

54. Sipuncula Sedgwick, 1898

Itzahí Silva-Morales¹ & Julio Daniel Gómez-Vásquez²

¹El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Chetumal, Quintana Roo

²Universidad del Mar, campus Puerto Ángel, Oaxaca,
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)
itzahi_marley.gwn@hotmail.com, gomezvjudiod@gmail.com

Introducción

El otrora filo Sipuncula (del griego *siphunculus* que significa “pequeño tubo”) es un grupo de invertebrados marinos protostomados, celomados, vermiformes y sin segmentación (Murina 1984, Cutler 1994), conocidos comúnmente como gusanos cacahuete o gusanos maní, dada la apariencia que obtienen cuando se contrae su cuerpo, el cual está dividido en dos regiones: un tronco y un introvertido retráctil (Cutler 1994).

Se pueden encontrar especies desde aguas tropicales hasta las polares, así como en un gradiente batimétrico que comprende desde la zona intermareal hasta la abisal. Tienen una amplia tolerancia de temperatura (-1.9—31°C), pero no así a la salinidad, pues su distribución excluye las zonas salobres (Murina 1984). Este grupo ocupa la mayoría de los hábitats marinos: excavando o aprovechando las galerías en sustratos duros en áreas de arrecifes coralinos o afloramientos rocosos, enterrados en sustratos blandos, fondos coralígenos, fondos detríticos, entre los poros de roca volcánica, formando parte de la fauna asociada a fanerógamas marinas, algas, esponjas o corales, refugiados en conchas vacías de moluscos o en tubos de poliquetos (Murina 1984, Cutler 1994, Schulze 2005, Kedra & Murina 2007, Adrianov & Maiorova 2010).

Excepto por *Sipunculus* (*S.*) *robustus* Keferstein, 1865 y *Aspidosiphon* (*A.*) *elegans* (Chamisso & Eysenhardt, 1821), que se reproducen asexualmente por fisión, *Themiste* (*L.*) *lageniformis* (Baird, 1868), que se reproduce por partenogénesis, y *Nephasoma* (*N.*) *minutum* (Keferstein, 1862), que es una especie hermafrodita, todas las demás especies se reproducen sexualmente, son gonocóricas y carecen de dimorfismo sexual (Rice 1975, Cutler 1994). La fecundación es externa y existen cuatro tipos de desarrollo: 1) Directo, donde no existe

estadio larval; 2) una larva trocófora lecitotrófica que da lugar a un juvenil; 3) una larva trocófora lecitotrófica que da lugar a una larva pelagófera lecitotrófica, o bien, 4) una larva trocófora lecitotrófica que da lugar a una pelagófera planctotrófica (Rice 1975, Boyle & Rice 2014).

Los sipúnculos son importantes ecológicamente como fuente de alimento para otros animales, además de representar un factor importante en la bioerosión de rocas de origen biogénico como corales y conchas de moluscos (Kedra & Wiodarska-Kowallczuk 2008). En el ámbito comercial, la especie *Sipunculus* (*S.*) *nudus* Linnaeus, 1776 es utilizada como carnada viva para la pesca deportiva en algunas localidades del Mediterráneo, conocidos como “titas” o “bibis” (Núñez *et al.* 2011), e incluso se usan ejemplares importados desde Vietnam (Fidalgo *et al.* 2006). Por otra parte, en el mercado asiático, son utilizados como fuente de alimento, principalmente en China y Vietnam, promoviendo la sobreexplotación de estos organismos para satisfacer la demanda internacional (Ha *et al.* 2007, Du *et al.* 2009). Se ha utilizado a los sipúnculos como modelo para estudios bioquímicos y fisiológicos (Andreae 1882) o modelos de desarrollo en espiral (Boyle & Rice 2014). Además, recientemente se probó que los péptidos extraídos de una especie del género *Phascolosoma* Leuckart, 1828 son buenos candidatos en el tratamiento de la hipertensión arterial (Guo *et al.* 2017).

Sistemática

Recientemente los sipunculos se han considerado como parte del filo Annelida (Staton 2003, Struck *et al.* 2007, Dordel *et al.* 2010), aunque algunos autores no están de acuerdo con esta inclusión (Saiz 2019, Schulze *et al.* 2019), debido a que su desarrollo embrionario, en particular la segmentación en

espiral, los ubica como parte del clado Spiralia/Lophotrochoza como un grupo claramente monofilético, aunque es enigmático cuál es el taxón hermano de Sipuncula (Schulze *et al.* 2019).

La supuesta relación filogenética entre Sipuncula y Amphinomidae no ha sido respaldada por análisis cladísticos y probabilísticos basados en datos combinados de taxones fósiles y existentes, donde Sipuncula queda excluido de Annelida (Parry *et al.* 2016). Además, recientemente Carrillo-Baltodano *et al.* (2019), usando diferentes herramientas (láser confocal, microscopía de barrido y expresión génica), describieron el desarrollo del sistema nervioso del sipúnculo *Themiste (Lagenopsis) lageniformis* (Baird, 1868), concluyendo que no existen evidencias de segmentación morfológica durante su desarrollo.

El primer sipúnculo fue caracterizado por Rondelet (1555). Posteriormente, Linnaeus (1766) estableció el grupo Vermes e incluyó el taxón *Sipunculus* Linnaeus, 1766. En el siguiente siglo, Rafinesque (1814), propuso la jerarquía de familia bajo el nombre Sipuncula dentro de la clase Polypia, subclase Proctosia y Orden Fistulidia, todas propuestas por el mismo autor.

Más adelante, de Quatrefages (1847) estableció el grupo Gephyrea para incluir a los sipúnculos, equiuros y priapúlidos. Sedgwick (1898) propuso el nombre Sipunculoidea como un filo separado de los Gephyrea; sin embargo, esta propuesta no fue aceptada sino hasta que Hyman (1959) volvió a proponer a los sipúnculos como un filo separado de Gephyrea, dándoles el nombre de Sipunculida.

La clasificación utilizada actualmente fue propuesta por Stephen (1965) y retomada por Stephen & Edmonds (1972), quienes, en concordancia con Hyman (1959), propusieron el nombre Sipuncula para el filo y acotaron que la forma correcta de referirse a estos gusanos es como "sipúnculos" en lugar de "sipuncúlidos", ya que este último término haría referencia a los sipúnculos pertenecientes a la familia Sipunculidae Rafinesque, 1814. Stephen & Edmonds (1972), realizaron una primera clasificación, la cual incluía

a 320 especies, 17 géneros y cuatro familias.

Cutler & Gibbs (1985) realizaron un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos, obteniendo como resultado la separación del grupo en dos clases, cuatro órdenes, seis familias y 17 géneros. Posteriormente, Gibbs & Cutler (1987) propusieron una clasificación del filo Sipuncula, incluyendo los resultados de Cutler & Gibbs (1985), y dieron los nombres a las clases y órdenes del filo. Cutler (1994) realizó una revisión y compilación de toda la literatura acerca de todas las especies de sipúnculos del mundo y redujo el número de especies nominales válidas de 320 a 149.

La clasificación de Gibbs & Cutler (1987) se mantuvo vigente hasta el inicio de los estudios moleculares de Kawauchi *et al.* (2012), quienes por semejanza basada en seis genes sinonimizaron al género *Lithacrosiphon* Shipley, 1902 con *Aspidosiphon* Diesing, 1851, y las familias Phascolionidae Cutler & Gibbs, 1985 y Themistidae Cutler & Gibbs, 1985 con Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972; además, transfirieron el género *Phascolopsis* Fisher, 1950 de la familia Sipunculidae a Golfingiidae, y establecieron dos nuevas familias: Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012 y Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012; para ese momento, las 149 especies consideradas válidas se clasificaron en 16 géneros y seis familias. Posteriormente, Lemer *et al.* (2015) corroboraron esta nueva clasificación con base en análisis transcriptómicos.

Morfología

Anatomía externa

El cuerpo de los sipúnculos se divide en dos regiones: Tronco e introverto retráctil (Fig. 1A). El introverto es más delgado que el tronco. En la región anterior del introverto se concentran los tentáculos, los cuales se denominan nucales cuando se encuentran rodeando únicamente el órgano nocal (Fig. 1B), o periféricos cuando rodean el disco oral, que incluye la boca y el órgano nocal (Fig. 1C). El tronco puede tener forma de cilindro, de matraz o esferoide. Existen estructuras epidérmicas como ganchos, papilas y escudos que se encuentran en diferentes porciones del cuerpo (Fig. 1A, D) (Cutler 1994).

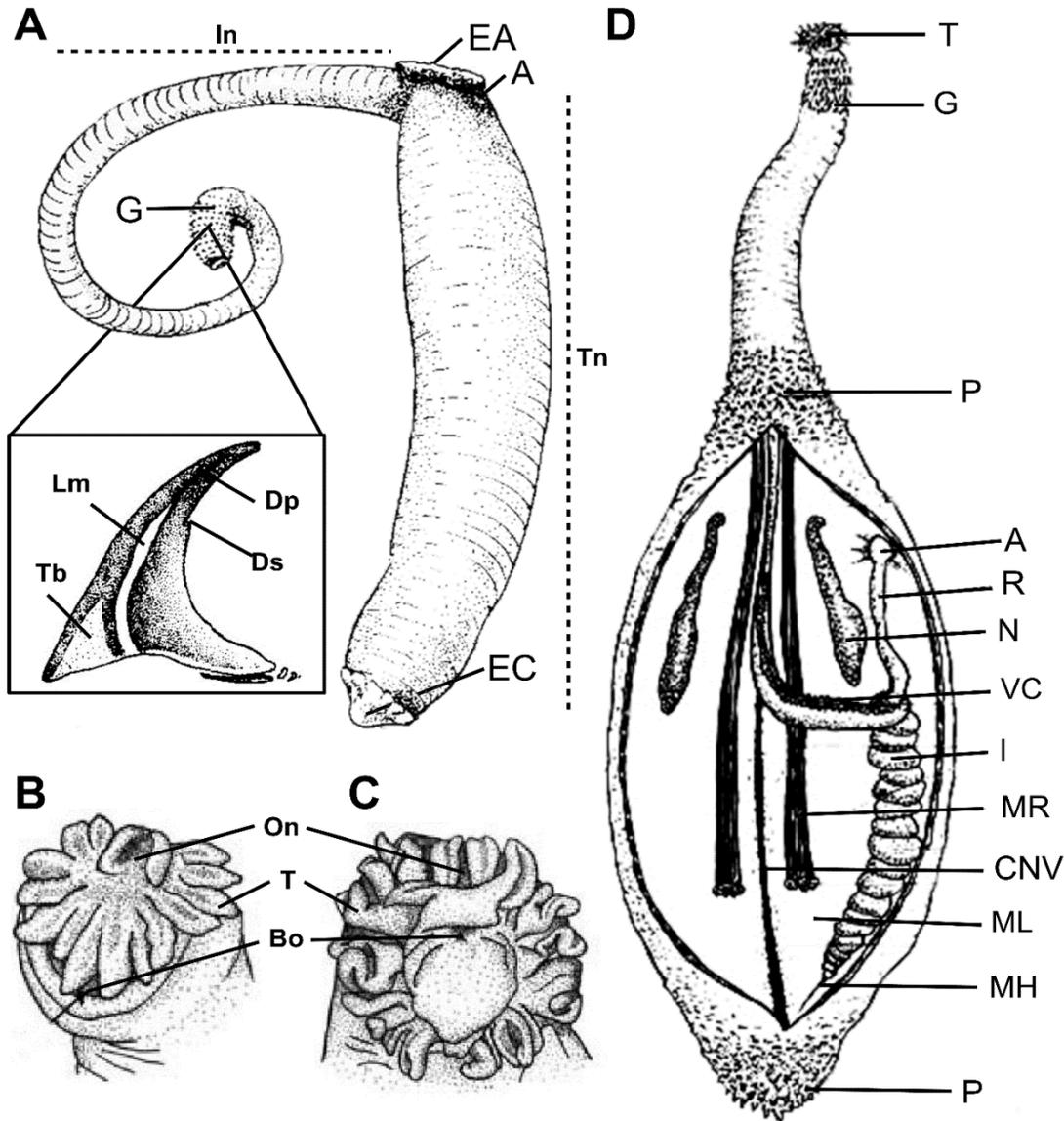


Figura 1. Morfología general. A) Aspidosifónido, vista lateral, B) tentáculos nucales, C) tentáculos periféricos, D) anatomía interna, vista dorsal. Abreviaturas: A: ano, Bo: boca, CNV: cordón nervioso ventral, Dp: diente principal, Ds: diente secundario, EA: escudo anal, EC: escudo caudal, G: ganchos, I: intestino, In: introverto, Lm: línea media, MH: músculo del huso, ML: musculatura longitudinal, MR: músculos retractores, N: nefridios, On: órgano nocal, P: papilas, T: tentáculos, Tb: triángulo basal, Tn: tronco, R: recto, VC: vesícula contráctil. Modificadas de A: Cutler (1994), B-C: Schulze *et al.* (2005), D: Ferrero-Vicente (2014).

Anatomía interna

En el interior del tronco (Fig. 1D) se encuentra el intestino en forma de "U" que está enrollado en espiral y continúa hasta el recto y alcanza al ano anterodorsal. El músculo del huso sujeta la región anterior y en ocasiones la región posterior del intestino, o ambas. Los nefridios son órganos de excreción y osmorregulación que se encuentran sujetos en la región ventral del tronco. La

musculatura del tronco promueve el movimiento de los organismos para la contracción del cuerpo y sujeta la mayoría de los órganos internos. El sistema nervioso comprende un cordón que corre ventralmente. Los músculos retractores regulan el movimiento del introverto porque están unidos anteriormente a la base de los tentáculos, donde se encuentra la vesícula contráctil, y posteriormente a la región dorsal del tronco (Cutler 1994).

Caracteres útiles en la identificación

Las familias que presentan tentáculos nucales son Antillesomatidae, Aspidosiphonidae Baird, 1868 y Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972, mientras que las familias Golfingiidae, Siphonosomatidae y Sipunculidae tienen tentáculos periféricos. En la mayoría de los casos, después de la fijación de los organismos, el introverto queda retraído y los tentáculos no pueden observarse con facilidad (Cutler 1994), por lo que es necesaria la disección partiendo del ano hasta la región caudal y posteriormente la fijación del ejemplar en placas de cera sostenido con alfileres entomológicos.

La familia Antillesomatidae se caracteriza por las papilas prominentes en la región anterior y posterior del tronco, de color pardo oscuro, un collar entre los tentáculos (Fig. 2A) y el introverto, además de que faltan los ganchos en adultos y tienen ciegos pilóricos (vili) en la vesícula contráctil (Fig. 2B) (Kawauchi *et al.* 2012).

La familia Aspidosiphonidae se caracteriza por la presencia de escudos, que son estructuras duras ubicadas en la zona anal y caudal, o solo en la anal. Los géneros de esta familia se diferencian por la estructura del escudo anal. Los subgéneros se diferencian por la disposición de la musculatura longitudinal, que puede ser en bandas separadas (Fig. 2D), bandas anastomosadas (Fig. 2E) o en una sola capa continua. Las especies se determinan con base en la presencia de ganchos, la distribución y estructura interna de los mismos, las ornamentaciones del escudo anal, y la proporción de las unidades del escudo con respecto al tamaño total del tronco (Cutler 1994).

La familia Phascolosomatidae se caracteriza por la presencia de ganchos distribuidos en anillos, con excepción de algunas especies. La distribución y estructura interna de los ganchos son imprescindibles para la identificación de las especies. En algunas especies, como *Apionsoma (Edmondsius) pectinatum* (Keferstein, 1867), ambos nefridios son bilobulados (Stephen & Edmonds 1972, Cutler 1994), pero la mayoría de las especies de esta familia tienen dos nefridios unilobulados.

La familia Golfingiidae presenta musculatura longitudinal en una capa continua (con excepción de *Phascolopsis* con musculatura

longitudinal en bandas). El ano está localizado en la región anterodorsal del tronco, excepto en *Onchnesoma* Koren & Danielssen, 1876 y algunas especies de *Phascolion* Théel, 1875, que lo tienen localizado en la región media del introverto (Stephen & Edmonds 1972, Cutler 1994).

La familia Siphonosomatidae presenta bandas de musculatura longitudinal con anastomosis, una especie, *Siphonosoma vastum* (Selenka & Bülow, 1883), es la única de la familia que presenta ciegos pilóricos a lo largo del recto (Kawauchi *et al.* 2012).

La familia Sipunculidae se caracteriza por tener organismos grandes (más de 40 mm), y por su musculatura longitudinal y circular en bandas. El introverto es más corto con respecto a la longitud del tronco. Para determinar a las especies es importante identificar la abertura de los nefridios y su ubicación con respecto a la abertura del ano, así como la sujeción de los nefridios y el número de bandas. En ocasiones, el intestino puede presentar un anillo post-esofageal, que se observa como una hélice extra además del intestino, como por ejemplo en algunas especies del género *Sipunculus*. Se puede encontrar un nefridio en algunas especies, o dos en otras (Cutler 1994).

Claves

Para las claves de identificación se utilizaron todos los registros de especies realizados en el Pacífico oriental tropical y en la región del Gran Caribe. Las claves a familias, géneros y especies siguieron las de Cutler (1994), con modificaciones recientes para incluir las nuevas familias propuestas por Kawauchi *et al.* (2012), así como nuevas combinaciones y las nuevas especies descritas en este siglo (Kawauchi & Rice 2009, Silva-Morales *et al.* 2019, Silva-Morales 2020, Silva-Morales & Gómez-Vásquez 2021). No se incluyen los registros identificados hasta género o taxones cercanos (cf.) a alguna especie, que no hayan sido producto de una revisión morfológica exhaustiva. Las siguientes especies fueron enlistadas por Quiroz-Ruiz & Londoño-Mesa (2015) pero no fueron incluidas en este capítulo: El material tipo de *Apionsoma papilliferum* (Keferstein, 1865) está perdido y no se considera válido *vide* Cutler (1994); *Phascolosoma (P.) coriaceum* Keferstein, 1865 es *species inquirenda* *vide* Cutler (1994) y *Themiste (T.)*

pinnifolia (Keferstein, 1865) es *incertae sedis* fide Cutler (1994).

Después de cada especie se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en tres grandes regiones: Gran Caribe (**C**), Pacífico oriental tropical (**P**), y el sur de California y costa

occidental de Baja California (**B**). Asimismo, cuando una especie es cuestionable en alguna de las regiones se indicó con la **Q**. Se incluyen con superíndices los comentarios de algunos registros cuestionables para la región de América tropical.

Clave para las familias de Sipuncula

- 1** Tentáculos rodeando el órgano nupal (nucal) (Fig. 1B); ganchos, si están presentes, distribuidos en anillos **2**
 – Tentáculos rodeando la boca (periféricos) (Fig. 1C); ganchos, si están presentes, dispersos **4**
- 2(1)** Ganchos ausentes (Fig. 2A); vesícula contráctil con ciegos pilóricos ("vili") (Fig. 2B) Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012
 – Ganchos presentes; vesícula contráctil sin ciegos pilóricos ("vili") (Fig. 1D) **3**
- 3(2)** Con escudo anal (Fig. 1A) Aspidosiphonidae Baird, 1868
 – Sin escudo anal Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972
- 4(1)** Musculatura longitudinal dispuesta en bandas (Fig. 2D) **5**
 – Musculatura longitudinal forma una capa continua (Fig. 1D) Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972
- 5(4)** Musculatura longitudinal y circular sin anastomosis (Fig. 2D); músculo del huso no está sujeto a la pared corporal Sipunculidae Rafinesque, 1814
 – Musculatura longitudinal y circular con anastomosis (Fig. 2E); músculo del uso sujeto a la pared corporal Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012

Clave para géneros, subgéneros y especies por familia

Familia Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012

- 1** Ejemplares grandes, tronco de 18 mm de largo, en promedio (Fig. 2A–B) *Antillesoma antillarum* (Grube & Oersted in Grube, 1858)¹ (C)
 – Ejemplares pequeños, tronco de 7 mm de largo, en promedio *A. mexicanum* Silva-Morales, López-Aquino, Islas-Villanueva, Ruiz-Escobar & Bastida-Zavala, 2019² (P)

Comentarios

- 1) La especie fue descrita con ejemplares de ambas cosas de Costa Rica y redescrita con ejemplares de Saint Croix, en el Gran Caribe (Cutler & Cutler 1983). La especie fue registrada en varias localidades del Pacífico oriental tropical, pero Silva-Morales *et al.* (2019) comprobaron que las poblaciones del Caribe y del Pacífico mexicano son especies distintas.
- 2) Descrita mediante el uso de caracteres morfológicos y genéticos, corroborando la especiación alopátrica de la especie, después de que completó el istmo de Panamá. La localidad tipo de la nueva especie es playa Panteón, Puerto Ángel, Oaxaca, Pacífico mexicano (Silva-Morales *et al.* 2019).

Familia Aspidosiphonidae Baird, 1868

- 1 Escudo anal plano (Fig. 1A) *Aspidosiphon* Diesing, 1851
 - Escudo anal cónico (Fig. 2C) *Aspidosiphon cristatus cristatus* (Sluiter, 1902)¹ (C, Q)

Comentarios

- 1) De acuerdo con el estudio filogenético de Kawauchi *et al.* (2012), *Lithacrosiphon* se sinonimizó con *Aspidosiphon*. La especie *L. cristatus cristatus* ha sido registrada en el Gran Caribe (Schulze & Rice 2004, Schulze 2005, Dean *et al.* 2007, Varela & Schulze 2008, Díaz-Díaz 2011, Frontana-Uribe *et al.* 2018); sin embargo, su localidad tipo está en Indonesia por lo que se considera un registro cuestionable.

Aspidosiphon Diesing, 1851 (subgéneros)

- 1 Ganchos, si están presentes, dispersos *Aspidosiphon (Akrikos)* Cutler & Cutler, 1989
 - Ganchos distribuidos en anillos en la región distal del introverto 2
- 2(1) Musculatura longitudinal formada por bandas separadas o con anastomosis (Fig. 2C-D) *A. (Paraspidosiphon)* (Stephen, 1964)
 - Musculatura longitudinal formada por una capa continua (Fig. 1D)
 *A. (Aspidosiphon)* Diesing, 1851

Aspidosiphon (Akrikos) E. Cutler & Cutler, 1989

- 1 Sin ganchos *Aspidosiphon (Akrikos) albus* Murina, 1967¹ (C; P, Q)
 - Ganchos dispersos *A. (A.) mexicanus* (Murina, 1967) (C)

Comentarios

- 1) Esta especie se distribuye en el Gran Caribe; sin embargo, el registro realizado en el norte del golfo de California (Hermoso-Salazar *et al.* 2013) se considera cuestionable hasta esclarecer su estado taxonómico.

Aspidosiphon (Aspidosiphon) Diesing, 1851

- 1 Escudo anal con rugosidades en el mitad del escudo (ver Cutler 1994: 207, Fig. 60B-D)
 *A. (A.) muelleri* Diesing, 1851¹ (P, Q)
 - Escudo anal sin rugosidades 2
- 2(1) Todos los ganchos unidentados *A. (A.) gracilis schnehageni* (W. Fischer, 1913)² (P, Q)
 - Ganchos bidentados presentes 3
- 3(2) Ganchos bidentados seguidos de ganchos cónicos oscuros (Fig. 2G)
 *A. (A.) elegans* (Chamisso & Eysenhardt, 1821)³ (C, Q; P, Q)
 - Ganchos bidentados seguidos de ganchos unidentados 4
- 4(3) Nefridios extendidos hasta el 50% del tronco *A. (A.) exiguus* Edmonds, 1974 (C)
 - Nefridios extendidos en más del 50% del tronco 5

- 5(4)** Escudo anal con unidades irregulares (Fig. 2H); habita en conchas de gasterópodos
 *A. (A.) gosnoldi* Cutler, 1981⁴ (C; P, Q)
 – Escudo anal con unidades regulares (Fig. 2I); asociados con algas calcáreas
 *A. (A.) misakiensis* Ikeda, 1904⁵ (P, Q)

Comentarios

- 1) La localidad tipo es Palermo, Sicilia, por lo que es cuestionable su presencia en el Pacífico oriental tropical. El registro fue realizado por Dean (2001) para Costa Rica.
- 2) Al igual que el comentario anterior, el registro en el Pacífico de Costa Rica fue realizado por Dean (2001); la localidad tipo de la especie es Chile.
- 3) La localidad tipo de la especie es Radack, islas Marshall, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical (Fonseca & Cortés 1988, Dean 2001, Dean *et al.* 2010), y del Gran Caribe (Murina 1967, Schulze & Rice 2004, Schulze 2005, Varela & Schulze 2008, Frontana-Uribe *et al.* 2018) son considerados cuestionables. Los ejemplares del Pacífico sur de México determinados como *Aspidosiphon (Aspidosiphon) elegans* por Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) están siendo revisados y probablemente se traten de una nueva especie.
- 4) La localidad tipo de la especie es la costa oriental de Florida, Estados Unidos, por lo que su registro en la isla del Coco (Dean *et al.* 2010) es cuestionable.
- 5) La especie fue descrita para Japón, por lo que el registro en la isla de Coco (Dean *et al.* 2010) es cuestionable.

Aspidosiphon (Paraspidosiphon) (Stephen, 1964)

- 1** Escudo anal con estrías (Fig. 2J) **2**
 – Escudo anal sin estrías **4**
- 2(1)** Ganchos bidentados presentes *A. (P.) coyi* de Quatrefages, 1865 (P)
 – Ganchos bidentados ausentes **3**
- 3(2)** Papilas de la región anterior del tronco, dispersas
 *A. (P.) laevis* de Quatrefages, 1865¹ (C, Q; P, Q)
 – Papilas de la región anterior del tronco, en líneas
 *A. (P.) cutleri* Silva-Morales & Gómez-Vásquez, 2021 (P)
- 4(1)** Ganchos bidentados seguido de ganchos piramidales oscuros (Fig. 2K)
 *A. (P.) steenstrupii* Diesing, 1859² (C; P, Q)
 – Ganchos bidentados seguido de ganchos piramidales claros **5**
- 5(4)** Escudo anal con papilas cónicas en el margen superior (Fig. 2L)
 *A. (P.) parvulus* Gerould, 1913 (C)
 – Escudo anal sin papilas cónicas en el margen superior **6**
- 6(5)** Ganchos bidentados con línea media del gancho vertical
 *A. (P.) fischeri* ten Broeke, 1925³ (C)
 – Ganchos bidentados con línea media del gancho oblicua
 *A. (P.) pastori* Silva-Morales & Gómez-Vásquez, 2021 (P)

Comentarios

- 1) De acuerdo con de Quatrefages (1865), se desconoce con claridad la localidad tipo de la especie, pero el autor creía que se trataba de alguna región de la costa de la India. Sin una revisión taxonómica, se debe considerar que los registros en el Gran Caribe (Cutler & Cutler 1989, Schulze & Rice 2004, Schulze 2005, Dean *et al.* 2007, Varela & Schulze 2008, Díaz-Díaz 2011, Frontana-Uribe *et al.* 2018) y el Pacífico oriental tropical (Cantera *et al.* 2003, Fonseca *et al.* 2005, Dean *et al.* 2010) son cuestionables.

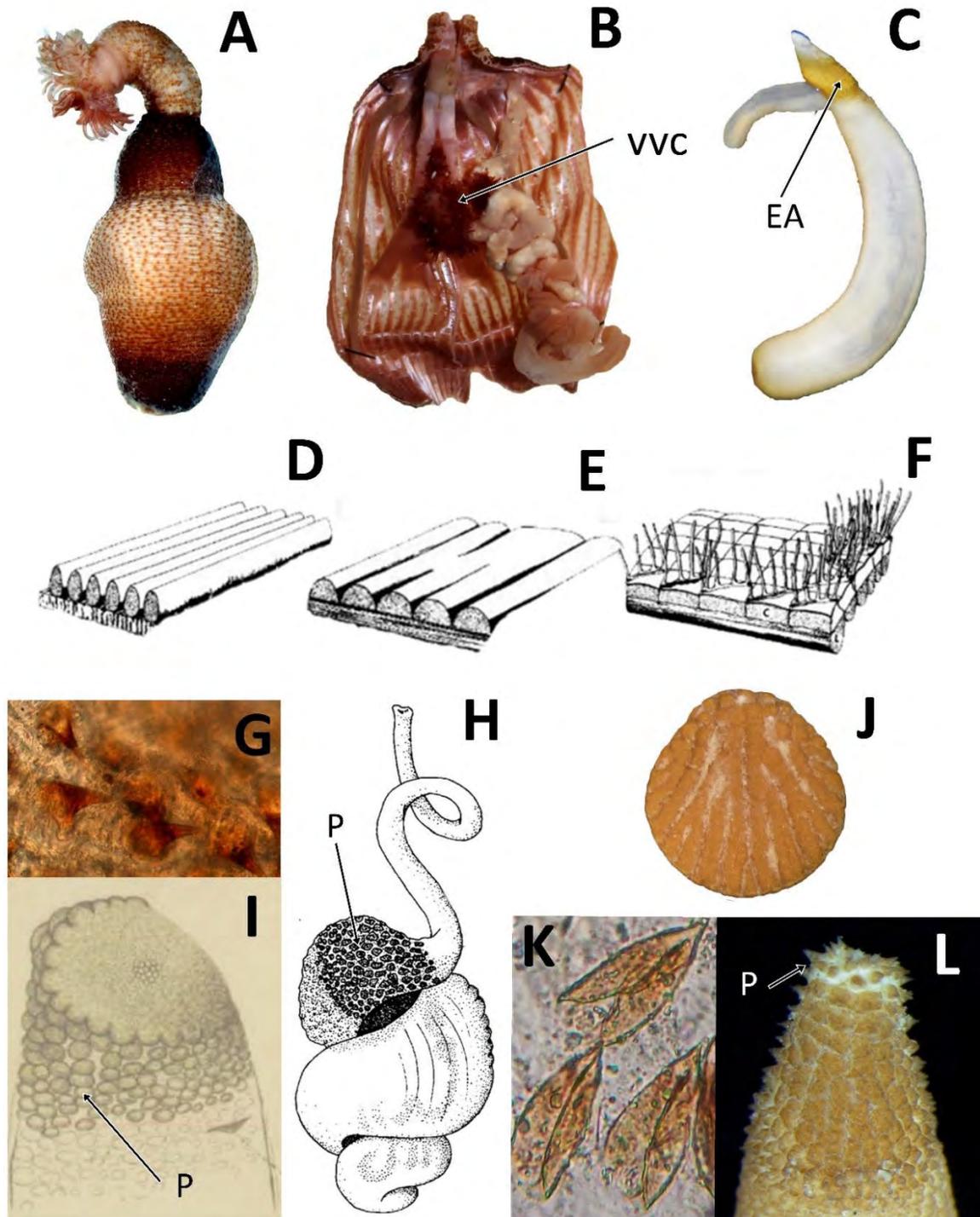


Figura 2. *Antillesoma antillarum* del Caribe mexicano: A) Morfología externa, B) anatomía interna. *Aspidosiphon cristatus cristatus* de isla Fuerte, Colombia: C) Morfología externa. D) Esquema de las bandas musculares longitudinales sin anastomosis, E) esquema de bandas musculares longitudinales con anastomosis, F) musculatura longitudinal con canales celómicos diagonales, G) ganchos cónicos oscuros de *Aspidosiphon* (*A.*) *elegans* del Caribe mexicano, H) morfología de *Aspidosiphon* (*A.*) *gosnoldi*, I) escudo anal de *A.* (*A.*) *misakiensis*, J) escudo anal con estrias de *A.* (*Paraspidosiphon*) *laevis* del Caribe mexicano, K) ganchos piramidales oscuros de *A.* (*P.*) *steenstrupii* del Caribe colombiano, L) escudo anal de *Aspidosiphon* (*P.*) *parvulus*. Abreviaturas: EA: escudo anal, P: papilas, VVC: ciegos pilóricos de la vesícula contráctil (vili). Modificadas de A–B: Silva-Morales *et al.* (2019), D–F, H: Cutler (1994), I: Ikeda (1904), L: Kawauchi (2019).

- 2) La especie tiene localidad tipo en Santo Tomás, Islas Vírgenes, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical (Cantera *et al.* 2003, Fonseca *et al.* 2005) son cuestionables.
 3) La localidad tipo de la especie es Caracas, Venezuela, por lo que su registro en la isla del Coco (Dean *et al.* 2010) se considera cuestionable.

Familia Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972

- 1** Corona tentacular que surge del disco oral con cuatro a ocho troncos y ramas *Themiste* Gray, 1828
 – Tentáculos simples, sin troncos ni ramas **2**
- 2(1)** Con un nefridio **3**
 – Con dos nefridios **4**
- 3(2)** Ano situado en la región anterior del tronco; músculos retractores altamente fusionados, pero generalmente con orígenes distintos (Fig. 3A) *Phascolion* Théel, 1875
 – Ano situado en el introverto; músculos retractores como una sola columna y el mismo sitio de origen (Fig. 3B) *Onchnesoma* Koren & Danielssen, 1875
- 4(2)** Vesícula contráctil con ciegos pilóricos (vili); tentáculos con pigmentación negra (Fig. 3C) *Thysanocardia catharinae* (Grube, 1868) (C)
 – Vesícula contráctil sin ciegos pilóricos (vili) **5**
- 5(4)** Cuatro músculos retractores *Golfingia* Lankester, 1885
 – Dos músculos retractores *Nephasoma* Pergament, 1940

Golfingia (*Golfingia*) Lankester, 1885

- 1** Sin apéndice caudal (Fig. 3D); ganchos del introverto en anillos (Fig. 3E) *G. (G.) elongata* (Keferstein, 1862) (C)
 – Con apéndice caudal (Fig. 3F); ganchos dispersos; papilas del apéndice caudal inconspicuas *G. (G.) muricaudata* (Southern, 1913) (C)

Nephasoma (*Nephasoma*) Pergament, 1940

- 1** Con ganchos **2**
 – Sin ganchos (Fig. 4A) *N. (N.) elachea* (Fisher, 1952)¹ (P)
- 2(1)** Ganchos con filamentos radiales basales (Fig. 4B) *N. (N.) multiaraneusa* (Murina, 1967)² (C)
 – Ganchos sin filamentos radiales basales **3**
- 3(2)** Ganchos en espiral (Fig. 4C) *N. (N.) abyssorum abyssorum* (Koren & Danielssen, 1875) (C)
 – Ganchos dispersos **4**
- 4(3)** Tentáculos globulares, de 4-8 (Fig. 4D) *N. (N.) columbaris* Kawauchi & Rice, 2009 (C)
 – Tentáculos digitiformes, de 20-30 (Fig. 4E) *N. (N.) pellucidum pellucidum* (Keferstein, 1865)³ (C; P, Q)

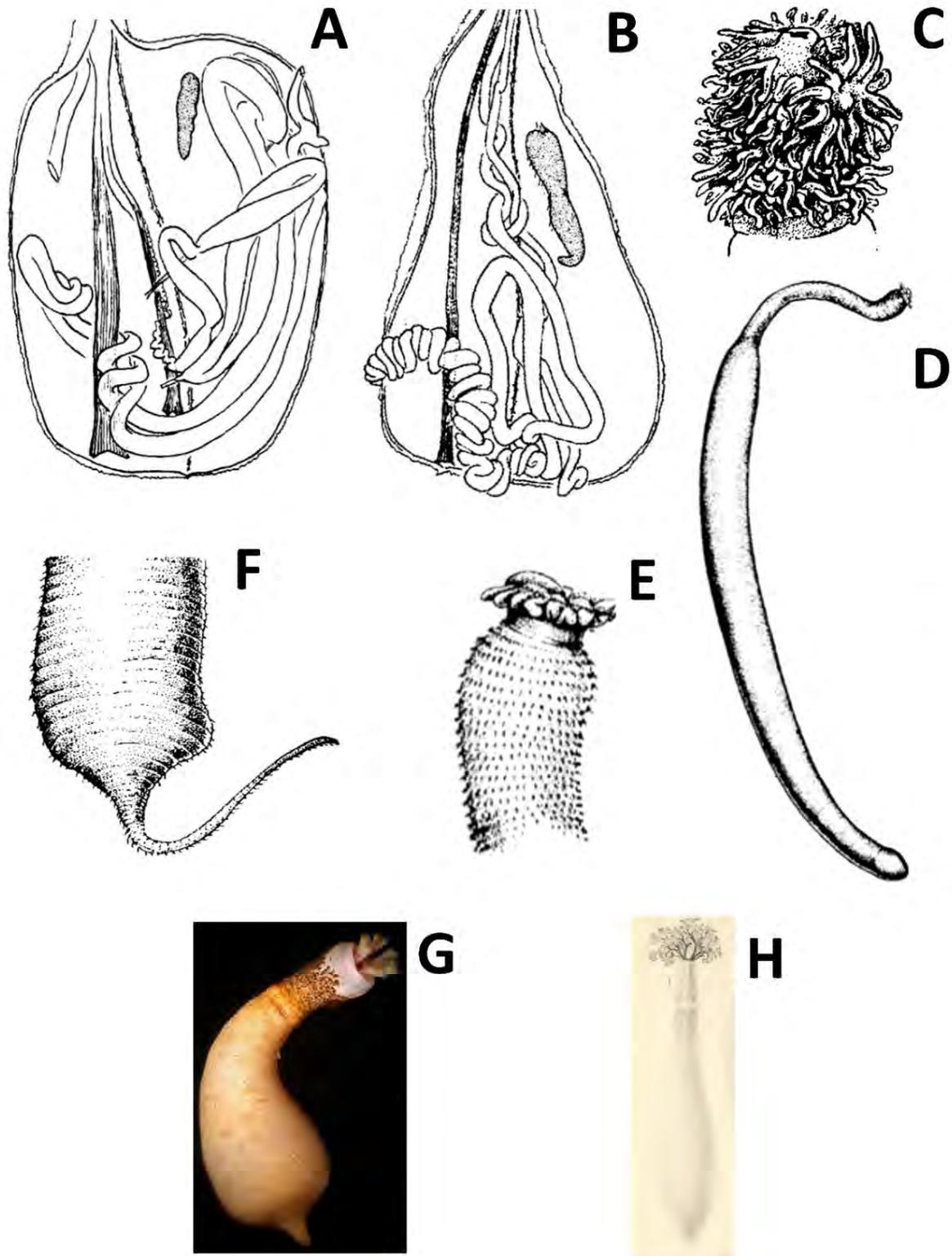


Figura 3. A. Anatomía interna de *Phascolion*, B) anatomía interna de *Onchnesoma steenstrupii steenstrupii*, C) tentáculos de *Thysanocardia catharinae*, D) morfología externa de *Golfingia (Golfingia) elongata*, E) hileras de ganchos de *G. (G.) elongata*, F) región posterior del tronco de *G. (G.) muricaudata*, G) morfología externa de *Themiste (Themiste) alutacea*, H) morfología externa de *Themiste (Themiste) pyroides*. Modificadas de A–F: Cutler (1994), G: Kawauchi (2019), H: Fisher (1952).

Comentarios

- 1) *Nephasoma* (*Nephasoma*) *elachea*, descrito de Baja California Sur, fue sinonimizado con *N. (N.) eremita* (Sars, 1851) por Cutler (1994), pero este último se distribuye en el Atlántico norte, por lo que no es aceptable la sinonimización.
- 2) De acuerdo con Cutler (1994), fue descrita con un solo ejemplar de Cuba.
- 3) La localidad tipo de esta especie son las Islas Vírgenes, por lo que el registro por Dean *et al.* (2010) para la isla del Coco, Pacífico de Costa Rica, es cuestionable.

***Onchnesoma* Koren & Danielssen, 1876**

- 1 Cuerpo cilíndrico (Fig. 5A); tronco sin papilas *O. magnibathum* E. Cutler, 1969¹ (P)
 - Cuerpo piriforme (Fig. 5B); tronco con papilas
 *O. steenstrupii steenstrupii* Koren & Danielssen, 1875² (P; Q)

Comentarios

- 1) La localidad tipo está en el Atlántico noroccidental, y el holotipo fue recolectado a 4,795 m de profundidad (Cutler 1969). El registro en el Pacífico oriental tropical fue realizado por Cutler & Cutler (1980) para la costa de Perú.
- 2) El registro de esta especie en el norte del golfo de California, por Hermoso-Salazar *et al.* (2013), es cuestionable, pues la localidad tipo es la región norte del océano Atlántico.

***Phascolion* Theél, 1875**

- 1 Sin papilas de sujeción (Fig. 4G); músculos retractores dorsales y ventrales del mismo tamaño *P. (Isomya) gerardi* Rice, 1993 (C)
 - Con papilas de sujeción (Fig. 4F) 2
- 2(1) Tentáculos rudimentarios, dando la apariencia de un solo lóbulo
 *P. (Montuga) pacificum* Murina, 1957¹ (P)
 - Tentáculos bien definidos, 10–30 (Fig. 4H)
 *P. (Phascolion) strombus strombus* (Montagu, 1804)² (C, Q; P, Q)

Comentarios

- 1) La localidad tipo es la Fosa de las Kuriles, en Japón. Se sugiere una revisión para corroborar la distribución de la especie en el Pacífico oriental tropical, donde fue registrada por Cutler & Cutler (1980), también a profundidades abisales durante la expedición Vema en Perú.
- 2) Aunque esta especie ha sido registrada en ambas costas de América tropical, la localidad tipo es Devonshire, Reino Unido, por lo que el registro de Dean (2001) para el Pacífico de Costa Rica y los del Gran Caribe son cuestionables.

***Themiste* Gray, 1828 (subgéneros)**

- 1 Vesícula contráctil con menos de 20 extensiones tubulares largas
 *T. (Themiste)* Edmonds, 1980
 - Vesícula contráctil con más de 40 extensiones tubulares cortas
 *T. (Lagenopsis) lageniformis* (Baird, 1868)¹ (C, Q)

Comentarios

- 1) La localidad tipo de esta especie es, al parecer, Australia (Baird 1868), por lo que su registro en el Gran Caribe (Cutler & Cutler 1988) es cuestionable.

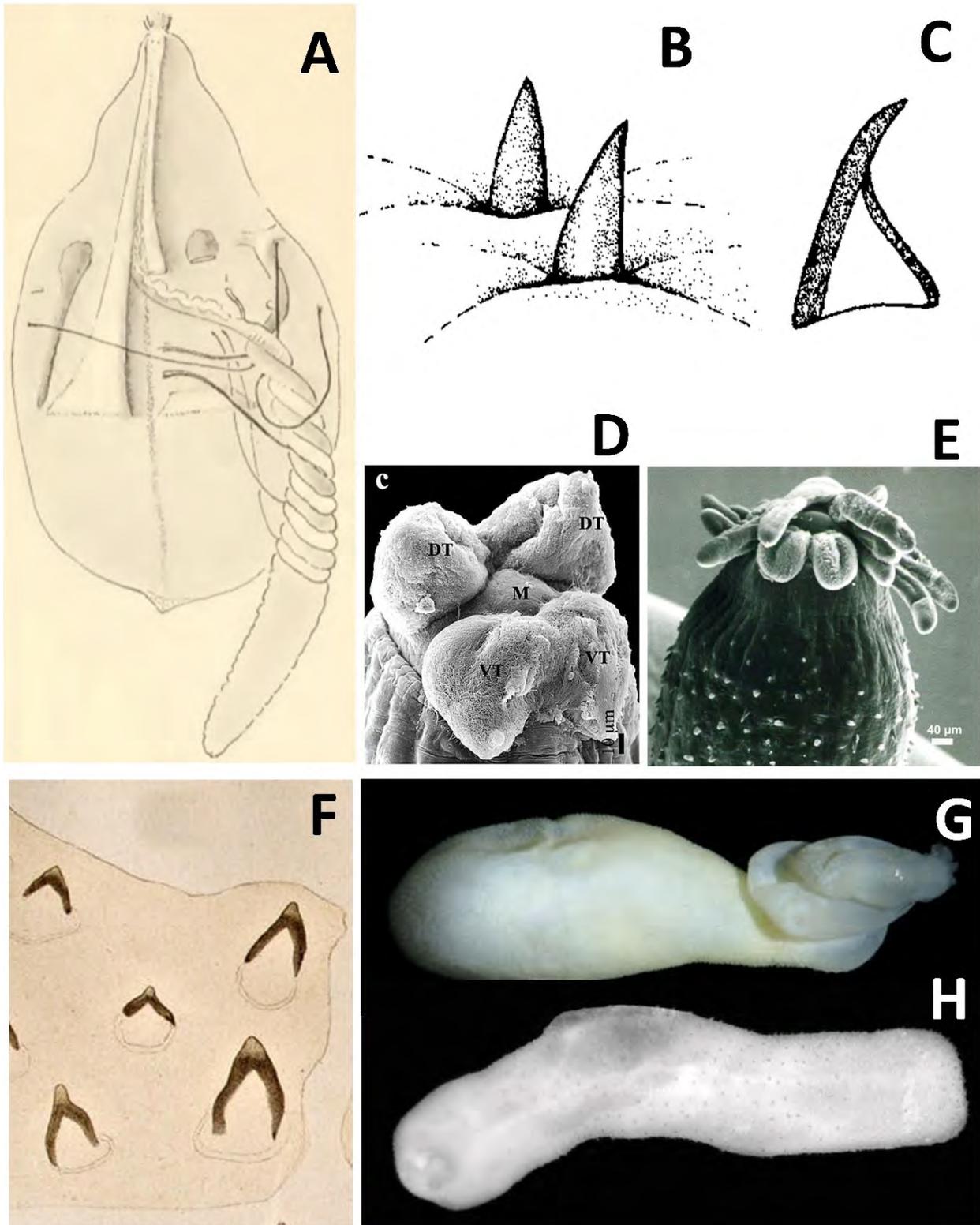


Figura 4. Anatomía interna de *Nephasoma* (*Nephasoma*) *elachea*, B) ganchos de *N. (N.) multiraneusa*, C) ganchos de *N. (N.) abyssorum abyssorum*, D) tentáculos de *N. (N.) columbaris*, E) tentáculos de *N. (N.) pellucidum pellucidum*, F) papilas de sujeción, G) morfología externa de *Phascolion* (*Isomya*) *gerardi*, H) morfología externa de *P. (P.) strombus strombus*. Modificadas de A: Fisher (1952), B–C: Cutler (1994), D–E: Kawauchi & Rice (2009), F–G: Kawauchi (2019), H: Maiorova & Adrianov (2017).

Themiste (Themiste) Edmonds, 1980

- 1 Sin ganchos *T. (T.) hennahi* Gray, 1828 (P)
 - Con ganchos 2
- 2(1) Introverto sin pigmentación; tentáculos con puntos negros (Fig. 3G)
 *T. (T.) alutacea* (Grube & Oersted, 1858) (C)
 - Introverto con collar púrpura; tentáculos sin pigmentación (Fig. 3H)
 *T. (T.) pyroides* (Chamberlin, 1920)¹ (B, P)

Comentarios

- 1) La localidad tipo es Laguna Beach, California (Chamberlin 1920), pero Fisher (1952) también la registró para Ensenada y San Quintín, en la costa occidental de Baja California. Asimismo, se ha observado en la bahía de La Paz, Baja California Sur, y en Mazatlán, Sinaloa (Gómez-Vásquez & Silva-Morales, obs. pers.).

Familia Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972

- 1 Introverto más del doble del largo del tronco; ganchos, si presentes, con espínulas basales (Fig. 5C); nefridios usualmente bilobulados *Apionsoma* Sluiter, 1902
 - Introverto menos del doble del largo del tronco; ganchos sin espínulas basales; nefridios unilobulados *Phascolosoma* Leuckart, 1828

Apionsoma Sluiter, 1902 (subgéneros)

- 1 Musculatura de la pared corporal dividida en bandas
 *A. (Edmondsius) pectinatum* (Keferstein, 1867)¹ (P; C, Q)
 - Musculatura de la pared corporal como una capa continua ... *A. (Apionsoma)* Sluiter, 1902

Comentarios

- 1) La localidad tipo es el Pacífico de Panamá, por lo que el registro de Cutler & Schulze (2004) en Barbados deberá corroborarse.

Apionsoma (Apionsoma) Sluiter, 1902

- 1 Papilas, ganchos y tentáculos presentes 2
 - Papilas, ganchos y tentáculos ausentes (Fig. 5D)
 *A. (A.) trichocephalus* Sluiter, 1902¹ (P, Q)
- 2(1) Introverto usualmente más de nueve veces el largo del tronco; pared corporal semitransparente, con papilas inconspicuas 3
 - Introverto menos de siete veces el largo del tronco; pared corporal opaca, con papilas conspicuas (Fig. 5E) *A. (A.) murinae bilobatae* (E. Cutler, 1969)² (C)
- 3(2) Ganchos con siete o más espineletes basales; longitud de los espineletes sin rebasar el largo del diente principal *A. (A.) hespera* (Chamberlin, 1920) (P)
 - Ganchos con menos de siete espineletes basales; longitud de los espineletes basales rebasa el largo del diente principal *A. (A.) misakianum* (Ikeda, 1904)³ (C, Q; P, Q)

Comentarios

- 1) El registro en el Pacífico de Costa Rica por Dean (2001) es cuestionable pues la localidad tipo es Filipinas.

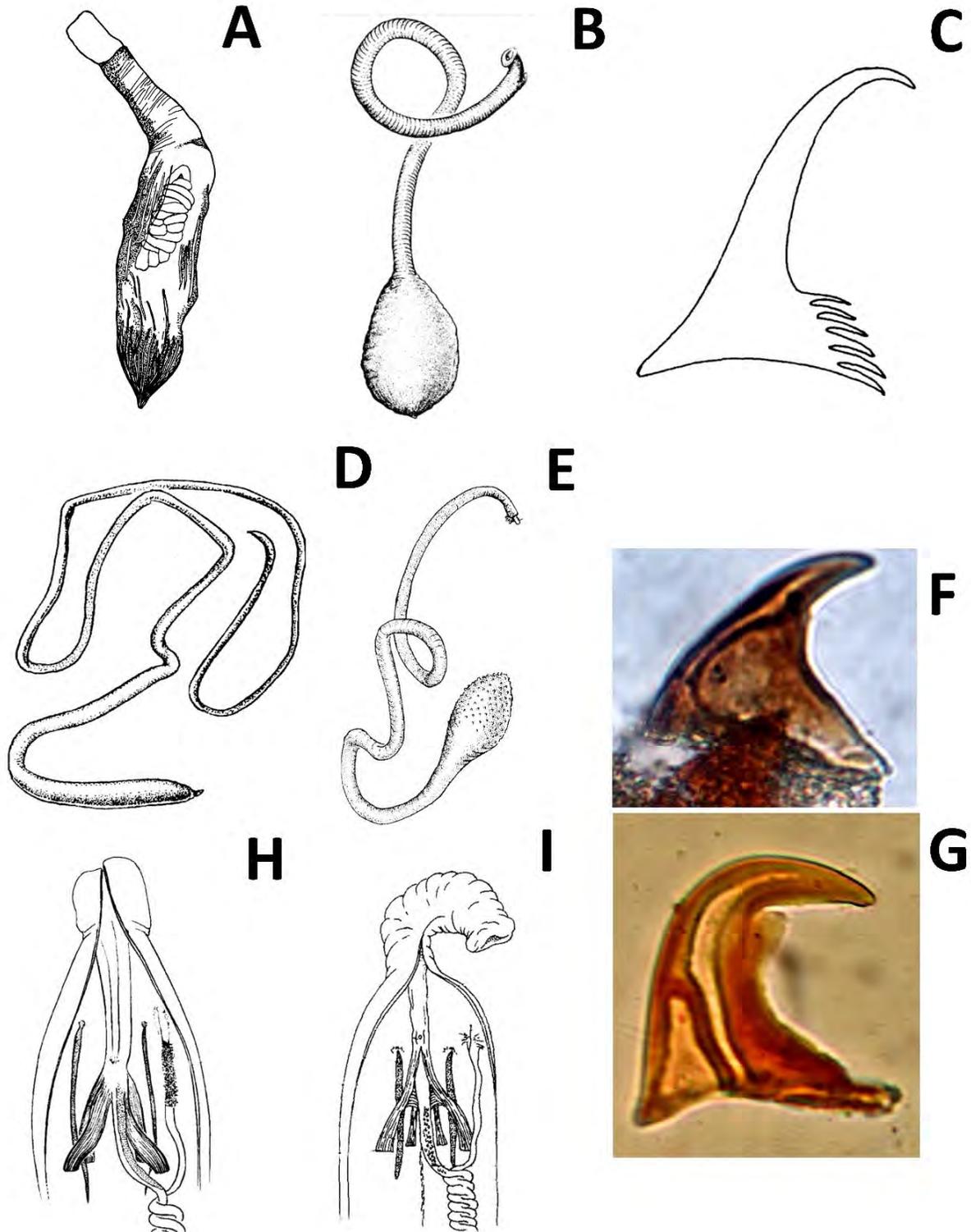


Figura 5. *Onchmesoma magnibathum*: A) morfología externa con pared corporal transparente, *O. steenstrupii steenstrupii*: B) morfología externa, C) gancho con espínulas basales, D) morfología externa de *Apionsoma (Apionsoma) trichocephalus*, E) morfología externa de *A. (A.) murinae murinae*, F) ganchos de *Phascolosoma (Phascolosoma) puntarenae* del Pacífico sur de México, G) ganchos de *P. (P.) perlucens* del Caribe colombiano, H) morfología interna de *Siphonosoma vastum*, I) morfología interna de *S. cumanense*. Modificadas de A–E, H–I: Cutler (1994).

- 2) Esta especie fue descrita por Cutler (1969: 215), para el sur de los Cayos de Florida, a 677 m de profundidad.
- 3) La localidad tipo de *A. (A.) misakianum* es Misaki, Japón, por lo que sus registros en el Gran Caribe son cuestionables (Belice: Schulze & Rice 2004; Cuba: Varela & Schulze 2008; Venezuela: Díaz-Díaz 2011).

Phascolosoma (*Phascolosoma*) **Leuckart, 1828**

- 1 Protuberancia de la línea media del gancho alargada, más de la mitad del ancho del gancho *P. (P.) nigrescens* Keferstein, 1865¹ (C, Q; P, Q)
- Protuberancia de la línea media del gancho ausente o menos de la mitad del ancho del gancho **2**
- 2(1)** Triángulo basal ausente **3**
- Triángulo basal presente **4**
- 3(2)** Ángulo menor de 90° entre el eje vertical y el diente principal de los ganchos
..... *P. (P.) puntarenae* (Grube & Örsted in Grube, 1858) (P)
- Ángulo de 90° o más entre el eje vertical y el diente principal de los ganchos
..... *P. (P.) varians* Keferstein (1865) (C)
- 4(2)** Triángulo basal de los ganchos difuso, sin diente secundario; introverto con bandas negras transversas conspicuas *P. (P.) agassizii agassizii* Keferstein, 1866 (P)
- Triángulo basal de los ganchos bien definido (Fig. 5G); introverto con bandas tenues o sin ellas **5**
- 5(4)** Papilas preanales cónicas *P. (P.) perlucens* Baird, 1868² (C; P, Q)
- Papilas preanales mamiliformes (ver Cutler 1994: 165 Fig. 46B)
..... *P. (P.) scolops* Selenka & De Man in Selenka *et al.* 1883³ (P, Q)

Comentarios

- 1) La localidad tipo es Fiyi, en el Pacífico sur central, por lo tanto, los registros en el Pacífico oriental tropical (Fisher 1952, Dean 2001, Fonseca *et al.* 2005), y el Gran Caribe (Cutler 1994, Cutler & Schulze 2004, Schulze & Rice 2004, Schulze 2005, Frontana-Uribe *et al.* 2018), son cuestionables mientras no se demuestre que las larvas de *P. (P.) nigrescens* pueden dispersarse por grandes distancias.
- 2) La localidad tipo de la especie nominal es Jamaica, en mar Caribe, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical (Fisher 1952, Cutler *et al.* 1992, Dean 2001, Fonseca *et al.* 2005) son cuestionables. Kawauchi & Giribet (2010), encontraron diferentes linajes analizando caracteres morfológicos y moleculares de poblaciones alejadas geográficamente en todo el mundo, concluyendo que se trata de un caso de especiación pseudocríptica, proponiendo que con un análisis morfológico más fino se podrían delimitar las especies. Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) registraron a los ejemplares del Pacífico sur de México parecidos a *P. (P.) perlucens*, como cercana a la especie nominal.
- 3) La localidad tipo es Filipinas, por lo que el registro en la isla del Coco (Dean *et al.* 2010) es cuestionable.

Familia Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet 2012

- 1** Recto con ciegos pilóricos (Fig. 5H); vesícula contráctil sin ciegos pilóricos
..... *Siphonosoma vastum* (Selenka & von Bülow in Selenka *et al.* 1883)¹ (C, Q; P, Q)
- Recto sin ciegos pilóricos (Fig. 5I); ciegos pilóricos de la vesícula contráctil presentes (Fig. 5I) *S. cumanense* (Keferstein, 1867)² (C; P, Q)

Comentarios

- 1) Los registros en isla del Caño, Pacífico de Costa Rica (Cutler *et al.* 1992) y Barbados (Cutler & Schulze 2004), son cuestionables mientras no se demuestre que las larvas de *Siphonosoma vastum* pueden dispersarse por grandes distancias, debido a que la localidad tipo es Jaluit, islas Marshall, en el Pacífico occidental. Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) recolectaron un ejemplar en el Pacífico sur de México parecido a *S. vastum*; sin embargo, mantuvieron la identidad de la especie como cercana a la nominal debido a la cuestionable amplia distribución.
- 2) El registro de Dean *et al.* (2010) para la isla del Coco, Pacífico de Costa Rica, es cuestionable pues la localidad tipo de *S. cumanense* es Cumaná, Venezuela. Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) encontraron un ejemplar parecido a *S. cumanense*, sin embargo, el gusano se encontraba dañado. El nombre se mantuvo como *Siphonosoma cf. cumanense* hasta poder revisar más ejemplares.

Familia Sipunculidae Rafinesque, 1814

- 1** Intestino sin anillo postesofageal; canales celómicos diagonales (Fig. 2F)
 *Xenosiphon branchiatus branchiatus* (Fischer, 1895)¹ (P)
 - Intestino con anillo postesofageal; canales celómicos paralelos
 *Sipunculus* Linnaeus, 1766

Comentarios

- 1) Su localidad tipo es Esmeraldas, Ecuador.

Sipunculus (Sipunculus) Linnaeus, 1766

- 1** Cerebro con extensiones superiores; 42 o más bandas musculares longitudinales
 *S. (S.) polymyotus* Fisher, 1947¹ (C)
 - Cerebro con extensiones laterales o sin ellas; 41 o menos bandas musculares
 longitudinales **2**
- 2(1)** Con 35–41 bandas musculares longitudinales
 *S. (S.) phalloides phalloides* (Pallas, 1774)² (C, Q; P, Q)
 - Con 24–34 bandas musculares longitudinales **3**
- 3(2)** Nefridios libres; extensiones cerebrales laterales largas, filiformes
 *S. (S.) robustus* Keferstein, 1865³ (C, Q)
 - Nefridios parcialmente sujetos a la pared corporal; extensiones cerebrales dorsales, cortas,
 digitadas *S. (S.) nudus* Linnaeus, 1766⁴ (C, Q; P, Q)

Comentarios

- 1) Esta especie fue descrita de Key West, Florida. Silva-Morales & Gómez-Vásquez (2021) registraron a *Sipunculus cf. polymyotus* en el Pacífico sur de México. Ambas especies difieren en el número de bandas, pero es necesaria una revisión de más ejemplares para aclarar la identidad del ejemplar del Pacífico sur de México.
- 2) Son cuestionables los registros de esta especie tanto para el Pacífico oriental tropical (Fisher 1947, Cutler *et al.* 1992), como para el Gran Caribe (Cutler & Cutler 1985, Dean 2001, Vargas & Dean 2009), pues la localidad tipo es la costa de Granada, España.
- 3) La localidad tipo es el Indo-Pacífico occidental, por lo que los registros en el Gran Caribe de Gerould (1913) y Dean *et al.* (2007) son cuestionables.
- 4) La localidad tipo de *S. (S.) nudus* es el Atlántico europeo, por lo que los registros de esta especie tanto para el Pacífico oriental tropical (Steinbeck & Ricketts 1941, Fisher 1952, Cutler *et al.* 1992, Dean 2001, Berrú & Berrú 2013, Hermoso-Salazar *et al.* 2013), como para el Gran Caribe (Gerould 1913, Schulze & Rice 2004, Dean *et al.* 2007, Varela & Schulze 2008, Díaz-Díaz 2011), son cuestionables. Kawauchi & Giribet (2014) realizaron un análisis filogenético de diferentes

poblaciones de *S. (S.) nudus sensu lato*, de todo el mundo, con caracteres morfológicos y moleculares obteniendo una diferenciación de linajes en poblaciones geográficamente alejadas.

Agradecimientos

A Luis Fernando Carrera-Parra y Sergio Salazar-Vallejo por abrirnos las puertas del Laboratorio de Poliquetos de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Chetumal, Quintana Roo, México de donde se obtuvieron algunas fotos para ilustrar este capítulo. A Mario Hernán Londoño-Mesa por permitirnos utilizar algunas fotos tomadas en el Laboratorio del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR) de la Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. Por último y no menos importante, a J. Rolando Bastida-Zavala (UMAR, campus Puerto Ángel), mentor y amigo que siempre nos motivó con el ejemplo, con sus correcciones y recomendaciones para seguir el camino de la Taxonomía. A Gerardo Flores-Taboada, por la traducción de términos de inglés a español y las sugerencias en redacción. Agradecemos a Sarita Frontana-Urbe (Conabio) y Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR), por la cuidadosa revisión de este capítulo.

Referencias

- Adrianov AV & Maiorova AS 2010 Reproduction and development of common species of peanut worms (Sipuncula) from the Sea of Japan. *Russ J Mar Biol* 36: 1–15.
- Andrae J 1882 Beiträge zur anatomie und histologie des *Sipunculus nudus* L. *Zool Jahrb* 36: 201–255.
- Baird WB 1868 Monograph on the species of worms belonging to the subclass Gephyreae. *Proc Zool Soc Lond* 1868: 77–114.
- Berrú PM & Berrú MA 2013 *Sipunculus nudus* (Linnaeus, 1769) primer registro para la region Áncash y el Perú (Sipuncula, Sipunculidae). *Científica* 10: 245–252.
- Boyle MJ & Rice ME 2014 Sipuncula: an emerging model of spiralian development and evolution. *Int J Dev Biol* 58: 485–499.
- Cantera JRK, Orozco C, Londoño-Cruz E & Toro-Farmer G 2003 Abundance and distribution patterns of infaunal associates and macroborers of the branched coral (*Pocillopora damicornis*) in Gorgona Island (Eastern Tropical Pacific). *Bull Mar Sci* 72: 207–219.
- Carrillo-Baltodano AM, Boyle MJ, Rice ME & Meyer MP 2019 Developmental architecture of the nervous system in *Themiste lageniformis* (Sipuncula): New evidence from confocal laser scanning microscopy and gene expression. *J Morph* 280(11): 1628–1650.
- Chamberlin RV 1920 Notes on the sipunculids of Laguna Beach. *J Entomol Zool* 12: 30–31.
- Cutler EB 1969 New species of Sipuncula from the western North Atlantic. *Proc Biol Soc Wash* 82: 209–218.
- Cutler EB 1994 The Sipuncula, their systematics, biology and evolution. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York, 453 pp.
- Cutler EB & Cutler NJ 1980 Sipuncula collected by the R/V Vema. *J Zool, Lond* 190: 193–209.
- Cutler EB & Cutler NJ 1983 An examination of the *Phascolosoma* subgenera *Antillesoma*, *Ruppellisoma* and *Satonus* (Sipuncula). *Zool J Linn Soc* 77: 175–187.
- Cutler EB & Cutler NJ 1985 A revision of the genera *Sipunculus* and *Xenosiphon* (Sipuncula). *Zool J Linn Soc* 85: 219–246.
- Cutler EB & Cutler NJ 1988 A revision of the genus *Themiste* (Sipuncula). *Proc Biol Soc Wash* 101(4): 741–766.
- Cutler EB & Cutler NJ 1989 A revision of the genus *Aspidosiphon* (Sipuncula, Aspidosiphonidae). *Proc Biol Soc Wash* 102: 826–865.
- Cutler EB & Gibbs PE 1985 A phylogenetic analysis of higher taxa in the phylum Sipuncula. *Syst Zool* 34(2): 162–173.
- Cutler EB & Schulze A 2004 Sipuncula from Barbados, including two new for the island plus *Siphonosoma vastum*; first record from the Atlantic Ocean. *Bull Mar Sci* 74(1): 225–228.
- Cutler NJ, Cutler EB & Vargas JA 1992 Peanut worms (Phylum Sipuncula) from Costa Rica. *Rev Biol Trop* 40: 153–158.
- de Quatrefages MA 1847 Études sur les types inférieurs de l'embranchement de Annelés. Mémoire sur l'échiure de Gaertner (*Echiurus Gaertnerii* NOB). *Ann Sci Nat, ser 3, 7*: 307–343.
- de Quatrefages MA 1865 Annélides et géphyriens. *Histoire Naturelle des Annelés Marins et d'Eau Douce*, 794 pp.
- Dean HK 2001 Marine biodiversity of Costa Rica: The phyla Sipuncula and Echiura. *Rev Biol Trop* 2: 85–90.
- Dean K, Hernández-Ávila I & Cutler EB 2007 Sipunculans of the Caribbean coast of Venezuela and Curacao. *Zootaxa* 1431: 45–54.
- Dean HK, Sibaja-Cordero JA, Cortés J, Vargas R & Kawauchi GY 2010 Sipunculans and echiurans of isla del Coco (Cocos Island), Costa Rica. *Zootaxa* 2557: 60–68.
- Díaz-Díaz O 2011 Estado del conocimiento de los sipuncúlidos (Sipunculida) del golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol Inst Oceanogr Ven* 50(2): 167–171.
- Dordel J, Fisse F, Purschke G & Struck TH 2010 Phylogenetic position of Sipuncula derived from multi-gene and phylogenomic data and its implication for the evolution of segmentation. *J Zool Syst Evol Res* 48: 197–207.

- Du XD, Chen ZA, Deng YW & Wang QH 2009 Comparative analysis of genetic diversity and population structure of *Sipunculus nudus* as revealed by mitochondrial COI sequences. *Biochem Genet* 47: 884–891.
- Ferrero-Vicente LM 2014 Distribution and ecology of soft-bottom Sipuncula from the western Mediterranean Sea. Tes Doct, Univ Alicante, España.
- Fidalgo P, Gil J, Passis AM, Pereira P, Melo P, Batista F & da Fonseca LC 2006 The market features of imported non-indigenous polychaetes in Portugal and consequent ecological concerns. *Sci Mar* 70(S3): 287–292.
- Fisher WK 1947 New genera and species of Echiuridae and sipunculid worms. *Proc US Natl Mus* 97: 351–372.
- Fisher WK 1952 The sipunculid worms of California and Baja California. *Proc. U.S. natn. Mus.* 102: 371–450.
- Fonseca AC & Cortés J 1988 Coral borers of the Eastern Pacific: *Aspidosiphon* (A.) *elegans* (Sipuncula: Aspidosiphonidae) and *Pomatogebia rugose* (Crustacea: Upogebiidae). *Pac Sci* 52: 170–175.
- Fonseca AC, Dean HK & Cortés J 2005 Non-colonial coral macro-borers as indicators of coral reef status in the south Pacific of Costa Rica. *Rev Biol Trop* 54: 101–115.
- Frontana-Uribe SC, Hermoso-Salazar M & Solís-Weiss V 2018 Sipunculans from intertidal and lower subtidal coralline substrates of the Mexican Caribbean Sea. *In*: Boyle MJ & Kawauchi GY (eds) *Proceedings of the Second International Symposium on the Biology of the Sipuncula*, Washington, D.C., Smithsonian Institution Scholarly Press, pp: 169–185.
- Gerould JH 1913 The sipunculids of the eastern coast of North America. *Proc US Natn Mus* 44: 373–437.
- Gibbs PE & Cutler EB 1987 A classification of the phylum Sipuncula. *Bull Nat Hist Mus Lond (Zool)* 52: 43–58.
- Guo M, Chen X, Wu Y, Zhang L, Huang W, Yuan Y & Wei D 2017 Angiotensin I - converting enzyme inhibitory peptides from Sipuncula (*Phascolosoma esculenta*): Purification, identification, molecular docking and antihypertensive effects on spontaneously hypertensive rats. *Process Biochem* 63: 84–95.
- Ha NTT, Nhuan MT, Ngoc NT & Dung HT 2007 The distribution of peanutworm (*Sipunculus nudus*) in relation with geo-environmental characteristics. *VNU J Sci, Earth Sci* 23: 110–115.
- Hermoso-Salazar M, Frontana-Uribe S, Solís-Weiss V, Prol-Ledesma RM & Estradas-Romero A 2013 The occurrence of Sipuncula in the Wagner and Consag Basins, Northern Gulf of California. *Cah Biol Mar* 54: 325–334.
- Hyman LH 1959 *The invertebrates*, 5. Smaller coelomate groups. McGraw-Hill, Nueva York.
- Ikeda I 1904 *The Gephyrea of Japan*. *J Coll Sci, Imp Univ Tokyo* 20: 1–87.
- Kawauchi GY 2019 Sipuncula. Consultado el 2 de agosto de 2019 en: <http://www.sipuncula.myspecies.info>
- Kawauchi GY & Giribet G 2010 Are there true cosmopolitan sipunculan worms? A genetic variation study within *Phascolosoma perluceus* (Sipuncula, Phascolosomatidae). *Mar Biol* 157: 1417–1431.
- Kawauchi GY & Giribet G 2014 *Sipunculus nudus* Linnaeus, 1766 (Sipuncula): Cosmopolitan or a group of pseudo-cryptic species? An integrated molecular and morphological approach. *Mar Ecol* 35: 478–491.
- Kawauchi GY & Rice M 2009 Two new species of *Nephasoma* (Sipuncula: Golfingiidae) from the western Atlantic Ocean. *Proc Biol Soc Wash* 122(1): 1–13.
- Kawauchi GY, Sharma PP & Giribet G 2012 Sipunculan phylogeny based on six genes, with a new classification and the descriptions of two new families. *Zool Scr* 41: 186–210.
- Kedra M & Murina G-VV 2007 The sipunculan fauna of Svalbard. *Polar Res* 26: 37–47.
- Kedra M & Wiodarska-Kowalczyk 2008 Distribution and diversity of sipunculan fauna in high Arctic fjord (West Svalbard). *Polar Biol* 31: 1181–1190.
- Lemer S, Kawauchi GY, Andrade SCS, González VL, Boyle MJ & Giribet G 2015 Re-evaluating the phylogeny of Sipuncula through transcriptomics. *Mol Phylog Evol* 83: 174–183.
- Linnaeus C 1766 *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio duodecima, reformata. Vol I: Regnum animale. Holmia, Estocolmo*, 532 pp.
- Maiorova AS & Adrianov AV 2017 Deep-sea sipunculans (Sipuncula) of the northwestern Pacific. *Russ J Mar Biol* 43(3): 181–189.
- Murina VV 1967 Report on the sipunculid worms from the sublittoral zone of Cuba and the Gulf of Mexico. *Zool Zhurnal* 54: 1329–1339.
- Murina VV 1984 Ecology of Sipuncula. *Mar Ecol Prog Ser* 17: 1–7.
- Núñez J, Núñez L & Maggio Y 2011 Invertebrados que se comercializan en Canarias como cebo vivo para la pesca deportiva. *Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente, Gobierno de Canarias*, 40 pp.
- Parry LA, Edgecombe GD, Eibye-Jacobsen D & Vinther J 2016 The impact of fossil data on annelid phylogeny inferred from discrete morphological characters. *Proc R Soc B* 283(1837): 20161378.
- Quiroz-Ruiz MM & Londoño-Mesa MH 2015 Sipunculos (Sipuncula) del Gran Caribe: Lista de especies y bibliografía. *Bol Invest Mar Cost* 44(2): 327–342.
- Rafinesque CS 1814 *Précis des découvertes et travaux somiologiques de Mr. C.S. Rafinesque-Schmaltz entre 1800 et 1814; ou choix raisonné de ses principales découvertes em zoologie et em botanique, pour servir d'introduction à ses ouvrages futurs. Palerme*, 1–55.
- Rice ME 1975 Sipuncula. *In*: Giese AC & JS Pearse (eds) *Reproduction of marine invertebrates*. Nueva York: Academic Press, pp: 67–127.

- Rondelet G 1555 *Universae aquatiliium historiae pars altera, cum veris ipsorum Imaginibue*. Lugduni: M. Bonhome, 242 pp.
- Saiz J 2019 World Sipuncula database. Sipuncula. Consultado el 2 de agosto de 2019 en: World Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxde tails&id=1268>.
- Schulze A 2005 Sipuncula (peanut worms) from Bocas del Toro, Panamá. *Caribb J Sci* 41: 523–527.
- Schulze A & Rice M 2004 Sipuncula diversity at Twin Cays, Belize with a key to the species. *Atoll Res Bull* 521: 1–9.
- Schulze A, Cutler EB & Giribet G 2005 Reconstructing the phylogeny of the Sipuncula. *Hydrobiologia* 535/536: 277–296.
- Schulze AJ, Boyle M, Kawauchi GY, Kerbl A & Worsaae K 2019 Amphinomida/Sipuncula. *In*: Purschke G, Böggemann M & Westheide W (eds) *Handbook of Zoology. Annelida vol. 1. Basal groups and Pleistoannelida, Sedentaria I*. De Gruyter, Germany, pp: 177–216.
- Sedgwick A 1898 Sipunculoidea (Gephyrea, Achaeta). *In*: *A student's textbook of zoology*. Swan Sonnenschain, Londres, volumen 1, 619 pp.
- Silva-Morales I 2020 Reinstatement of *Phascolosoma* (*Phascolosoma*) *varians* Keferstein, 1865 (Sipuncula: Phascolosomatidae) based on morphological and molecular data. *PeerJ* 8: e10238.
- Silva-Morales I & Gómez-Vásquez JD 2021 First records and new species of sipunculans (Sipuncula) from the Southern Mexican Pacific. *Eur J Taxon* 740: 77–117.
- Silva-Morales I, López-Aquino MJ, Islas-Villanueva V, Ruiz-Escobar F & Bastida-Zavala JR 2019 Morphological and molecular differences between the Amphiamerican populations of *Antillesoma* (Sipuncula: Antillesomatidae), with the description of a new species. *Rev Biol Trop* 67(S5): 101–109.
- Staton JL 2003 Phylogenetic analysis of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene from 13 sipunculan genera: intra- and interphylum relationships. *Invert Biol* 122: 252–264.
- Steinbeck J & Ricketts EF 1941 *Sea of Cortez: A leisurely journal of travel and research*. Viking Press, Nueva York, 598 pp.
- Stephen AC 1965 Echiura and Sipuncula from the Israel south Red Sea Expedition. *Sea Fish Res Sta Haifa, Bull* 40: 79–83.
- Stephen AC & Edmonds SJ 1972 The phyla Sipuncula and Echiura. Trustees of the British Museum (Natural History), Londres, 528 pp.
- Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C & McHugh D 2007 Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. *BMC Evol Biol* 7: 57.
- Varela C & Schulze A 2008 An updated checklist of the sipunculans (Phylum Sipuncula) of Cuba. *Cocuyo* 17: 9–11.
- Vargas JA & Dean HK 2009 Part 12 Sipunculans. *In*: Wehrtann IS & Cortés J (ed) *Marine biodiversity of Costa Rica, Central America*. Springer, Costa Rica, pp: 119–120.