

## 39. Oweniidae Rioja, 1917

Tulio F. Villalobos-Guerrero<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México

<sup>2</sup>Universidad de Kagoshima, Japón  
tulio1786@msn.com

### Introducción

Oweniidae es una familia de anélidos marinos tubícolas con cuerpo alargado, frágil, y con segmentación muy poco evidente; apenas puede percibirse por la presencia de los fascículos setales (Figs. 1A–B). La región anterior es de organización sencilla, sin proyecciones tentaculares (*Myriochele* Malmgren, 1867 y *Galathowenia* Kirkegaard, 1959), aunque también puede desarrollar apéndices cefálicos alargados, tales como corona de tentáculos (*Owenia* delle Chiaje, 1844; Figs. 2A–B) o dos palpos (*Myriowenia* Hartman, 1960). La longitud de las especies es variable (10–100 mm), aunque la mayoría miden 20–30 mm, presentan 15–60 segmentos, y tienen una longevidad de hasta cuatro años (Villalobos-Guerrero 2009, Capa *et al.* 2019). Los owénidos suelen ser más conocidos por su inusual larva mitraria (Figs. 2D–E) de vida larga —puede mantenerse en la columna de agua hasta cuatro semanas (Pettibone 1982)—, que por su estado adulto.

Oweniidae tiene una distribución marina geográfica y batimétrica mundial. Habitan en superficies arenosas y lodosas con grava y conchas, desde zonas intermareales hasta 8,300 m de profundidad (Kirkegaard 1956, Fauchald 1972), aunque son más comunes en las áreas someras. Construyen tubos muy característicos que pueden alcanzar hasta los 20–30 cm de longitud (*e. g.*, *Owenia fusiformis* delle Chiaje, 1844). Están formados por una matriz mucosa con partículas entrelazadas de arena, espículas de esponjas, fragmentos de conchas (Fig. 1C), o testas de foraminíferos (Blake 2000); aunque la dimensión y el tipo de material utilizado depende de la profundidad (Hartman & Fauchald 1971) y los constituyentes del sustrato circundante (Milligan 1984). Los owénidos pueden extender y mover sus tubos, por lo que no son totalmente sésiles, sino

discretamente móviles (Jumars *et al.* 2015). En la práctica, la extracción del gusano del tubo suele ser difícil siendo indispensable su remoción cuidadosa para la examinación morfológica.

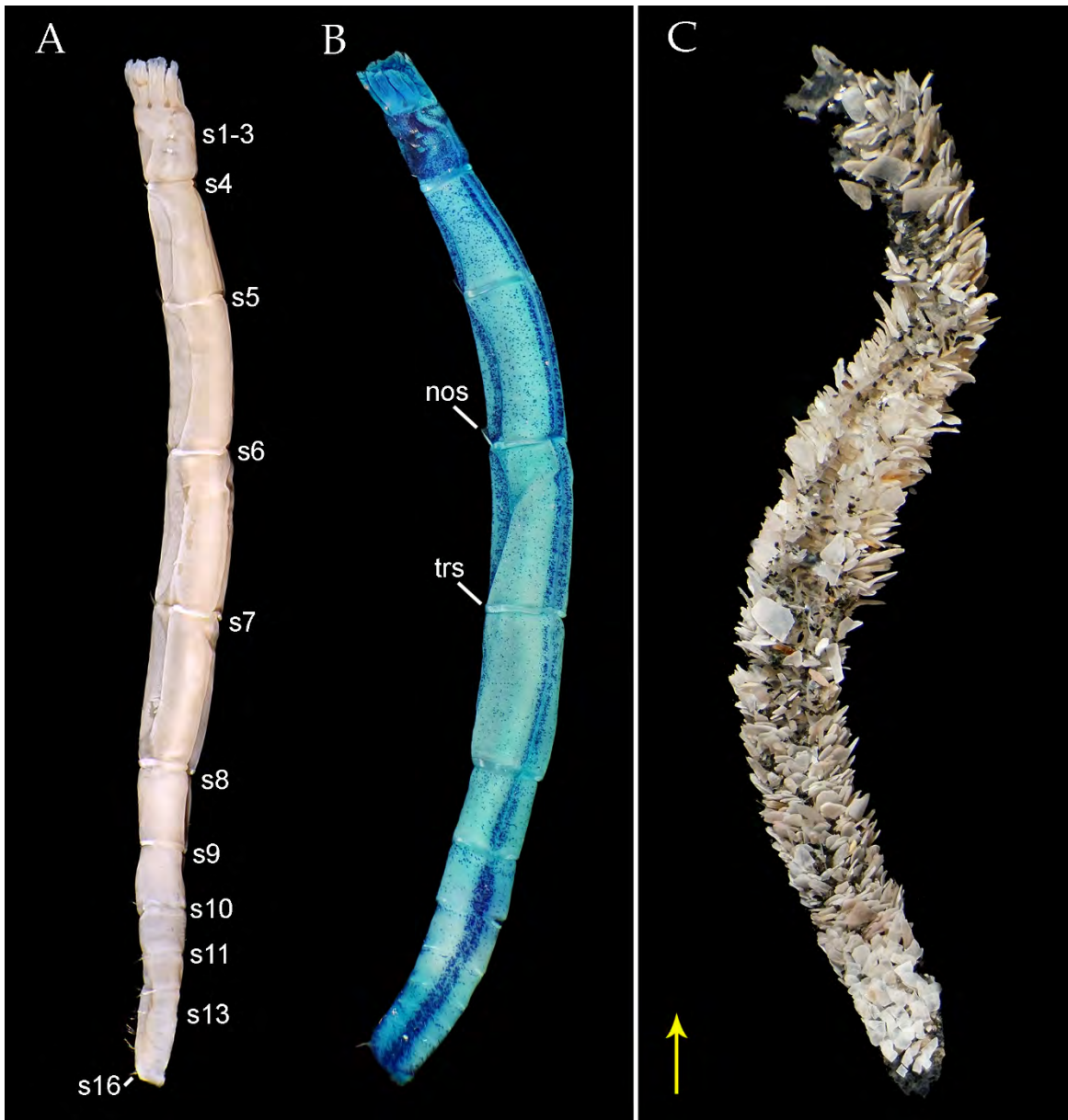
Los owénidos son depositívoros, es decir, se alimentan de la materia orgánica que se encuentra en el sedimento, aunque aquellos con apéndices cefálicos también se alimentan del material en suspensión. Para alimentarse extienden la región anterior fuera de los tubos y capturan partículas del sedimento dejando marcas circulares regulares alrededor del tubo, o bien pueden capturar la materia directamente de la columna de agua (Jumars *et al.* 2015). No obstante, los mecanismos de alimentación de los owénidos han sido apenas estudiados para unas cuantas especies. Los estudios de reproducción en owénidos son escasos. Tienen sexos separados con estrategias reproductivas iteróparas; los gametos son liberados a la columna de agua en donde ocurre la fertilización. Sin embargo, también se ha documentado la reproducción asexual mediante arquitomía en algunas pocas especies, el cuerpo del gusano simplemente se divide en dos partes, cada una regenerando las regiones faltantes (Blake 2000).

En años recientes, el conocimiento de la diversidad y taxonomía de Oweniidae ha alcanzado un incremento considerable. Los esfuerzos de compilación de los aspectos biológicos, morfológicos y sistemáticos de la familia, ya sea para regiones particulares (*e. g.*, Blake 2000, Jirkov 2001, Villalobos-Guerrero 2009) o en general (*e. g.*, Hutchings 2000, Rouse 2001, Capa *et al.* 2019, Jumars *et al.* 2015), así lo demuestran. Los estudios se han dirigido principalmente a las especies de *Owenia* (Koh & Bhaud 2001, 2003, Koh *et al.* 2003, Ford & Hutchings 2005), luego a *Myriochele* y *Galathowenia*

(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.

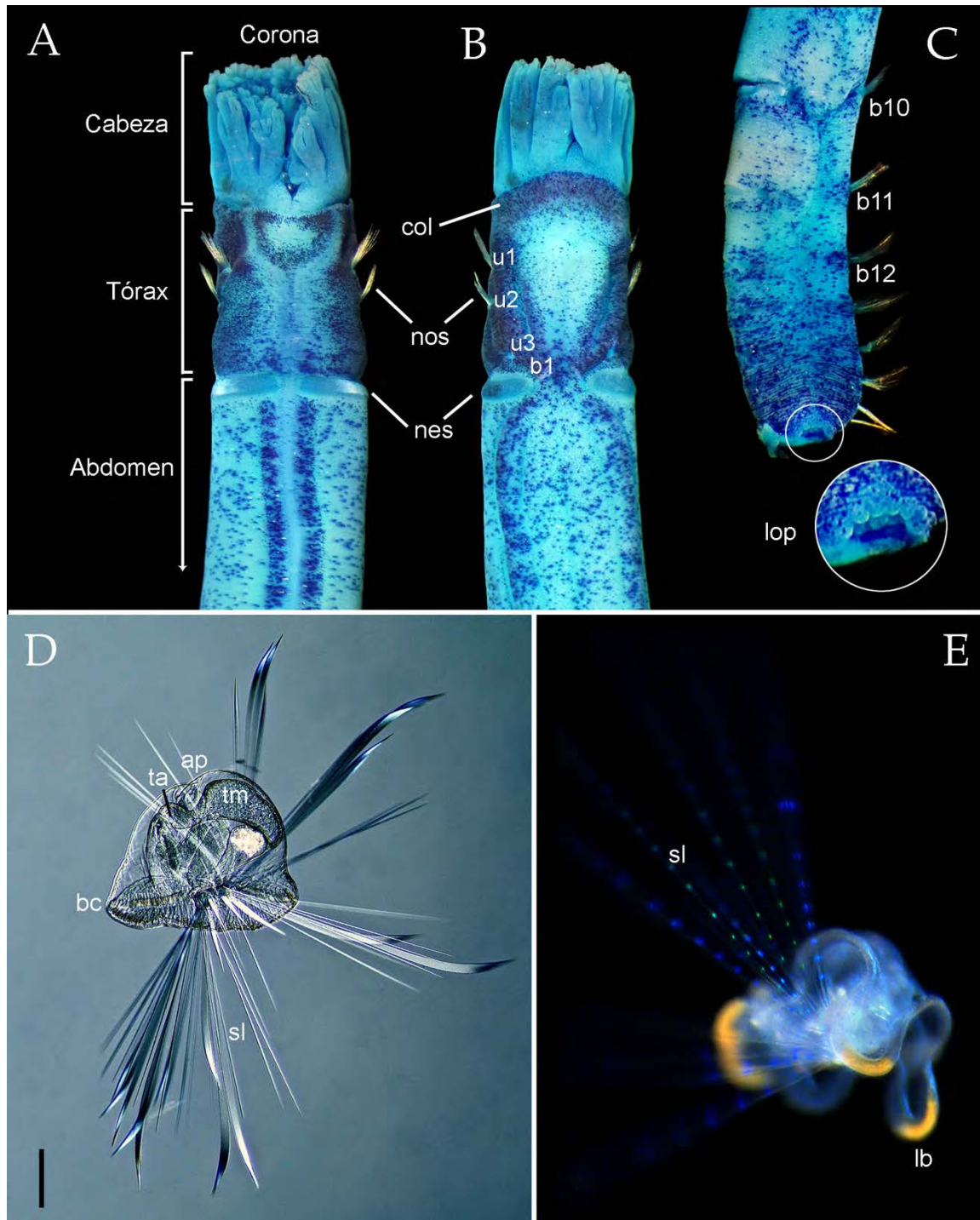
### Sistemática

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  $\mu$ 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;

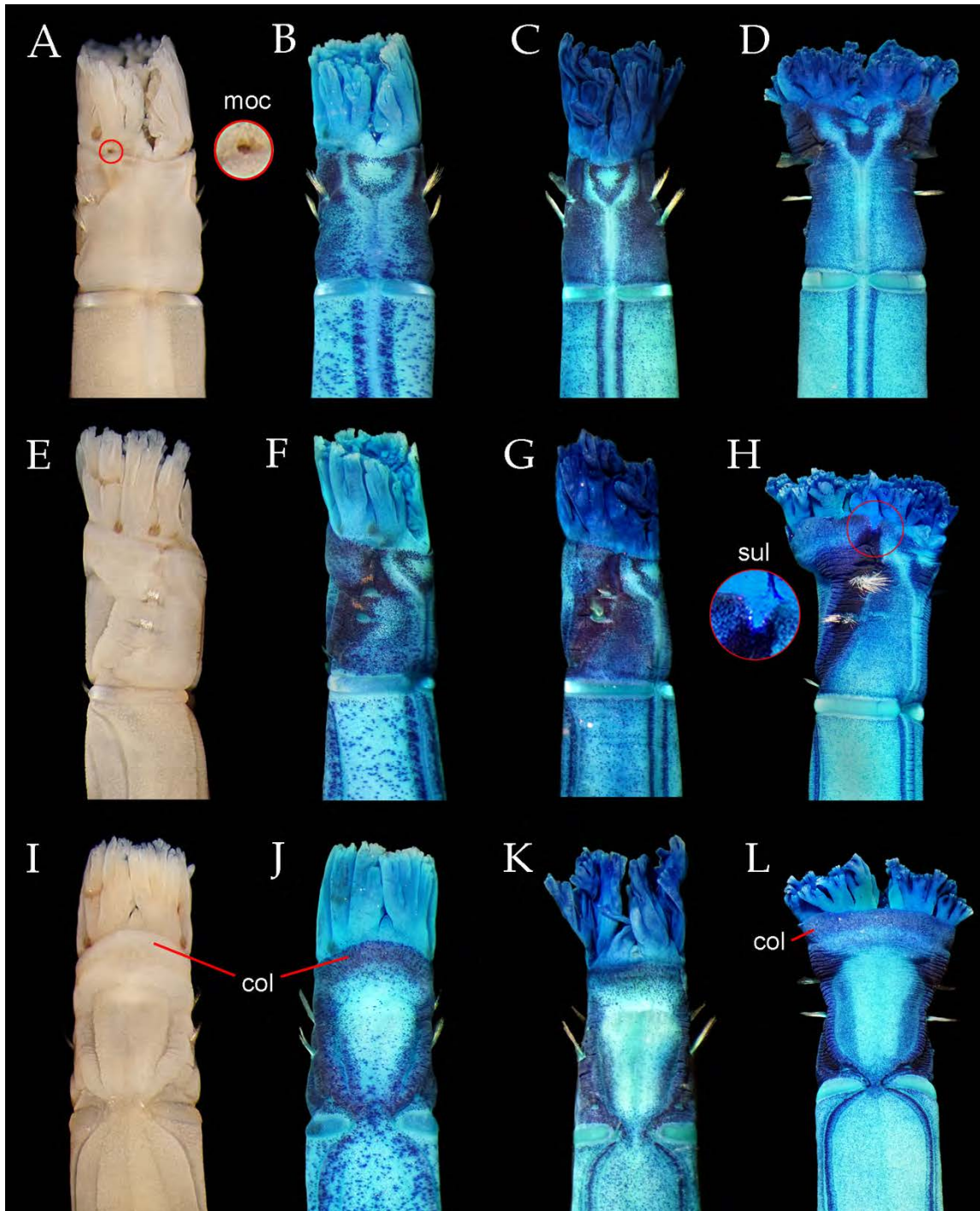
2) Estudios morfológicos de especies con supuesta amplia distribución, particularmente los complejos '*O. fusiformis*' (Koh & Bhaud 2001, 2003) y '*Myriochele heeri*' (Parapar 2006), los cuales han demostrado que las especies nominales presentan una distribución geográfica restringida al mar Mediterráneo 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).

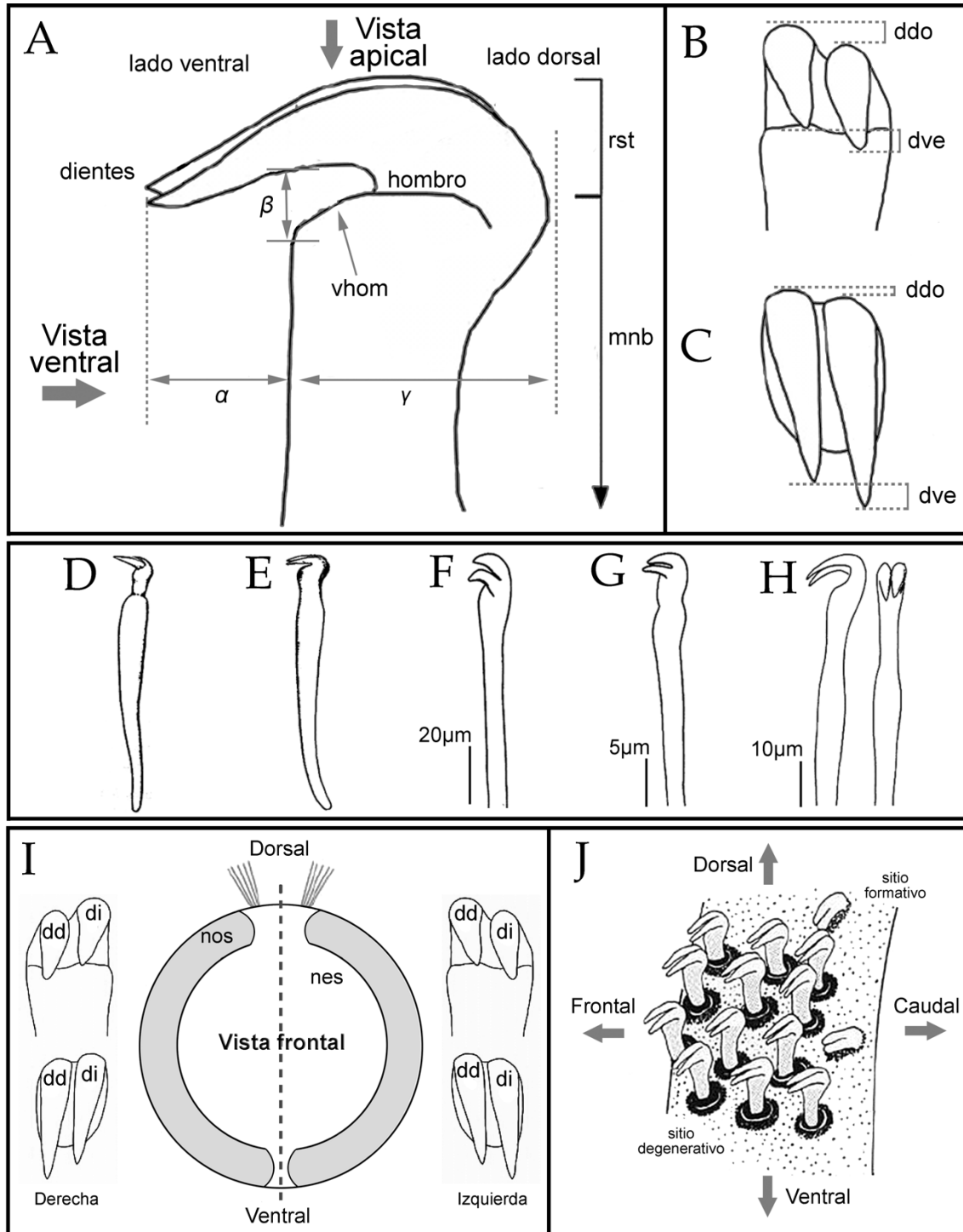
La región torácica de los owénidos consiste típicamente de tres setíferos unirrámeos y continuos de tamaño variable. Siguiendo una fórmula que considera la composición parapodal de los primeros tres setíferos del cuerpo tendríamos U+U+U (Fig. 2B); es decir, que todos son unirrámeos. Sin embargo, en ocasiones *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).

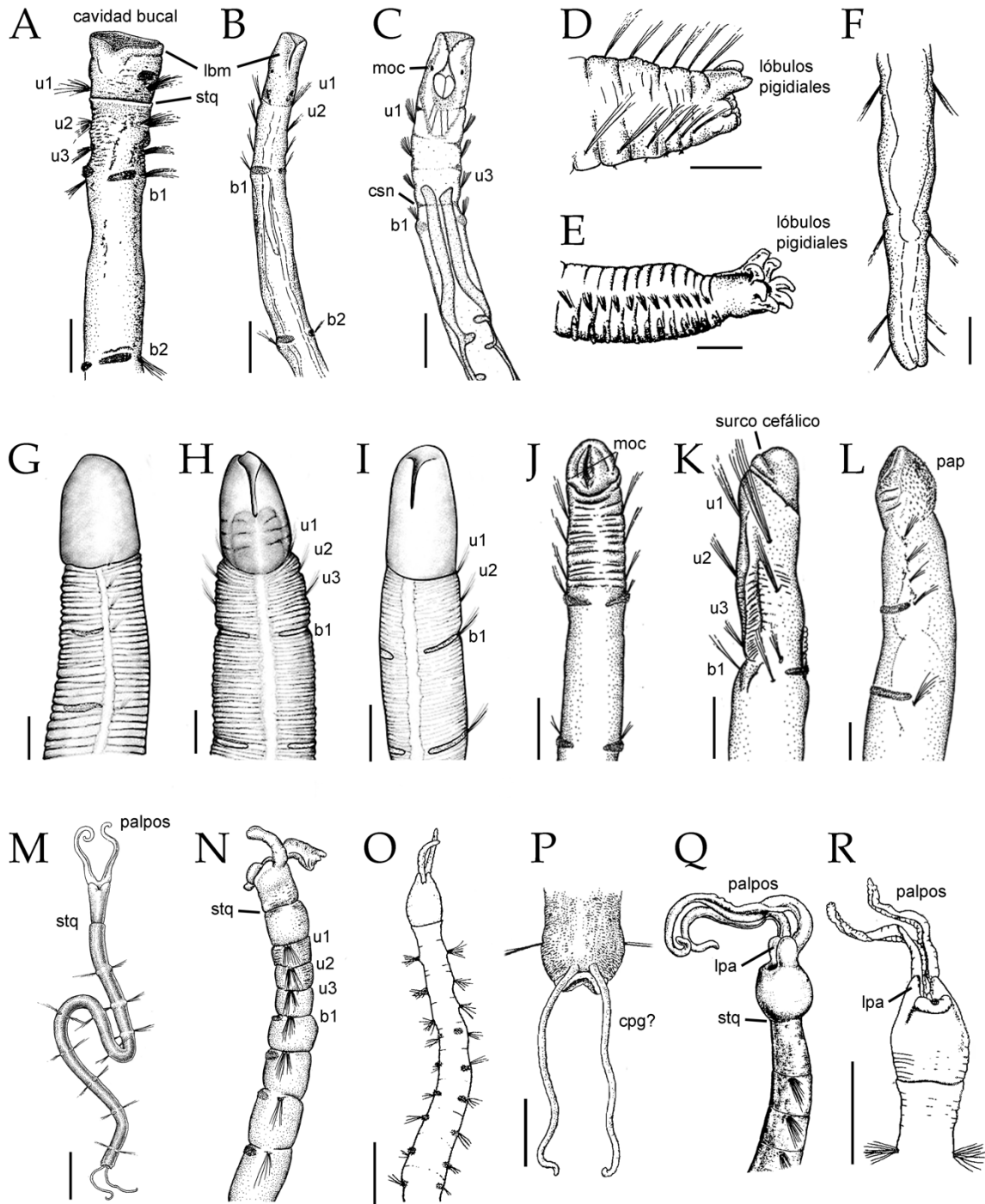
Por mucho tiempo los caracteres utilizados para identificar géneros y especies en Oweniidae fueron macroscópicos; sin embargo, desde el surgimiento de las primeras imágenes tridimensionales de alta resolución tomadas con un microscopio electrónico de barrido (MEB) (e. g., Thomassin & Picard 1972, Nielsen & 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; M y P) *Myriowenia gosnoldi*, ventral y dorsal. Cuerpo completo: M) *Myriowenia gosnoldi*, ventral. Abreviaturas: b#, número de setífero birrámeo; cpg, cirros pigdiales; 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  $\mu$ m; C–E, G–L, P) 200  $\mu$ m; F) 10  $\mu$ m; M, O) 1.5 mm; R) 1 mm; N, Q) sin escala. Modificados de: A–B, D–F, J–L, N), Q) Blake (2000); C) de León-González y Sánchez-Hernández (2012); G–I) Parapar (2006); M y P) Hartman (1965); O y R) Milligan (1984).

en la región anterior. La presencia de una corona tentacular caracteriza a *Owenia* (Figs. 2A–B), un par de palpos a *Myriowenia* (Figs. 5M–O, Q–R), una región cefálica trunca y alargada a *Galathowenia* (Figs. 5A–C), y una región cefálica redondeada a *Myriochele* (Figs. 5G–L). Entre *Galathowenia* y *Myriochele*, que a simple vista pueden ser parecidos entre sí por carecer de palpos, pueden distinguirse también por la presencia de notosetas aciculares en *Myriochele* (ausentes en *Galathowenia*) y un surco de quiebre entre los setígeros 1 y 2 en *Galathowenia* (Fig. 5A) (ausente en *Myriochele*).

Por otra parte, los caracteres taxonómicos relevantes para distinguir entre especies no están restringidos a una región del cuerpo en particular, aunque en ocasiones depende del género al que pertenecen. Los caracteres diagnósticos de las especies en *Owenia* han sido mejor estudiados entre los owénidos; sin embargo, excluyendo aquellos relativos a la corona tentacular, la mayoría también puede utilizarse para separar especies de otros géneros. Los caracteres diagnósticos para separar especies (Blake 2000, Koh & Bhaud 2001, 2003, Parapar 2003a–c, 2006; Villalobos-Guerrero 2009, obs. pers., Capa *et al.* 2012) son mencionados a continuación. Es indispensable señalar que no todos son incorporados en las claves debido al desconocimiento de la morfología de algunas especies en el área de estudio; sin embargo son considerados para orientar a los lectores interesados en mejorar el estado de la taxonomía de los owénidos en el área de estudio.

#### A) Región cefálica

- Corona tentacular (Figs. 2A): número de pares tentaculares, número de ramificaciones en los tentáculos, ubicación de las ramificaciones (base o extremo distal de los tentáculos), tamaño relativo de la corona (ancho *vs* largo, longitud máxima: tórax *vs* corona), pigmentación en los tentáculos y en la base de las ramificaciones.
- Manchas oculares (Fig. 3A): presencia, color, y tamaño.
- Surco cefálico (Fig. 5K): presencia y contracción.

#### B) Región torácica (Figs. 2A)

- Collarín (Figs. 2A–B, 3I–J, L): presencia, longitud, y orientación; presencia y ángulo (vista lateral) del surco lateral (Fig. 3H).
- Setígeros (Fig. 2B): número total, tamaño relativo entre ellos o entre el primer setígero torácico.
- Fascículos notopodiales: posición y distribución;

presencia de setas.

- Tórax (Fig. 2A): tamaño relativo (ancho *vs* largo).

#### C) Región abdominal (Figs. 2A)

- Setígeros: longitud relativa del (los) setígero (s) más largos, número total.
- Setas: tipo, forma, tamaño, número, y distribución (ver abajo; un análisis más detallado de los caracteres setales puede consultarse en Koh y Bhaud 2003).

#### D) Uncinos (ganchos) bidentados (Figs. 4)

- Como elementos independientes (Fig. 4A–H): desplazamiento dorsal (*ddo*) y ventral de los dientes (*dve*) (Figs. 4B–C); tipo de gancho, y arreglo de ambos dientes (vertical, oblicuo, laterales).
- Como elementos del tori (Figs. 4I–J): orientación de los ganchos en el primer torus con respecto a la horizontal (0°, dientes dirigidos hacia la boca), pero pueden dirigirse antero-ventralmente (30–45°), u orientados ventralmente (90°); dirección de dientes también depende del flanco del cuerpo (Fig. 4I).

#### E) Setas capilares

- Forma y distribución de las escamas a lo largo de la seta.

#### F) Pigidio

- Papilas: número y tamaño.
- Lóbulos: número, forma, y tamaño.
- Surco dorsal: presencia y profundidad.

#### G) Cuerpo en general

- Robustez: delgado (filiforme) o grueso.
- Surcos longitudinales: presencia y distribución.
- Pigmentación: presencia en algunas regiones de la corona tentacular (Fig. 3E) y collarín, algunas veces aparecen bandas dorsales por encima de las manchas oculares.

#### H) Tinción (Figs. 1B, 2A–C, 3)

Verde de metilo o azul de metileno tiñen patrones similares en distintas estructuras:

- Tentáculos: presente (Figs. 3C, G, K) o ausente (Figs. 3B, F, J).
- Collarín: presente (Figs. 3J–K) o ausente.
- Área ventral entre el primer par de setígeros unirrámeos (dos manchas distales siempre más notorias que la zona circundante): con forma de media luna (Figs. 3B, F), con forma de “V” (Figs. 3C, G), con forma de “T” (Figs. 3D, H), con forma

de escudo, entre otras.

- Dos líneas ventrales longitudinales en el abdomen: bien marcadas (Figs. 1B, 3B–D, F–H) o apenas delineadas.
- Manchas diminutas en el cuerpo: bien esparcidas (Figs. 3B, F, J), poco esparcidas (Figs. 3C, G, K), concatenadas (Figs. 3D, H, L).

En las claves se incluyen los géneros y especies válidas registradas en América tropical, así

como las otras cuatro especies reconocidas para América. La distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México, **C** para el Caribe, y **A** para aquellas del resto de América. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. En algunos casos se incluyen notas al pie de la clave que explican alguna perspectiva taxonómica particular.

### Clave para géneros y especies de América

(modif. Villalobos-Guerrero 2009)

- 1** Cabeza con apéndices anteriores (Figs. 2A, 5M)..... **2**  
 - Cabeza sin apéndices (Figs. 5A, G)..... **10**
- 2(1)** Cabeza con corona tentacular (Fig. 2A), sin lóbulos prostomiales anteriores; sin surco transversal de quiebre..... *Owenia* delle Chiaje, 1844<sup>1</sup> ..... **3**  
 - Cabeza con dos palpos (Figs. 5M–O, R–R) y lóbulos prostomiales anteriores (Fig. 5Q); con surco transversal de quiebre (Figs. 5M–N, Q) ..... *Myriowenia* Hartman, 1960<sup>2</sup> ..... **8**
- 3(2)** Primer segmento unirrámeo con setas (Figs. 2A–B) ..... **4**  
 - Primer segmento unirrámeo sin setas..... *O. caudisetosa* (Hartmann-Schröder, 1959)<sup>3</sup> (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 ..... *O. vieitezi* Díaz-Díaz, Parapar & Moreira, 2020<sup>4</sup> (C) ..... **7**  
 - Corona con 4 pares de tentáculos ..... *O. collaris* Hartman, 1955<sup>5</sup> (B, C–Q, P) ..... **8**  
 - Corona con 5 pares de tentáculos..... *O. artifex* (Verrill, 1885)<sup>6</sup> (A) ..... **9**
- 6(4)** Corona con 4 pares de tentáculos; corona >1.5 veces más larga que ancha; corona tan larga como la longitud del tórax (Figs. 3A–C)..... **7**  
 - Corona con 5 pares de tentáculos; corona tan larga como ancha; corona tan larga como la mitad del tórax..... *O. caissara* Silva & Lana, 2017 (A) ..... **8**
- 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..... **8**  
 ..... *O. johnsoni* Blake, 2000 (B) ..... **9**  
 - 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..... **8**  
 ..... *O. fusiformis* (delle Chiaje, 1844) (C–Q, G–Q, P–Q) ..... **9**
- 8(2)** Sin collarín entre la cabeza y el primer segmento unirrámeo (Figs. 5N, Q)..... **8**  
 ..... *M. californiensis* Hartman, 1960<sup>7</sup> (B) ..... **9**  
 - 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)..... **8**  
 ..... *M. sp. A* Milligan, 1984 (G) ..... **9**  
 - Segmentos unirrámeos largos, 2.5–3 veces más largos que anchos (Fig. 5M)..... **8**  
 ..... *M. gosnoldi* Hartman, 1965<sup>8</sup> (G) ..... **9**

- 10(1)** Región cefálica redondeada (Figs. 5G–L); setígeros unirrámeos 1 y 2 divididos por un surco transversal de quiebre; boca sin surco medio ventral, o apenas alargado (Figs. 5H–I); notosetas capilares aciculares ..... *Myriochele* Malmgren, 1867 ..... **11**  
 – Región cefálica trunca, alargada (Figs. 5A–C); surco transversal de quiebre entre setígeros unirrámeos 1 y 2 (Fig. 5A); boca formando un largo surco medio ventral (Figs. 5B–C); notosetas sólo capilares ..... *Galathowenia* Kirkegaard, 1959 ..... **14**
- 11(10)** Tórax con dos setígeros (Fig. 5I)..... *M. olgae* Blake, 2000 (B)  
 – Tórax con tres setígeros (Fig. 5H) ..... **12**
- 12(11)** Cabeza y primer setígero unirrámeo separados por una hendidura transversal pronunciada (Fig. 5K); con surco cefálico (Fig. 5K); con manchas oculares (Fig. 5J); tórax hinchado, con surcos ventrales transversales (Fig. 5J), canal dorsal alargado ..... *M. striolata* Blake, 2000 (B)  
 – Cabeza y primer setígero unirrámeo fusionados (Fig. 5L); sin surco cefálico; sin manchas oculares; tórax plano, uniforme ventral y dorsalmente..... **13**
- 13(12)** Cabeza con numerosas papilas dorsales (Fig. 5L); tórax con longitud similar al primer setígero birrámeo (Fig. 5L); primeros setígeros birrámeos similares en longitud .....  
 ..... *M. gracilis* Hartman, 1955 (B, P)  
 – Cabeza sin papilas dorsales (Figs. 5G–H); tórax más corto que primer setígero birrámeo; primeros setígeros birrámeos incrementando notoriamente en longitud hacia el octavo setígero .....  
 ..... *M. heeri* Malmgren, 1867 (B–Q, C–Q, G–Q, P–C)
- 14(10)** Región anterior sin manchas oculares ..... **15**  
 – Región anterior con manchas oculares (Fig. 5C)..... **16**
- 15(14)** Pigidio con dos lóbulos dorsales y dos papilas ventrolaterales (Fig. 5D).....  
 ..... *G. piltzi* Blake, 2000 (B)  
 – Pigidio con 7–9 lóbulos rodeando el ano, sin papilas (Fig. 5E)... *G. pygidialis* (Hartman, 1960) (B, P)
- 16(15)** Con constricción intermedia entre tórax y abdomen (Fig. 5C); pigidio con dos lóbulos cónicos, largos ..... *G. kirkegaardi* de León-González & Sánchez-Hernández, 2011 (G)  
 – Sin constricción intermedia entre tórax y abdomen; pigidio con dos lóbulos romos, cortos .....  
 ..... *G. oculata* (Zachs, 1923) (B–Q, G–Q)

### Comentarios

- 1) *Owenia* sp. A fue descrita breve e informalmente por Milligan (1984) para el norte del Golfo de México. Es excluida de la clave debido a los problemas para identificarla, y que sólo pueden ser resueltos mediante la re-examinación de los ejemplares. Sin embargo, la especie tiene semejanzas con *O. vieitezi*, aunque los patrones de pigmentación de los tentáculos muestran diferencias sutiles. Una línea transversa aparece en la parte basal y media de los tentáculos más dorsales de *O. vieitezi*; la cual, está únicamente en la parte media de todos los tentáculos de *Owenia* sp. A.
- 2) El género está compuesto por muy pocas especies en el mundo, y las diferencias morfológicas entre ellas se han apenas abordado utilizando la literatura disponible. Capa *et al.* (2012) sugieren que la forma de la cabeza no es un carácter diagnóstico por la flexibilidad que tiene, algunas veces puede ser redondeada o cilíndrica en una misma especie; asimismo, sospechan que lo que aparentemente son cirros pigidiales corresponden más bien a procesos filamentosos que surgen durante la regeneración.
- 3) Descrita brevemente y sin ilustraciones. Hartmann-Schröder (1959) señaló que era lo suficientemente similar a *O. fusiformis* como para elaborar una descripción detallada. Sólo indicó las diferencias entre ambas especies. La ausencia de setas en el primer segmento unirrámeo de *O. caudisetosa* es una condición extraña en *Owenia*, pero única entre las especies de América. La revisión del material tipo sería indispensable para confirmar este carácter, así como para re-describir a la especie.
- 4) La descripción de la especie fue publicada en línea originalmente en Díaz-Díaz *et al.* (2018) pero el nombre de la especie fue validado en ZooBank dos años más tarde (Díaz-Díaz *et al.* 2020).
- 5) Descrita con manchas oculares (ejemplares: 5.4–9 mm largo), aunque fueron consideradas ausentes por Blake (2000) en la 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 sedentariate polychaetous annelids from California. *Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles*, 812 pp.
- Hartman O & K Fauchald. 1971. Deep-water polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 6: 1–327.
- Hartmann-Schröder G. 1959. Sur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. *Beitr Neotrop Fauna* 1: 69–183.
- Helm C, Vöcking O, Kourtesis I & Hausen H. 2016. *Owenia fusiformis* – a basally branching annelid suitable for studying ancestral features of annelid neural development. *BMC Evol Biol* 16: 129.
- Helm C, Beckers P, Bartolomaeus T, Drukewitz SH, Kourtesis I, Weigert A, Purscke G, Worsaae K, Struck TH & Bleidorn C. 2018. Convergent evolution of the ladder-like ventral nerve cord in Annelida. *Front Zool* 15: 36.
- Hutchings PA. 2000. Family Oweniidae. *In: Beesley PL, Ross GJB y Glasby CJ (eds) Polychaetes and allies: the Southern Synthesis. Fauna of Australia vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 173–176.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. International code of zoological nomenclature. 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature (The Natural History Museum): London. 306 pp.
- Imajima M & Morita Y. 1987. Oweniidae (Annelida, Polychaeta) from Japan. *Bull Natl Sci Mus Tokyo* 13: 85–102.



- Jirkov IA. 2001. Oweniidae Rioja, 1971. In: Jirkov IA (ed) Polychaeta of the Arctic Ocean. YanusK, pp: 222–235. [en ruso]
- Jones ML, Gardiner SL, Petersen ME & Sterrer W. 1986. Class Polychaeta (bristle worms). In: Marine Fauna and Flora of Bermuda. Wiley, New York, pp: 232–258.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. *Annu Rev Mar Sci* 7: 497–520.
- Kirkegaard JB. 1956. Benthic polychaeta from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Rep* 2: 63–75.
- Koh BS & Bhaud M. 2001. Description of *Owenia gomsoni* n. sp. (Oweniidae, Annelida Polychaeta) from the Yellow Sea and evidence that *Owenia fusiformis* is not a cosmopolitan species. *Vie Milieu* 51: 77–87.
- Koh BS & Bhaud M. 2003. Identification of the new criteria for differentiating between populations of *Owenia fusiformis* (Annelida: Polychaeta) from different origins: rehabilitation of old species and erection of new species. *Vie Milieu* 53: 65–95.
- Koh BS, Bhaud M & Jirkov IA 2003 Two new species of *Owenia* (Annelida: Polychaeta) in the northern part of the north Atlantic Ocean and remarks on previously erected species from the same area. *Sarsia* 88: 175–188.
- Liwanow NA & Porfirjewa NA. 1967. Die Organisation der Pogonophoren und dere Beziehungen zu den Polychäten. *Biol Zbl* 86: 177–204.
- Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandie, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. *Öfvers K Vetensk Akad Förh Stockh* 24: 127–235.
- Martin D, Koh B-S, Bhaud M, Dutrieux E & Gil J. 2006. The genus *Owenia* (Annelida: Polychaeta) in the Persian Gulf, with description of *Owenia persica* sp. nov. *Org Divers Evol* 6, 15: 1–21.
- McIntosh WC. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Rep Scient Results Voy Challenger, Zoology*, 12 (34): 1–554.
- McIntosh WC. 1915. A monograph of the British marine Annelids, vol. 3, part 1. Polychaeta, Opheliidae to Ammocharidae. Ray Society of London: London. 368 pp.
- McIntosh WC. 1917. Notes from the Gatty Marine Laboratory, St. Andrews. No. 40. On the nervous system and other points in the structure of *Owenia* and *Myriochele*. *Ann Mag Nat Hist* 19: 233–265.
- Meyer K & Bartolomaeus T. 1996. Ultrastructure and formation of the hooked setae in *Owenia fusiformis* delle Chiaje, 1842: implications for annelid phylogeny. *Can J Zool* 74: 2143–2153.
- Milligan MR. 1984. Family Oweniidae Rioja, 1917. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico vol. 6. Barry A. Vittor Ass, pp: 46.1–46.12.
- Müller J. 1851. Über die Jugendzustände einiger Seethiere. *Ber. Bekanntm Verh Königl Preuss Akad Wiss Berlin* 1851: 468–474.
- 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> .