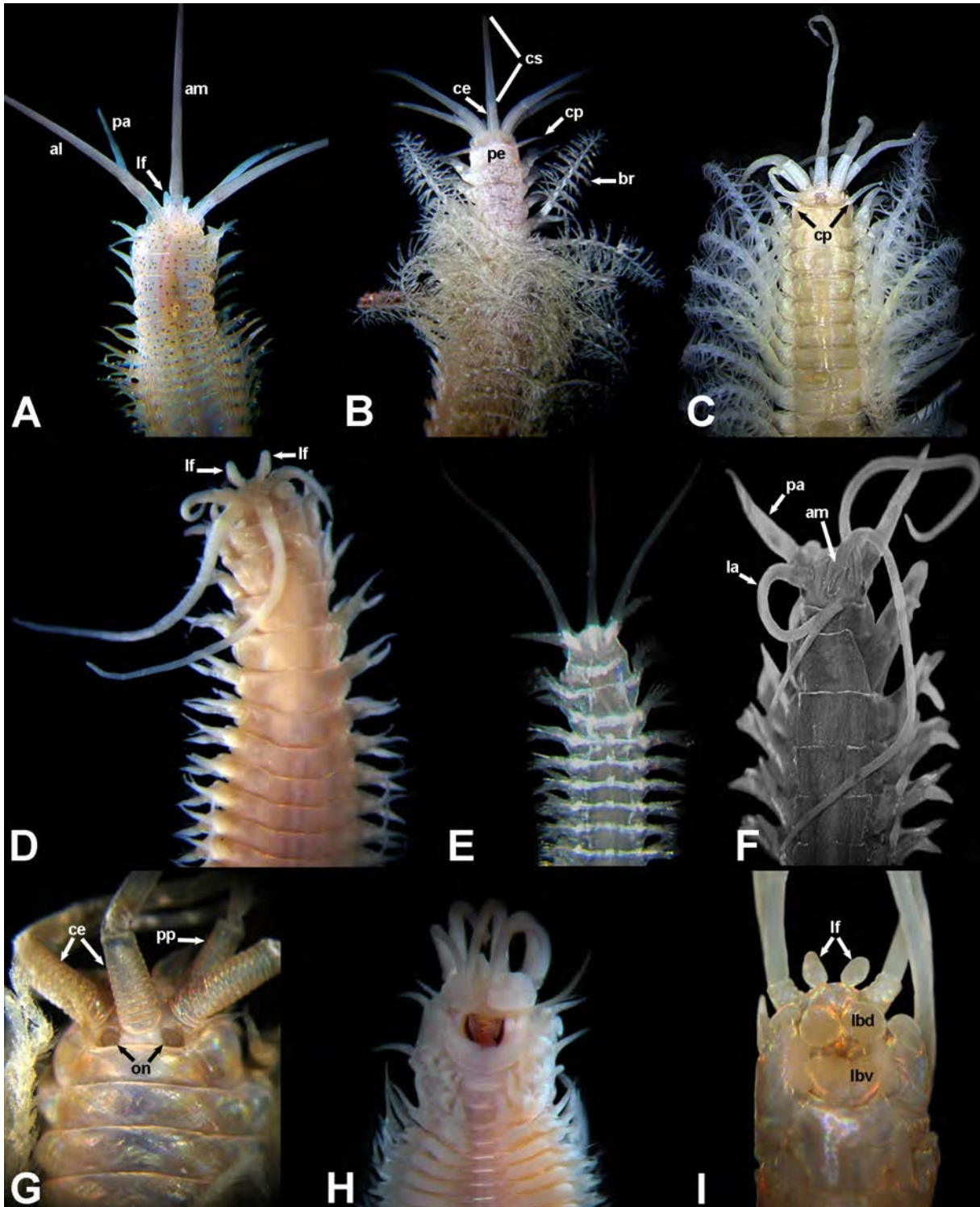


Figura 1. A) *Americanuphis magna* extremo anterior en vida VD; B) *Diopatra cuprea* extremo anterior en vida VD; C) *Diopatra cuprea* extremo anterior preservado VD; D) *Nothria pallidula* extremo anterior preservado VD; E) *Kinbergonuphis virgata* extremo anterior en vida VD; F) *Hyalinoecia* sp. extremo 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 nucleares; 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 microscopio para 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 nucleares, 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 *Americanuphis* 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 *Americanuphis* 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 falcíferos 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.

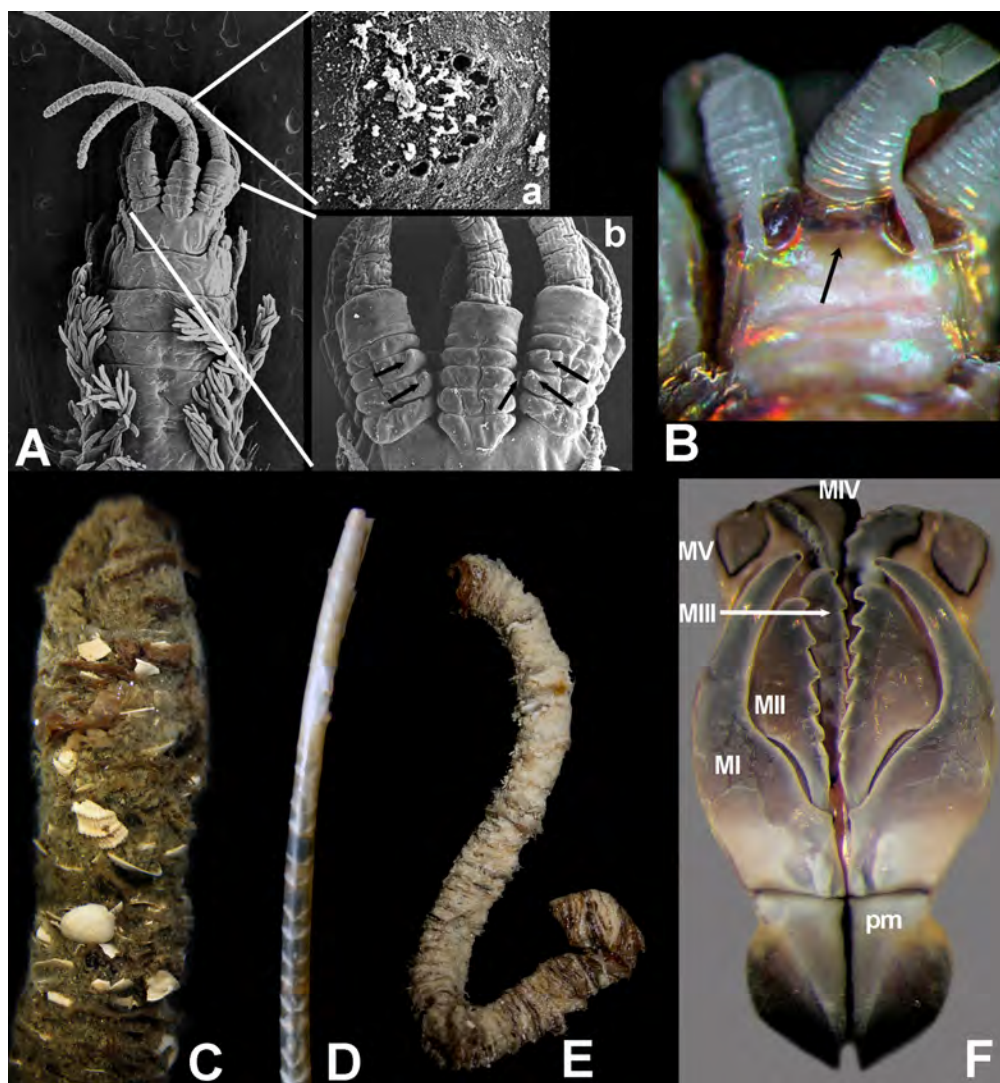


Figura 2. A) *Diopatra tuberculantennata* extremo anterior VD; (a) estructuras sensoriales, (b) flechas señalan las papilas laterales de los ceratóforos; B) *Australonuphis* sp. extremo anterior VD, flecha señala la falta del pliegue que divide al prostomio del peristomio; C) *Diopatra neotridens*, tubo; D) *Hyalinoecia* sp., tubo; E) *Americanuphis 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).

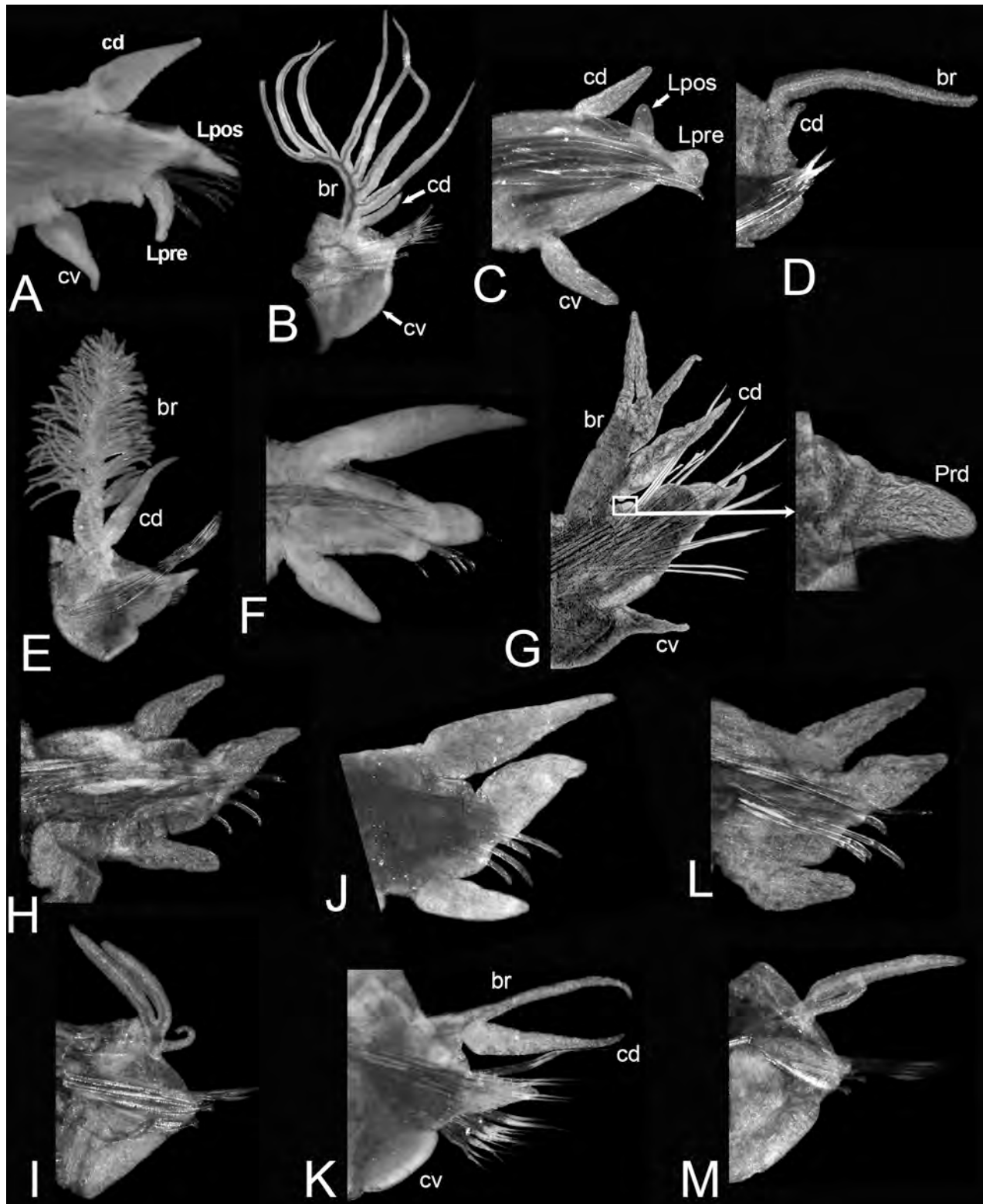


Figura 3. *Americonuphis magna* A) parápodo 1; B) parápodo 36. *Hyalinoecia* sp. C) parápodo 1; D) parápodo 40. *Diopatra cuprea* E) parápodo 14; F) parápodo 3. *Australonuphis* sp. G) parápodo 7, recuadro con acercamiento del proceso digitado. *Kinbergonuphis pulchra* H) parápodo 1; I) parápodo 76. *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 pre-setal; 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*.

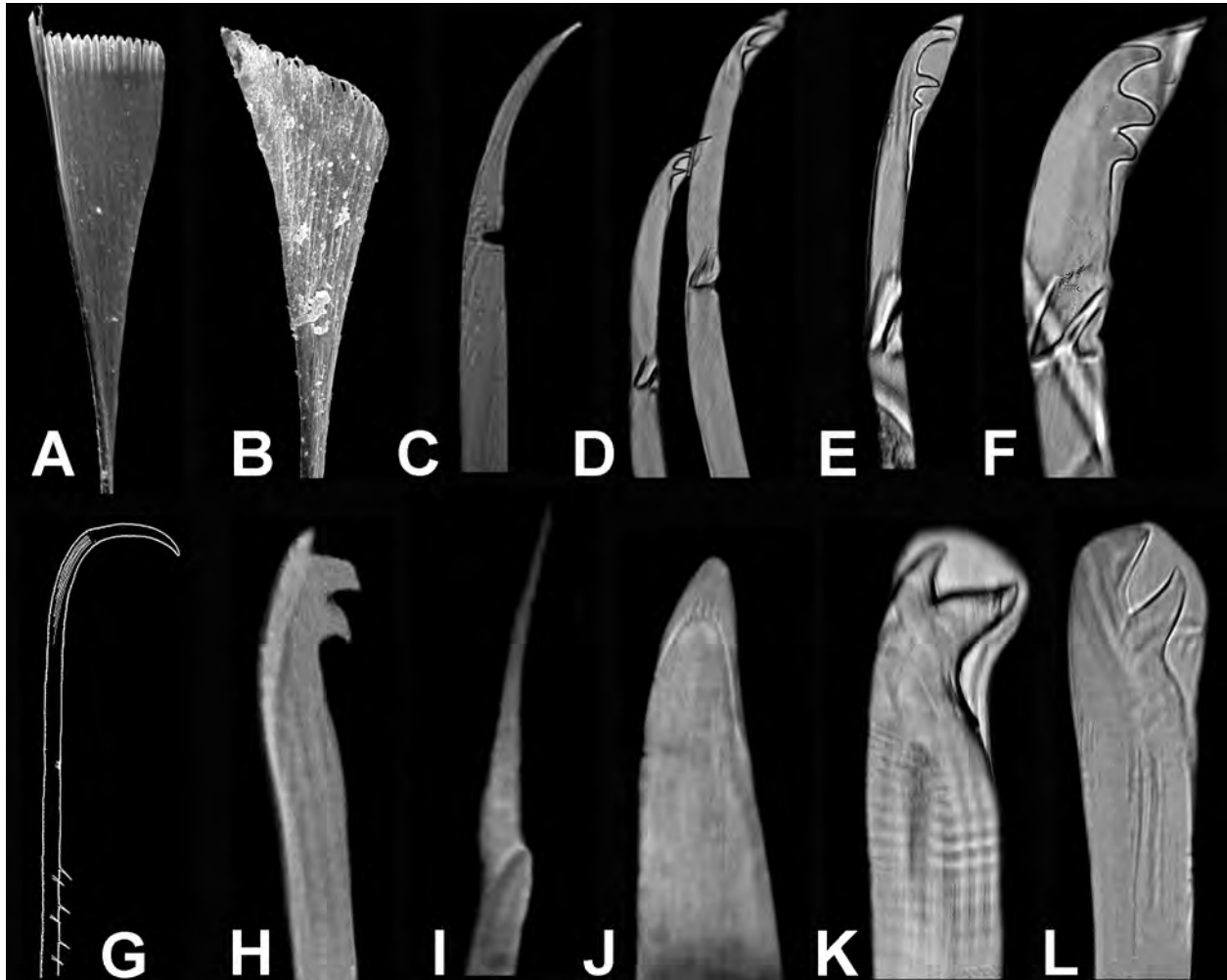


Figura 4. A) Pectina, margen distal recto, *Diopatra* sp. B) Pectina, margen distal oblicuo, *Paradiopatra* sp. C) Falcígero pseudocompuesto unidentado, *Australonuphis* sp. D) Falcígeros pseudocompuestos bidentados, *Americanuphis magna*. E) Falcígero pseudocompuesto tridentado, *Kinbergonuphis pulchra*. F) Falcígero pseudocompuesto tridentado, *Mooreonuphis pallidula*. G) Falcígero recurvado, *Rhamphobranchium (Rhamphobranchium) 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 parapodos modificados, los cuales son reemplazados por setas

limbadas en los parapodos 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, *Longibranchium* Paxton, 1986 y *Rhamphobranchium* 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 espiníferos 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 maxila 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.

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) | <i>Epidiopatra</i> 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 setíferos con falcíferos pseudocompuestos | <i>Aponuphis</i> Kucheruk, 1978* ² |
| – Ceratóforos de los apéndices prostomiales con 2–5 anillos; primeros 3 setíferos con falcíferos pseudocompuestos | 4 |

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.

- 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; falcíferos pseudocompuestos con capuchón puntiagudo *Hyalospinifera* Kucheruk, 1979*
 – Sin branquias; falcíferos pseudocompuestos con capuchón corto, romo *Leptoecia* Chamberlin, 1919 Falcíferos pseudocompuestos unidentados, presentes solo en el setífero 1; cirro ventral digitiforme en los dos primeros setíferos; peristomio tan largo como el segmento del setífero 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 setíferos) **10**
 – Parápodos modificados con setas cortas (eje de las setas limitado a 1 setífero) **12**
- 10(9)** Con 3 pares de parápodos modificados, cada uno con 3 falcíferos recurvados con el eje espinoso *Rhamphobranchium* Ehlers, 1887
 – Con 4 a 5 pares de parápodos modificados, cada uno con 4 o más falcíferos 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 setíferos 6–15; con 4 pares de parápodos modificados con lóbulo postsetal sencillo; falcíferos recurvados unidentados con el eje espinoso, *Longibranchium* Paxton, 1986 Antena media larga, hasta los setíferos 13–15; parápodos modificados moderadamente prolongados, cada uno con 4 falcíferos recurvados con el eje espinosos; cirro dorsal de parápodos no modificados con una protuberancia basal; ganchos subaciculares desde los setíferos 20–25 *L. atlanticum* (Day, 1973) (G)
 – Apéndices prostomiales cortos, alcanzan el setífero 1; con 3–5 pares de parápodos modificados con lóbulo postsetal doble; falcíferos recurvados con eje espinoso, distalmente uni- a tridentados, o con el eje liso, distalmente curvos *Brevibranchium* Paxton, 1986*
- 12(9)** Falcíferos ligeramente pseudocompuesto con el eje con espinas notorias en la porción distal *Fauchaldonuphis* Paxton, 2005*
 – Falcíferos 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) *Americanuphis* 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-antiores (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 peristomial 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 setífero 3 *A. hiatidentata* Moore, 1911 (B)
 – Falcígeros pseudocompuestos hasta el setífero 7 *A. fissurata* Fauchald, 1972 (P)

Comentario

- 1) Ehlers (1887) y Fauchald (1982) describieron los ganchos pseudocompuestos de esta especie como tridentados; en la redescipción del material tipo realizada por Paxton (1986a), estos ganchos son descritos como bidentados con apariencia de ser tridentados debido al capuchón: "*The anterior pseudocompound 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 setífero 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 setíferos 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, 1944¹ (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 interrimal en setígeros 11–18 *H. zebra* (Berkeley & Berkeley, 1939) (P)
 – Sin papila interrimal **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, 1982¹**

- 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* (Fauchald, 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 subaciculares 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. orensanzii* (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 Golfo de México pero la especie fue descrita con material colectado en el talud continental frente a la provincia de Buenos Aires, Argentina; por tal motivo, esta especie tan poco es incluida en la clave. *Kinbergonuphis tenuis* (Hansen, 1882) de Río 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; falcíferos pseudocompuestos bidentados *N. conchylega* (Sars, 1835) (G, P, Q en ambas)
 – Con 3 parápodos modificados; falcíferos pseudocompuestos uni- y bidentados *N. occidentalis* Fauchald, 1968 (P, B)

Onuphis Audouin & Milne-Edwards, 1833¹

- 1 Falcíferos pseudocompuestos bidentados *O. texana* Fauchald, 1982² (G)
 – Falcíferos pseudocompuestos bi- y tridentados *O. elegans* (Johnson 1901) (B)
 – Falcíferos pseudocompuestos tridentados 2
- 2(1) Branquias con múltiples filamentos 3
 – Branquias con un solo filamento 5
- 3(2) Falcíferos pseudocompuestos en los primeros 4 setíferos *O. eremita parva* Berkely & Berkeley, 1941 (P, B)
 – Falcíferos pseudocompuestos en los primeros 3 setíferos 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 setífero 1 *O. iridescens* (Johnson, 1901) (B)
 – Branquias desde setíferos 3–6 6
- 6(5) Falcíferos pseudocompuestos en los primeros 3–4 setíferos 7
 – Falcíferos pseudocompuestos en los primeros 5 setíferos 8
- 7(6) Falcíferos pseudocompuestos en los primeros 3 setíferos; cirro ventral digitiforme en los primeros 4–5 setíferos *O. geophiliformis* (Moore, 1903) (P, B, Q en ambas)
 – Falcíferos pseudocompuestos en los primeros 4 setíferos; cirro ventral digitiforme en los primeros 6 setíferos *O. similis* (Fauchald, 1968) (B)
- 8(6) Ceratóforos y palpóforos claramente articulados, con hasta 12 articulaciones; cirro ventral digitiforme en los primeros 6 setíferos *O. vibex* (Fauchald, 1972) (B)
 – Ceratóforos y palpóforos con articulación poco evidente, con hasta 25 articulaciones; cirro ventral digitiforme en los primeros 5 setíferos *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, 1887¹

- 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. litabanchia* (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 branquiales
 *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-González y colaboradores (2004) describieron *P. barrazai* de El Salvador, 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, 1887¹

- 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; falcíferos recurvados ligeramente pseudocompuestos *R. (R.) agassizi* Ehlers, 1887 (C)
- 2(1)** Con espiníferos 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 espiníferos 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 falcíferos 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 espiníferos 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: falcíferos 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* Ehlers, 1887 (Polychaeta: Onuphidae). *Zool J Linn Soc* 163:319–436.
- Budaeva 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 commercial 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 entwickelung 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 Oceanogr 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 Eunicemorphs of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. *Antarctic Res* 52:1–183.
- Orrhage L. 1995. Appendages of the Eunicia (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 synthesis, fauna of Australia. Vol4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula.* CSIRO Publishing Melbourne, pp 99–104.
- Pleijel F. 2001 Onuphidae 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 Submicrosc 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 recueillis dans des éponges. *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-Vallejo² & Jesús Angel de León-González³

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 orgánica. 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.

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 *Polyopthalmus* 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 Traviinae 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 Polyopthalmia por de Quatrefages (1850) (por *Polyopthalmus*), 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 escalibregmatidos. La familia se dividía en tres grupos monofiléticos, correspondientes a tres sub-familias: Opheliinae Malmgren, 1867, con los géneros *Ophelia* y *Thoracophelia*, Traviinae Hartmann-Schröder, 1971 con un género (*Travisia* Johnston, 1840) y Ophelininae Hartmann-Schröder, 1971 que incluye a *Ophelina*.

Chamberlin (1919) propuso una agrupación similar con dos subfamilias: Polyopthalmia 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. mcintoshii* 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 setíferos, 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 palpodo, 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).

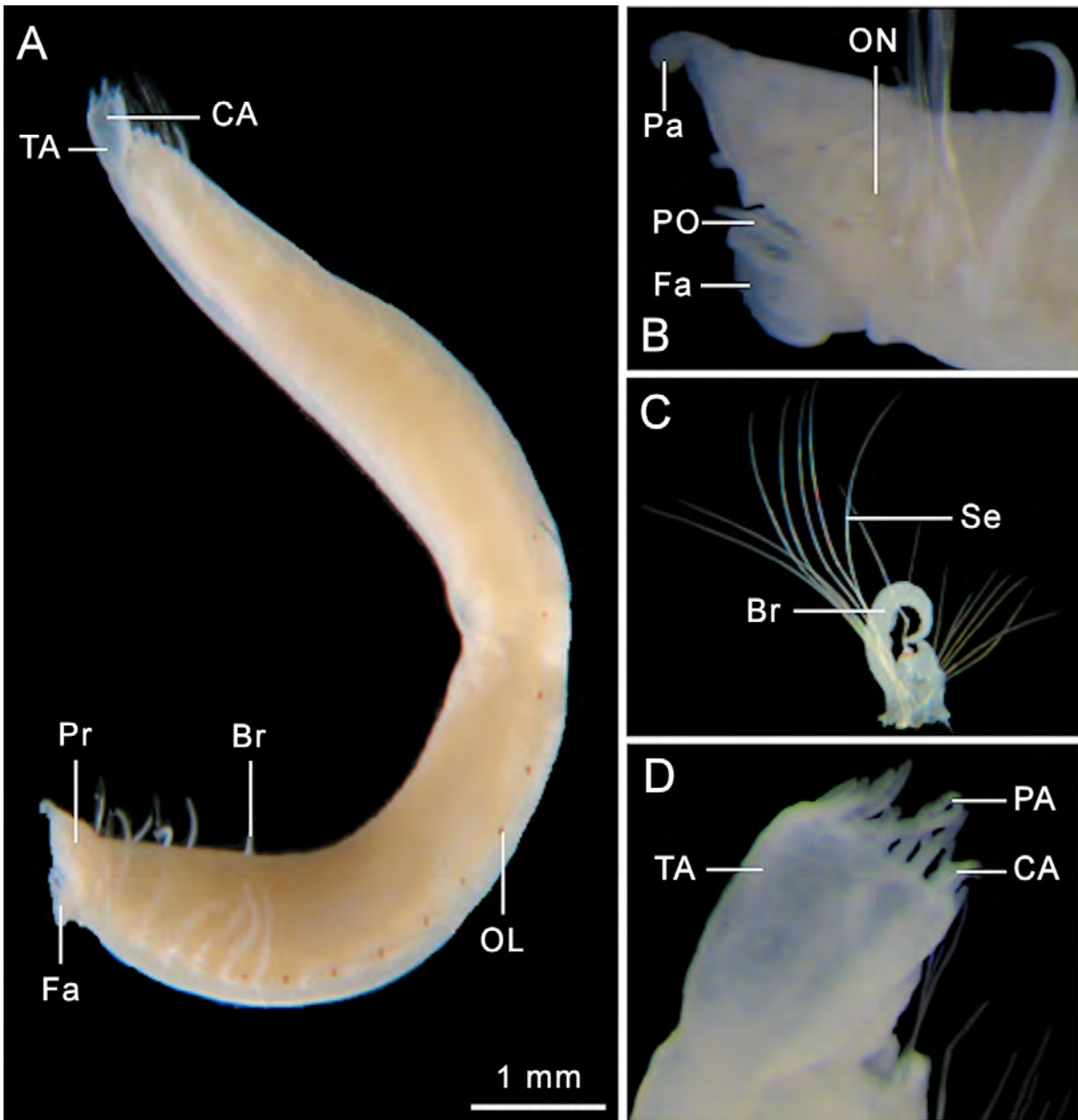


Figura 1. *Armandia maculata* (Webster, 1884) del Caribe mexicano. A) Organismo completo VL; B) Prostomio VL; C) Parápodo de un setígero mediano; D) Tubo anal VL (Abreviaturas: Br: branquias, CA: cirro anal, Fa: faringe, OL: ojos laterales, ON: órganos nucales, PA: papilas anales, Pa: pálpodo, PO: papilas 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 parapódos 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 diagnóstico 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 setífero 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 branquiíferos.

Manchas oculares laterales. Se limitan a un número de segmentos en la parte central del cuerpo, ya sea entre las ramificaciones de los parapódos como en *Ophelina*, o se ubican a la

misma distancia entre parapódos 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 WoRMS¹)

- 1 Cuerpo con surco ventral limitado a la región posterior ... **Opheliinae Malmgren, 1867** ... 2
 - Cuerpo con surco ventral extendido por todo el cuerpo **Ophelininae Hartmann-Schröder, 1971** ... 3
- 2(1) Cuerpo con tres regiones (cabeza hinchada, tórax hinchado, abdomen delgado); branquias limitadas a la región posterior; setífero 10 con papilas dorsolaterales *Thoracophelia* Ehlers, 1897
 - Cuerpo no regionado (hinchado anteriormente, con surco ventral posteriormente); branquias a veces presentes en los setíferos 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 setíferos **3**
 - Cuerpo con 35–52 setíferos **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, 1938² (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, 1956³ (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, 1843⁴ (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.

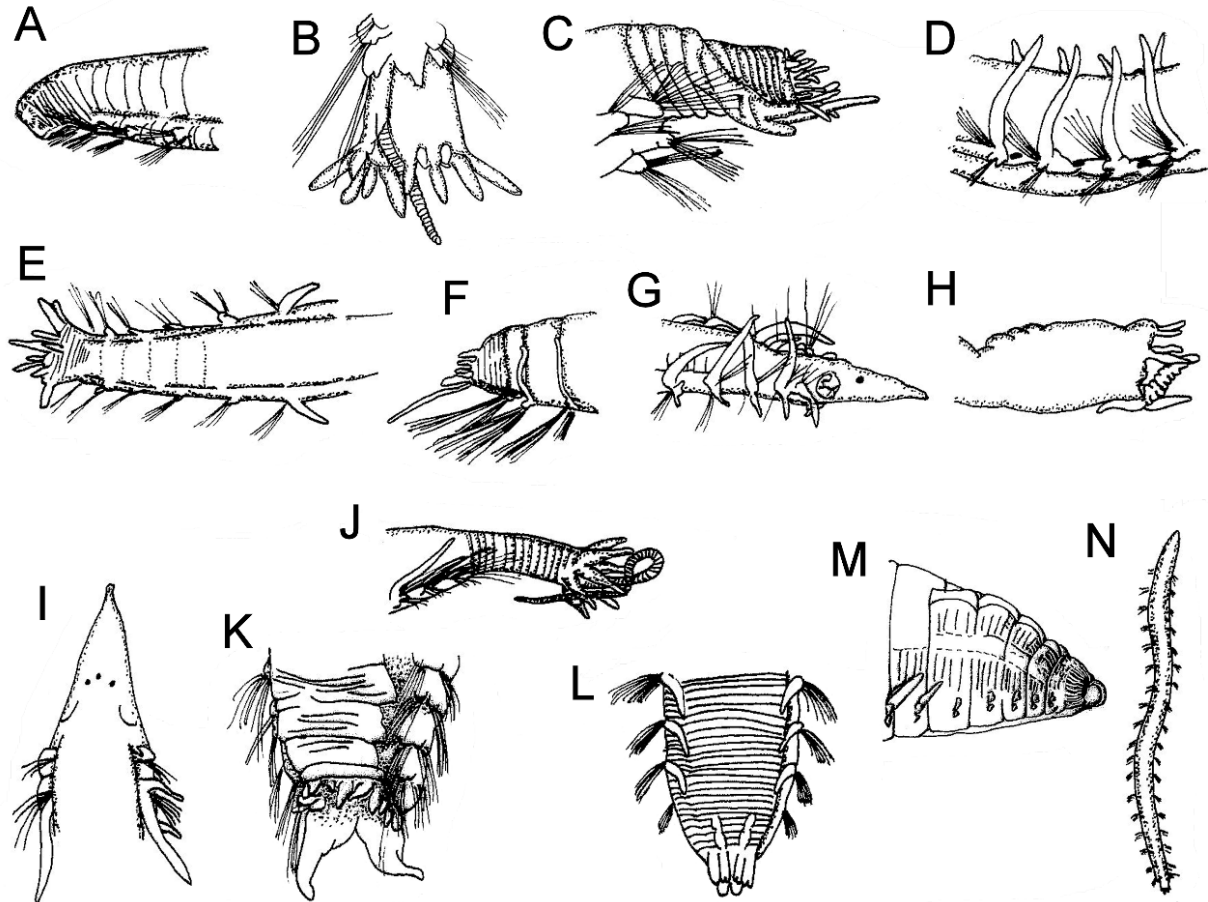


Figura 2. *Armandia neopapillata* A) Tubo anal, VL; *A. maculata*. B) Tubo anal, VV; *A. intermedia*. C) Tubo anal, VL; *A. brevis*. D) Segmentos medios, VL; E) Tubo anal, VD; *A. bioculata*. F) Tubo anal (VL); *A. agilis*. G) Parte anterior, VL; H) Tubo anal, VL; *A. salvadoriana*. I) Parte anterior, VD; J) Tubo anal, VL; *Ophelia denticulata*. K) Parte posterior, VV; *O. limacina*. L) Parte posterior, VD; *O. magna*. M) Parte posterior, VL; *Ophelia 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 1843⁵ (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 setíferos 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, 1843⁷ (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, 1960⁸ (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 prepigial *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.

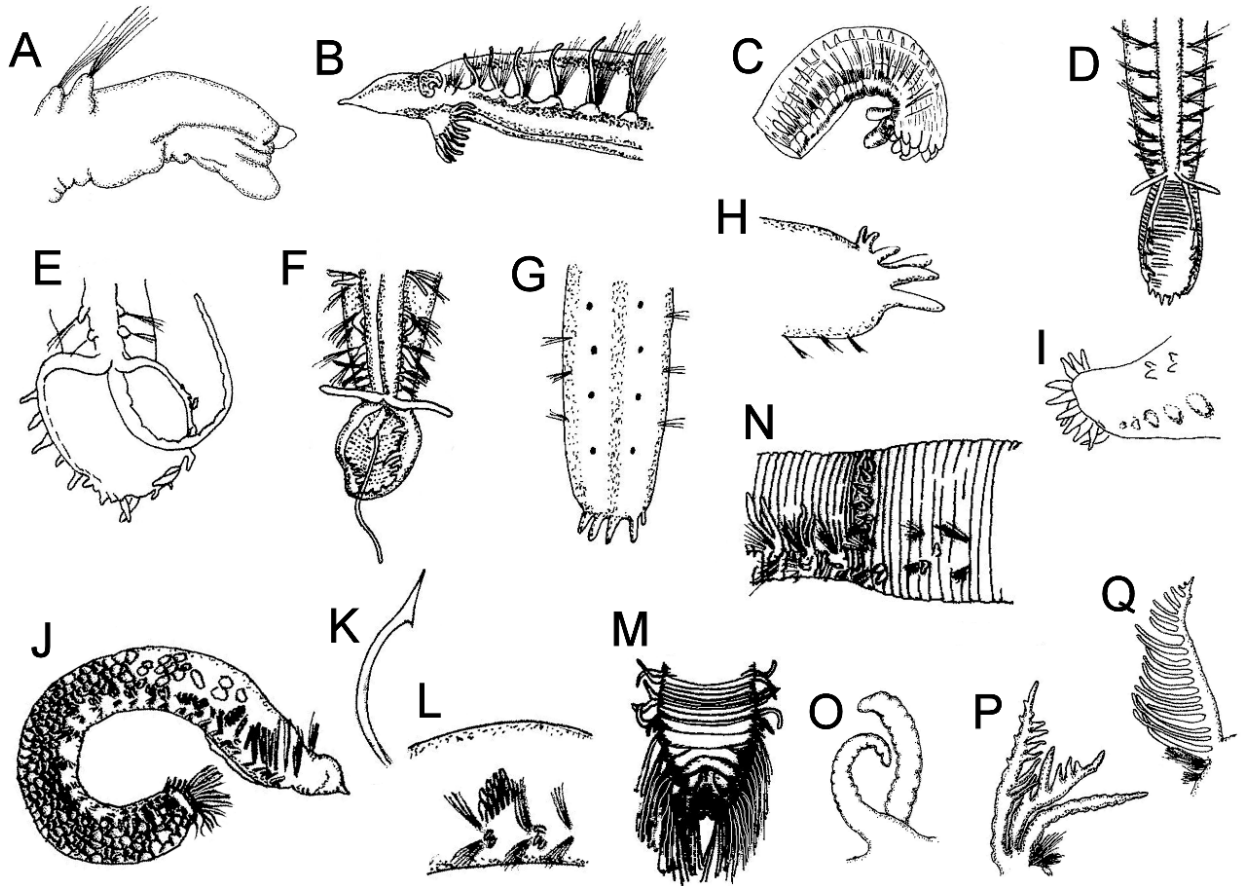


Figura 3. *Ophelina cylindricaudata*. A) Tubo anal, VL; *O. pallida*. B) Parte anterior, VL; *O. hachaensis*. C) Tubo anal, VL; *O. fimbriata*. D) Caperuza anal, VV; *O. acuminata*. E) Caperuza anal, VV; F) Caperuza anal, VV (Stop-Bowitz, 1945); *Polyophthalmus pictus*. G) Parte posterior, VD; H) Parte posterior, VLD; *P. incertus*. I) Tubo anal, VL; *Thoracophelia papillata*. J) Cuerpo completo, VL; K) Setas con espuela subdistal; L) Setífero 10, VL; *T. mammilata*. M) Región posterior, VD; N) Setífero 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, 1897¹⁰

- 1 Cuerpo con segmentos bien definidos 2
 – Cuerpo con segmentos poco definidos; región posbranquial con setas con espuela subdistal (Fig. 3K); setífero 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 setífero 10 desconocidas (zona de mareas) .. 3¹¹
 – Región posterior con setas largas (Fig. 3M); setífero 10 con bloques dorsolaterales de papilas aguzadas (Fig. 3N) (22–45 m prof.) *T. mammilata* (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. Sitzungsber 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 opheliid worms (Annelida: Polychaeta). 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 Traviisiinae (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 Vertebré del Regno di Napoli, Volume 3. Società 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. Librairie 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 sédentaires. Addenda, aux Errantes, Archiannelides, 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 Naehе 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 recueillis 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 Westküste zwischen Angola und Kap der Guten Hoffnung und der afrikanischen Ostküste von Sudafrica und Mocambique unter besonderer Berücksichtigung 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 Ryukyuna. 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 Vorwelt. *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: Opheliidae) from western Kyushu, Japan, with character variations. *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 familles 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, Díez 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 ultrastructure 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, in 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-Weiss¹, Adriana Barbosa-López¹,
Pablo Hernández-Alcántara¹ & Margarita Hermoso-Salazar¹

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 *Califfa 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 *Proscoplos* 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

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 (Malmgren 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 (*Microorbiniina* Hartman, 1965, *Orbiniella* Day, 1954, *Falklandiella* Hartman, 1967, y *Proscoplos* Hartmann-Schröder, 1962), dejando en una tercera subfamilia: Methanoariciinae, monogénica 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.

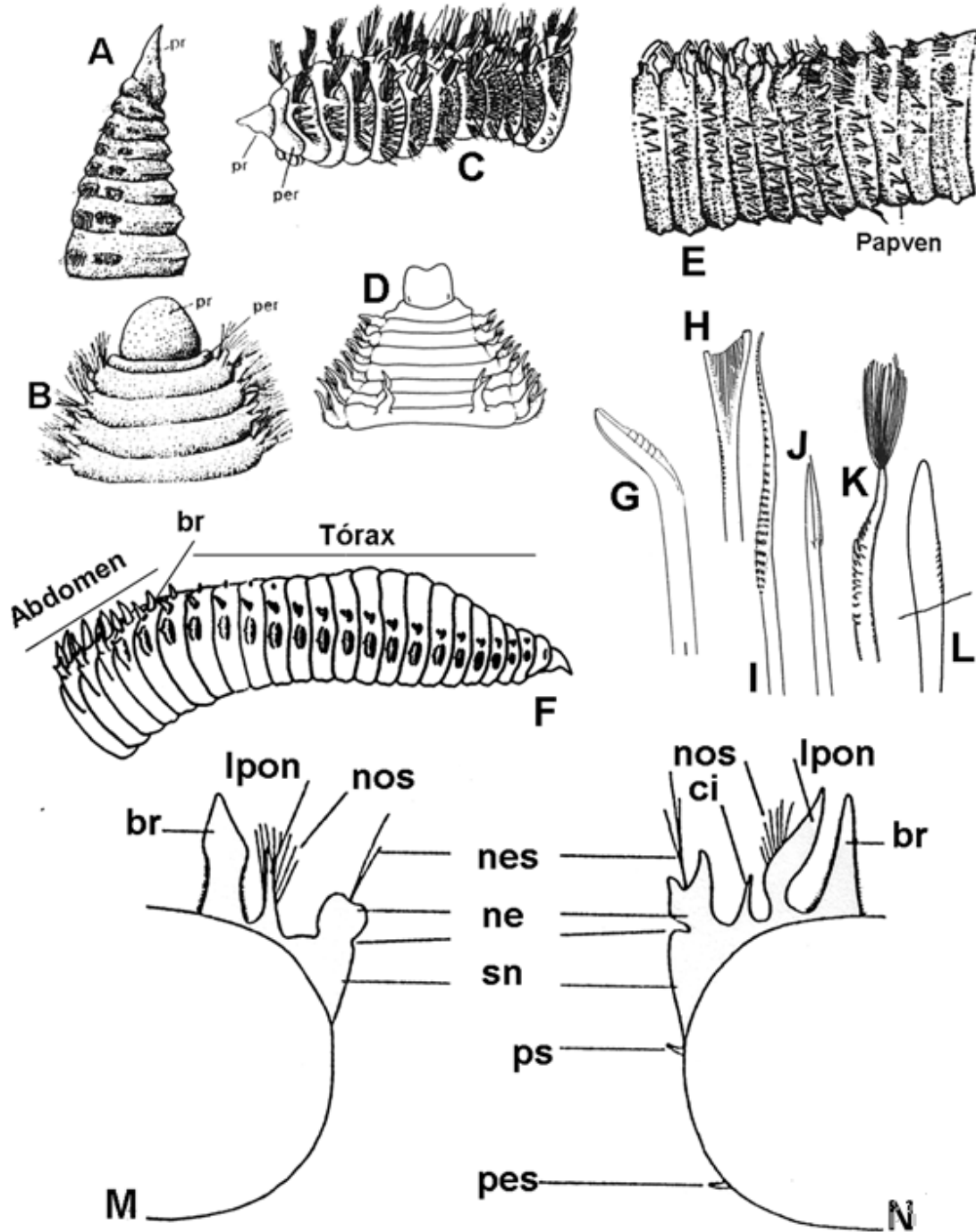


Figura 1. A) parte anterior, *Orbinia*; B y D) parte anterior, *Naineris*; C) parte anterior *Phylo*; E) papilas ventrales, *O. johnsoni*; F) transición tórax-abdomen, *Leitoscoloplos pugettensis*; G) gancho neuropodial torácico; H) notoseta abdominal lirada, *Phylo*; I) seta capilar camerada; J) seta lanceolada de segmentos torácicos posteriores, *Phylo*; K) seta hirsuta, *Califia*; L) gancho neuropodial del setífero dos, *Scoloplos normalis*; M y N) estructuras principales de parápodos abdominales (br= branquias; ci= cirro interramal; ne= neuropodo; nes= neurosetas; nos= notosetas; Ipon= 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 cirriiforme. 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: México y C para el Caribe. Una Q indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.
B para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de

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 (lóbulo 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; neuropodos 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; neuropodos 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)** Neuropodos torácicos únicamente con setas capilares (Fig. 1I) *Leitoscoloplos* Day, 1977
 – Neuropodos torácicos con uncinos o espinas modificadas además de las setas capilares ... **9**
- 9(8)** Primeros 3 o 4 neuropodos torácicos con espinas con la punta hirsuta (como pincel), los restantes con setas capilares *Califia* Hartman, 1957
 – Todos los neuropodos torácicos con uncinos, además de las setas capilares **10**
- 10(9)** Neuropodos torácicos posteriores con espinas modificadas gruesas en forma de arpón, sobresalen del parápodo; con grandes glándulas basales (Fig. 2J) *Phylo* Kinberg, 1866
 – Neuropodos torácicos posteriores sin espinas modificadas **11**

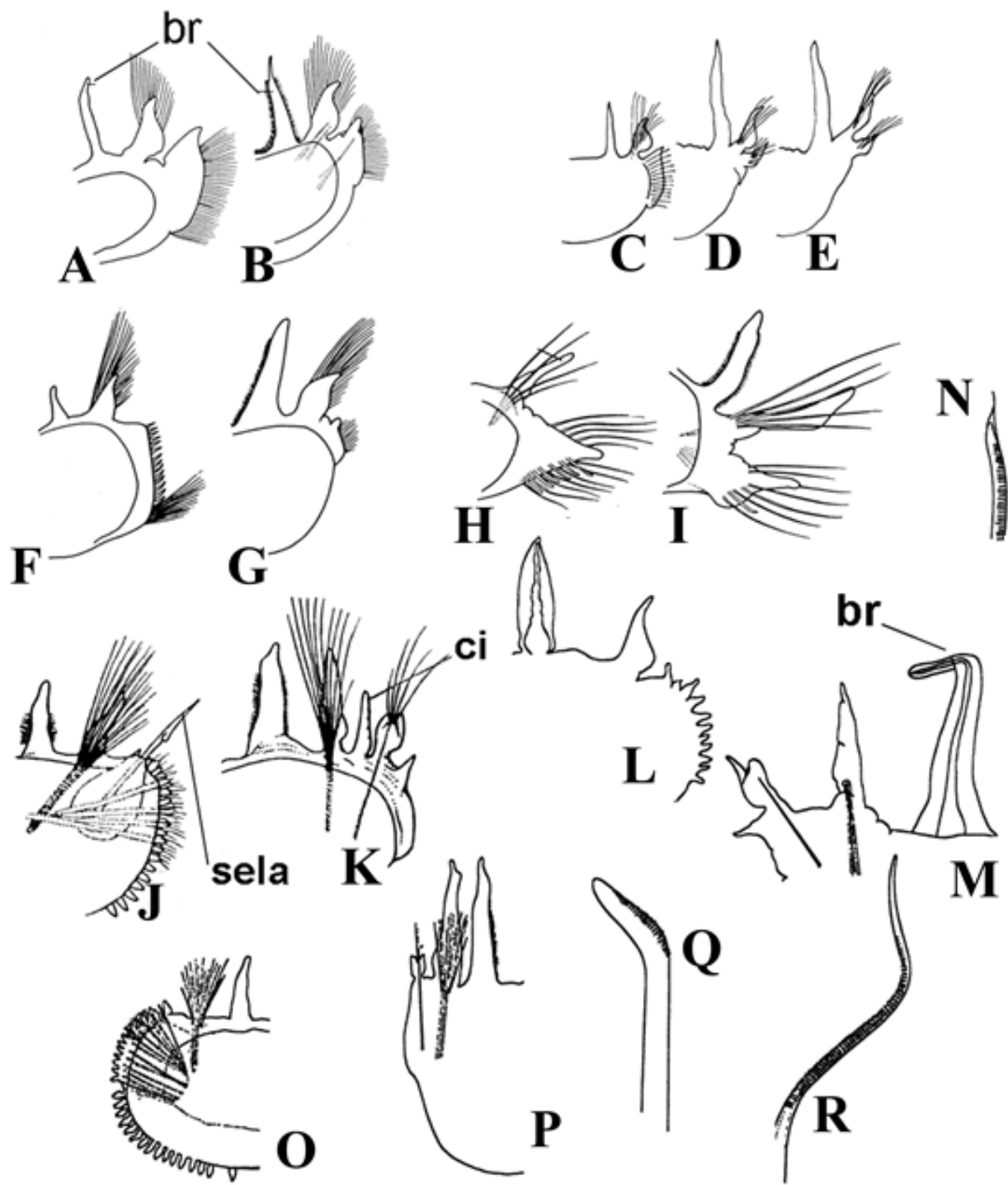


Figura 2. *Naineris laevigata*: A) parápodo torácico 14; B) parápodo abdominal medio. *N. setosa*: C) parápodo torácico 12; D y E) parápodos abdominales medios. *N. dendritica*: F) parápodo torácico 12; G) parápodo abdominal 27. *N. grubei*: H) parápodo torácico cuatro; I) parápodo abdominal 20. *Phyllo 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=cirrus 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) *Scoloplos* 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 interrasmal 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 interrasmal *L. panamensis* (Monro, 1933) (G, C, P)
 – Tórax con 18-20 setígeros; con cirro interrasmal y papilas podiales (Fig. 4).....
 *L. multipapillatus* 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)

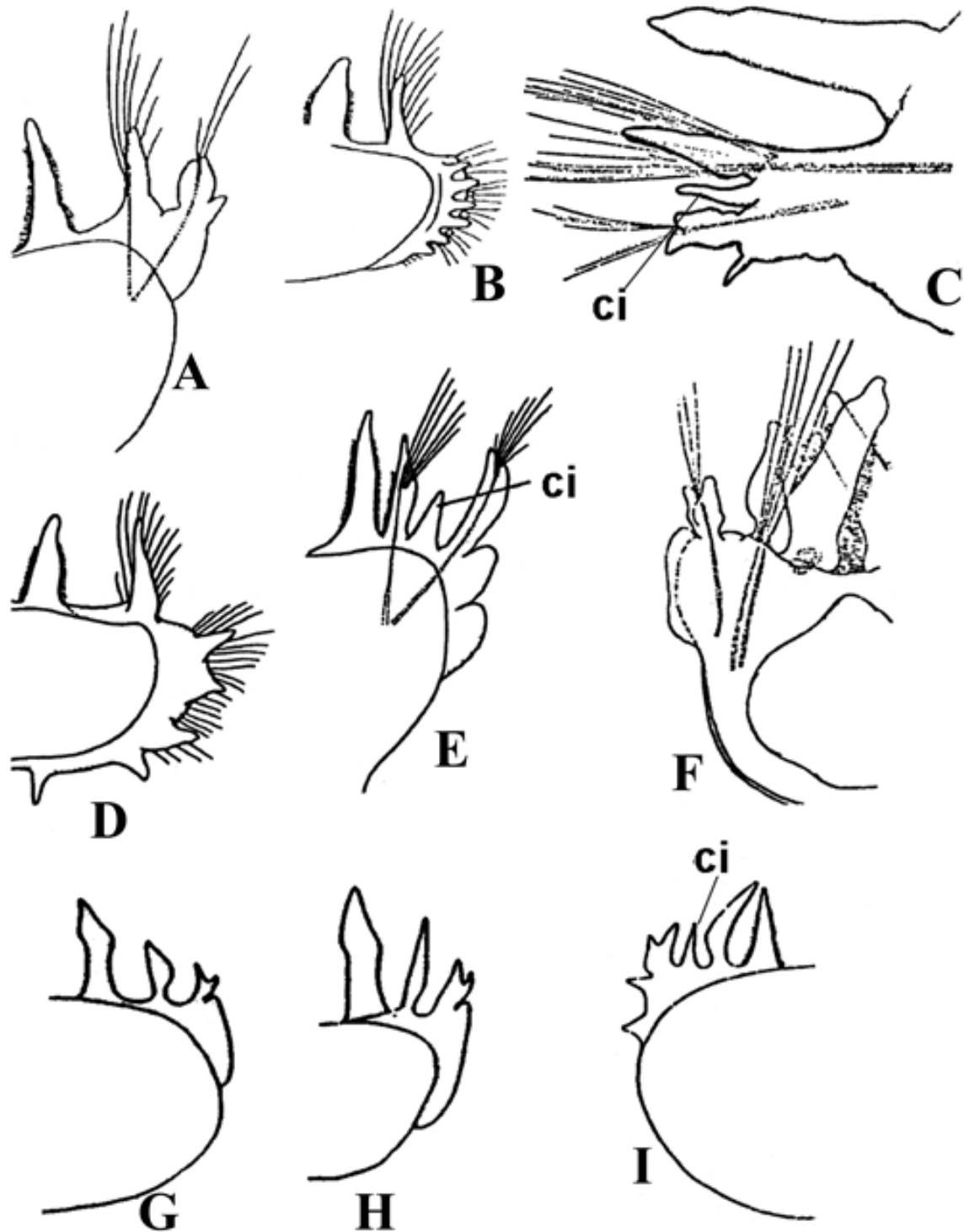


Figura 3. *Orbinia americana*: A) parápodo abdominal 6, vista anterolateral; B) parápodo torácico 10, vista posterolateral. *O. sertulata*: C) parápodo abdominal medio. *O. riseri*: D) parápodo torácico 18; E) parápodo abdominal posterior, vista anterodorsal. *O. johnsoni*: F) parápodo torácico. *Leitoscoloplos pugettensis*: G y H) vista posterior de setígeros abdominales posteriores (sin setas). *L. fragilis*: I) vista posterior del setígero 19 (sin setas). (ci-cirro interrramal).

- 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, neurópodos torácicos con 2 filas de numerosas espinas y pocos capilares
 *L. minutus* López, Cladera & San Martín, 2003 (P)
 – Tórax aplanado con 19 setígeros, branquias a partir del setígero 20 (transicionales), lóbulos abdominales neuropodiales largos .. *L. playthoracicus* López, Cladera & San Martín, 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 setífero seis (Fig. 1D)	<i>N. bicornis</i> Hartman, 1951 (G, C)	2
	– Prostomio redondeado, no bilobulado (Fig. 1B)		2
2(1)	Branquias aparecen en los primeros setíferos cuatro a seis		3
	– Branquias a partir del setífero siete		5
3(2)	Branquias a partir del setífero dos	<i>N. mutilata</i> Treadwell, 1931 (G, C)	4
	– Branquias a partir del setífero cuatro		4
4(3)	Branquias a partir del setífero cuatro; neurópodos abdominales con lóbulos presetales cortos triangulares y lóbulos postsetales más grandes; sin reborde carnoso en segmentos torácicos (Fig. 2A-B)	<i>N. laevigata</i> (Grube, 1855) (G, C, B, P)	
	– Branquias a partir de los setíferos 4-6; todas las setas torácicas delgadas y puntiagudas (Fig. 2 C-E)	<i>N. setosa</i> Verrill, 1900 (G, C, P)	
5(2)	Tórax con 13 setíferos, branquias a partir del setífero 9, papilas branquiales y cirros interrasmiales en segmentos abdominales	<i>N. aurantiaca</i> (Müller, 1828) (G, C)	6
	– Tórax con más de 17 setíferos		6
6(5)	Tórax con 19-28 segmentos; branquias a partir de los setíferos 7-8; neurópodos abdominales triangulares con prolongaciones dorsales largas (Fig. 2H-I)	<i>N. grubei</i> (Gravier, 1909) (G, P)	
	– Tórax con 17-18 setíferos; branquias a partir de los setíferos 8-12; neurópodos torácicos con un lóbulo postsetal simple (Fig. 2F-G)	<i>N. dendritica</i> (Kinberg, 1867) (P, G, C)	

Orbinia de Quatrefages, 1865

1	Branquias a partir de los setíferos 5-6		2
	– Branquias a partir del setífero 8		5
2(1)	Cirro interrasmial presente en segmentos abdominales		3
	– Cirro interrasmial ausente en segmentos abdominales; 17 setíferos torácicos (Fig. 3A-B)	<i>O. americana</i> Day, 1973 (G, C)	
3(2)	Tórax con más de 20 setíferos		4
	– Tórax con 13-17 setíferos, setas furcadas ausentes, espina larga y traslucida en notópodos abdominales	<i>O. sagitta</i> Leao & Santos, 2016 (G, C)	
4(3)	Tórax con 34 – 38 setíferos, cirro interrasmial largo presente (Fig.1N)	<i>O. bioreti</i> (Fauvel, 1919) (P)	
	– Tórax con 20 setíferos torácicos, cirro interrasmial presente a partir de segmento 13 (Fig. 3C)	<i>O. sertulata</i> (Savigny, 1822) (P)	
5(1)	Con cirros interrasmiales presentes		6
	– Cirros interrasmiales 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 Martín, 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. camposiense* 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 bifurcados); 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)

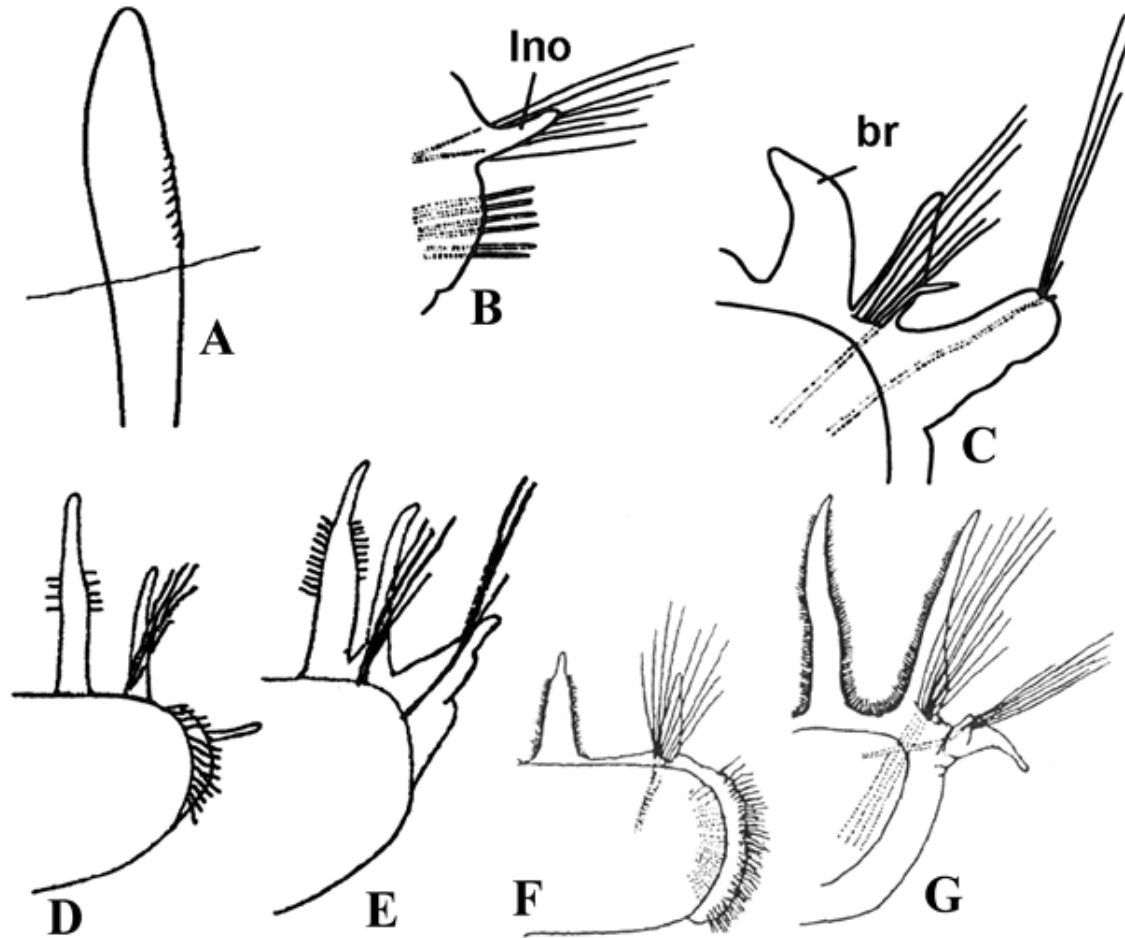


Figura 4. *Scoloplos normalis*: A) gancho neuropodal del setígero dos. *S. texana*: B) parápodo torácico 13; C) parápodo abdominal. *Leodamas johnstonei*: D) vista anterior del setígero 16; E) setígero abdominal posterior. (*L. rubra*: F) vista anterodorsal del parápodo torácico 12; G) vista anterodorsal de parápodo abdominal posterior. (br= branquia; Ino= 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. acmeiceps* 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 capítulo.

Referencias

- Audouin JV & Milne-Edwards H 1833 Classification des Annelides, et description de celles qui habitent les côtes de France. *Ann Sci Nat* 30: 411–425.
- Benham WB 1896 Archannelida 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 expose data 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, archiannelides, 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 Københ 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=taxdet&ails&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}

¹El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México

²Universidad 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*

(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.

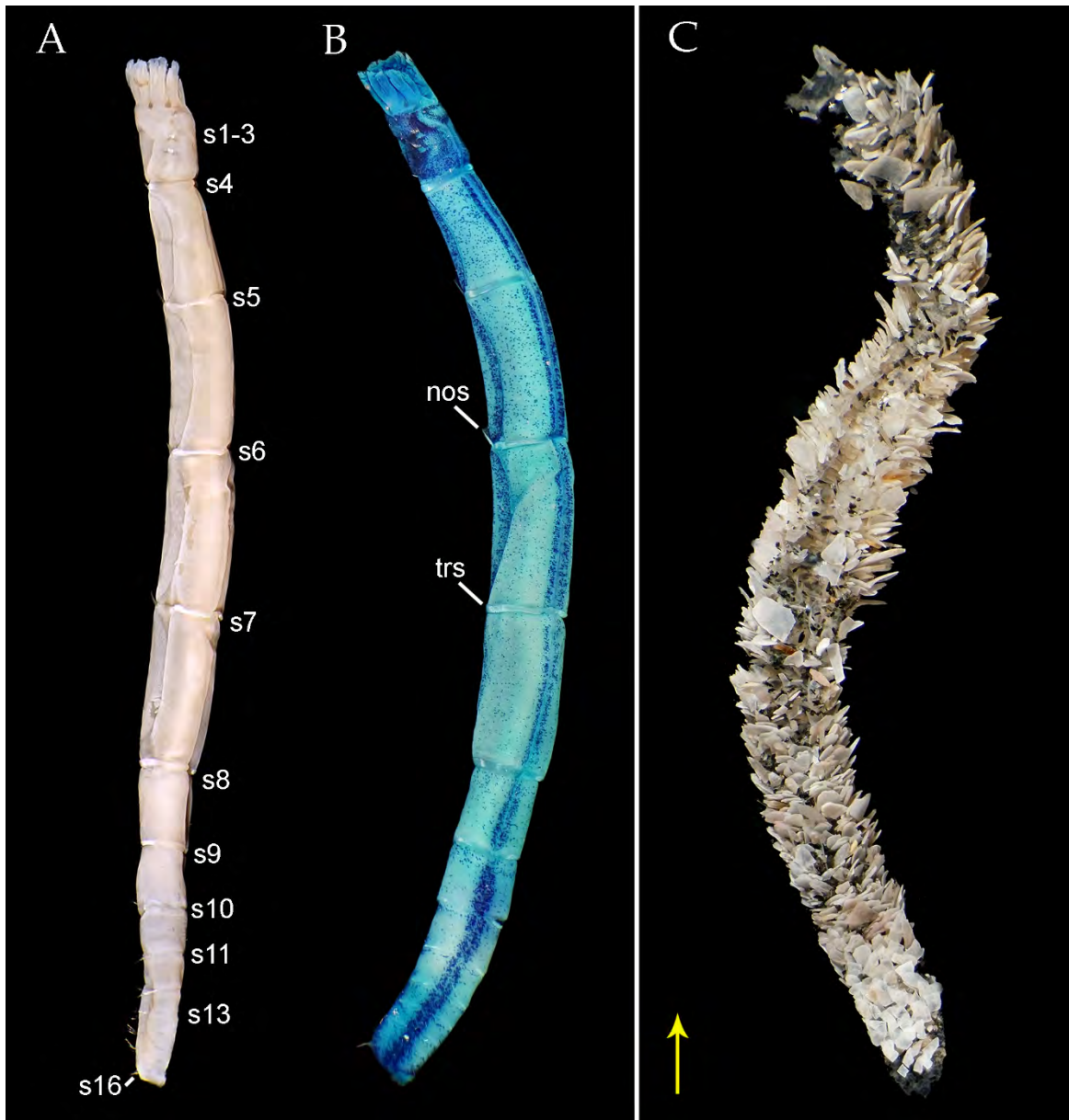


Figura 1. Tubo y características morfológicas del cuerpo de Oweniidae. Cuerpo en vista lateral, A) no teñido y B) teñido con azul de metileno. Notar el cambio gradual en el tamaño de los segmentos abdominales hacia la región posterior, y el marcado patrón de tinción en el tórax y abdomen, a lo largo 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).

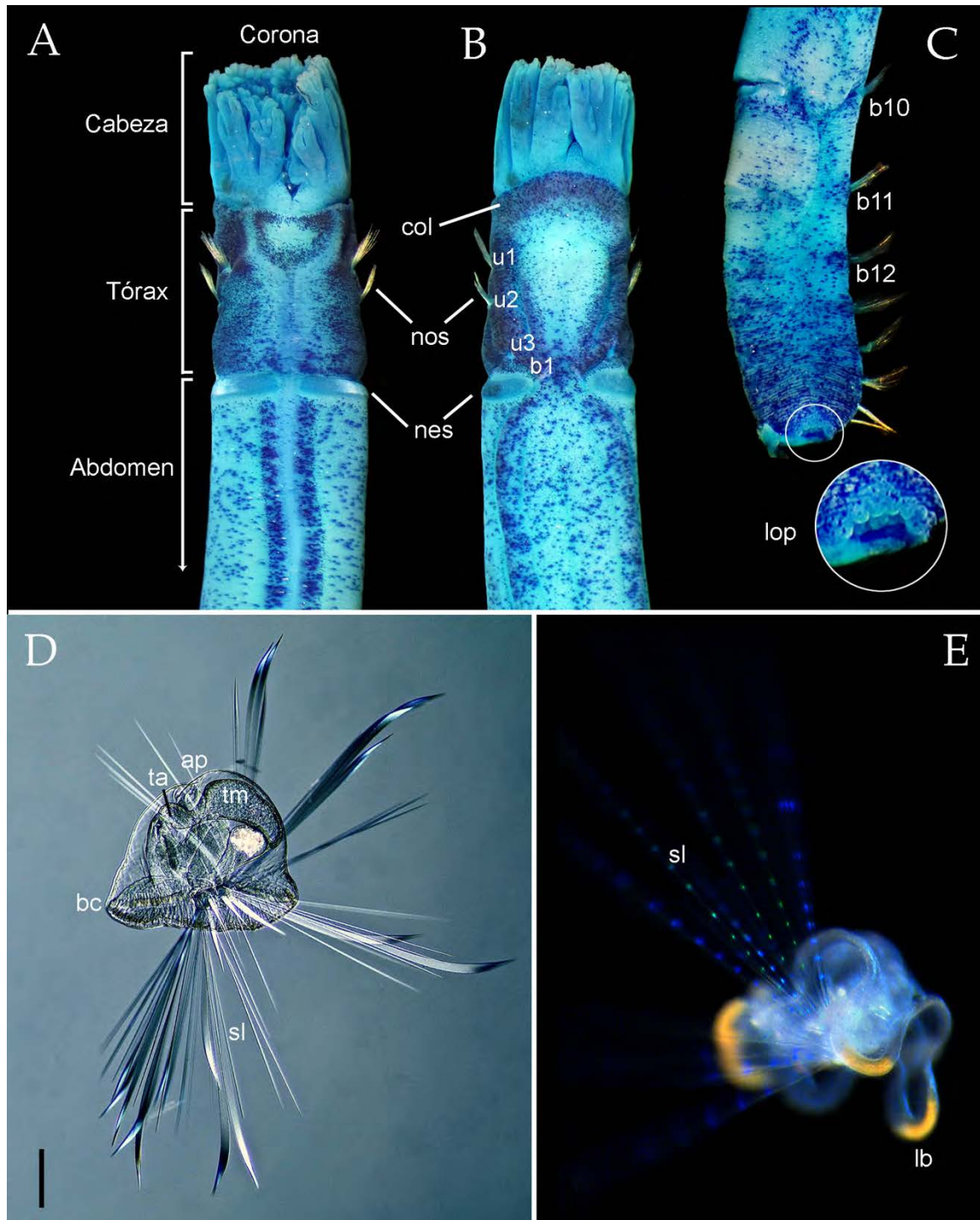


Figura 2. Características morfológicas de la región anterior y pigdium de un adulto y larvas de Oweniidae. A) Adulto teñido con azul de metileno, región anterior, vista ventral; B) mismo, vista dorsal; C) mismo, pigdium con acercamiento de la región anal, vista lateral; D) larva de *Myriochele* sp. tomada 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 pigdiales; nes, neurosetas; nos, notosetas; sl, setas larvales; ss, saco setal; u#, número de setígero unirámeo; ta, tubo digestivo anterior; tm, tubo digestivo medio. Escala: 100 μ m. D) Original de Rafael Martín-Ledo (©R. Martín-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, *Bogues* 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

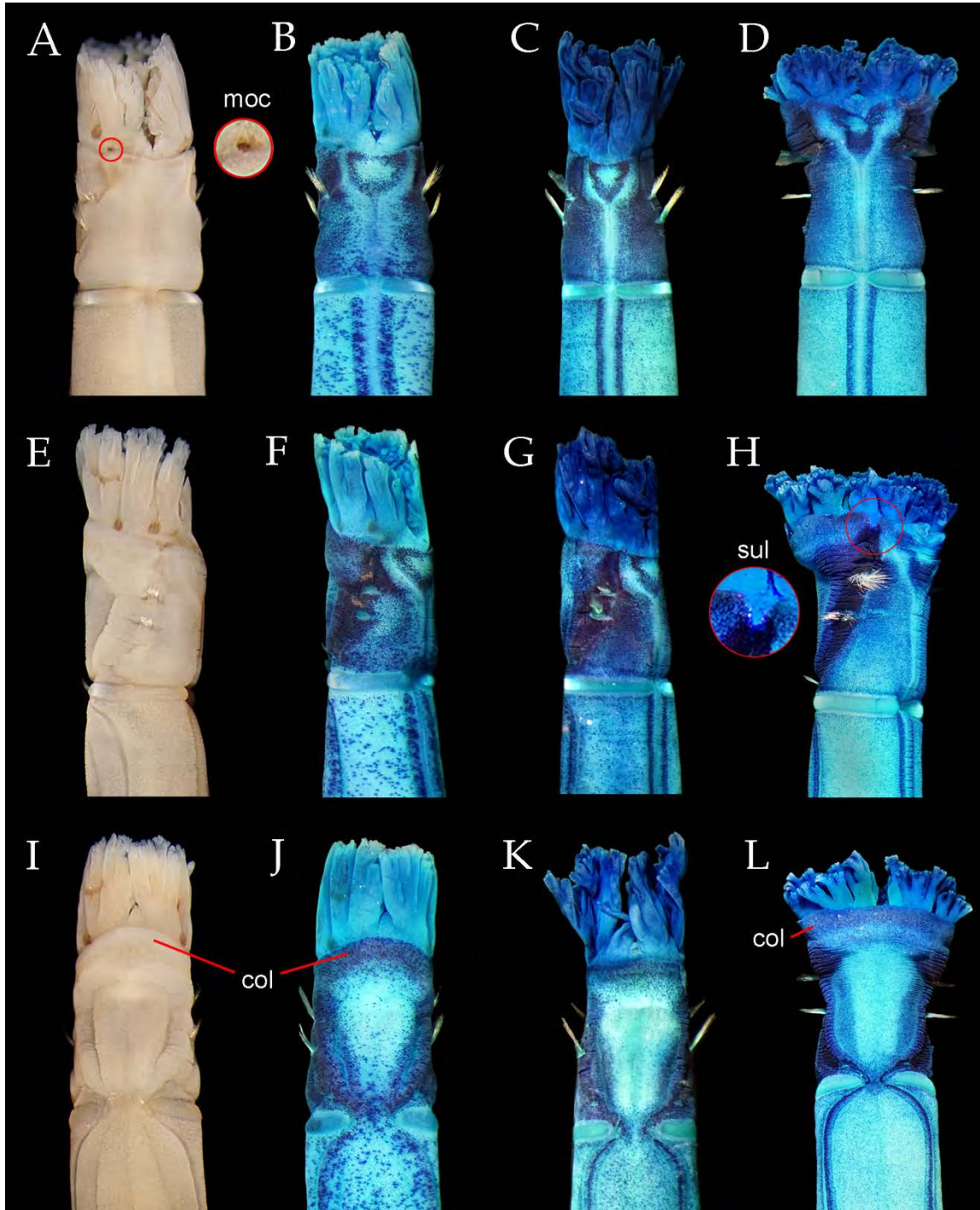


Figura 3. Morfología de la región anterior de diferentes ejemplares de *Owenia* sin teñir y teñidos con azul de metileno. A–B, E–F, I–J), *Owenia* sp. Sinaloa (Golfo de California, México); C, G, K), *Owenia* sp. Veracruz (Golfo de México); D, H, L), *Owenia* sp. Ensenada, Baja California (Pacífico mexicano). 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 setífero 1 en *Myriowenia* (Figs. 5M–N, Q) o entre el

setífero 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 setíferos unirrámeos y continuos de tamaño variable. Siguiendo una fórmula que considera la composición parapodal de los primeros tres setíferos 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 setíferos 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 setífero 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 setíferos 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.

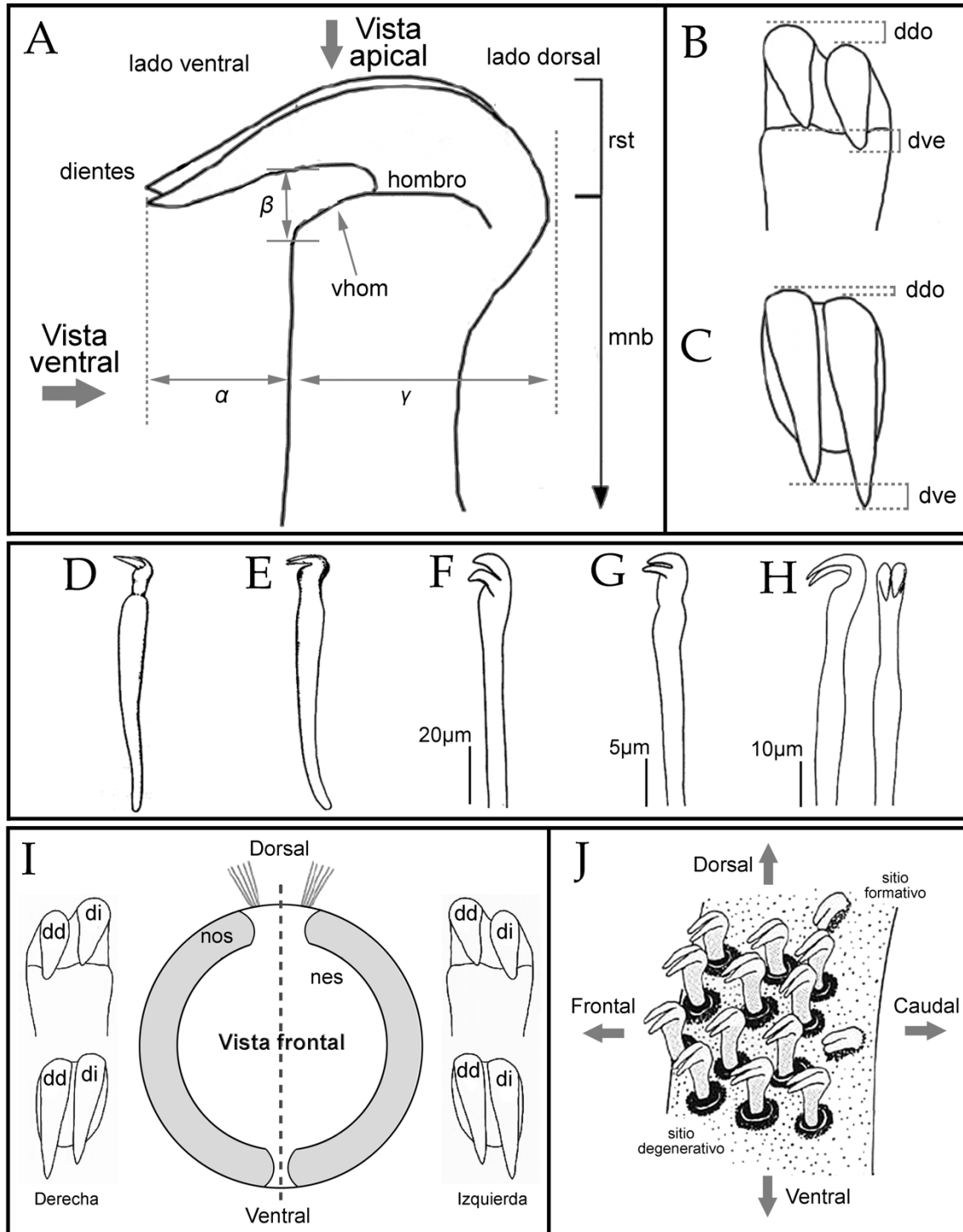


Figura 4. Características morfológicas de los ganchos como elementos independientes y en los tori de Oweniidae. Regionalización del extremo anterior del gancho en A) vista lateral, B) ventral, y C) dorsal. Diferentes tipos de ganchos en vista lateral: D) *Myrioowenia gosnoldi*; E) *Galathowenia pygidialis*; 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

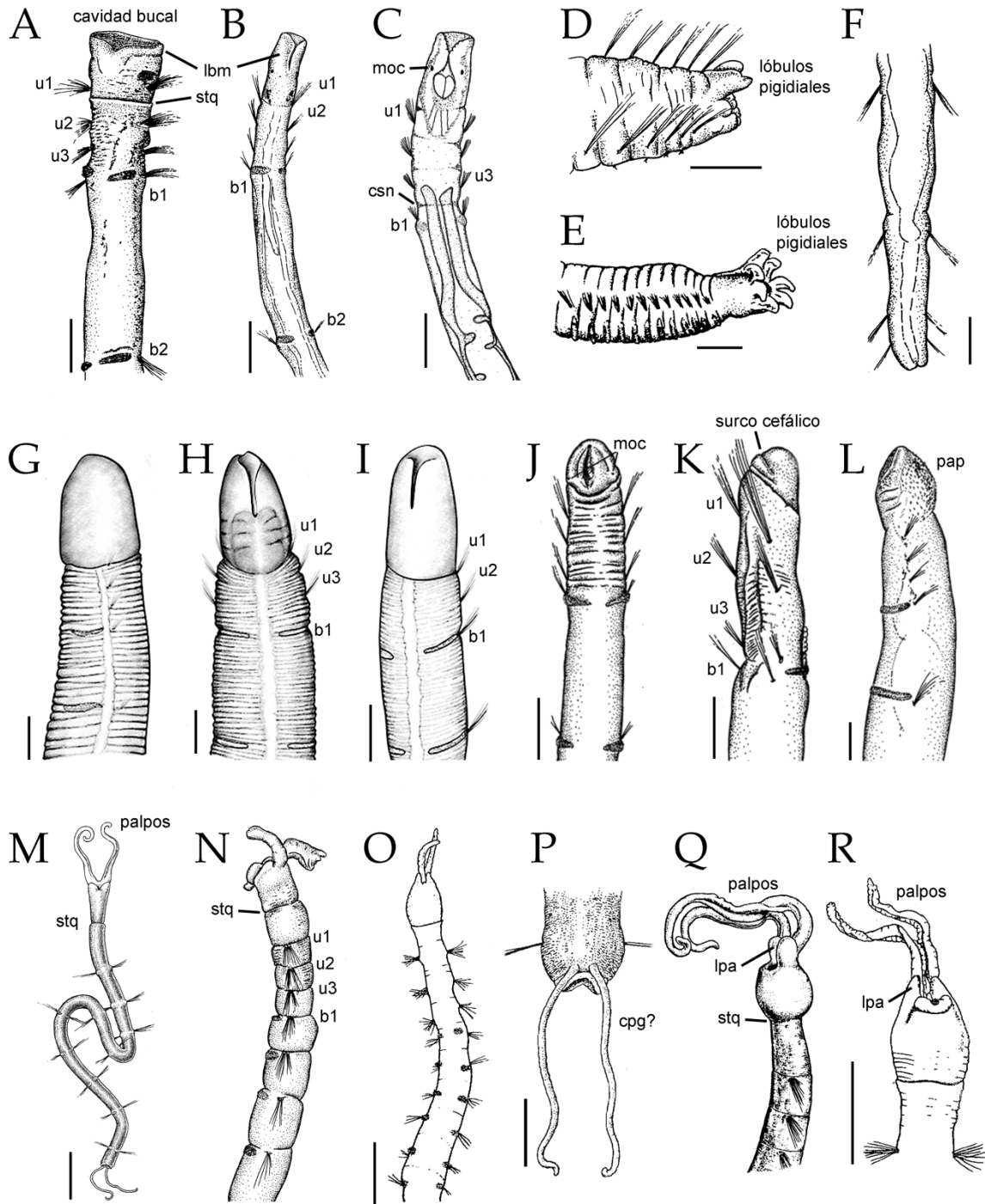


Figura 5. Morfología de diferentes especies de Oweniidae. Región anterior: A) *Galathowenia pygidialis*, ventral; B) *G. oculata*, ventral; C) *G. kirkegaardii*, ventral; G-H) *Myriochele heeri*, lateral y ventral; I) *M. olgae*, ventral; J-K) *M. striolata*, ventral y lateral; L) *M. gracilis*, lateral; 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. Cuerpo completo: M) *Myriowenia gosnoldi*, ventral. Abreviaturas: b#, número de setífero 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 setífero 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..... | <i>Owenia</i> 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) | <i>Myriowenia</i> Hartman, 1960 ² 8 |
| 3(2) Primer segmento unirrámeo con setas (Figs. 2A–B) | 4 |
| – Primer segmento unirrámeo sin setas..... | <i>O. caudisetosa</i> (Hartmann-Schröder, 1959) ³ (P) 6 |
| 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 | <i>O. vieitezi</i> Díaz-Díaz, Parapar & Moreira, 2020 ⁴ (C) (C) |
| – Corona con 4 pares de tentáculos | <i>O. collaris</i> Hartman, 1955 ⁵ (B, C–Q, P) (P) |
| – Corona con 5 pares de tentáculos..... | <i>O. artifex</i> (Verrill, 1885) ⁶ (A) (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..... | <i>O. caissara</i> Silva & Lana, 2017 (A) (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..... | <i>O. johnsoni</i> Blake, 2000 (B) (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..... | <i>O. fusiformis</i> (delle Chiaje, 1844) (C–Q, G–Q, P–Q) (C–Q, G–Q, P–Q) |
| 8(2) Sin collarín entre la cabeza y el primer segmento unirrámeo (Figs. 5N, Q)..... | <i>M. californiensis</i> Hartman, 1960 ⁷ (B) (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)..... | <i>M. sp. A</i> Milligan, 1984 (G) (G) |
| – Segmentos unirrámeos largos, 2.5–3 veces más largos que anchos (Fig. 5M)..... | <i>M. gosnoldi</i> Hartman, 1965 ⁸ (G) (G) |

- 10(1)** Región cefálica redondeada (Figs. 5G–L); setígeros unirrámicos 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 unirrámicos 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 unirrámico 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 unirrámico 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 birrámico (Fig. 5L); primeros setígeros birrámicos similares en longitud
 *M. gracilis* Hartman, 1955 (B, P)
 – Cabeza sin papilas dorsales (Figs. 5G–H); tórax más corto que primer setígero birrámico; primeros setígeros birrámicos 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

- 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.
- 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.
- 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 unirrámico 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.
- 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).
- Descrita con manchas oculares (ejemplares: 5.4–9 mm largo), aunque fueron consideradas ausentes por Blake (2000) en la redescrípción (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.
- Caulery 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 sedentary 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.
- Nielsen 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=taxdetails&id=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
<i>Galathowenia oculata</i> (Zachs, 1923)	B, G	LT: Mar Blanco. Redescrita con material tipo, tiene una distribución en aguas boreales-árticas (Nielsen y Holthe 1985). Registrada como <i>Myriochele oculata</i> para el G (Milligan 1984) y como <i>G. oculata</i> para el B (Blake 2000). Los registros podrían representar otras especies.
<i>Myriochele heeri</i> 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 <i>et al.</i> 1986) podrían representar a otras especies.
<i>Owenia collaris</i> 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.
<i>Owenia fusiformis</i> delle Chiaje, 1844	P, C, G	LT: Nápoles, Italia. Considerada previamente cosmopolita, tiene una distribución restringida al mar Mediterráneo (Koh <i>et al.</i> 2003). Probablemente los 15 registros de <i>O. fusiformis</i> para América tropical se traten más bien de especies indescritas o que necesitan ser reinstauradas, <i>e. g.</i> el registro para Trinidad y Tobago (Gobin 1990) probablemente que pertenezca a <i>O. vieitezi</i> .

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 Martín 1997, Rizzo & Magalhães 2017), planteamiento que es retomado en el presente capítulo.

Según Pettibone (1963), los lacydonídeos están más relacionados con las familias Phyllodocidae y Alciopidae, mientras que los paralacydonídeos 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 néftidos 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.

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 incluido en 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 espiníferos (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 un par de órganos nucales como pequeñas protuberancias, 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 espiníferos, 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).

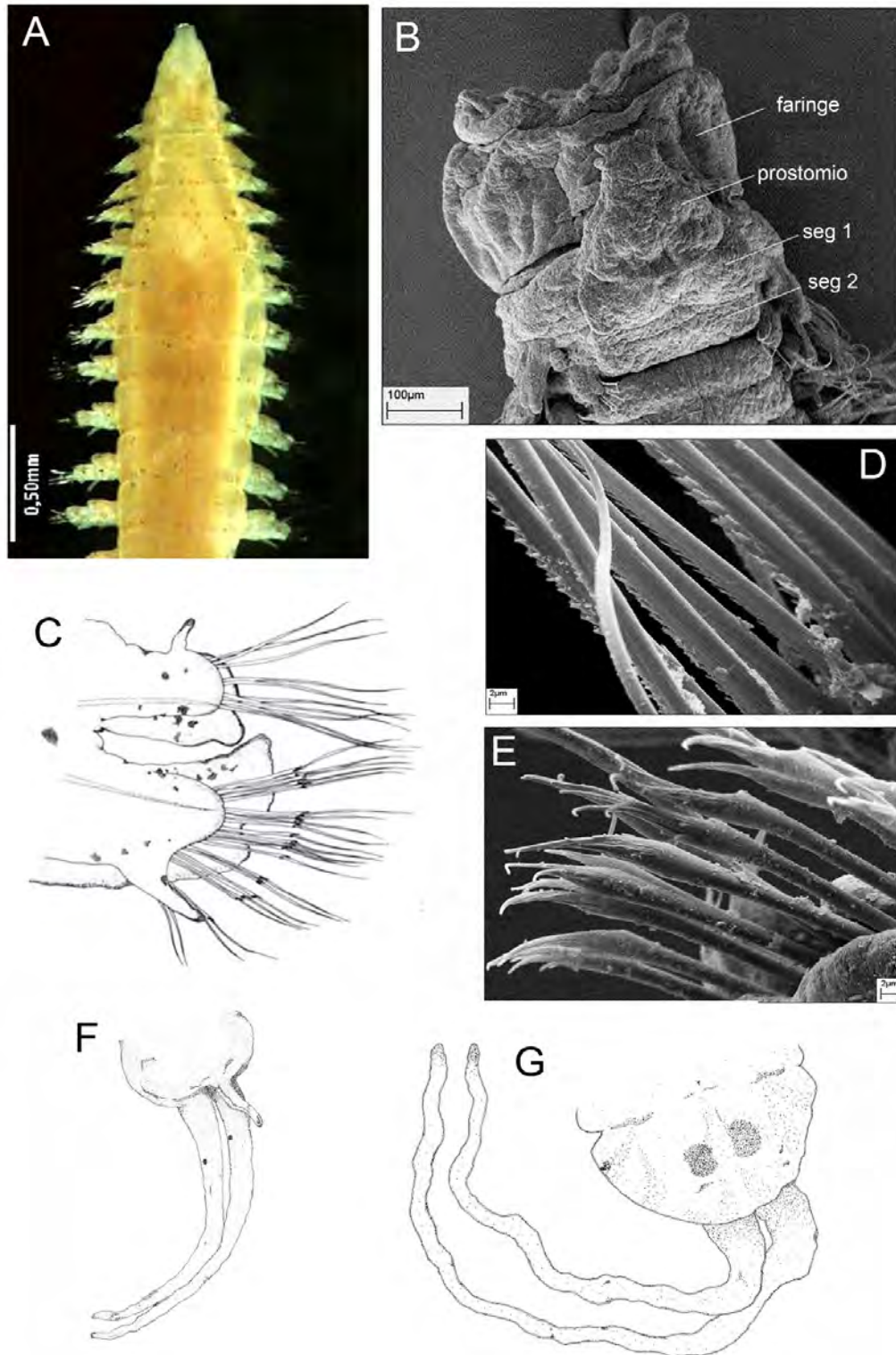


Figura 1. *Paralacydonia paradoxa*: A) Región anterior, VD, B) Prostomio, peristomio y faringe evertida, Segmento 1 (seg 1) y segmento 2 (seg 2), VD, C) Parápodo anterior (x 400), D) Setas simples, E) Espiníferos; F-G) Pigidio (x 400). Figuras extraídas de Rizzo & Magalhães (2017).

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 København 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 campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice, ou déposées 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 accomplies 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=tax_details&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 González¹ & Pablo Hernández Alcántara²

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-Urbe & 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).

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 Levinseniens (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 redescibirse *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, Levinseniidae 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 nucleares, 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 setífero. 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 setíferos 3-8, aunque normalmente lo hacen a partir del cuarto setífero. 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 setíferos. 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,

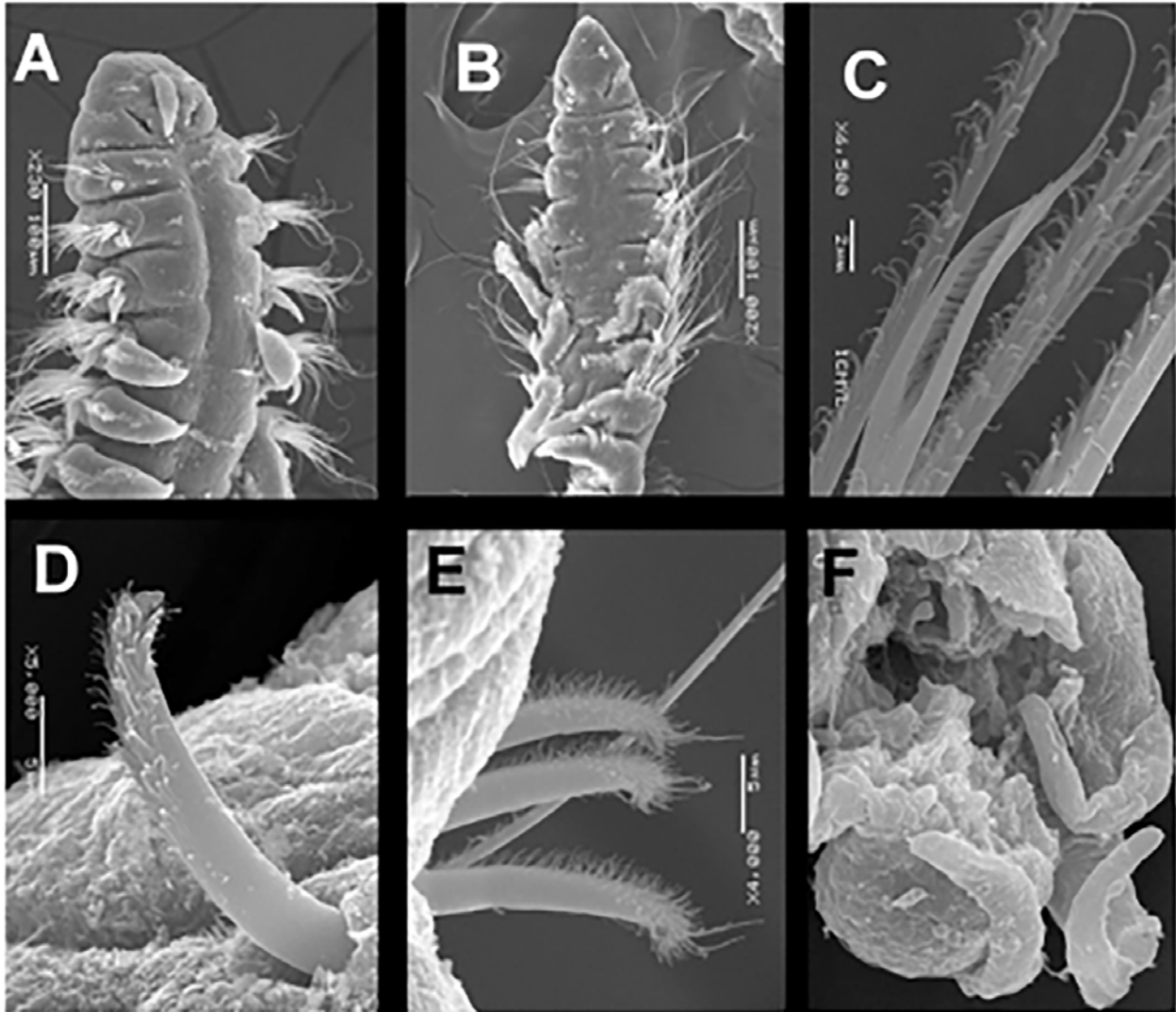


Figura 1. A) *Aricidea (Acmira) hirsuta*, extremo anterior, VD; B) *Paradoneis carmelitensis*, extremo anterior, VD; C) *Paradoneis lyra*, seta liriforme, detalle; D-E) *Aricidea (Acmira) hirsuta*, Seta modificada neuropodial; F) *Paradoneis strelzovi*, pigidio VV.

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.

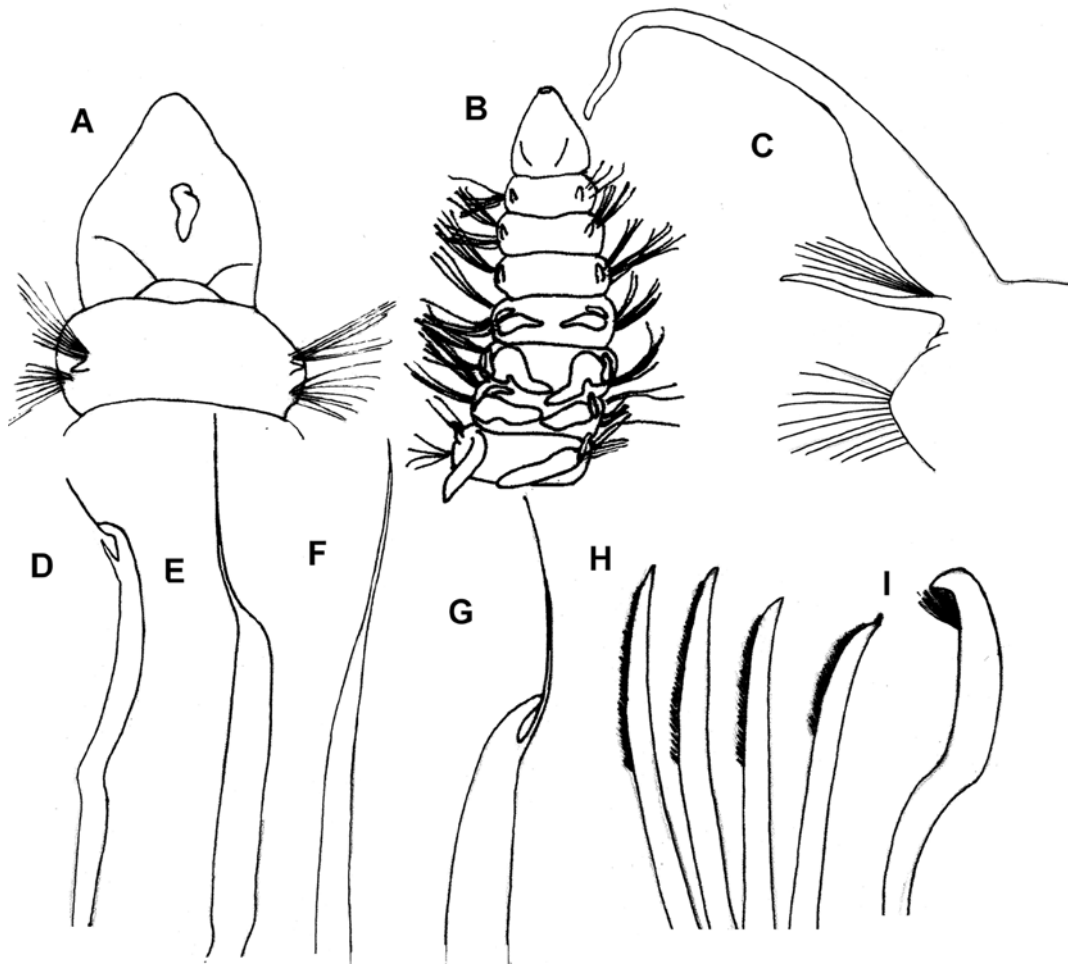


Figura 2. A) *Cirrophorus furcatus*, extremo anterior, VD; B) *Paradoneis carmelitensis*, extremo anterior, VD; C) *Aricidea (Aedicira) pacifica*, parapodio, VA; D) *Aricidea (Acmira) philbinae*, neuroseta posterior; E-F) *Aricidea (Strelzovia) claudiae*, neurosetas modificadas; G) *Aricidea (Aricidea) petacalcoensis*, neuroseta modificada; H) *Levinsenia brevibranchiata*, 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 nucleares 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 nucleares 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, cirriiforme, se extiende hasta el setífero 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 cirriiformes en parapodios postbranquiales *Aricidea (Aedicira) alisetosa* Fauchald, 1972 (B, P)
 – Prostomio redondeado; antena media cirriiforme (Fig. 3C); 13 pares de branquias cilíndricas; lóbulos notopodiales de parapodios pre- y branquiales cortos, cirriiformes; 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 setífero 2 **2**
 – Antena media más larga, se extiende hasta el setífero 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 setígero 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, 1973¹ (G, O)
- 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, adelgazándose 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, 1956² (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, 1959³ (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 cuestionable.

- 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.

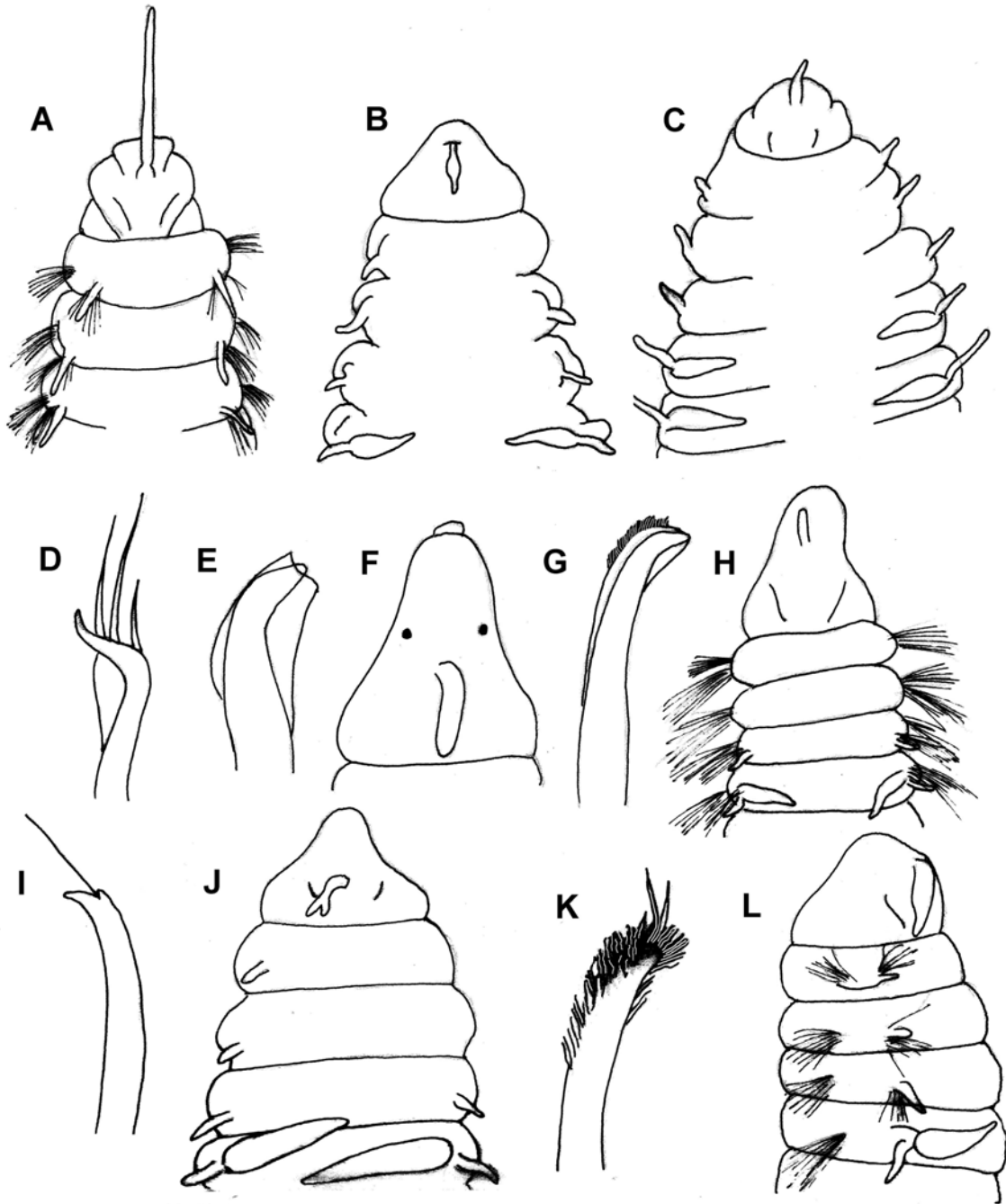


Figura 3. A) *Aricidea (Aedicira) pacifica*, extremo anterior, VD; B) *Aricidea (Aedicira) alisetosa*, extremo anterior, VD; C) *Aricidea (Aedicira) longicirrata*, extremo anterior, VD; D) *Aricidea (Acmira) rubra*, neuroseta modificada; E) *Aricidea (Acmira) cerrutii*, neuroseta modificada; F) *Ibid*, 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.

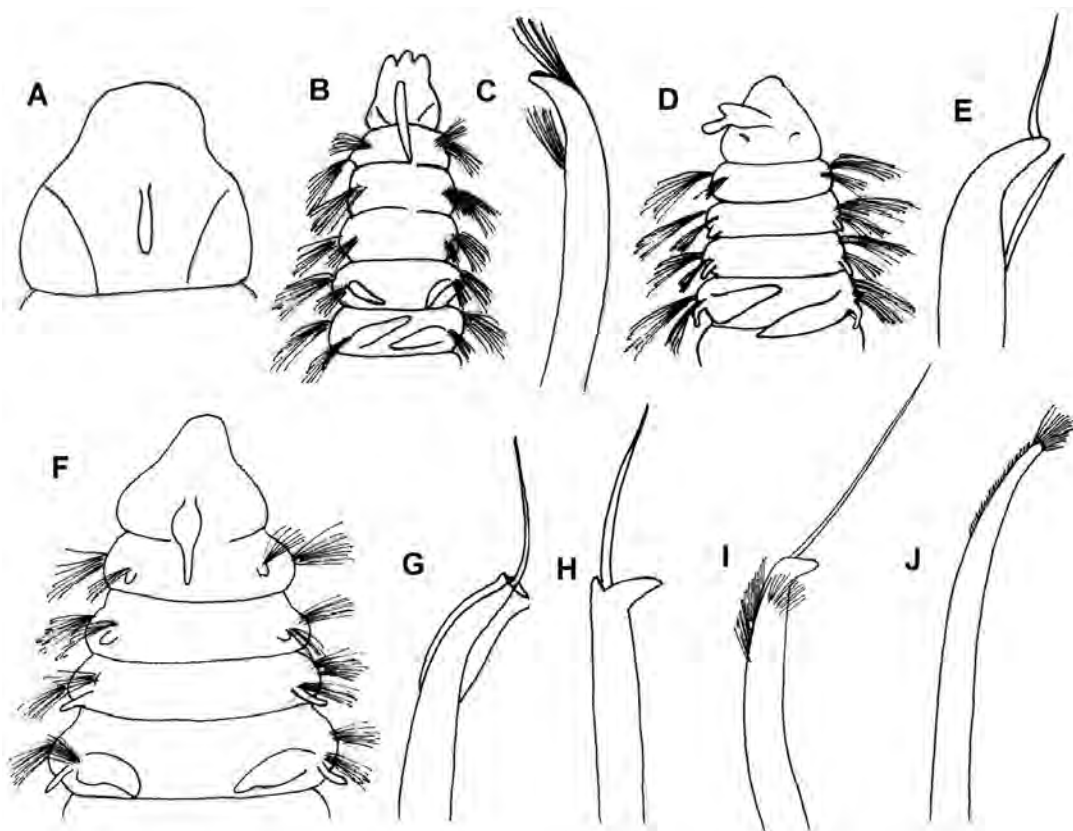


Figura 4. A) *Aricidea (Acmira) simplex*, prostomio, VD; B) *Aricidea (Acmira) trilobata*, extremo anterior, VD; C) *Aricidea (Acmira) finitima*, neuroseta modificada; D) *Aricidea (Acmira) philbinae*, extremo anterior, VD; E) *Ibid*, neuroseta modificada; F) *Aricidea (Acmira) catherinae*, extremo anterior, 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, 1956¹ 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
 - 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, 1973² (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.

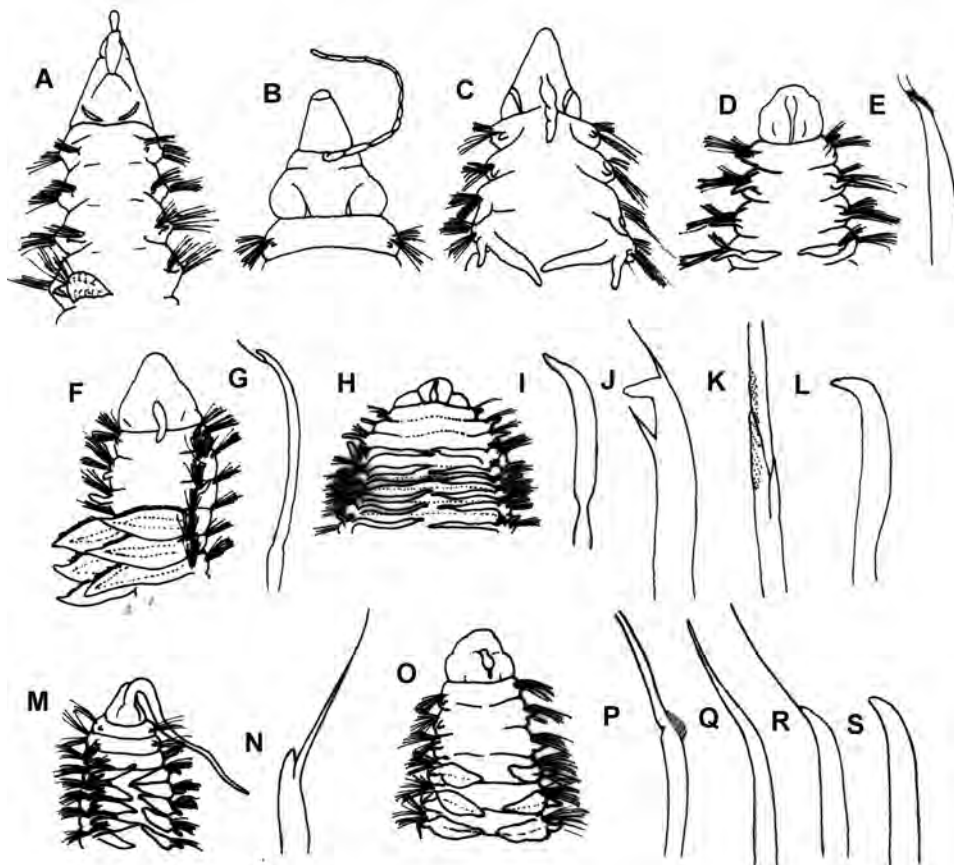


Figura 5. A) *Aricidea (Aricidea) minuta*, extremo anterior, VD; B) *Aricidea (Aricidea) wassi*, extremo anterior, VD; C) *Aricidea (Aricidea) minima*, extremo anterior, VD; D) *Aricidea (Aricidea) similis*, extremo anterior, VD; E) *Ibid*, neuroseta modificada; F) *Aricidea (Aricidea) longicirrata*, 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, 1934² (B)
- Antena media simple 3

- 3(2)** Un tubérculo redondeado presente sobre la parte media dorsal del setífero 4 (Fig. 6E)
 *Aricidea (Strelzovia) claudiae* Lauvier, 1967 (G)
 – Tubérculo dorsal ausente en el setífero 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, 1920³ (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 setífero 2 (Fig. 6M); lóbulo postsetal notopodial grueso en parapodios anteriores, delgado y filiforme en segmentos posteriores; lóbulo postsetal neuropodial ausente *Aricidea (Strelzovia) alisdairi* Hasan, 1960⁴ (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 setífero 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 Antártida. 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.

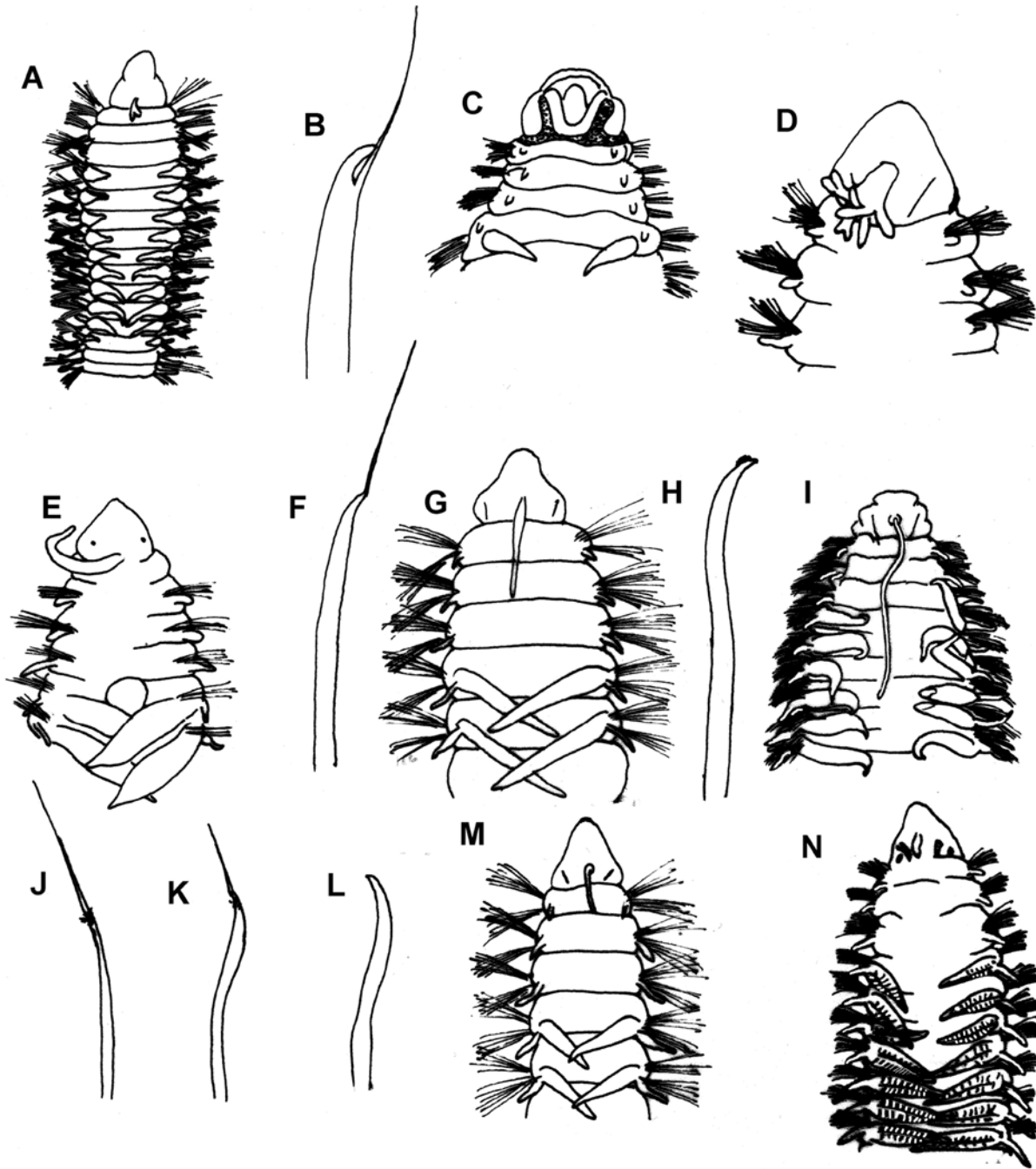


Figura 6. A) *Aricidea* (*Aricidea*) *petacalcoensis*, extremo anterior, VD; B) *Ibid*, neuroseta modificada; C) *Aricidea* (*Strelzovia*) *belgicae*, extremo anterior, VD; D) *Aricidea* (*Strelzovia*) *ramosa*, extremo anterior, VD; E) *Aricidea* (*Strelzovia*) *claudiae*, extremo anterior, VD; F) *Aricidea* (*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.

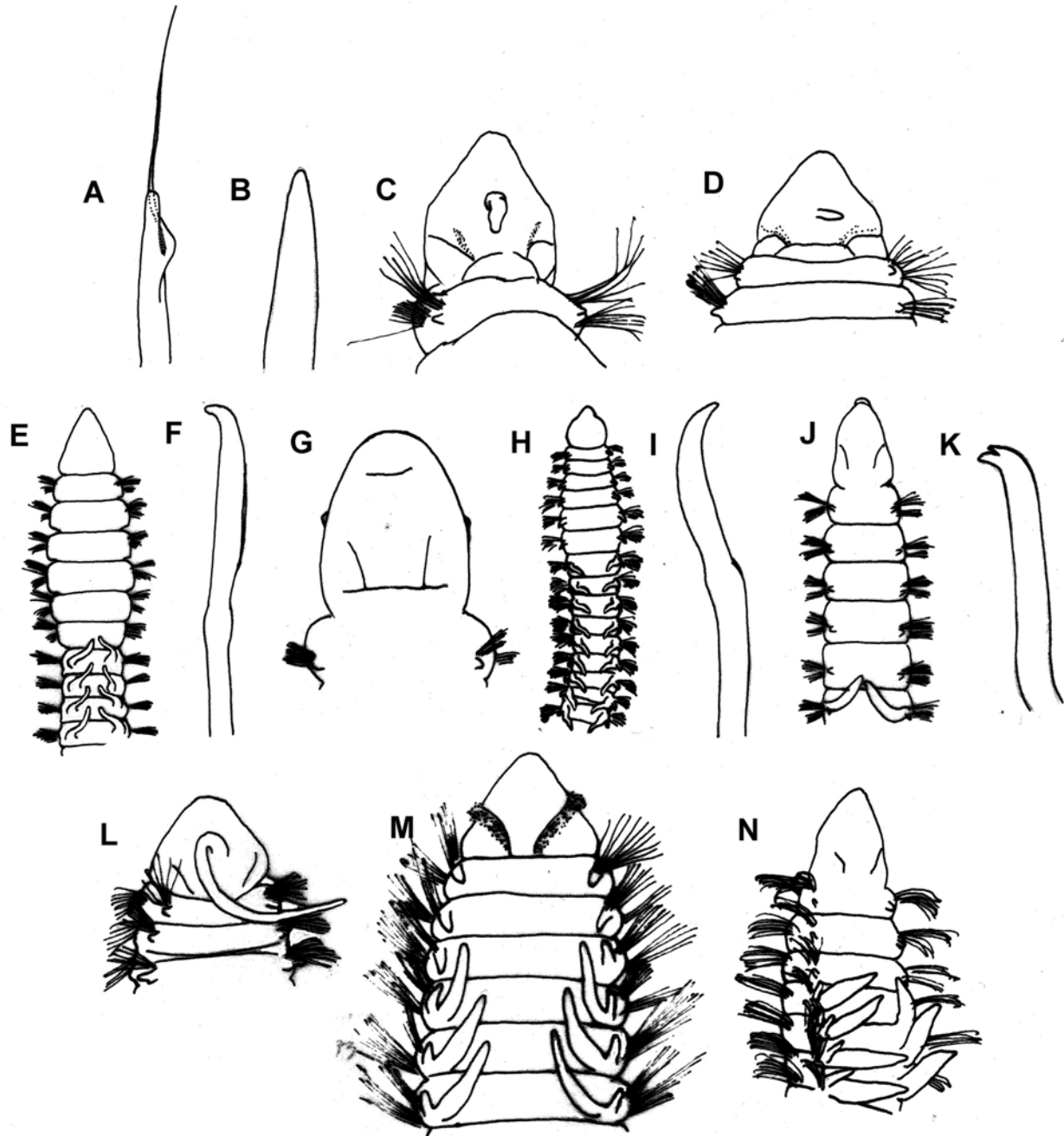


Figura 7. A) *Cirrophorus branchiatus*, seta modificada; B) *Cirrophorus aciculatus*, seta modificada; C) *Cirrophorus americanus*, extremo anterior, VD; D) *Cirrophorus furcatus*, extremo anterior, VD; E) *Levinsenia oculata*, extremo anterior, VD; F) *Ibid*, seta modificada; G) *Levinsenia oligobranchiata*, 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 abbranchiata*, 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 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 abbranchiata* 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 & Díaz-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, 1991¹ (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 setíferos 17-18 (Fig. 8B); setas liriformes en los notopodios a partir de los setíferos 3-10 (Fig. 8C); 17-18 pares de branquias; prostomio triangular, terminando en forma de cono (Fig 8A)
 *Paradoneis armata* Glémarec, 1966² (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 setífero 2 (Fig 8E); 3-4 pares de branquias a partir del setífero 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 setífero 6-9; a partir del setífero 12 una sola seta en forma de bayoneta, más robusta (Fig 8G); 10 pares de branquias a partir del setífero 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 setíferos 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 liriformes y ra 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, 1972¹ (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 pycnbranchiata* 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)

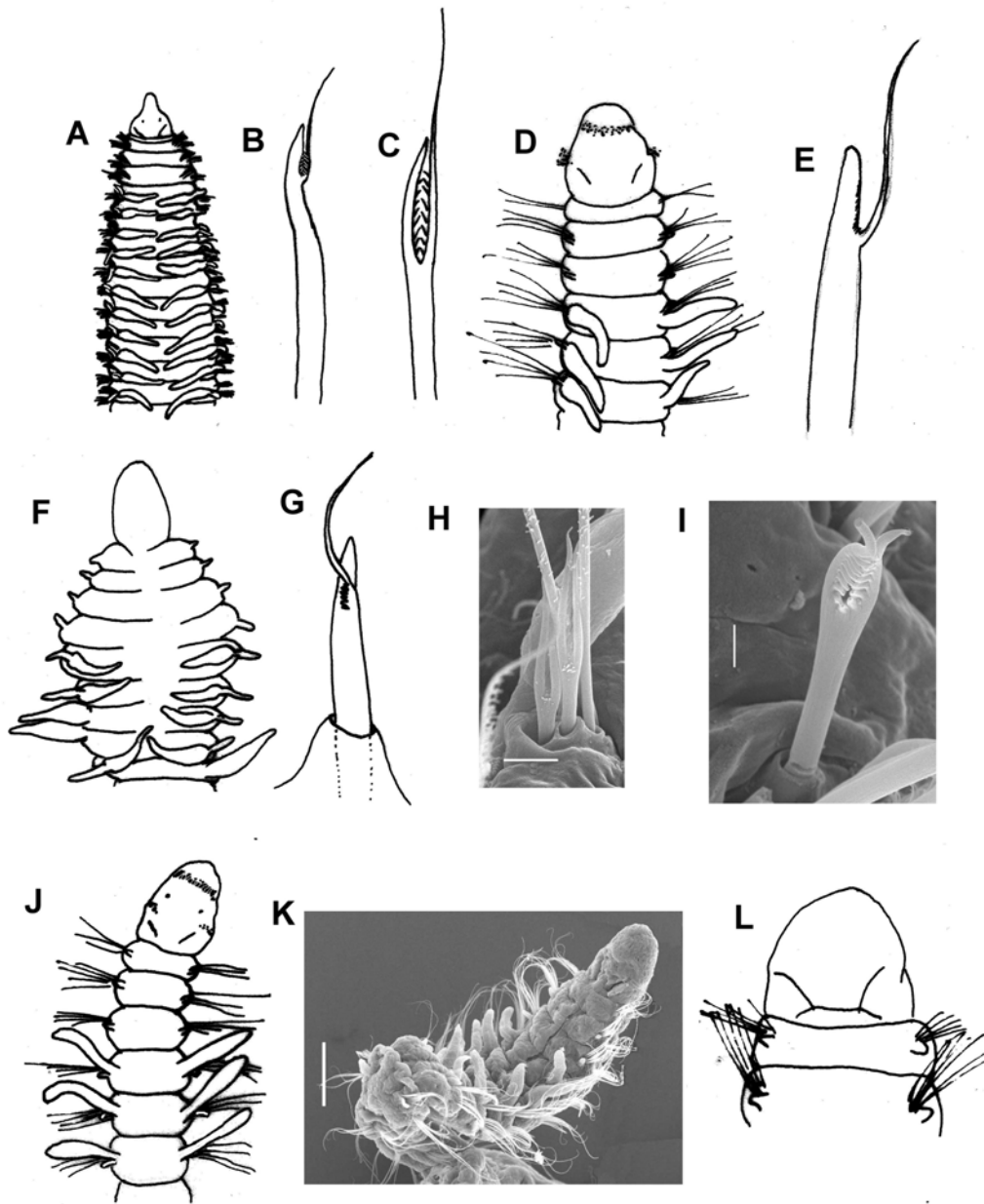


Figura 8. A) *Paradoneis armata*, extremo anterior, VD; B-C) *Ibid*, setas modificadas; D) *Paradoneis perkinsi*, extremo anterior, VD; E) *Ibid*, seta modificada; F) *Paradoneis magdalenaensis*, extremo anterior, VD; G) *Ibid*, seta modificada; H) *Paradoneis mexicanensis*, seta liriforme tipo 1; I) *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.

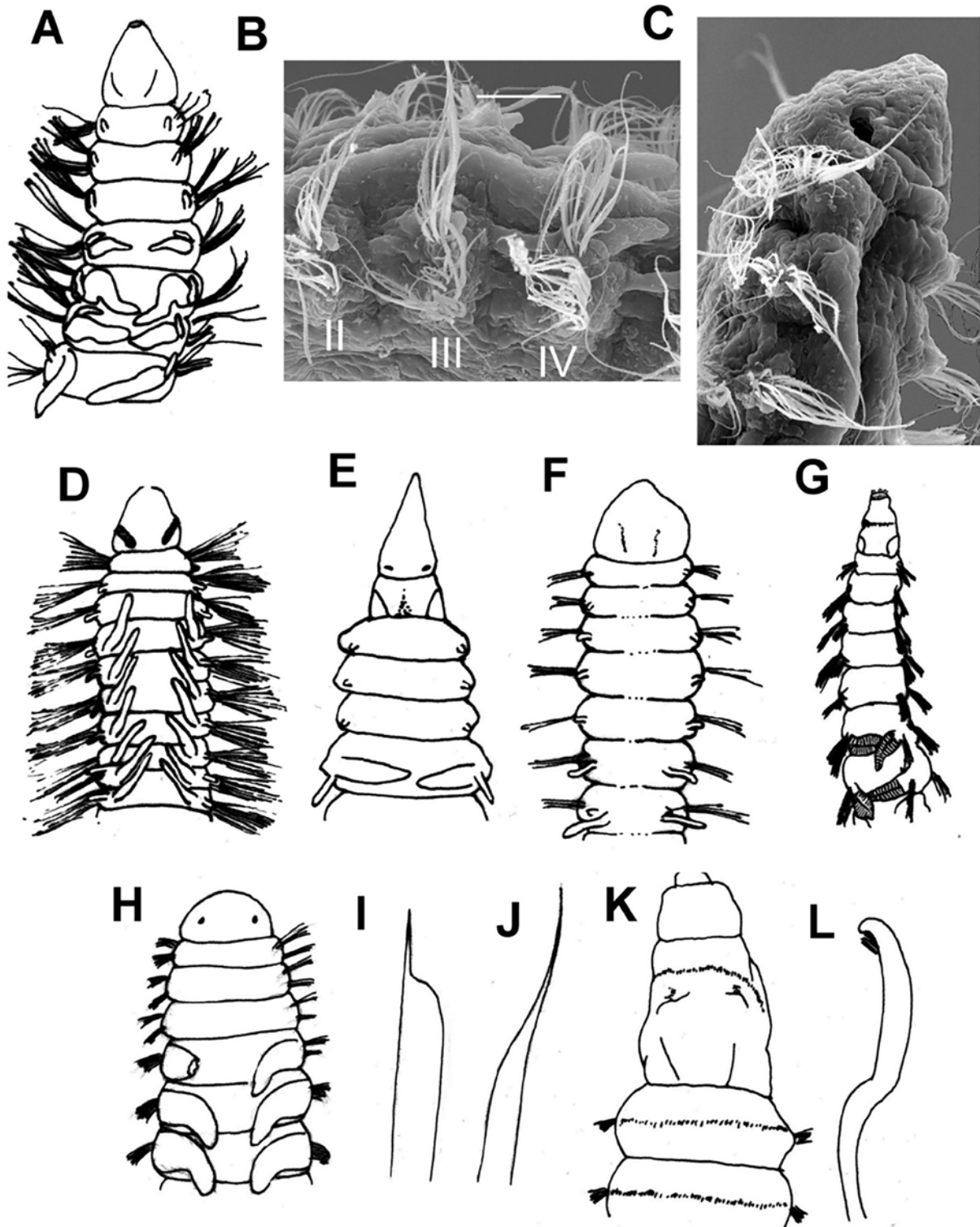


Figura 9. A) *Paradoneis carmelitensis*, extremo anterior, VD; B) *Paradoneis campechensis*, setígeros 2 a 4, VL; C) *Ibid.*, extremo anterior, VDL; D) *Paradoneis lyra*, extremo anterior, VD; E) *Paraonides platybranchiata*, extremo anterior, VD; F) *Paraonis pycnbranchiata*, extremo anterior, VD; G) *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 exhaustiva 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 Annelides 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 (Levinseniidae) con partiolare riguardo alle specie del golf di Napoli. *Mitt Zool Stat Neapel* 19: 459–512, pls. 18–19.
- Çinar ME, Dagli E & Açıık 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 1996a. Polychaete worms (Annelida) collected in Golfo Dulce during the Victor Hensen Costa Rica expedition (1993 – 1994). *Rev Biol Trop* 44: 81–86.
- Dean HK 1996b. 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 & Cortés 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: Canalpalpata. *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 Bahía 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 & Dağlı 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, Archiannelides, 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-Urbe 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 Cerruti, 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 l'étude des Annélides Polychètes des lagunes de la Manche-à-Eau et de Belle-Plaine (Guadeloupe). Description d'un 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 Sedentary Polychaetous Annelids from California. *Allan Hancock Found, Univ South Calif Press, Los Angeles*
- Hartmann Schröder G 1959 Zur Ökologie 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 sedentary 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. *Océánides* 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 Estructura ecológica 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 Mediterranean 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 Phylog Evol* 136: 1–13.
- Laubier L 1966 Sur la presence du genre *Cirrophorus* (Polychètes, Paraonidae) en Méditerranée. *Bull Soc Zool Fr* 90: 469–477.
- Laubier L 1967 Sur quelques *Aricidea* (Polychètes, Paraonidae) de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu* 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 Antarctic 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=taxde tails&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 report on 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-Ortiz 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 *Mnogoshchetinkooye 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 bentónicos 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 Contribución 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 Guayaquil. 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 Atlantic 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 más 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).

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 planctónica. 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 serpulidos 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, reestructurando 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) redescubrieron 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 del 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 redescubrieron *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

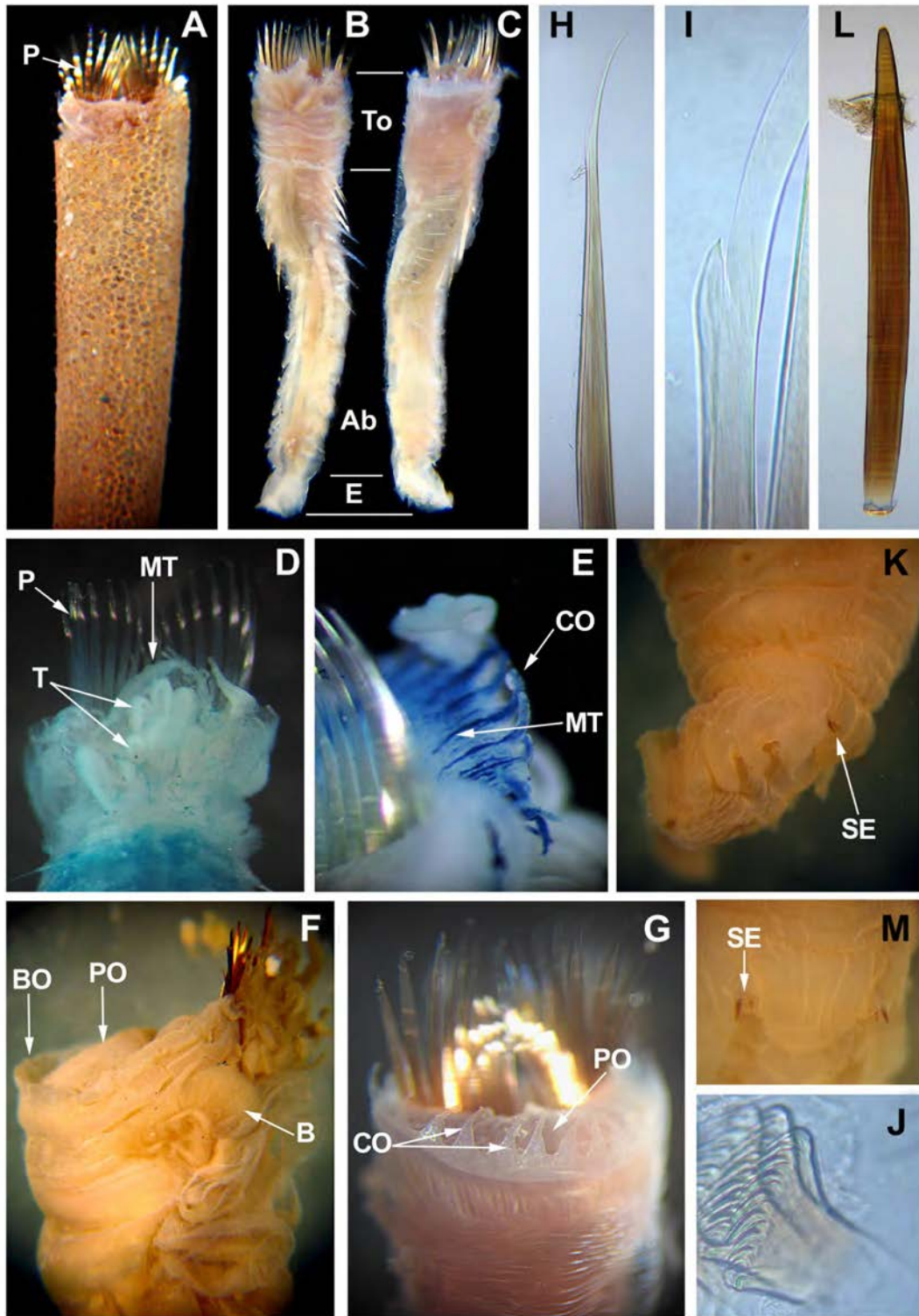


Figura 1. *Cistenides brevicoma*: A) organismo dentro del tubo; B) mismo, VV; C) mismo, VD; *Petta*: D) extremo anterior, VV; *Cistenides*: E) extremo anterior, VL; F) extremo anterior, VL; G) extremo anterior, VD; *Pectinaria regalis*: H) notoseta lisa; I) notoseta con diente medial; J) uncinos pectiniformes; 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 cerrado (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. Öfersigt af Kongliga. Vet Akad Hand Stockholm* 22: 355–410.
- Müller OF. 1776. *Zoologicae Danicae Prodromus, seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, 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 zoologica 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-Acevedo¹,
Aideé Egremy-Valdez³ & Andrea Glockner-Fagetti⁴

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 (*Contraecum*), 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).

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 diagnósticas 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 alciópodos 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 redescriptiones 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 nucleares 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", setífero
- "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), sesquirrámicos, 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 sesquirrámicos 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 (espiníferos). La ornamentación distal de los manubrios de los espiníferos 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 Phyllococidae

- 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, 1822¹
- 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, 1879²
- Prostomio alargado, cirros tentaculares aguzados (Fig. 1C); cirros dorsales y ventrales cilíndricos, los ventrales mayores ... *Hesionura* Hartmann-Schröder, 1959
- *H. fragilis* Hartmann-Schröder, 1958³ (C)

- 4(1) Parapodios birrámeos o sesquirámeos 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
- *Phyllococe* Savigny in Lamarck, 1818⁴ (*partim*)
- Prostomio con antena media alargada, con forma ahusada (Fig. 1M, O) 6

- 6(5) Órgano nucal sin proyecciones lobuladas (Fig. 1O); faringe dividida 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, 1972⁵ (B, P)
- Órgano nucal con proyecciones lobuladas (Fig. 1M); faringe no dividida 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 nuczal 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 setífero (Fig. 2E) *Sige* Malmgren, 1865
 – Neuropodios sin lóbulo superior, o prolongándose ligeramente del lóbulo setífero **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 nuczal (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, 1984⁷ (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, 1962⁸ (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, Alos 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 Phyllocididae

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 nugal; 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 setífero; manubrio setal con numerosos dientes similares, cortos, delgados *E. lapsus* Pleijel, 1991a (B, P)
 – Cirros ventrales más cortos que el lóbulo setífero; 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 setífero; 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 setífero; 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 setífero; 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 setífero; 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, 1936⁵ (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 1984² (G)
- 4(1)** Tercer cirro tentacular dorsal alcanza segmento 14; segmentos medios con cirro dorsal grande, expandido; cirros dorsales rebasan notoriamente al lóbulo setífero; 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 setífero, o ligeramente menores; pigidio sin papila *Nereiphylla* sp. A Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández 2014⁴ (P)

Comentarios

- 1) Eibye-Jacobsen (1992) revisó el holotipo para compararlo con su nueva especie *N. mimica*; aunque, Salazar-Vallejo (1996a) realizó la redescrición, 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, 1818¹

- 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)

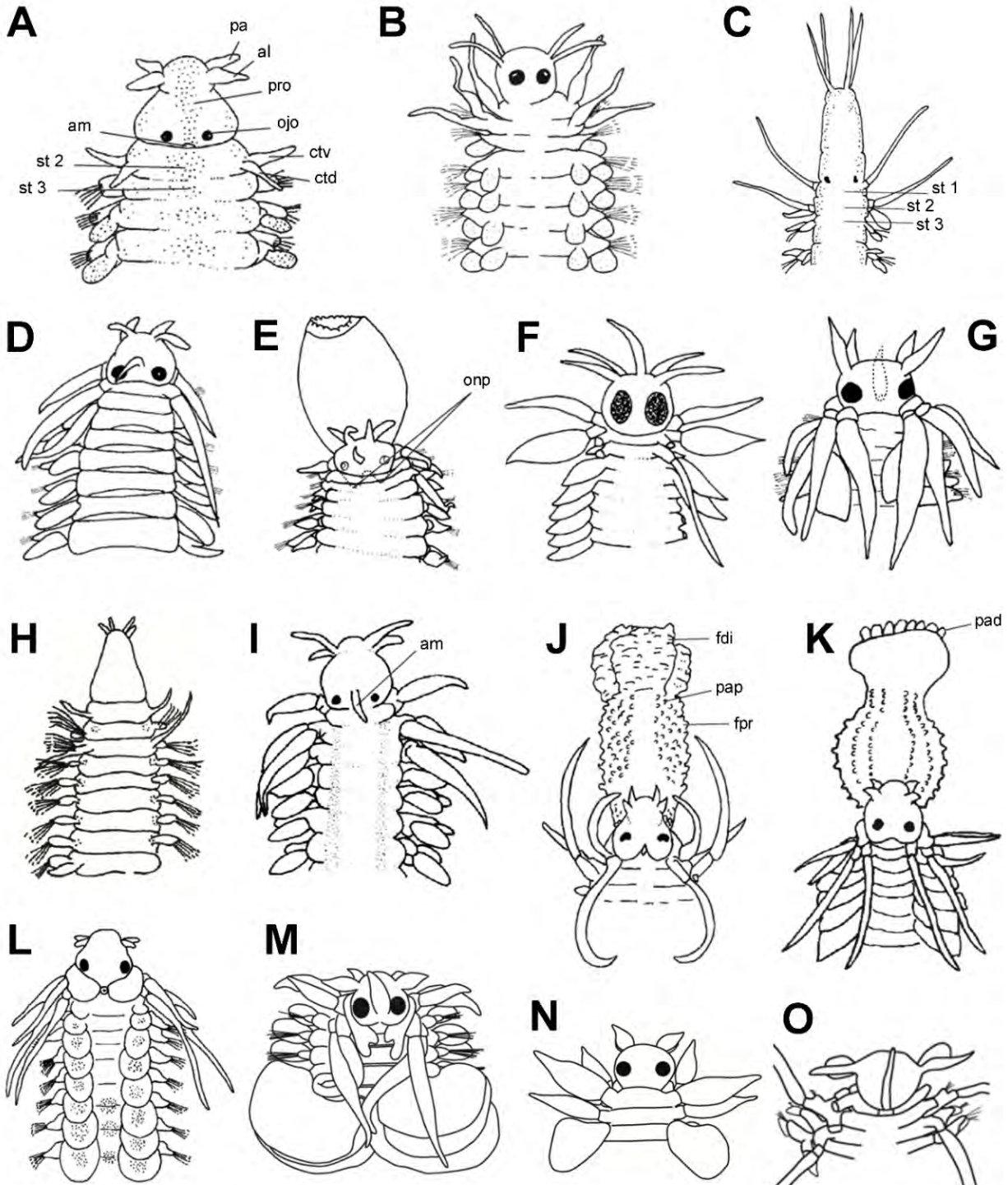


Figura 1. Región anterior de filodócidos en vista dorsal. A) *Eteone californica*; B) *Mystides borealis*; C) *Hesionura coineau*; D) *Eumida sanguinea*; E) *Sige parvicirrus*; F) *Pterocirrus macroceros*; G) *Clavadoce nigrimaculata*; H) *Protomystides* sp.; I) *Eulalia bilineata*; J) *Phyllococe panamensis*; K) *Phyllococe* 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 nuchales 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, 1917² (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 nual; 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 nual; 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, 1975³ (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 setífero; 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 setífero, 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 setífero; 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 setífero, o ligeramente menores; faringe con 16–18 papilas terminales; ejemplares vivos con dorso verde olivo, hembras con ovocitos amarillentos
..... *P. cf. medipapillata*^A (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).

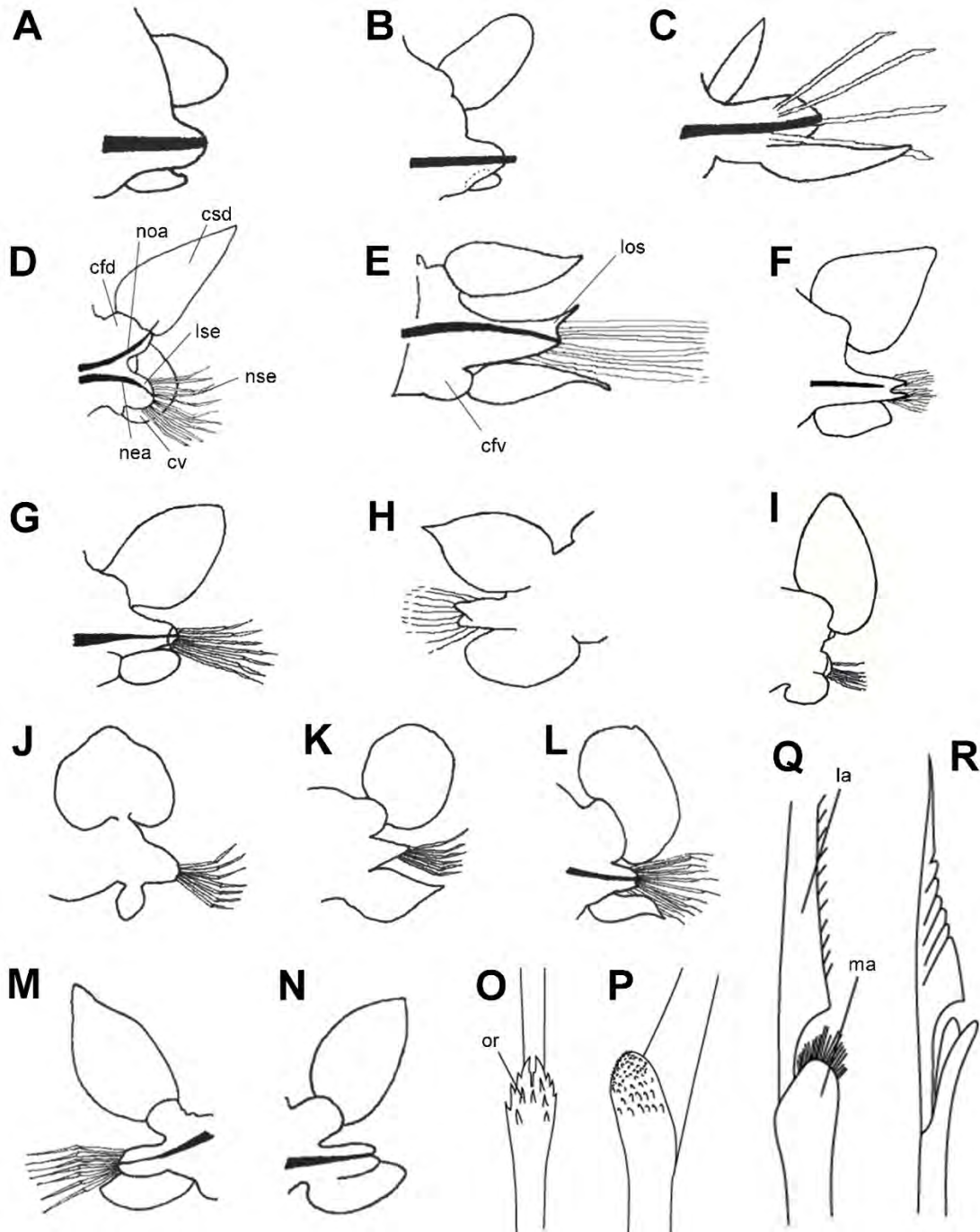


Figura 2. Parapodios de segmentos medios en vista anterior o posterior. A) *Eteone californica*; B) *Eteone balboensis*; C) *Hesionura coineau*; D) *Austrophyllum exsilium*; E) *Sige brunnea*; F) *Eumida punctifera*; G) *Eulalia bilineata*; H) *E. myriacycla*; I) *Nereiphylla fragilis*; J) *N. castanea*; K) *Phyllococe longipes*; L) *P. groenlandica*; M) *P. madeirensis*; N) *P. tortugae*. Setas de segmentos medios: O) *Austrophyllum exsilium*; P) *Eteone balboensis*; Q) *Phyllococe 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, 2012² (B, P)

Comentarios

- 1) Descrita originalmente como *Eulalia foliosa* para Barbados. Eibye-Jacobsen (1992) redescubrió 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, 1972¹ (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 redescipción complementaria basada en ejemplares adultos es necesaria (Pleijel 1990).

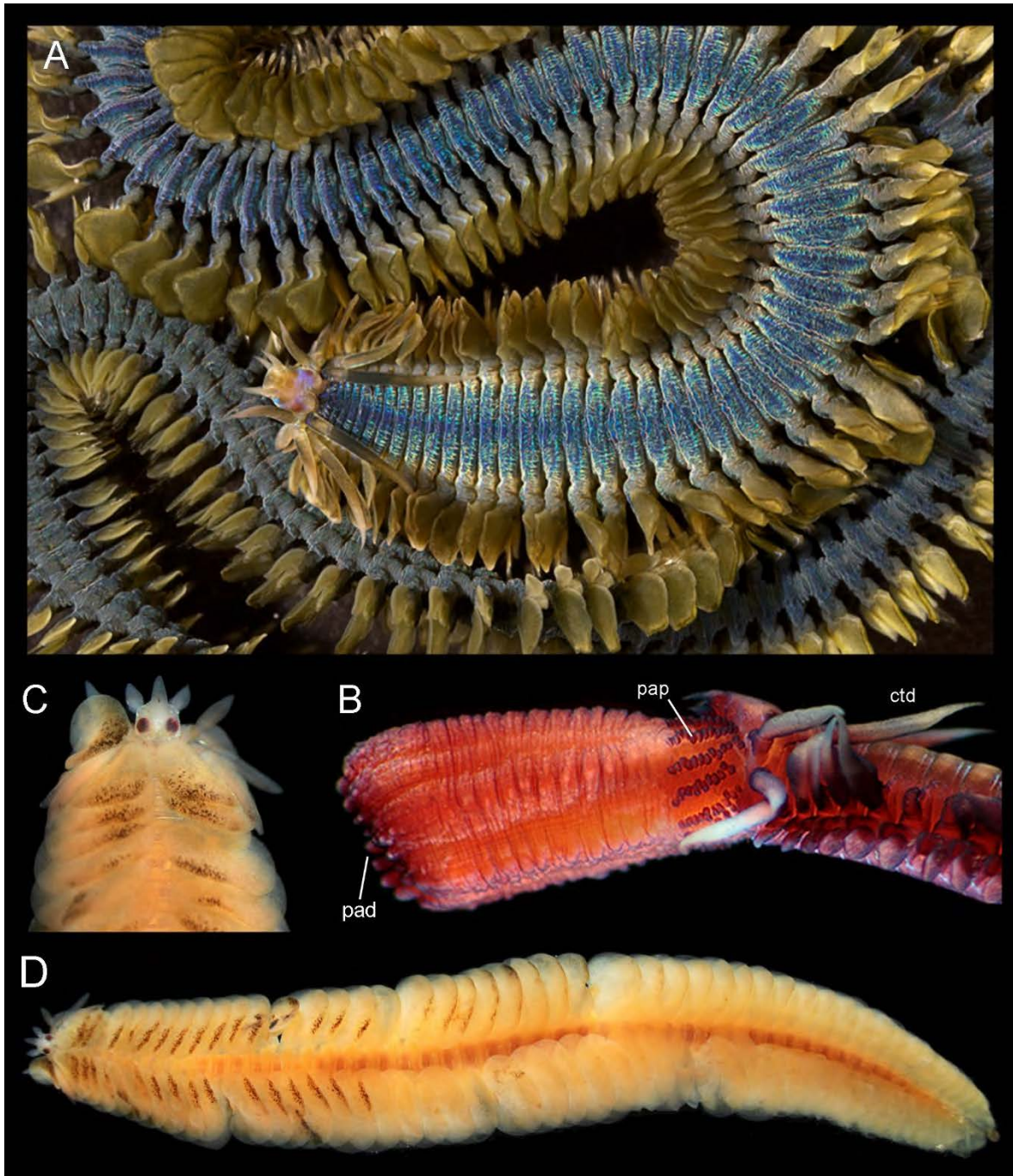


Figura 3. A) *Phyllodoce medipapillata* del sur de California, en vivo, vista dorsal; B) *P cf. medipapillata* de Sinaloa, México, teñido con Shirlastain, vista lateral; *Notophyllum tectum* del sur de California, en vivo, C) región anterior en vista dorsal y D) cuerpo completo en vista dorsal. Abreviaturas: 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. Verónica

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. TFGV 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 32° 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. Diguët 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 neuen 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, Détérville & Verdrière 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 Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslae, 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. Maricolae. (Quaestio 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, Enfield, 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 Pacífico de México. *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 Saldaña-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 Canarros. 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 côtes de l'Égypte et de la Syrie, offrant les caractères tant distinctifs que naturelles des ordres, familles et genres, avec la description des espèces. Description de l'Égypte. *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 *Leipzig* 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 Typhlocolecidae and Lopadorhynchidae within Phyllodocidae (Phyllodocida, Annelida). *Zool Scr* 39: 269–275.
- Tovar-Hernández MA & Ortiz-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, Typhlocolecidae, 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 *Clavodoce* (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
<i>Clavadoce nigrimaculata</i> (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.
<i>Eteone californica</i> 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.
<i>Eteone dilatae</i> 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.
<i>Eteone foliosa</i> de Quatrefages, 1866	C	LT: St. Vaast, Francia. Redescrita con material tipo, y restringida al Atlántico europeo; posible sinónimo mayor de <i>E. lactea</i> Claparède, 1868 (Wilson 1988, Pleijel 1991a). De acuerdo con Wilson (1988), los registros en el Atlántico de Norteamérica, como <i>E. lactea</i> , son cuestionables.
<i>Eteone lactea</i> Claparède, 1868	C	LT: Nápoles, Italia. Sinónimo menor de <i>Eteone foliosa</i> 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.
<i>Eteone lighti</i> 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.
<i>Eteone longa</i> (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.
<i>Eteone pacifica</i> 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.
<i>Eulalia bilineata</i> (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 <i>in</i> SCAMIT (2017) ha encontrado ocho especies identificadas erróneamente como <i>E. bilineata</i> desde Columbia Británica hasta el norte de México; la mayoría no estaban descritas, mientras que otras correspondieron a <i>E. californiensis</i> (Hartman, 1936), <i>E. gracilior</i> y <i>Eumida longicornuta</i> . Es probable que los múltiples registros en América tropical se traten de otras especies conocidas o no descritas.
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	C	LT: Océano Ártico. Es un complejo de especies, fue redescrita con material topotipo (Bonse <i>et al.</i> 1996). El único registro de la especie para el Caribe, específicamente para Belice (Young & Young 1982), es quizá <i>E. myriacycla</i> (Eibye-Jacobsen 1992).

Taxón	Registros	Comentarios
<i>Eumida minuta</i> (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.
<i>Eumida punctifera</i> (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.
<i>Eumida sanguinea</i> (Ørsted, 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 <i>et al.</i> (2015) describieron una especie nueva del complejo <i>E. sanguinea</i> para Brasil. Es posible que los múltiples registros en el Pacífico oriental tropical, golfo de México y mar Caribe también constituyan otras especies.
<i>Hesionura coineaui</i> (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.
<i>Hesionura elongata</i> (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.
<i>Hesionura laubieri</i> (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 <i>et al.</i> 2016).
<i>Mystides borealis</i> 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).
<i>Nereiphylla castanea</i> (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 <i>Nereiphylla</i> sp. A en Villalobos-Guerrero & Tovar-Hernández (2014), mientras que aquellos del golfo de México y mar Caribe, a otra no descrita.
<i>Nereiphylla fragilis</i> (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.
<i>Nereiphylla</i> cf. <i>paretti</i>	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, <i>Nereiphylla paretti</i> 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
<i>Paranaitis polynoides</i> (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 <i>P. gardineri</i> Perkins, 1984 (Kato & Pleijel 2003), mientras que el del C (Díaz-Díaz <i>et al.</i> 2017) posiblemente corresponda a una especie no descrita.
<i>Paranaitis speciosa</i> (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 (<i>e.g.</i> , Gathof 1984, Ibarzábal 1986, San Martín & Gómez Esteban 1992), posiblemente corresponden a otra especie.
<i>Phyllodoce arenae</i> 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 redescibir la especie. Hasta que esto ocurra, los registros en el C y G (<i>e.g.</i> , Gathof 1984, Gobin 1990, Ibarzábal 2006, Granados-Barba & Solís-Weiss 2010) son cuestionables.
<i>Phyllodoce erythrophylla</i> (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.
<i>Phyllodoce ferruginea</i> Moore, 1909	P	LT: Bahía Monterey, California, EUA. Esta especie se transfirió a <i>Nereiphylla</i> (Pleijel 1991a, Blake 1994). Blake (1994) la sinonimizó con <i>N. castanea</i> , pero es necesaria una comparación detallada con el material de Japón (localidad tipo). El registro para el Pacífico oriental tropical (<i>e.g.</i> , Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones.
<i>Phyllodoce fristedti</i> Bergström, 1914	P	LT: Sri Lanka. Descrita adecuadamente con ilustraciones. El registro para el Pacífico oriental tropical (<i>e.g.</i> , Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991) no incluye caracteres críticos ni ilustraciones.
<i>Phyllodoce groenlandica</i> 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.
<i>Phyllodoce hawaiiia</i> (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.
<i>Phyllodoce lamelligera</i> (Pallas, 1788)	P	LT: Océano Índico y mares Mediterráneo y del Norte. Designada como <i>nomen dubium</i> por Pleijel (1991a). El registro para el Pacífico oriental tropical (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991) es cuestionable.
<i>Phyllodoce longipes</i> 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 (<i>e.g.</i> , Gathof 1984, Sartí-Martínez & Solís-Weiss 1987) y sur de California posiblemente correspondan a por lo menos otras dos especies.
<i>Phyllodoce madeirensis</i> 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 <i>P. cf. medipapillata</i> Villalobos-Guerrero & Tovar Hernández (2014); mientras que algunos del golfo de México y mar Caribe a <i>P. erythrophylla</i> (Eibye-Jacobsen 1992).
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 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
<i>Phyllodoce papillosa</i> 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 (<i>e.g.</i> , McCammon & Montagne 1979) fue referido a <i>P. longipes</i> (Blake 1994); aunque esta especie requiere una revisión para delimitar su morfología.
<i>Phyllodoce patagonica</i> (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 <i>P. madeirensis</i> ; aunque esta especie también tiene problemas taxonómicos.
<i>Phyllodoce pettiboneae</i> 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.
<i>Phyllodoce williamsii</i> (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 (<i>e.g.</i> , Reish 1968, Van Der Heiden & Hendrickx 1982) posiblemente pertenezcan a otra especie.
<i>Protomystides bidentata</i> (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.
<i>Pterocirrus macroceros</i> (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 (<i>e.g.</i> , Fauvel 1953, Gathof 1984, Fauchald <i>et al.</i> 2009) posiblemente correspondan a otra especie.
<i>Pterocirrus orientalis</i> (Imajima & Hartman, 1964)	C	LT: Japón. Registro de Fauchald (1977) para el Atlántico de Panamá, como <i>Sige orientalis</i> , correspondería con <i>Pterocirrus foliosus</i> (Eibye-Jacobsen 1992), y posiblemente también lo sea el de Cubit & Williams (1983) para la misma localidad.
<i>Sige bifoliata</i> (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 <i>Eumida bifoliata</i> para el Pacífico de Panamá, pero es dudoso ya que los parapodios son distalmente redondeados (aguzados en <i>Sige</i>), al igual que los cirros ventrales (Pleijel 1990).
<i>Sige californiensis</i> Chamberlin, 1919	B	LT: Playa Laguna, California, EUA. Descrita brevemente y sin ilustraciones; actualmente es considerada <i>nomen dubium</i> (Pleijel <i>et al.</i> 2012). Es probable que pertenezca a <i>Pterocirrus</i> (Pleijel 1990, 1991a, Pleijel <i>et al.</i> 2012).

44. Pilargidae de Saint-Joseph, 1899

Sergio I. Salazar-Vallejo¹ & Alexandra E. Rizzo²

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 (Blanchard-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 simbioses 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 pláncnicas (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 Otopsiidae Ditlevsen, 1917, basada en *Otopsis* Ditlevsen, 1917, y a

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 *Ancistrostylis* 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 *Ancistrostylis* 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

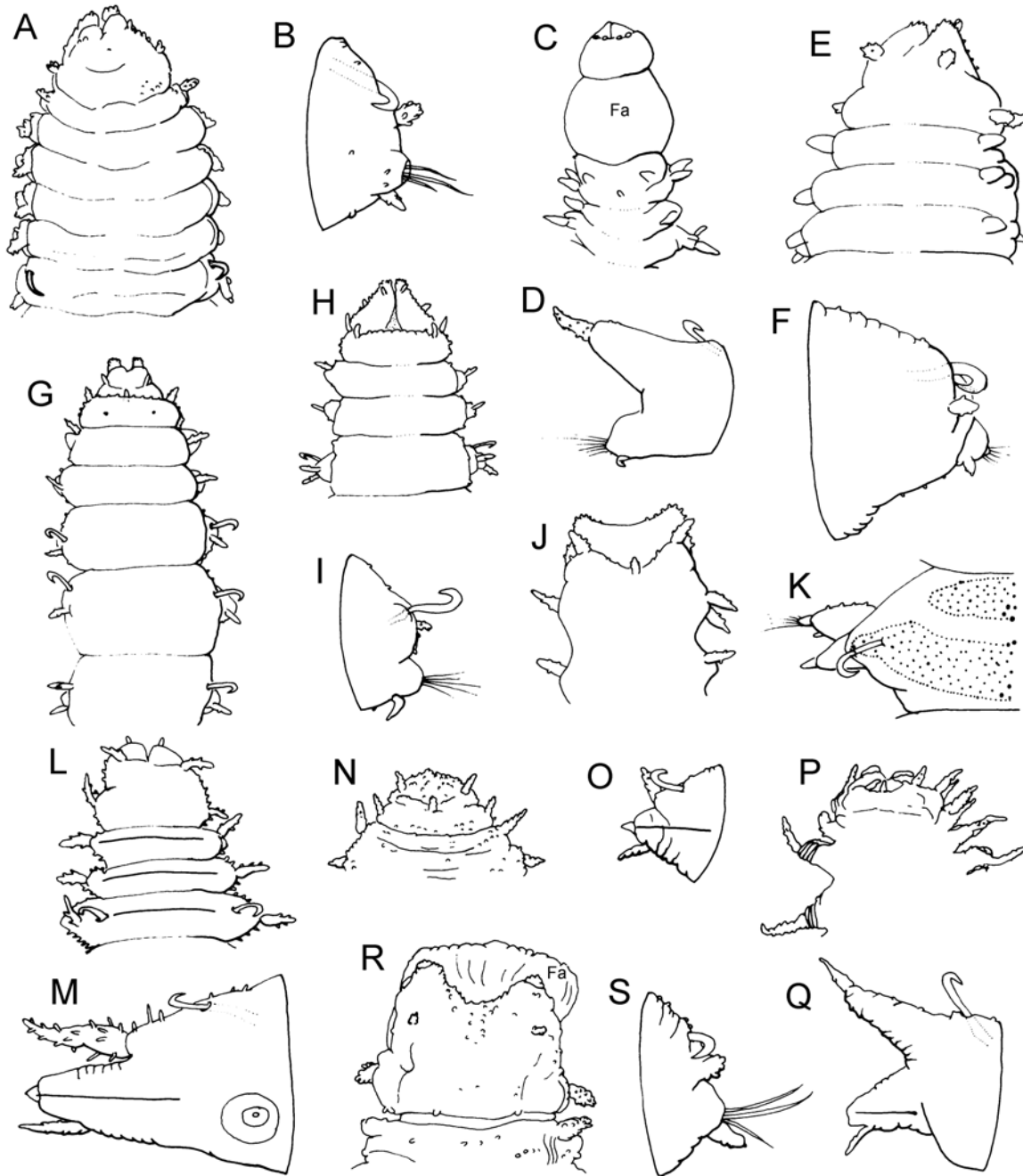


Figura 1. *Ancistrosyllis carolinensis*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo medio; *A. commensalis*: C) Extremo anterior, VD; D) Parápodo medio; *A. hamata*: E) Extremo anterior, VD; F) Parápodo medio; *A. hartmanae*: G) Extremo anterior, VD; H) Mismo, VV; I) Parápodo medio; *A. jonesi*: J) Extremo 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 kinefórinicos 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 postlarva, 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 redesccripción 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 géneros¹

- 1 Cuerpo papilado, raramente liso; ganchos (raramente espinas) presentes en notópodos, raramente en neurópodos o ausentes; con divertículos entéricos Pilarginae de Saint-Joseph, 1899 **2**
- Cuerpo liso, no papilado; con espinas notopodiales; sin divertículos 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, 1879² ... 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**
- Notópodos medianos con espinas que emergen bajo el cirro dorsal (Fig. 2E, G) *Glyphohesione* Friedrich, 1950

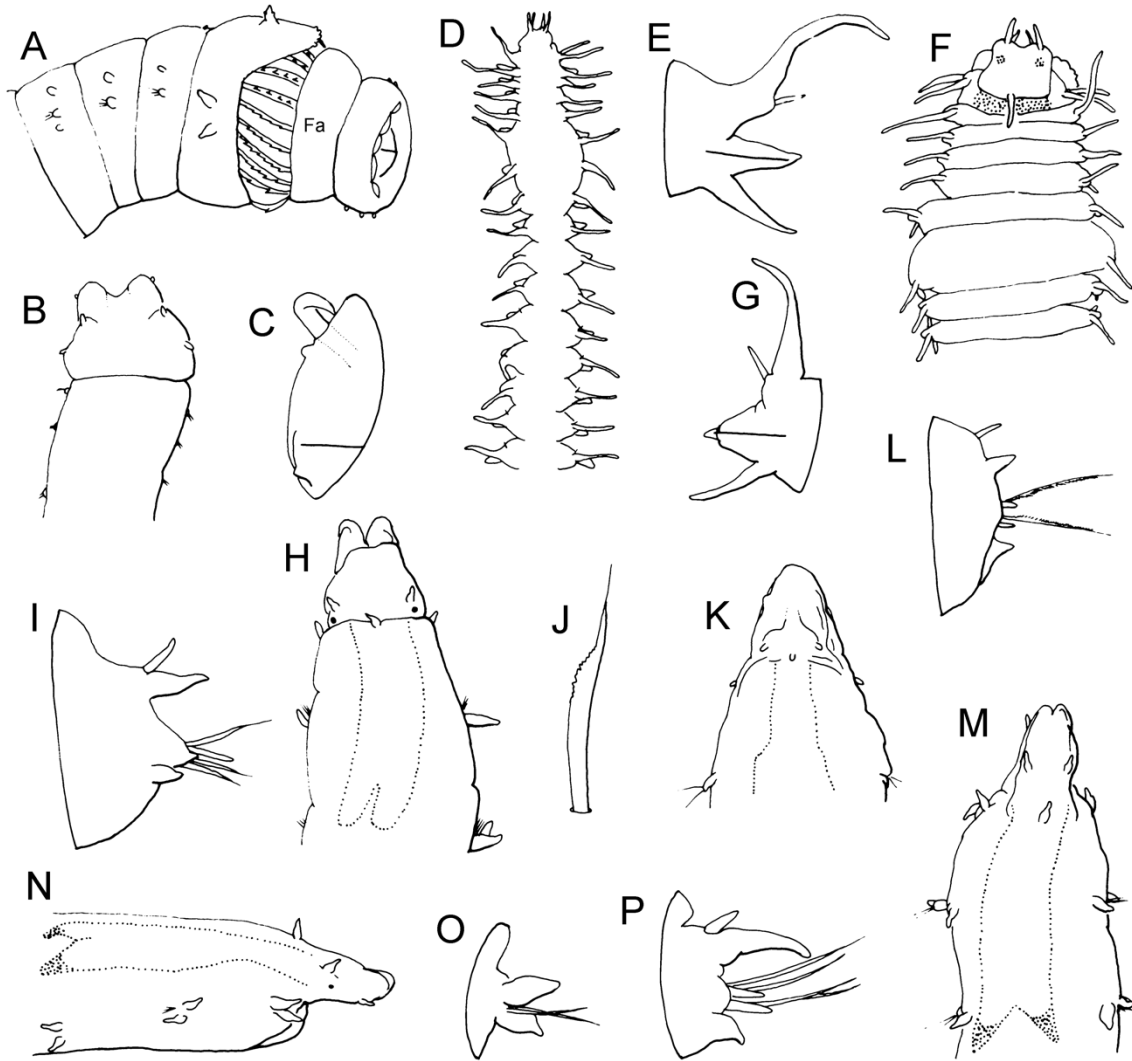


Figura 2. *Cabira incerta*: A) Extremo anterior, VL; B) Mismo, VD; C) Parápodo anterior; *Glyphohesione longocirrata*: D) Región anterior, VD; E) Parápodo medio; *G. nicoyensis*: F) Extremo anterior, VD; G) Parápodo medio; *Litocorsa acuminata*: H) Extremo anterior, VD; I) Parápodo medio; J) Neuroseta; *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) ... *Ancistrostylis* McIntosh, 1879³
 – 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, O) **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*
- 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 *Ancistrostylis* 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

Ancistrostylis McIntosh, 1879⁵

- 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 setífero 6 *A. sp C* Wolf, 1984 (G, C)
- 9(8)** Cirros parapodiales cortos, ovoides (Fig. 1F); notoganchos desde los setíferos 4–7 *A. hamata* (Hartman, 1960) (B, P)
 – Cirros parapodiales largos, cirriformes (Fig. 1K); notoganchos desde el setífero 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 polinoide 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 setífero 10–15 *G. longocirrata* Licher, 1994 (G, C)
 – Cirros dorsales y tentaculares menores que la anchura corporal 2
- 2(1)** Notoespinas emergentes desde el setífero 5–8; primer cirro dorsal más largo que los siguientes *G. klatti* Friedrich, 1950 (G, C; P Q en todas)
 – Notoespinas emergentes desde el setífero 7–10; cuerpo no marcadamente hinchado (Fig. 2F); excepto el setífero 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 setífero 2; placa anal deprimida, cirros subiguales (Fig. 3C) *H. americana* (Hartman, 1947) (G, C Q; P)
 – Notacícula emergente desde setíferos posteriores 3
- 3(2)** Palpostilos enteros, redondeados 4
 – Palpostilos hendidos, divergentes 7
- 4(3)** Notacícula emergente desde setíferos previos al 8 5
 – Notacícula emergente desde el setífero 10–13; placa anal con cirros laterales mayores que el medio (Fig. 3O) *H. salazarvallejo* (de León-González, 1991) (P)
- 5(4)** Notacículas emergentes desde el setífero 7, con núcleo no diferenciable, frágiles 6
 – Notacículas emergentes desde el setífero 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, sitios 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, 1899⁷

(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.

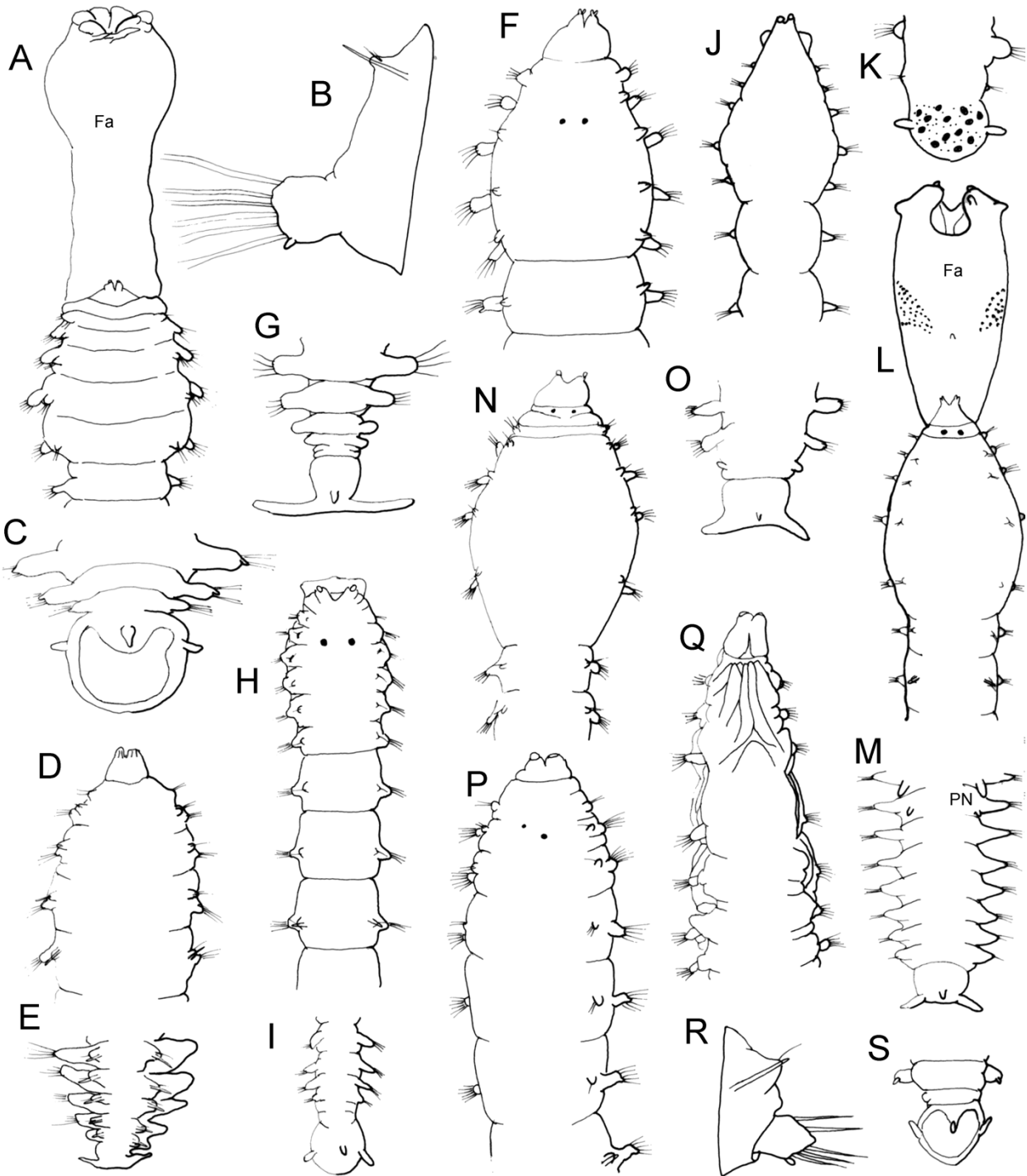


Figura 3. *Hermundura americana*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo anterior; C) Extremo posterior, VV; *H. bennei*: D) Extremo anterior, VD; E) Extremo posterior, VD; *H. evelinae*: F) Extremo anterior, VD; G) Extremo posterior, VV; *H. fauveli*: H) Extremo anterior, VD; I) Extremo posterior, VV; *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)	
..... <i>S. ocellata</i> (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); notópodos mediano y posteriores con 1 capilar; antena media larga, alcanza el setígero 7 (Fig. 4T)	<i>S. vargasi</i> 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)	
..... <i>S. rugosa</i> 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	<i>Sigambra</i> 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)	<i>S. setosa</i> 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	<i>S. tentaculata sensu</i> 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	<i>S. bassi sensu</i> Blake, 1994 (B)
9(8) Antena media alcanza el setígero 7–8 (Fig. 4L); notoganchos desde el setígero 12–18 (24 mm de largo)	<i>S. bassi</i> (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	<i>S. tentaculata</i> (Treadwell, 1941) (G)
– Parápodos medios y posteriores con cirros ventrales largos, alcanza la punta de los lóbulos neuropodiales; cirros dorsales aguzados, no ensanchados basalmente	
..... <i>S. diazi</i> Salazar-Vallejo, Rizzo, de León-González & Brauko, 2019 (C)	

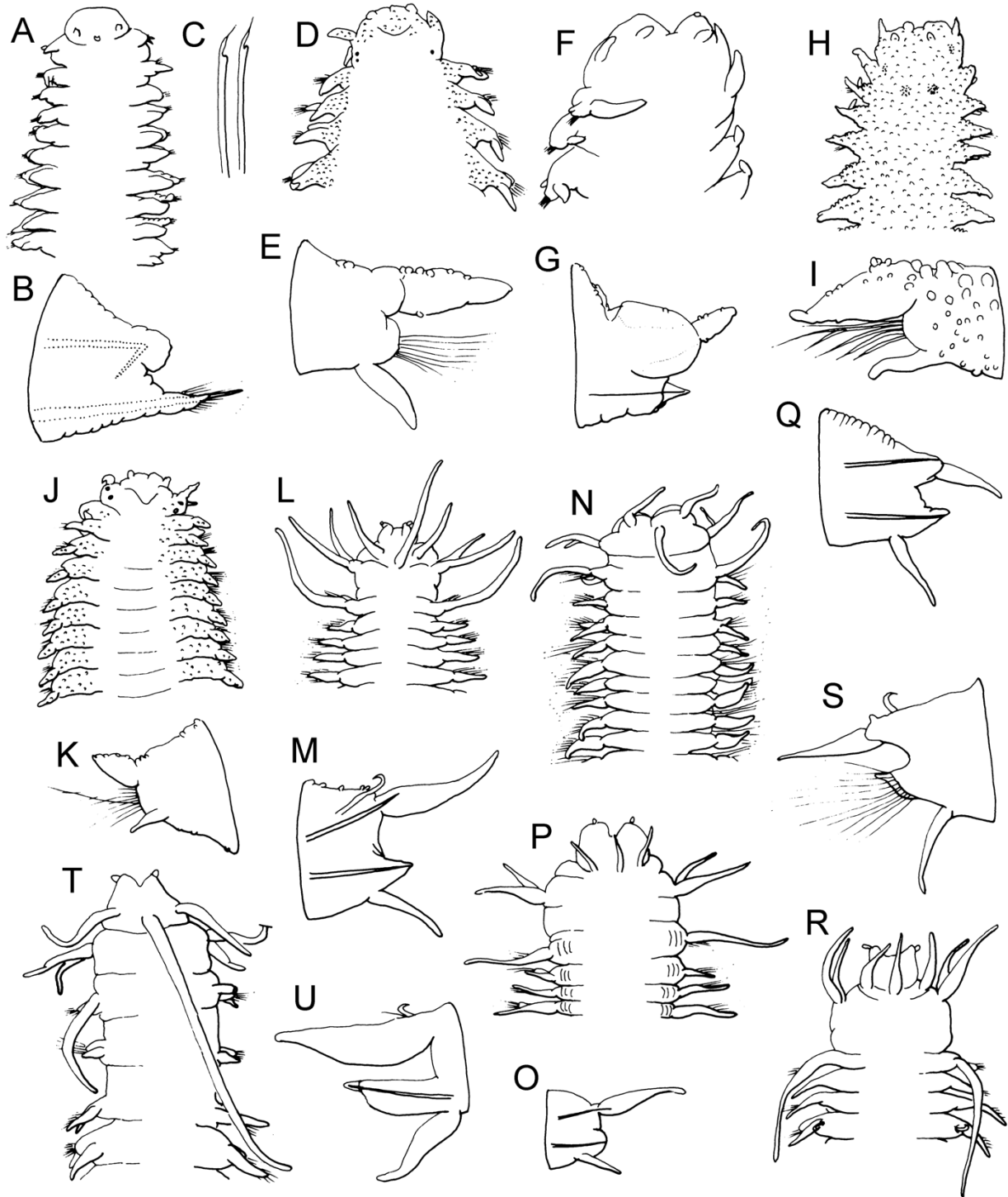


Figura 4. *Otopsis mirasetis*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo medio; C) Neurosetas; *Pilargis angeli*: D) Extremo anterior, VD; E) Parápodo anterior; *P. berkeleyae*: F) Extremo anterior, VD; G) Parápodo medio; *P. cholae*: H) Extremo anterior, VD; I) Parápodo anterior; *P. wolffi*: J) Extremo 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. hernandezii* 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, 1919¹⁰

(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.

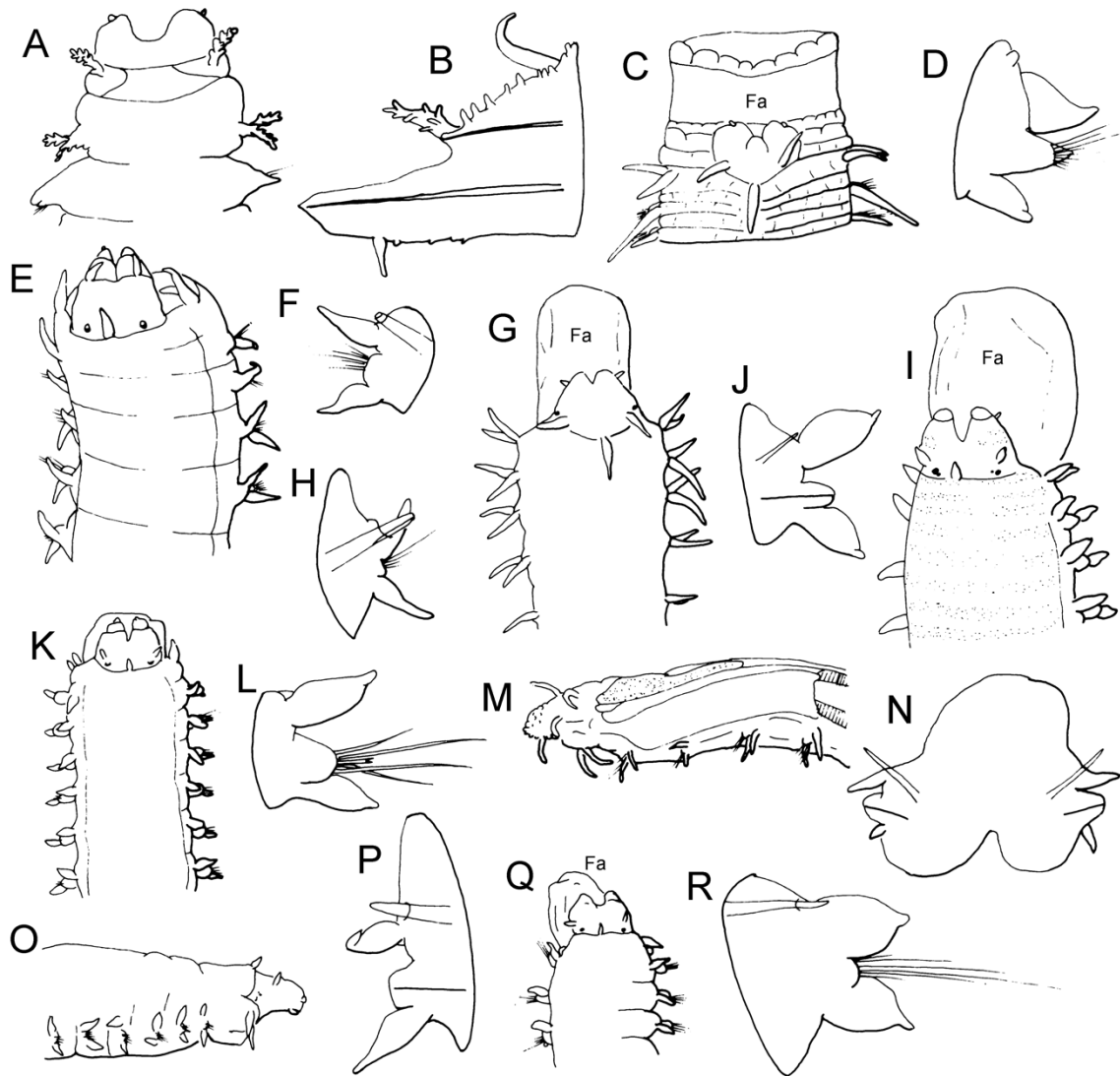


Figura 5. *Ancistrosyllis verrucosa*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo posterior; *Sigambra wassi*: C) Extremo anterior, VD; D) Parápodo anterior; *Synelmis amoureuksi*: E) Extremo anterior, VD; F) Parápodo medio; *S. emiliae*: G) Extremo anterior, VD; H) Parápodo medio; *S. gorgonensis*: I) Extremo anterior, VD; J) Parápodo medio; *S. harrisae*: K) Extremo anterior, VD; L) Parápodo posterior; *S. leviniae*: 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 Recherches sur l'écologie 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 *Glyphohesion* 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 hidrothermal 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 poliuetos (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 poliuetos (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 simbioses los polinoidos representan el 45% de las asociaciones; asimismo, de todos los polinoidos el 25% han sido registrados como simbioses (Martin & Britayev 1998, 2018, Serpetti *et al.* 2017, De Assis 2019).

Entre los hospederos de los polinoidos simbioses, 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

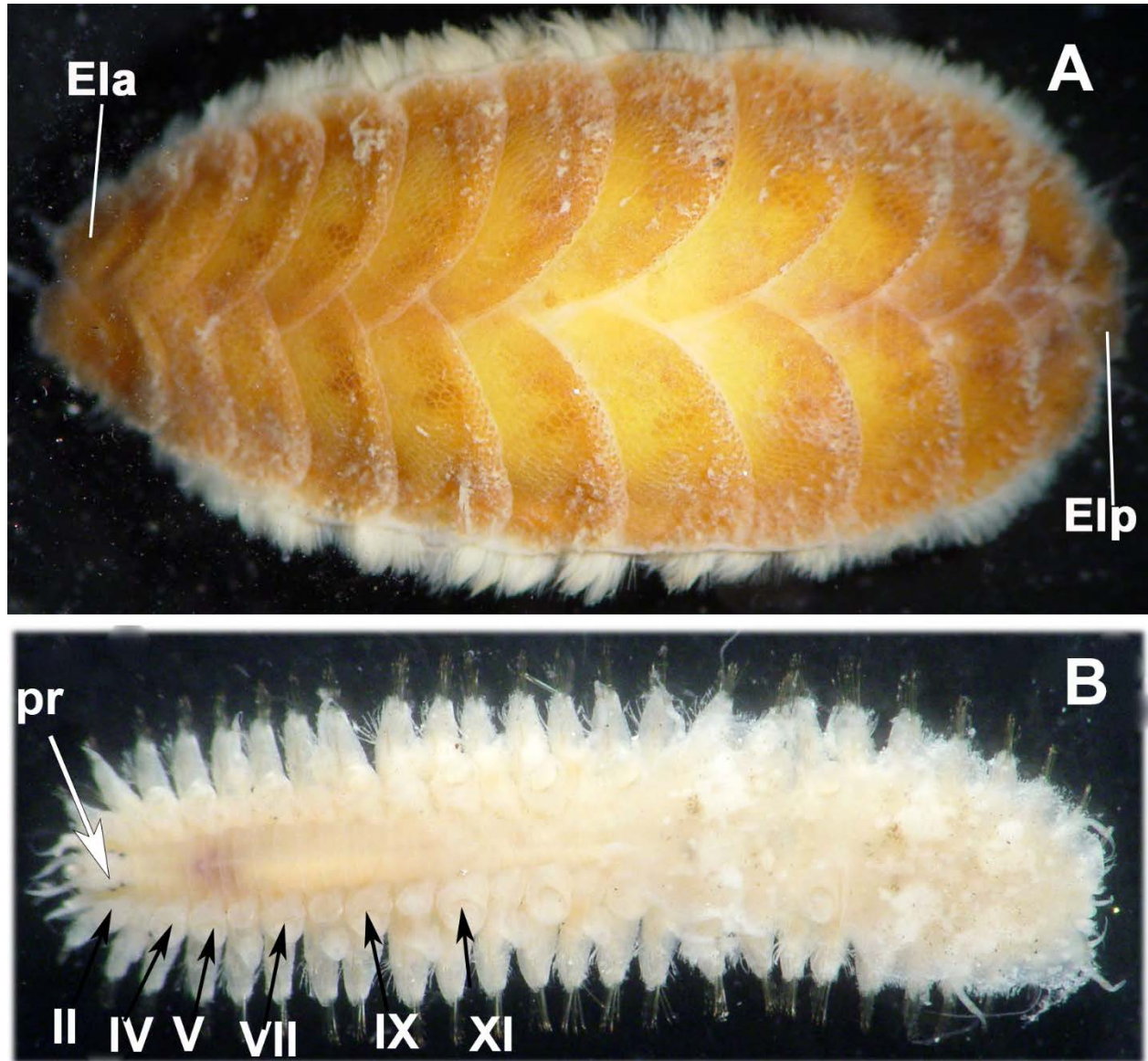


Figura 1. A) *Iphione ovata* (Iphionidae), B) *Lepidonopsis humilis* (Polynoidae), muestra el número de segmentos que llevan los elitróforos. Abreviaturas: Ela= élitro anterior; Elp= élitro posterior; pr= prostomio.

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 apomorfo. 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*, *Neopolyno*, *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.

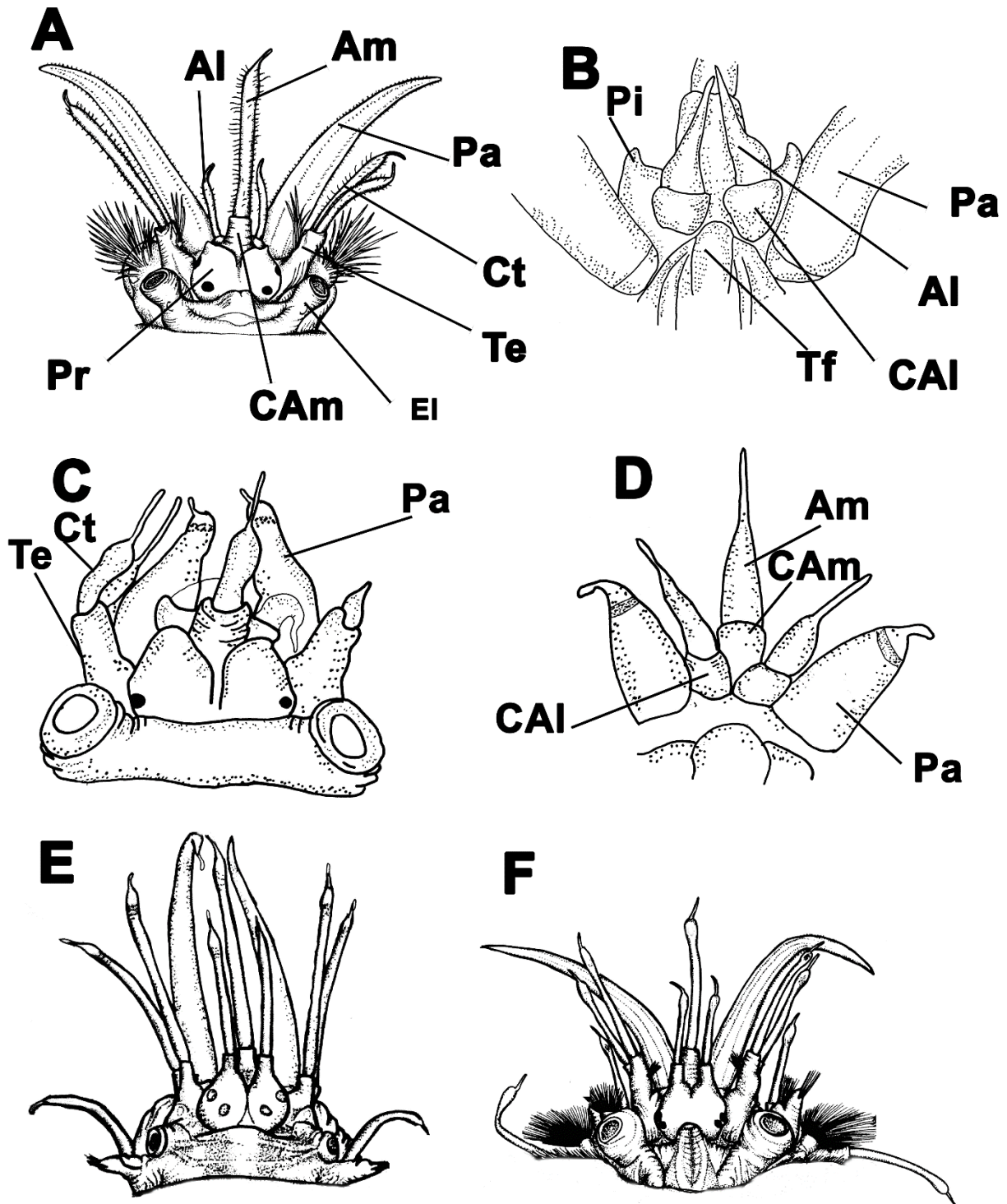


Figura 2. Polynoidae, sección anterior: A–B) Morfología del prostomio, vista dorsal y ventral, respectivamente, B) ceratóforos de antenas laterales ventrales, C–D) ceratóforos ventrales largos de antenas laterales, vista dorsal y ventral, respectivamente, E–F) ceratóforos de antenas laterales terminales, vista dorsal. Abreviaturas: AI= antenas laterales; Am= antena media; Cal= ceratóforo de antena lateral; CAM= ceratóforo de antena media; Ct= cirro tentacular; EI= 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

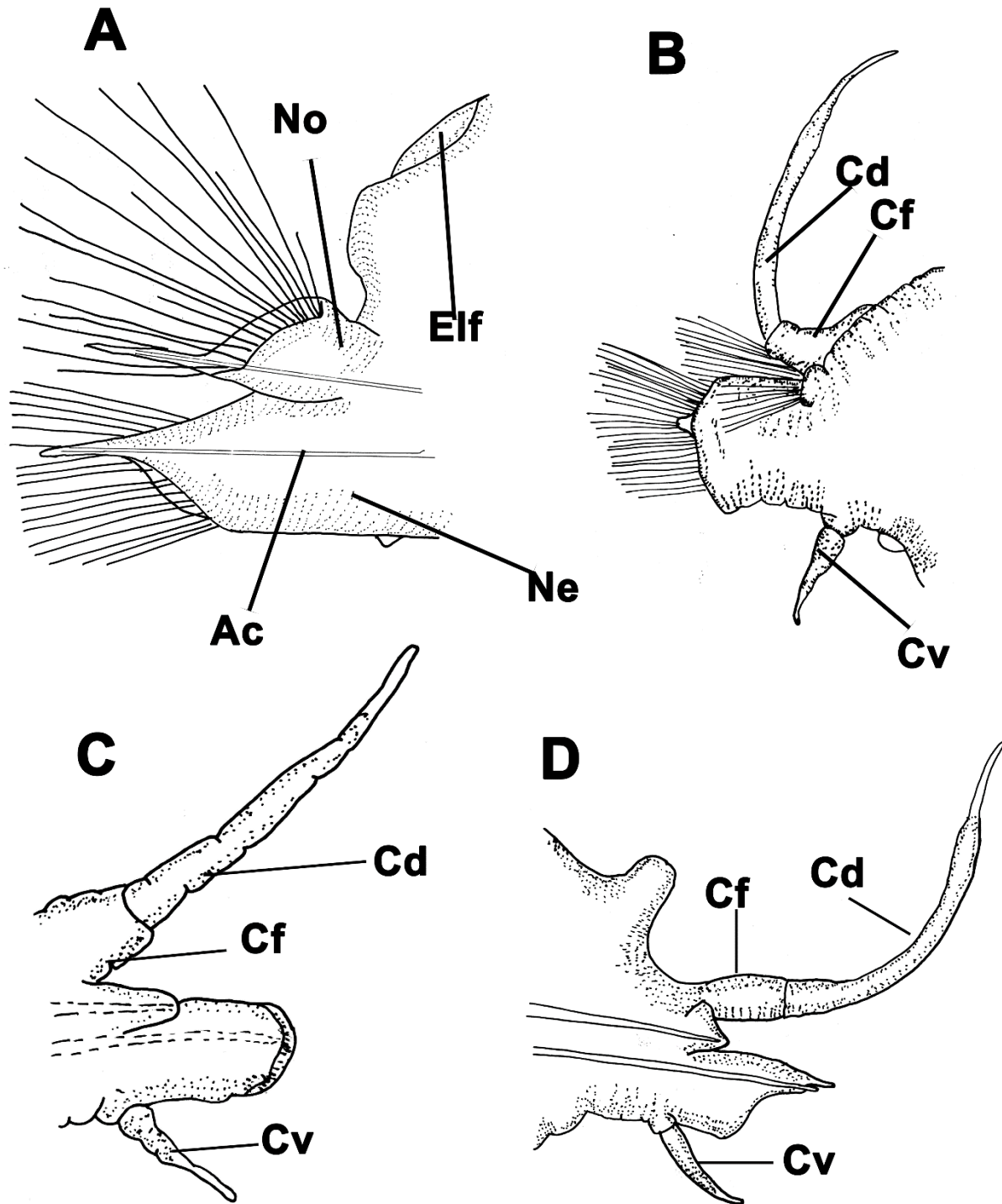


Figura 3. Parápodos de segmento medio: A) Morfología de un parápodo, notópodo largo, neurópodo con lóbulo presetal y postsetal diferenciados, el presetal proyectado, B) parápodo con el notópodo corto, neurópodo con lóbulo presetal y postsetal no diferenciados, C) parápodo con el notópodo reducido, el neurópodo (setas no dibujadas) con lóbulo presetal y postsetal diferenciados, D) parápodo (setas no dibujadas) con notópodo corto, neurópodo 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 varía 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 &

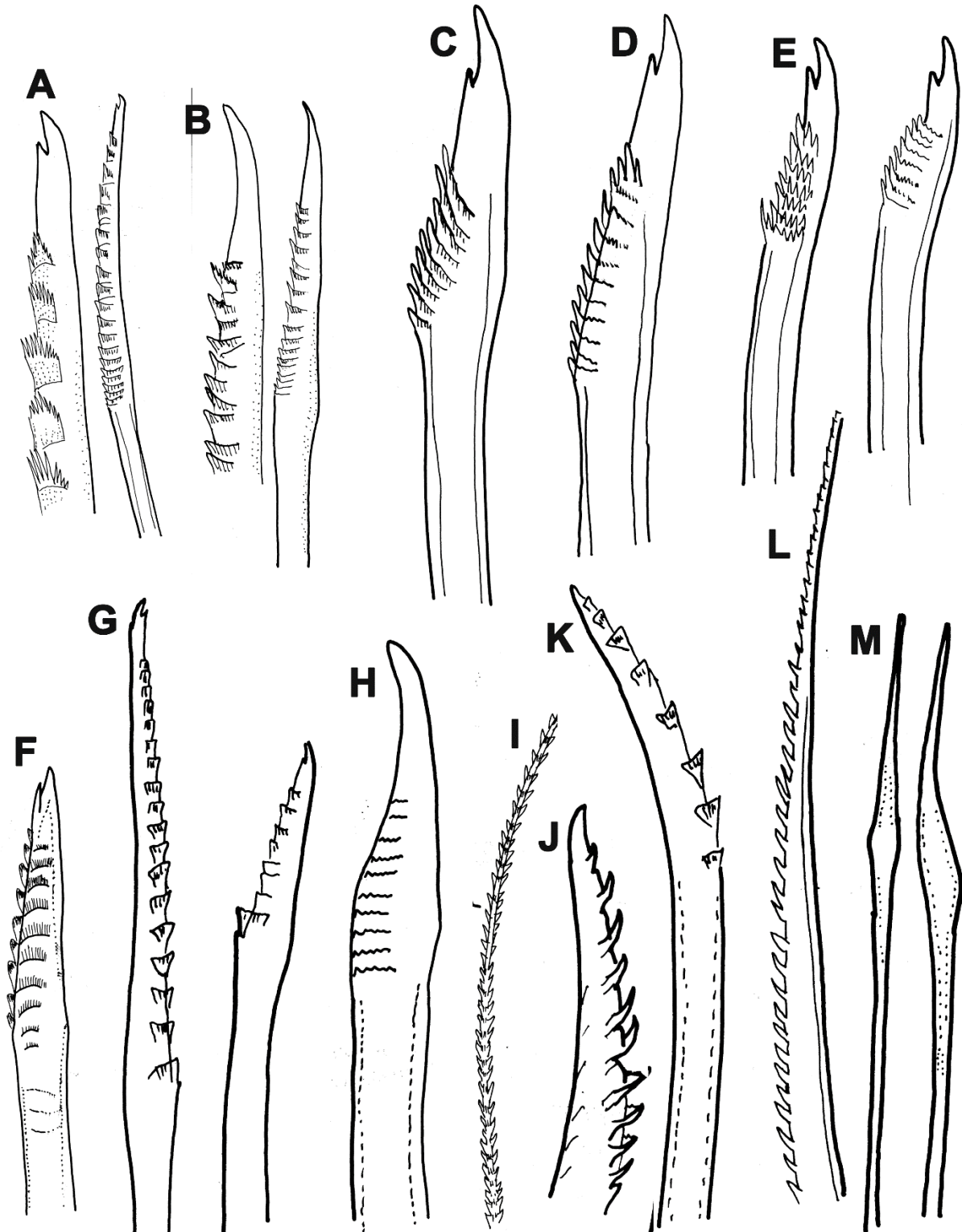


Figura 4. Neurosetas y notosetas: A) Neurosetas con región espinosa larga punta bidentada, B) neurosetas con región espinosa larga, punta entera, C) neurosetas con región espinosa larga, D-E) neurosetas con región espinosa corta, punta bidentada, F) neurosetas con región espinosa larga, punta furcada, 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, 1856¹ (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, 1977³ (C)
- 3(1)** Élitros con papilas marginales espinosas, formando un fleco; notosetas mucho más largas que las neurosetas *I. muricata* Savigny, 1822⁴ (P, Q)
 – Élitros sin papilas marginales espinosas, formando fleco; notosetas sólo alcanzan la punta de las neurosetas *I. ovata* Kinberg, 1856⁵ (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, 1971¹
 – 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, 1977² 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, 1919² (P)
 – Notópodo largo; procesos antenales fusionados *A. dolichopus* Chamberlin, 1919³ (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 Mariás, 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, 1835¹ (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, 2019² (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. cylindricum* Salazar-Silva, 2020³ (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

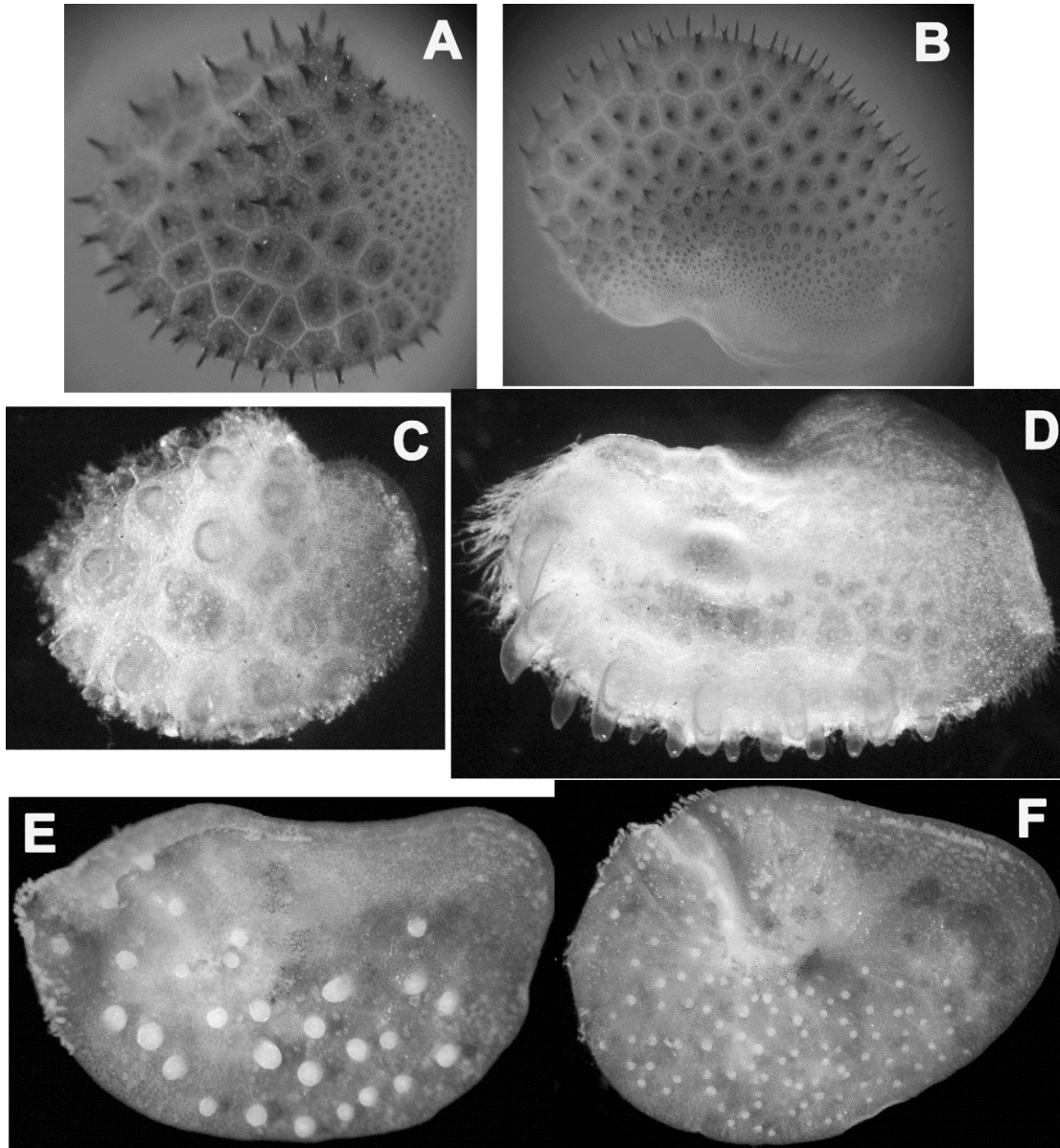


Figura 5. Ornamentación de élitros: *Harmothoe fuscaspinae* Salazar-Silva, 2003: A–B) con macro-tubérculos esclerotizados distribuidos en toda la superficie; *Harmothoe longidentis* Salazar-Silva, 2003: C–D) macro-tubérculos esclerotizados, marginales en élitros medios; *Halosydna olgae* Salazar Silva, 2013: E–F) macro-tubérculos no esclerotizados, 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, 1989b¹ (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 oscuras que las subaciculares; con tubérculo facial pequeño; sin lóbulo nugal 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 nugal pequeño *L. commensalis* Webster, 1880² (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, 1905¹ (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, 1919² (P)
 – Neurópodos con tubérculos ventrales *L. rufa* Treadwell, 1928³ (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, 1928⁴ (P)
 – Tubérculo facial redondeado, pequeño; ceratóforos de antenas laterales delgados
 *L. varia* Treadwell, 1917⁵ (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, 1937⁶ (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 ... *Chaetacanthus* 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, 1856¹ (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, 2020² (P)
- 3(1)** Macrotubérculos semiesféricos distalmente, 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, 2020³ (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	
..... <i>H. latior</i> 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	<i>H. tuberculifer</i> 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	<i>H. brevisetosa</i> 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	<i>H. salazarvallejoi</i> 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	<i>H. leius</i> (Chamberlin, 1919a) (P)
– Papilas en el margen de élitros anteriores; macrotubérculos vesiculares en el primer par de élitros; macrotubérculos vesiculares en élitros posteriores	<i>H. olgae</i> 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	<i>H. johnsoni</i> (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	<i>H. parva</i> 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, 2013⁷ (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 tubérculos 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. nesiotetes* (Chamberlin, 1919) (B)
 – Microtubérculos escasos, alrededor del margen posterior *H. riojaenriquei* Salazar-Silva, 2013⁹ (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 invenciones *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 fuscamaculata*.

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, 1856¹ (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, 1919² (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* Verrill, 1873³ (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, 1856² (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, 1985² (P)
 – Branquias arborescentes **4**
- 4(3)** Ceratóforo de antena media ausente; notosetas escasas; filamentos branquiales largos ..
 *Branchipolynoe* Pettibone, 1984a
 – Ceratóforo de la antena 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; notoacícula 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, 2019¹ (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; elitróforos y segmentos en otro arreglo **10**

- 10(9)** Segmento tentacular con setas *Bathyfauvelia* Pettibone, 1976
 – Segmento tentacular sin setas ... *Yodanoë* Bonifácio & Menot 2019 ... ocho pares de
 elitróforos y palpos lisos *Y. desbruyeres* Bonifácio & Menot, 2019¹ (P)
- 11(8)** Segmento tentacular con setas ... *Bathyeliasona* Pettibone, 1976 ... prostomio con
 filamentos protomiales largos, algunas notosetas gruesas
 *B. mariaae* Bonifácio & Menot, 2019¹ (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, 2019¹ (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, 1989³ (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, 1985² (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, 1985⁴ (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, 2019¹ (P)
- 19(17)** Notosetas ausentes ... *Nu* Bonifácio & Menot, 2019 ... neurosetas cóncavas, con
 hileras de espinas espaciadas *Nu aakhu* Bonifácio & Menot, 2019¹ (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, 2019¹ (P)
 – Cuerpo con 19 segmentos; picos cefálicos romos . *B. ignigena* Bonifácio & Menot, 2019¹ (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, 1985¹ (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, 1985² (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*. *Opisthotrochopodus* 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, 1985 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, 1984² (P)
- 2(1)** Branquias desde el segmento tres; lóbulo acicular del notópodo triangular
 *B. seepensis* Pettibone, 1986¹ 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, 2019³ (P)
 – Lóbulo acicular del notópodo redondeado; élitros no cubren los parápodos
 *B. meridae* Lindgren, Hatch, Hourdez, Seid & Rouse, 2019³ (P)
- 5(4)** Lóbulo acicular del notópodo alcanza la punta de las notosetas
 *B. halliseyae* Lindgren, Hatch, Hourdez, Seid & Rouse, 2019³ (P)
 – Lóbulo acicular del notópodo no alcanza la punta de las notosetas
 *B. kajisae* Lindgren, Hatch, Hourdez, Seid & Rouse, 2019³ (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, 2019¹ (P)
 – Palpos cortos, alcanzan el segmentos dos; papilas nefridiales desde el segmento 10
 *H. anduril* Bonifácio & Menot, 2019¹ (P)

Comentarios

- 1) Especies descritas de la zona de fractura Clarión-Clipperton.

Lepidonotopodium **Pettibone, 1983**

- 1** Lóbulos del prostomio cilíndricos *L. williamsae* Pettibone, 1984¹ (P)
 – Lóbulos del prostomio subtriangulares **2**
- 2(1)** Élitros lisos en su superficie, sin tubérculos; con micropapilas digitiformes e
 inervaciones *L. riftense* Pettibone, 1984² (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, 1983³ (P)
 – Macrotubérculos largos, abundantes a lo largo del borde posterior del élitro
 *L. atalantae* Desbruyères & Hourdez, 2000⁴ (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, 1985¹ (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, 2019² (P)
 – Surco entre los lóbulos del prostomio moderadamente amplio; tubérculo facial
 pronunciado; neurosetas con punta entera curvada
 *M. parvafauces* Bonifácio & Menot, 2019² (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, 2019¹ (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, 2019¹ (P)
 – Tubérculos dorsales ausentes; prostomio cónico **2**
- 2(1)** Neurosetas de dos tipos, con punta fina y punta roma
 *P. limaee* Bonifácio & Menot, 2019¹ (P)
 – Neurosetas de un tipo, con punta aguda *P. omnesae* Bonifácio & Menot, 2019¹ (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, 1961¹ (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 cirríferos ... *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, 1861³ (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, 1919¹ (P)
 – Prostomio con picos, con ojos dorsolaterales; notosetas mucho más gruesas que las neurosetas *E. purpurea* Treadwell, 1936² (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 purpúrea (Barnich *et al.* 2013).

Gorgoniapolynoe Pettibone, 1991

- 1** Parápodos largos; notosetas mucho más gruesas que las neurosetas; con tubérculos dorsales *G. pelagica* Pettibone, 1991¹ (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, 1991² (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, 1991³ (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, 2003² (C)

- Macrotubérculos cilíndricos, superficie granular, largos, puntas bifidas o trifidas; neurosetas con hileras de espinas alcanzando menos de $\frac{3}{4}$ 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 bifida, 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 bifidos *H. lobocephala* Schmarda, 1861³ (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, 2003⁴ (C)
- Macrotubérculos de élitros medios y posteriores cilíndricos, puntas expandidas en cuatro proyecciones bifurcadas; prostomio con tubérculo facial *H. polytrichoides* Augener, 1922⁵ (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 bifidos *H. aculeata* Andrews, 1891⁴ (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, 1931⁶ (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)
 **16**
 – Borde de los élitros con papilas cortas y escasas; ojos oscuros **16**
- 16(15)** Élitros con microtubérculos globulares *H. cedrici* Barnich, Beuck & Freiwald, 2013⁷ (G)
 **16**
 – Élitros con microtubérculos cónicos ... *H. dannyi* Bar Barnich, Beuck & Freiwald, 2013⁸ (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 Albolhos, 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, 1919¹ (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, 1993¹ (G, C)
 **4**
 – 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, 1993⁵ (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, 1993⁶ (G)
 – Borde elitral sin micropapilas 9
- 9(8)** Con tubérculo facial; picos prostomiales diminutos; neurosetas más gruesas que las notosetas *M. pierceae* Pettibone, 1993⁷ (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, 1972¹ (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, 2013² (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 Phylogeny 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 polychaetes: 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 oxidase 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 *Macellicephalina* 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 at 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 Galapagos 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). Smithsonian 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. Smithsonian 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 (Annelida: 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.
- Serpenti 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 transparentes 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 setíferos 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 Nephtyidae. Sin embargo, la forma, tamaño y arreglo de las papilas son más parecidos al de muchos filodócidos. 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

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 inerte, corta y protractil, 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 muscular, 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 setíferos 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.

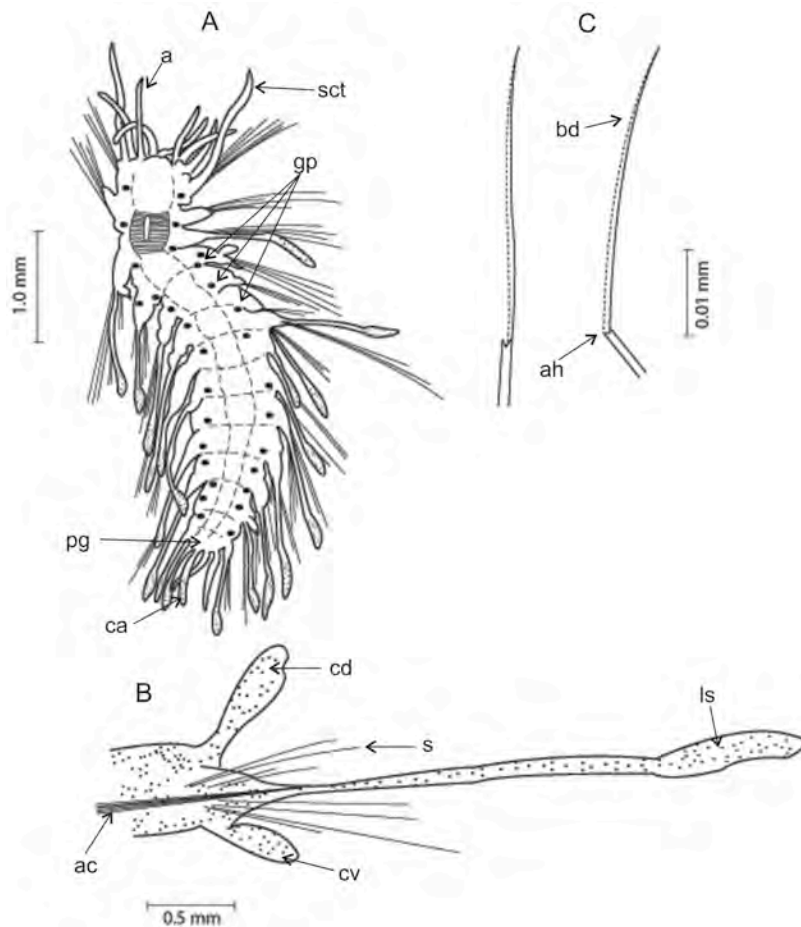


Figura 1. *Pontodora pelagica*. A) Organismo completo, vista dorsal: a= antena, sct= segundo par de cirros tentaculares, gp= glándulas pigmentarias, pg= pigidio, ca= cirros anales. B) Parápodo: cd= cirro dorsal, s= sedas, ls= lóbulo setífero, cv= cirro ventral, ac= acícula. C) Sedas: bd= borde dentado, ah= articulación homogónfa. Modificado de Fernández-Álamo (1983).

Pontodora pelagica Greff, 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 40° N and east of longitude 175° 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 Phyllodoceidae (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. Polychètes 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-Bojseauneau 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 York, 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.R. *Acad Sc USSR* 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-López¹ & J. Rolando Bastida-Zavala²

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 microplankton 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 planctónica (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).

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).

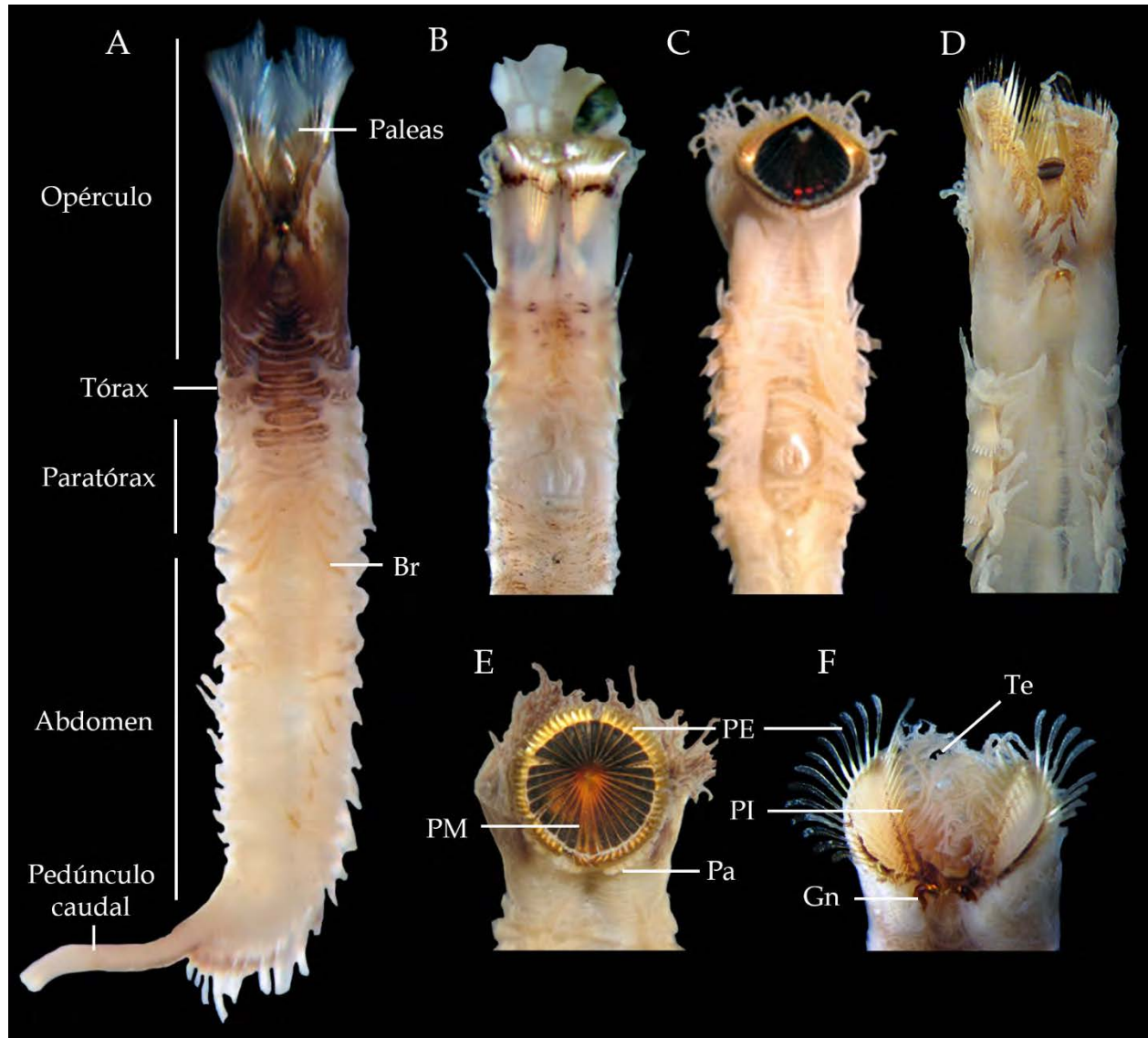


Figura 1. Fotografías de sabeláridos. A) Cuerpo completo de *Idanthyrus* sp.; región anterior de: B) *Sabellaria* cf. *nanella*; C) *Phragmatopoma digitata* Rioja, 1963; D) *Lygdamis rayrobertsi* Kirtley, 1994; opérculo, vista superodorsal de: E) *Phragmatopoma peruensis* Hartman, 1944; F) *Idanthyrus cretus* Chamberlin, 1919a. Abreviaturas: Br: branquias; Gn: ganchos nucleales; 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 setíferos), 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 denticulos laterales (*e.g.*, *Idanthyrus*, Fig. 2H), láminas geniculadas con margen superior sinuoso, denticulos 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

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 patea (Fig. 2I). El manubrio y el pico, correspondiente a la región más larga de la patea, 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 patea, 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).

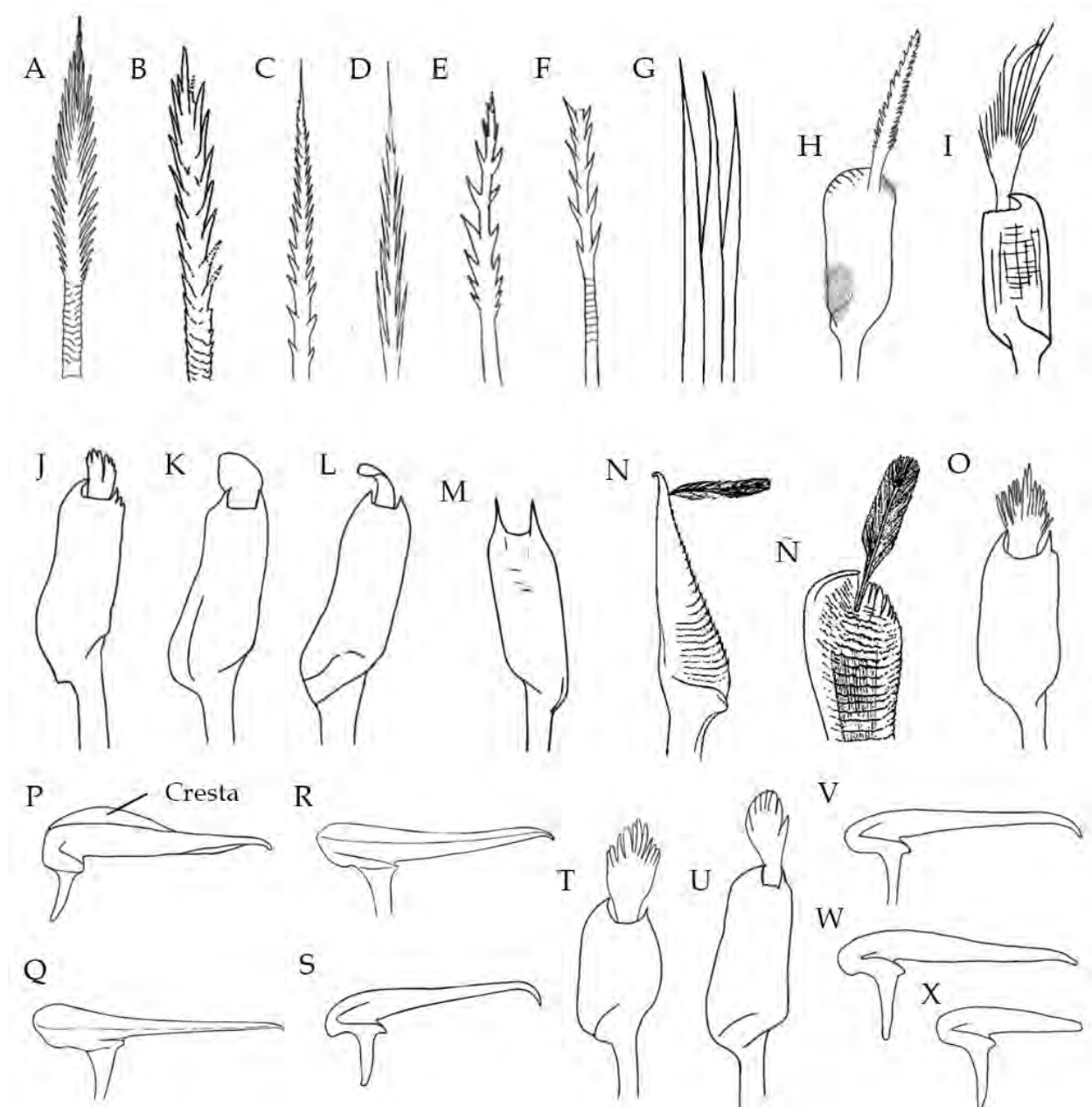


Figura 3. Paleas operculares. Palea externa de: A) *Idanthyrus* sp., B) *I. saxicavus*, C) *I. armatopsis*; D) detalle de la punta de la palea externa de *I. armatopsis*; E) palea externa de *I. macropaleus*, F) *I. mexicanus*; GG) *Lygdamis indicus*, H) *Phragmatopoma caudata*, I) *P. attenuata*, J) *P. moerchi*, K) *P. peruensis*, L-M) *P. virgini*, N-N) *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 microscopía 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)
 *Idanthyrus* 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
 7
 – 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.

Idanthysus 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, 1919a¹ (B, P)

 – Lámina de las paleas externas recta con dentículos rectos (Fig. 3A); paleas internas con margen aserrado (Fig. 4B) *Idanthysus* 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, 1972⁴ (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 teclas 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 teclas transversas muy marcadas y margen aserrado (Fig. 4F) *I. mexicanus* Kirtley, 1994⁶ (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) *Idanthysus* 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 *Idanthysus 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, 1867¹ (C, Q) 2
- 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) 2
- Lámina de las paleas externas estrecha gradualmente hacia la punta (Fig. 4H)
 *L. nesiotis* (Chamberlin, 1919a) (P) 2

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, 1895¹

- 1 Paleas externas con tecas ligeramente expandidas (Fig. 4I); tecas de la porción media sin dentición distintiva
 *P. perkinsi* Kirtley, 1994 (C) 2
- Paleas externas con tecas distales expandidas (Fig. 4J–L); tecas de la porción media con extensiones distales o denticulos aparentes 2
- 2(1) Paleas externas con tecas distales en un patrón horizontal (Fig. 4J)
 *P. gwendolynae* Kirtley, 1994 (C) 3
- 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) 3
- Paleas externas con franjas tecaes con muchos denticulos pequeños e irregulares, rodeando toda la palea (Fig. 4L)
 *P. gloriaae* Kirtley, 1994 (G) 3

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

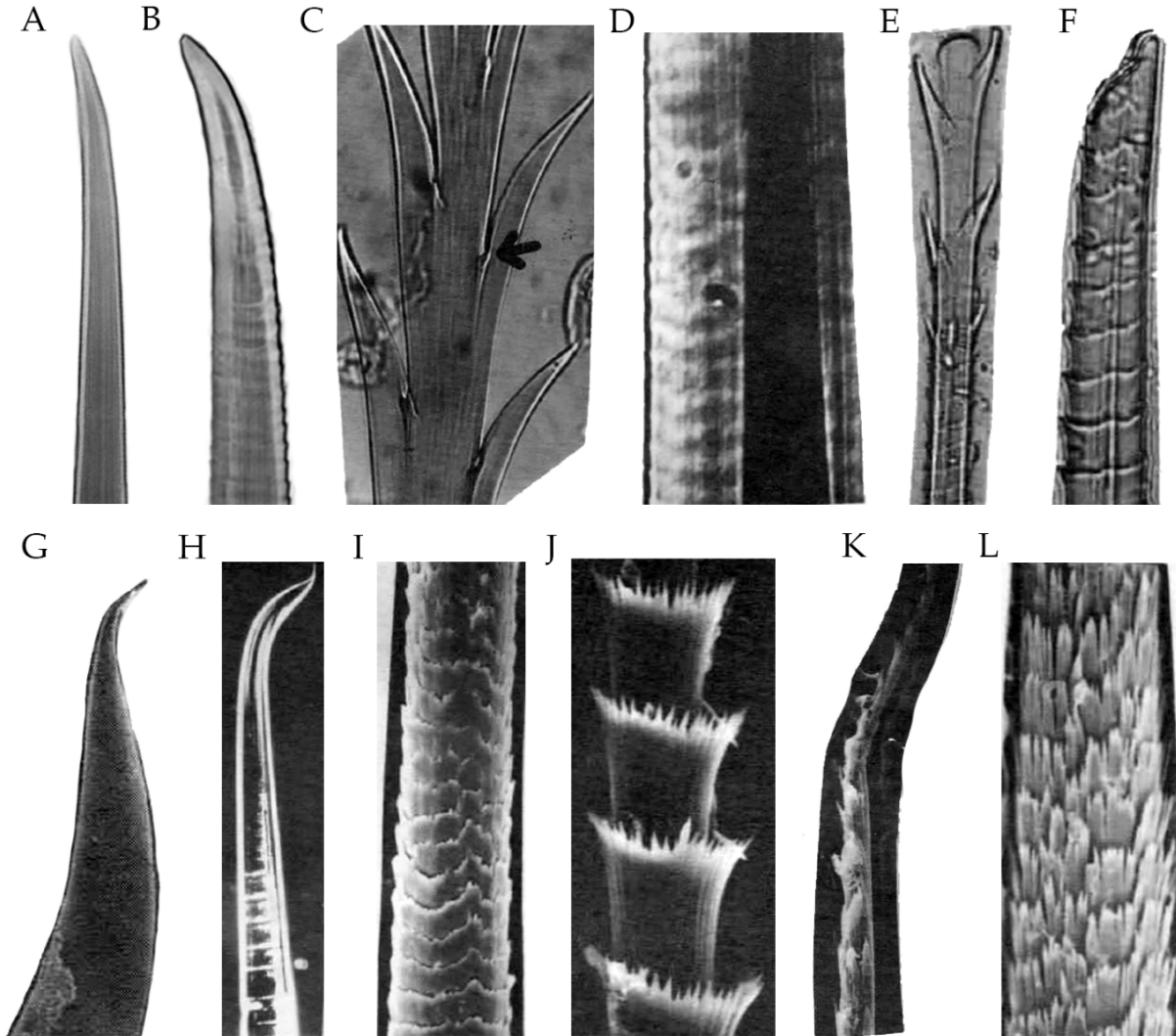


Figura 4. Palea interna de A) *Idanthyrus cretus*, B) *Idanthyrus* sp.; *I. macropaleus*: C) palea externa, D) palea interna; *I. mexicanus*: E) palea externa; F) palea interna; palea externa de G) *Lygdamis nesiotetes*, H) *L. rayrobertsi*; tecas distales de las paleas externas de I) *Phalacrostemma perkinsi*, J) *P. gwendolynae*, K) *P. dorotheae*, L) *P. gloriae*. Modificadas de C–L: Kirtley (1994).

- 2(1)** Paleas medias dorsales con crestas (Fig. 3P) *P. villalobosi* Chávez-López, 2020¹ (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, 1863² (G, C)
 – Plumas medias palmeadas con filamentos largos y delgados (Figs. 2F, 3I)
 *P. attenuata* Hartman, 1944³ (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, 1867⁴ (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, 2020⁶ (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, 1962⁷ (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, 2020⁸ (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 Río 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 redescrición 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) redescrió 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, 1944¹ (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. 1³ (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, 1873⁵ (G, Q)
 – Paleas medias subcuadrangulares (Fig. 5T), o geniculadas en ángulo recto (Fig. 5W) **11**

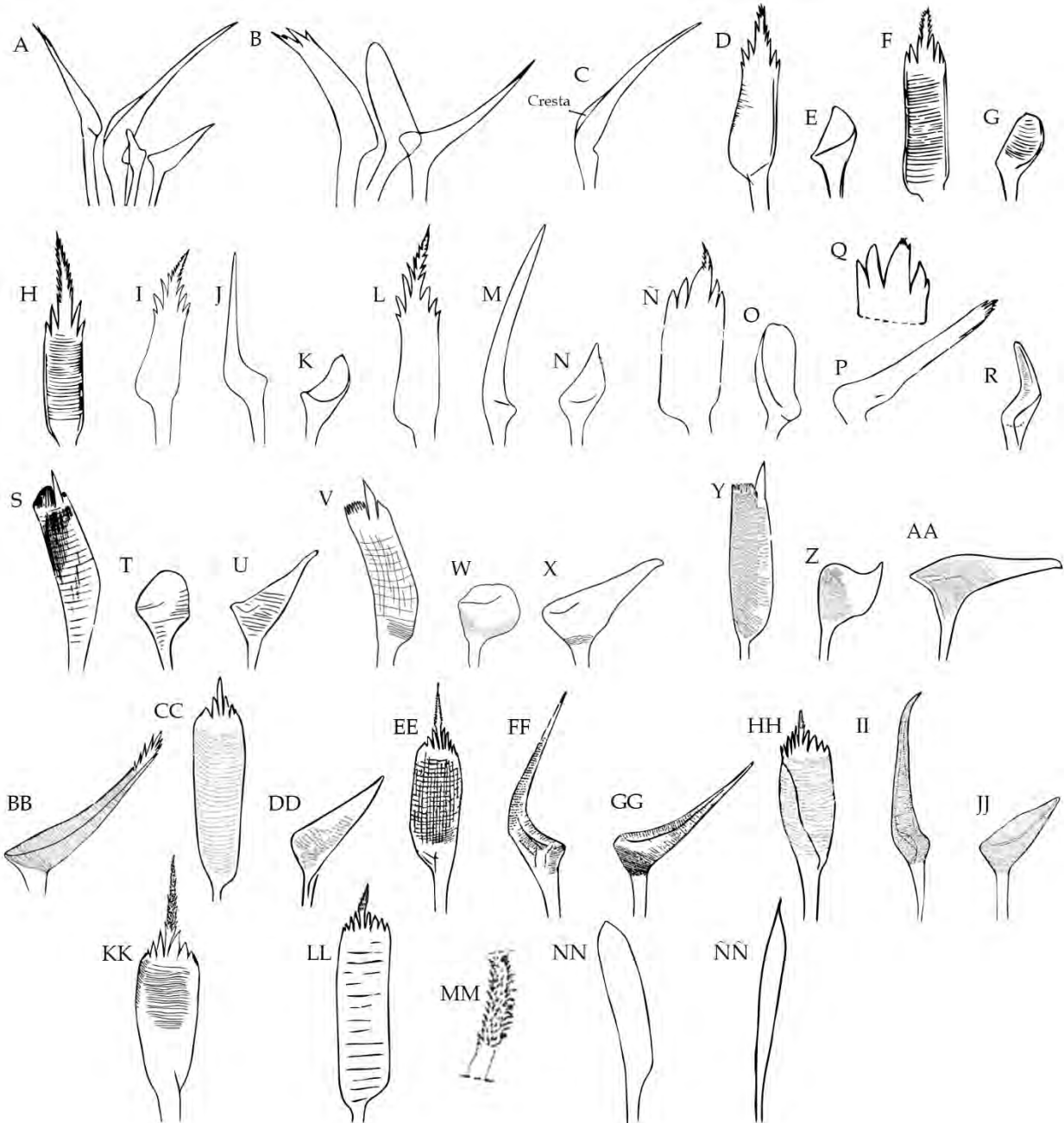


Figura 5. Paleas operculares de: A) *Sabellaria fosterae* y B) *S. moorei*; C) palea media de *S. fosterae*; *S. bella sensu* Hartman (1944, Carolina del Norte): D) palea externa, E) palea media corta; *S. bella sensu* Hartman (1994, Perú): F) palea externa, G) palea media corta; H) palea externa de *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. jirooki*. Modificadas de A–C, Ñ–O, 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, 2014⁷ (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, 1944⁹ (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, 2011¹⁰ (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, 1889¹² (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 terebéldo *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 costas 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)
 *T. varians* (Treadwell, 1901)¹ (G, C)
- Lámina de la palea externa estrecha gradualmente hacia la punta (Fig. 5ÑÑ) *T. jirkovi* Kirtley, 1994 (P)
 *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 *Idanthysus 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. *Neritica* 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 *Idanthyrus* 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 Ueber 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, Chaetoptera, 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 rørrermentes 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, 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.
- 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
<i>Idanthyrus armatus</i> 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>I. armatus</i> con <i>I. macropaleus</i> (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>I. armatus</i> en el POT se consideran cuestionables.
<i>I. johnstoni</i> (McIntosh, 1855)	Isla Socorro, Revillagigedo (Berkeley & Berkeley 1939); Guerrero y Sinaloa (Rioja 1941)	Localidad tipo: Saint Vincent, Cabo Verde. Los registros de <i>I. johnstoni</i> en el POT fueron sinonimizados por Kirtley (1994) con <i>I. saxicavus</i> descrita para Vancouver, Canadá. Es remoto que ambos taxones se encuentren en el POT.
<i>I. pennatus</i> (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 <i>et al.</i> 1997)	Localidad tipo: Mozambique. A partir de la revisión de Kirtley (1944), los registros de <i>I. pennatus</i> en el POT devienen cuestionables y los ejemplares que él revisó fueron reidentificados como <i>I. cretus</i> . Barrios <i>et al.</i> (2009), apoyándose en herramientas moleculares, estudiaron la distribución de <i>I. cretus</i> en el POT, confirmando que todas las muestras que analizó en el POT corresponden a <i>I. cretus</i> .
<i>I. saxicavus</i> (Baird, 1863)	México (Kirtley 1994); Puerto Ángel, La Entrega y Cacaluta, Oaxaca, México (Gómez <i>et al.</i> 1997)	Localidad tipo: Isla Vancouver, Canadá. Kirtley (1994) sinonimizó con esta especie a <i>I. ornamentatus</i> Chamberlin, 1919b, descrita para Mendocino, California. Gómez <i>et al.</i> (1997) registraron a <i>I. saxicavus</i> para Oaxaca; tras la revisión de los ejemplares de Puerto Ángel, se identificaron como <i>Idanthyrus</i> sp. (Chávez-López, en prep.). Es posible que el resto de los ejemplares registrados por Gómez <i>et al.</i> (1997) correspondan a <i>Idanthyrus</i> sp., por lo que los registros de <i>I. saxicavus</i> en el Pacífico mexicano son cuestionables.
<i>Lygdamis indicus</i> 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 <i>L. indicus</i> para Florida fueron revisados y descritos como una nueva especie por Kirtley (1994): <i>L. rayrobertsi</i> .
<i>Phragmatopoma californica</i> (Fewkes, 1889)	Basthseba, Barbados (Marsden 1960)	Localidad tipo: California. Marsden (1960) registró a <i>P. californica</i> 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 nucleales y la presencia de cuatro segmentos paratorácicos, lo cual contrasta con la descripción de <i>P. californica</i> que se caracteriza por la ausencia de ganchos nucleales y la presencia de tres segmentos paratorácicos. Blake (2017) describió e ilustró el desarrollo embriológico de <i>P. californica</i> , difiriendo en todos los aspectos con el realizado por Marsden (1960). Debido a esto son cuestionables los registros de <i>P. californica</i> en el Atlántico, es posible que los ejemplares registrados por Marsden (1960) pertenezcan al género <i>Lygdamis</i> .

Taxón	Registros	Comentarios
<i>P. caudata</i> Krøyer in Mörch, 1863	Perú (Johansson 1926, como <i>P. lapidosa</i> ; Hartman 1944)	Localidad tipo: Caribe. Johansson (1926) sinonimizó a <i>Sabellaria fauveli</i> Gravier, 1908 de Paita, Perú con <i>P. lapidosa</i> de Rio de Janeiro, Brasil. Hartman (1944) sinonimizó a <i>P. lapidosa</i> con <i>P. caudata</i> , ambas especies del Caribe; sin embargo, también registró a la especie para Perú. Mientras que Kirtley (1994) sinonimizó a <i>S. fauveli</i> con <i>P. virgini</i> de Chile. Con base en lo anterior, es necesaria la revisión del material registrado para Perú como <i>P. caudata</i> (Hartman 1944) y <i>S. fauveli</i> (Gravier, 1908), dado que es poco probable que <i>P. caudata</i> presente una distribución anfiamericana y que <i>P. virgini</i> se encuentre en aguas cálidas del POT.
<i>P. virgini</i> 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 <i>P. moerchi</i> (Hawái), <i>P. peruensis</i> (Perú) y <i>P. digitata</i> (Oaxaca, México). Algunos autores (Drake <i>et al.</i> 2007, Nunes <i>et al.</i> 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 (<i>e.g.</i> , <i>P. moerchi</i> y <i>P. peruensis</i>). Tras la revisión de ejemplares topotípicos de <i>P. peruensis</i> y <i>P. digitata</i> se respalda la idea de reconocer ambas especies como válidas (Chávez-López 2020). Sin embargo, se requiere la revisión de ejemplares topotípicos de <i>P. virgini</i> y <i>P. moerchi</i> para redescribir las especies y compararlas detenidamente.
<i>Sabellaria alcocki</i> Gravier, 1906	Playa Paitilla y Balboa, Panamá (Fauchald 1977b)	Localidad tipo: Kerala, India. Fauchald (1977b) registró a <i>S. alcocki</i> 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 <i>S. alcocki</i> .
<i>S. bella</i> 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 <i>S. bella</i> , 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 <i>S. bella</i> , correspondan en realidad a dos especies distintas. Por precaución se incluyen en la clave las tres morfologías.
<i>S. floridensis</i> 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 <i>S. floridensis</i> , 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 <i>S. floridensis</i> en el POT.

Taxón	Registros	Comentarios
<i>S. gracilis</i> Hartman, 1944	Bahías Boca Ciega y Tampa, Florida (Taylor 1971)	Localidad tipo: Point. Fermín, California. La distribución de <i>S. gracilis</i> 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.
<i>S. nanella</i> Chamberlin, 1919b	Ecuador y Uruguay (Kirtley 1994); Brasil, Argentina y Uruguay (Bremec & Lana 1994, Lana & Bremec 1994, Bremec & Giberto 2004, Dos Santos <i>et al.</i> 2011, Bremec <i>et al.</i> 2013, Dos Santos <i>et al.</i> 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 <i>et al.</i> 2011, Bremec <i>et al.</i> 2013, Dos Santos <i>et al.</i> 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 <i>S. nanella</i> en el POT y GC son cuestionables.
<i>S. pectinata</i> Fauvel, 1928	Brasil (Dos Santos <i>et al.</i> 2011), 10 m	Localidad tipo: océano Índico. La distribución de <i>S. pectinata</i> abarca el golfo de Manaar y la costa de Adhra, al este de India. Los ejemplares que Dos Santos <i>et al.</i> (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 <i>et al.</i> (2011) correspondan a una especie no descrita, además de que es remoto que <i>S. pectinata</i> se encuentre en el océano Atlántico.
<i>S. spinulosa</i> (Leuckart, 1849)	Balboa, Panamá (Monro 1933)	Localidad tipo: Helgoland, Alemania. La distribución de <i>S. spinulosa</i> se restringe al Atlántico nororiental, por lo que su registro en Panamá es cuestionable.
<i>S. vulgaris</i> Verrill, 1873	POT (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004)	Localidad tipo: Massachusetts, océano Atlántico. La mención de <i>S. vulgaris</i> para el POT por Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) es posiblemente un <i>lapsus calami</i> .

