

6. Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1980

Vivianne Solís-Weiss & Pablo Hernández-Alcántara

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

Introducción

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

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

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

Alvinellidae son exclusivos de las ventilas hidrotermales del Océano Pacífico.



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

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

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

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

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

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

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

Estas temperaturas son incompatibles con la síntesis de muchas proteínas y otros procesos necesarios para la vida de los eucariontes tal como la conocemos en general, por lo que el fenómeno despertó gran interés y ha sido estudiado desde que fueron descubiertos, llegándose a resultados

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

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

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

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

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

Morfología

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

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

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

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

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

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

Las especies del género *Alvinella* construyen tubos de textura similar al pergamino recubierto por partículas de H₂S (ácido sulfhídrico) y pueden encontrarse formando grandes conglomerados. Por otro lado, las especies de *Paralvinella* no construyen tubos; si lo hacen, se trata de tubos casi transparentes, o de tipo mucoso y no forman conglomerados.

Sistemática

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

Más adelante, estos mismos autores, profundizando en la estructura de los parápodos y

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

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

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

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

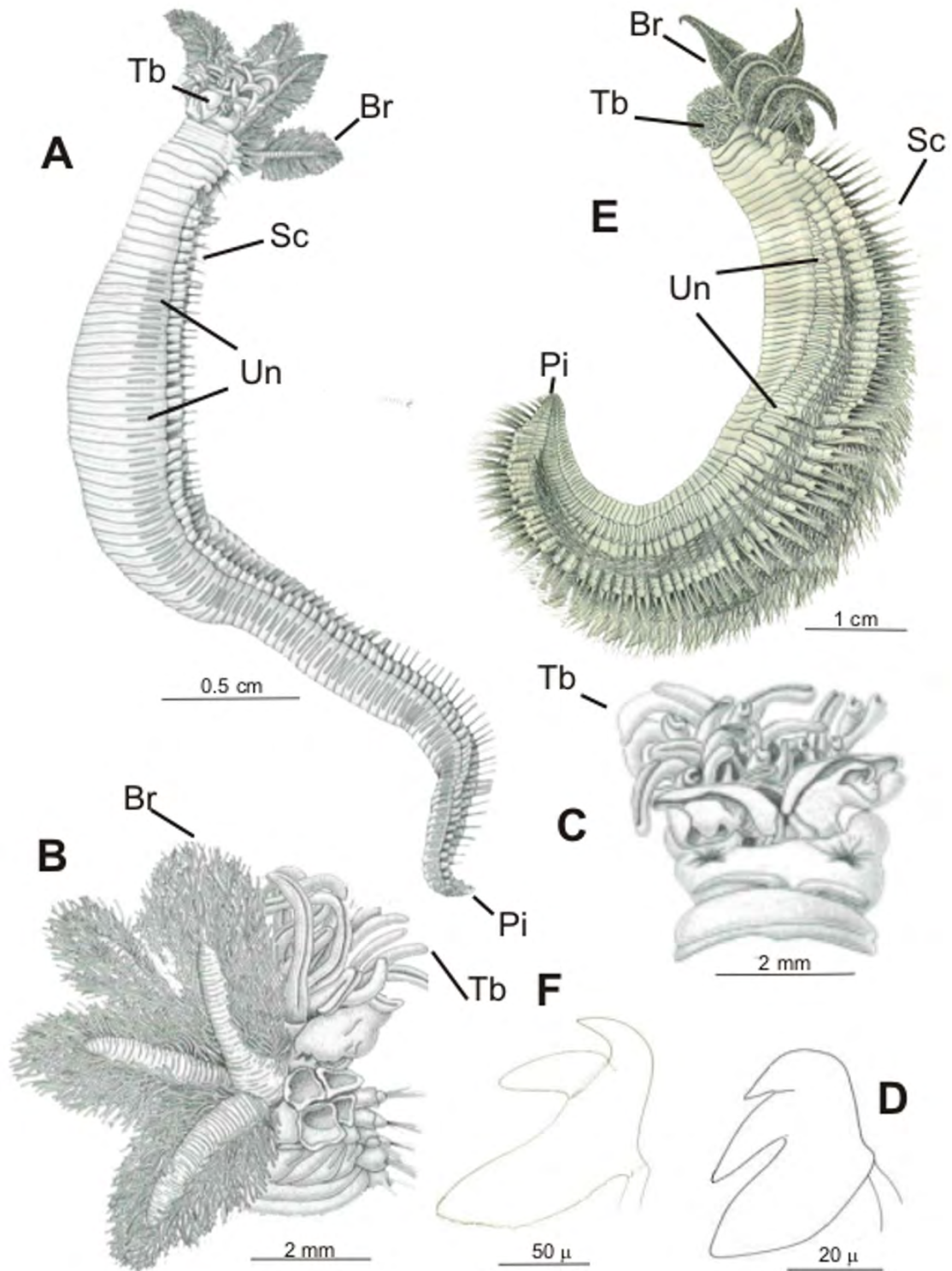


Figura 2. *Paralvinella grasslei* A. Adulto entero VL, B. Extremo anterior, vista dorsal, C. Extremo anterior, vista ventral. D. Uncino abdominal. *Alvinella pompejana* (Holotipo), E organismo adulto entero, VL. F. Uncino abdominal (Abreviaturas: Br= branquias; Pi= pigidio; Sc= Setas capilares; Tb= tentáculos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

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

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

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

(2000) en la región anterior de los machos de *Paralvinella grasslei*, *P. palmiformis* y *P. fijensis*.

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

Clave para géneros y especies

- 1 Setígeros 4 y 5 modificados; branquias pedunculadas con dos series de lamelas en un solo segmento (Fig. 1E) *Alvinella* **2**
- Setígero 7 modificado; branquias no pedunculadas, con hileras múltiples de filamentos simples, distribuidas en cuatro segmentos (Fig. 1B) *Paralvinella* **3**
- 2(1) Metastomio largo (hasta 200 segmentos), parápodos posteriores con numerosas expansiones digitiformes recubiertas de bacterias *A. caudata* Desbruyères & Laubier, 1986 (P)
- Metastomio corto (menos de 100 segmentos), parápodos anteriores y posteriores idénticos, sin expansiones digitiformes (Fig. 1E) *A. pompejana* Desbruyères & Laubier, 1980 (P, G, C)
- 3(1) Uncinos neuropodiales a partir de los setígeros 35-37; dos segmentos pre-branquiales asetígeros *P. bactericola* Desbruyères & Laubier, 1991¹ (P)
- Uncinos neuropodiales (fig. 1D) a partir de los setígeros 12-18; un sólo segmento pre-branquial asetígero *P. grasslei* Desbruyères & Laubier, 1982 (G, C, P)

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

- Alvinella pompejana*. Appl Environm Microbiol. 63(3):1124-1130.
- Copley JTP, Tyler PA, Van Dover CL & Philip SJ 2003 Spatial variation in the reproductive biology of *Paralvinella palmiformis* (Polychaeta: Alvinellidae) from a vent field on the Juan de Fuca Ridge. Mar Ecol Prog Ser 255: 171-181.
- Desbruyères D & Laubier L 1980 *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la ride Est-Pacifique. Oceanol Acta 3(3): 267-274.
- Desbruyères D & Laubier L 1982 *Paralvinella grasslei*, new genus, new species of Alvinellidae (Polychaeta: Ampharetidae) from the Galapagos rift geothermal vents. Proc Biol Soc Wash 95(3): 484-494.
- Desbruyères D & Laubier L 1986 Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous-marines: systématique, biologie et écologie. Can J Zool 64: 2227-2245.
- Desbruyères D & Laubier L 1991 Systematics, phylogeny, ecology and distribution of the Alvinellidae (Polychaeta) from deep-sea hydrothermal vents. Ophelia Suppl 5: 31-45.
- Desbruyères D & Laubier L 1993 New species of Alvinellidae (Polychaeta) from the North Fiji back-arc Basin hydrothermal vents (Southwestern Pacific). Proc Biol Soc Wash 106: 225-236.
- Desbruyères D, Chevaldonné P, Alayse AM, Jollivet D, Lallier FH, Jouin-Toulmond C, Zal F, Sarradin PM, Cosson R, Caprais JC, Arndt C, O'Brien J, Guezennec J, Hourdez S, Riso R, Gaill F, Laubier L, Toulmond A 1998 Biology and ecology of the "Pompeii worm" (*Alvinella pompejana* Desbruyères and Laubier), a normal dweller of an extreme deep-sea environment: a synthesis of current knowledge and recent developments. Deep Sea Res II 45: 383-422.
- Fauchald K & Rouse GW 1977 Polychaetes systematics: past and present. Zool Scripta 26: 71-138.
- Faure B, Chevaldonné P, Pradillon F, Thiebaut E & Jollivet D 2007 spatial and temporal dynamics of reproduction and settlement in the Pompeii worm *Alvinella pompejana* (Polychaeta: Alvinellidae), Mar Ecol Prog Ser 348:197-211
- Féral JP, Phillipe H, Desbruyères D, Laubier L, Derelle E & Chenuil A 1994 Phylogénie moléculaire de polychètes Alvinellidae des sources hydrothermales actives de l'océan Pacifique. C R Hebdom Séances Acad Sci 317: 771-779.
- Gagnière N, Jollivet D, Boutet I, Brélivet Y, Busso D, Da Silva C, Gaill F, Higué D, Hourdez S, Knoops B, Lallier F, Leize-Wagner E, Mary J, Moras F, Perrodou E, Rees JF, Segurens B, Shillito B, Tanguy A, Thierry JC, Weissenbach J, Wincker P, Zal F, Poch O, Lecompte O 2010 Insights into metazoan evolution from *Alvinella pompejana* cDNAs. BMC Genomics 11: 634.
- Grime JP & Simon P 2012 The evolutionary strategies that shape ecosystems. Wiley-Blackwell . pp. 121-123.
- Jollivet D 1993 Distribution et évolution de la faune associée aux sources hydrothermales profondes a 13° N sur la dorsale du Pacifique oriental : le cas particulier des polychaetes Alvinellidae. Vol 1. Thèse Doctorat. Univ Bretagne Occidentale.
- Jouin-Toulmond C, Zal F & Hourdez S 1997 Genital apparatus and ultrastructure of the spermatozoon in *Alvinella pompejana* (Annelida: Polychaeta). Cah Biol Mar 38: 128-129.
- Pradillon F & Gaill F 2003 Oogenesis characteristics in the hydrothermal vent polychaete *Alvinella pompejana*. Invert Repr Dev 43(3): 223-235.
- Read G & Fauchald K (Ed.) 2019 World Polychaeta database. Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1986 <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxde tails&id=233985>
- Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford Univ Press, 354 pp.
- Rousset V, Rouse GW, Féral JP, Desbruyères D & Pleijel F 2003 Molecular and morphological evidence of Alvinellidae relationships (Terebelliformia, Polychaeta, Annelida). Zool Scripta 32(2): 185-19.
- Salazar Vallejo SI & Zhadan AE 2007. Revision of *Buskiella* McIntosh, 1885 including *Flota* (Hartmann 1967) and description of its trifold organ (Polychaeta, Flotidae). Invert Zool 4(1): 65-82.
- Zadhan AE, AB Tzvetlin, & MA Safronova 2000 Anatomy of some representatives from the family Alvinellidae (Polychaete Terebellida) from the Pacific hydrothermal habitats. Zool Zh-79: 141-160 (en ruso)
- Zal F, Desbruyères D & Jouin-Toulmond C 1994 Sexual dimorphism in *Paralvinella grasslei*, a polychaete annelid from deep-sea hydrothermal vents. C R Acad Sci, Paris, Sci Vie 317: 42-48.
- Zal F, Chevaldonné P & Desbruyères D 1995 Reproductive biology and population dynamics of the deep sea hydrothermal vent worm *Paralvinella grasslei* (Polychaeta: Alvinellidae) at 13° N on the East Pacific Rise. Mar Biol 122: 637-648.