



ANÉLIDOS MARINOS

DE MÉXICO Y AMÉRICA TROPICAL

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

ANÉLIDOS MARINOS

DE MÉXICO Y AMÉRICA TROPICAL

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

EDITORES



UANL

Editorial Universitaria
Universidad Autónoma de Nuevo León



UANL

Rogelio Garza Rivera
Rector

Santos Guzmán López
Secretario General

Emilia Edith Vasquez Farías
Secretaría Académica

Celso José Garza Acuña
Secretario de Extensión y Cultura

Antonio Ramos Revilla
Director de Editorial Universitaria

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

Anélidos Marinos de México y América Tropical

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

Primera Edición, 2021

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

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

PRÓLOGO

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Asturias, 29 de julio de 2021

Guillermo San Martín

ÍNDICE DE AUTORES

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Yessica Chávez López
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad
Chetumal, Departamento de Sistemática y
Ecología Acuática, Chetumal, Quintana Roo,
México. yess.ch105@gmail.com

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

ÍNDICE DE REVISORES

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

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

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

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

Carmen T. Rodríguez Fernández
Universidad de Carabobo,
Venezuela

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Sarita Claudia Frontana Uribe
CONABIO
Ciudad de México, México

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

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

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

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

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

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

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

Yasmín Dávila-Jiménez
CINVESTAV
Mérida, Yucatán
México

CONTENIDO

Prólogo	iii
Índice de Autores	v
Índice de Revisores	viii
1. Introducción	
Sergio I. Salazar-Vallejo & Jesús Angel de León-González	1
2. Morfología, Métodos, Clave para Familias y Clasificación	
Leslie H. Harris, Jesús Angel de León-González & Sergio I. Salazar-Vallejo	9
3. Acoetidae Kinberg, 1856	
Isabel C. Molina-Acevedo & Tulio F. Villalobos-Guerrero	41
4. Acrocirridae Banse, 1969	
Sergio I. Salazar-Vallejo	53
5. Alciopidae Ehlers, 1864	
María Ana Fernández-Álamo	61
6. Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1980	
Vivianne Solís-Weiss & Pablo Hernández-Alcántara	73
7. Ampharetidae Malmgren, 1866	
Pablo Hernández-Alcántara, Vivianne Solís-Weiss & Diana Carapia-Alvarado	81
8. Amphinomidae Savigny <i>in</i> Lamarck, 1818	
Beatriz Yáñez-Rivera & Elizabeth Borda	105
9. Aphroditidae Malmgren, 1867	
Christopher Cruz-Gómez, Paulina Hernández-Moreno & J. Rolando Bastida-Zavala	121
10. Capitellidae Grube, 1862	
María Elena García-Garza	135
11. Chaetopteridae Audouin & Milne-Edwards, 1833	
Fernando Ruiz-Escobar, Andrea Glockner-Fagetti & J. Rolando Bastida-Zavala	153
12. Chrysopetalidae Ehlers, 1864	
Christopher Cruz-Gómez, Sergio I. Salazar-Vallejo & Zyanya G. Mora-Vallín	167

13. Cirratulidae Ryckholt, 1851	
Oscar Díaz-Díaz & Sergio I. Salazar-Vallejo	187
14. Cossuridae Day, 1963	
J. Rolando Bastida-Zavala & Aideé Egremy-Valdez	209
15. Dorvilleidae Chamberlin, 1919	
Luis F. Carrera-Parra	217
16. Eulepethidae Chamberlin, 1919	
Patricia Salazar-Silva	231
17. Eunicidae Berthold, 1827	
Luis F. Carrera-Parra & Isabel C. Molina-Acevedo	241
18. Euphrosinidae Williams, 1851	
Beatriz Yáñez-Rivera & Elizabeth Borda	267
19. Fauveliopsidae Hartman, 1971	
Sergio I. Salazar-Vallejo	275
20. Flabelligeridae de Saint-Joseph, 1894	
Sergio I. Salazar-Vallejo	281
21. Glyceridae Grube, 1850	
Jesús Angel de León-González, María Elena García-Garza, María Ana Tovar-Hernández & Iliana Torres-Manríquez	297
22. Goniadidae Kinberg, 1866	
Jesús Angel de León-González, María Elena García-Garza & María Ana Tovar-Hernández	313
23. Hesionidae Grube, 1850	
Sergio I. Salazar-Vallejo & Alexandra E. Rizzo	331
24. Hirudinida Lamarck, 1818	
Alejandro Ocegüera-Figueroa, Fernando Ruiz-Escobar & Gerardo Torres-Carrera	347
25. Iospilidae Bergström, 1914	
María Ana Fernández-Álamo	355
26. Longosomatidae Hartman, 1944	
Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss	361

27. Lopadorhynchidae Claparède, 1868	
María Ana Fernández-Álamo	367
28. Lumbrineridae Schmarda, 1861	
Luis F. Carrera-Parra	375
29. Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888	
Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss	393
30. Maldanidae Malmgren, 1867	
Sergio I. Salazar-Vallejo & Oscar Díaz-Díaz	407
31. Microphthalmidae Hartmann-Schröder, 1971	
Sergio I. Salazar-Vallejo, Alexandra E. Rizzo, Jesús Angel de León-González, Luis F. Carrera-Parra	429
32. Nephtyidae Grube, 1850	
Pablo Hernández-Alcántara, Vivianne Solís-Weiss & Juan Pérez-Torrijos	439
33. Nereididae Lamarck, 1818	
Jesús Angel de León-González, Tulio F. Villalobos-Guerrero & Víctor M. Conde-Vela	453
34. Oeonidae Kinberg, 1865	
Luis F. Carrera-Parra	489
35. Oligochaeta Grube, 1850	
Carlos Fragoso & Patricia Rojas	501
36. Onuphidae Kinberg, 1865	
Luis F. Carrera-Parra	513
37. Opheliidae Malmgren, 1867	
Alejandra G. Lagunas-Pérez, Sergio I. Salazar-Vallejo & Jesús Angel de León-González.....	533
38. Orbiniidae Hartman, 1942	
Vivianne Solís-Weiss, Adriana Barbosa-López, Pablo Hernández-Alcántara & Margarita Hermoso-Salazar	545
39. Oweniidae Rioja, 1917	
Tulio Fabio Villalobos-Guerrero	561
40. Paralacydoniidae	
Alexandra E. Rizzo	581

41. Paraonidae Cerruti, 1909	
Jesús Angel de León-González & Pablo Hernández-Alcántara	587
42. Pectinariidae de Quatrefages, 1866	
Mario Hernán Londoño-Mesa	611
43. Phyllodocidae Örsted, 1843	
Tulio F. Villalobos.Guerrero, Isabel C. Molina-Acevedo, Andrea Glockner-Fagetti & Aideé Egremy-Valdez	619
44. Pilargidae de Saint-Joseph, 1899	
Sergio I. Salazar-Vallejo & Alexandra E. Rizzo	645
45. Polynoidae Kinberg, 1856, incluyendo Iphonidae Kinberg, 1856	
Patricia Salazar-Silva	661
46. Pontodoridae Bergström, 1914	
María Ana Fernández-Álamo	691
47. Sabellariidae Johnston, 1865	
Yessica Chávez López & José Rolando Bastida-Zavala	695
48. Sabellidae Latreille, 1825	
María Ana Tovar-Hernández & Kirk Fitzhugh	717
49. Scalebrigmatidae Malmgren, 1867	
Alexandra E. Rizzo & Sergio I. Salazar-Vallejo	765
50. Serpulidae Rafinesque, 1815	
José Rolando Bastida-Zavala & Juan Pablo Sánchez-Ovando	773
51. Siboglinidae Caullery, 1914	
María Ana Tovar-Hernández & Sergio I. Salazar-Vallejo	835
52. Sigalionidae Kinberg, 1856: Sigalioninae Kinberg, 1856 y otras subfamilias	
Patricia Salazar-Silva & Sergio I. Salazar-Vallejo	855
53. Sigalionidae: Pisioninae Ehlers, 1901	
Diana L. Salcedo, Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss	875
54. Sipuncula Sedgwick, 1898	
Itzahí Silva-Morales & Julio Daniel Gómez-Vásquez	885

55. Sphaerodoridae Malmgren, 1867	
Alexandra E. Rizzo & Sergio I. Salazar-Vallejo	905
56. Spionidae Grube, 1850	
Víctor Hugo Delgado-Blas	913
57. Sternapsidae Carus, 1863	
Sergio I. Salazar-Vallejo, Oscar Díaz-Díaz & Nicolás Rozbaczylo	947
58. Syllidae Grube, 1850	
Gerardo Góngora-Garza	957
59. Terebellidae Grube, 1850	
Mario Hernán Londoño-Mesa	997
60. Tomopteridae Grube, 1848	
María Ana Fernández-Álamo	1015
61. Traviisidae Hartmann-Schröder	
Alexandra E. Rizzo & Sergio I. Salazar-Vallejo	1023
62. Trichobranchidae Malmgren, 1866	
Vivianne Solís-Weiss, Mario H. Londoño-Mesa & Pablo Hernández-Alcántara	1033
63. Trochochaetidae	
Araceli Jaquelin Mercado-Santiago, Pablo Hernández- Alcántara & Vivianne Solís-Weiss	1041
64. Typhloscolecidae Uljanin, 1878	
María Ana Fernández-Álamo	1049

1. Introducción

Sergio I. Salazar-Vallejo¹ & Jesús Angel de León-González²

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

2) Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas

Pasado

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

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

Penosamente, se repitieron los esfuerzos para enlistar especies de regiones o estados sin tener esta consideración en mente. Por último, no hicimos crítica alguna sobre los registros de especies escandinavas, del Canadá, o de Sudáfrica en aguas someras de la región. La primera edición de este libro trató de resolver estas cuestiones zoogeográficas, pero el uso de códigos no aclaró la

situación. A decir de algunos miembros del comité editorial, siguieron forzándose las rutas de las claves para arribar a especies de litorales orientales con materiales de los occidentales, o viceversa. También hubo registros anómalos en los litorales regionales. Debemos modificar nuestro quehacer y evitar repetir problemas o generar nuevos. Confiamos que la proporción de especies de amplia distribución seguirá reduciéndose conforme mejoremos la calidad de nuestro trabajo taxonómico, excepción hecha de las especies movidas para fines de maricultura, o introducidas en el agua de lastre o incrustaciones.

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

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

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

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

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

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

Estado actual

Reconocemos que el panorama regional es muy distinto del que teníamos hace una década. Por un lado, una compilación reciente por Pamungkas *et*

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

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

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

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

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

Futuro

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

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

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

Comprendemos este esfuerzo colectivo como una herramienta adicional para promover el estudio de la taxonomía de los poliquetos. Debemos enfatizar que esta serie de contribuciones no pueden tomarse como obras

definitivas. De ser así, daríamos la falsa impresión de que no queda nada por hacer, cuando en realidad por lo menos un 30–45% de las especies regionales son indescritas. Clarificar la situación mediante estudios faunísticos o taxonómicos debe ser parte de nuestra nueva responsabilidad colectiva.

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

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

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

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

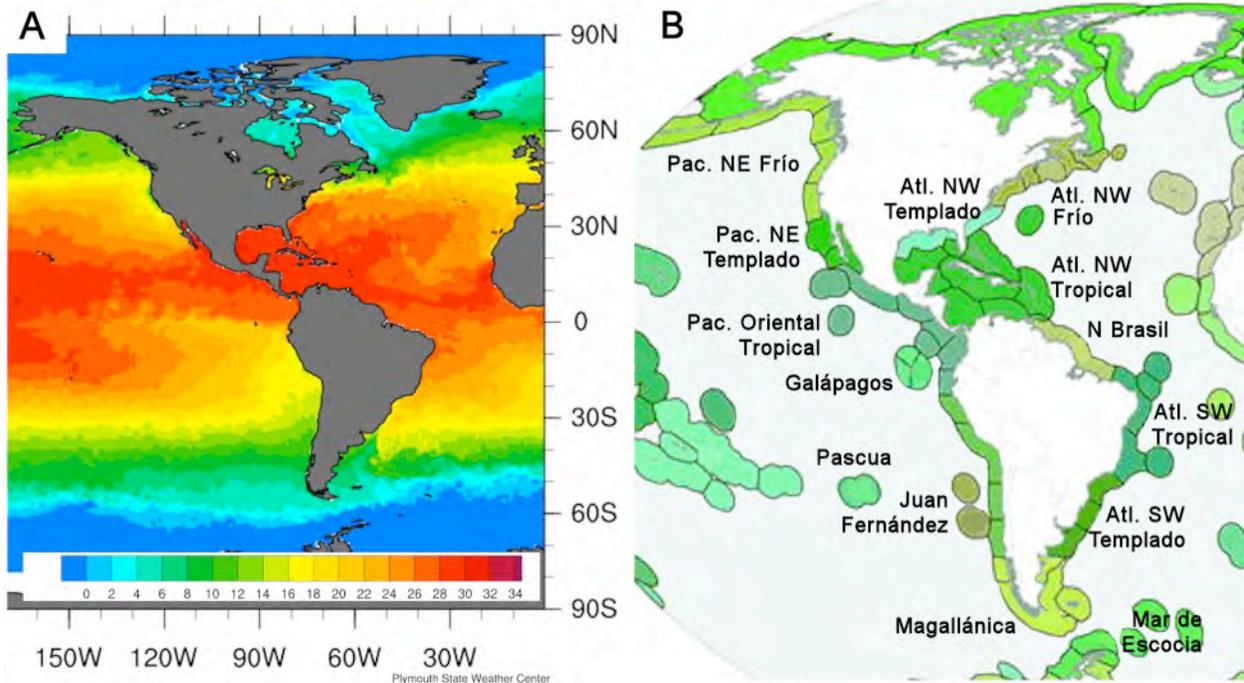


Figura 1. A) Isotermas superficiales de los mares del continente americano. B) Provincias biogeográficas marinas de América (modificada de Spalding *et al.* 2007).

Reto

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

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

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

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

con lo que hay muchos géneros monotípicos y aunque parezca resultado del poco conocimiento sobre el grupo, es una característica de la naturaleza observable entre las plantas (Malik

2017) y entre los animales. Entre los metazoos hay 28–43% de géneros monotípicos, y entre los invertebrados marinos representan el 37% del total de géneros (Sigwart *et al.* 2018).

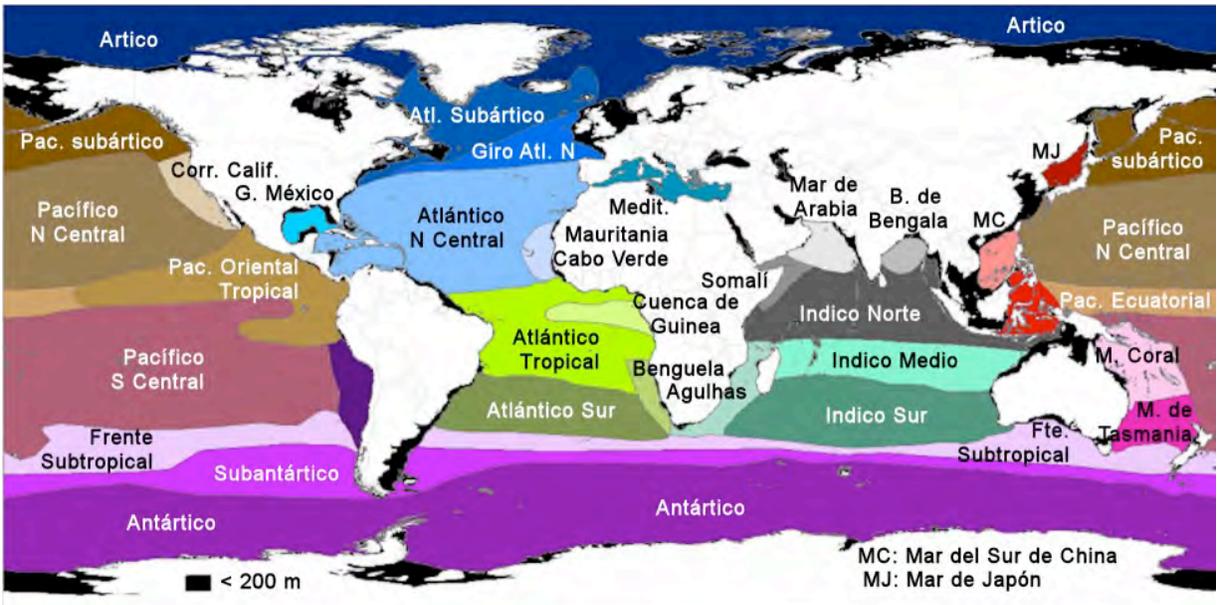


Figura 2. Ecoregiones mesopelágicas de los océanos del mundo (en rojo los mares de Filipinas e Indonesia; modificada de Sutton *et al.* 2017).

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

Otras especies han mostrado cambios catastróficos. El erizo *Diadema antillarum* Philippi, 1845 casi desapareció por completo del Gran Caribe en 1983–1984, y su recuperación se estimó en un 12% de la abundancia previa al colapso (Lessios 2016). Las poblaciones de otras especies abundantes también se han reducido, a menudo como resultado de enfermedades novedosas, tales como aquellas en algunas estrellas del Atlántico como *Asterias forbesi* (Desor, 1848), o del Pacífico como *Pisaster ochraceus* (Brandt, 1835), aunque los

episodios también han impactado a otros grupos de invertebrados en el Pacífico oriental templado (Jurgens *et al.* 2015, Menge *et al.* 2016, Bucci *et al.* 2017). Estos estudios se realizaron en invertebrados que alcanzan gran tamaño y pueden verse con facilidad, mientras que sigue siendo enigmático lo que está ocurriendo entre las especies de menor tamaño, o aquellas que sean difíciles de observar a simple vista. Sin embargo, se han notado diferencias notables, mensuales y estacionales, en la abundancia de poliquetos estuarinos en la India (Chakraborty & Choudhury 1997), o en Australia (Dürr & Semeniuk 2000), de neréidos de playas rocosas en el Mediterráneo (Meghlaoui *et al.* 2015), o de la infauna en el Pacífico de Costa Rica (Vargas-Zamorano *et al.* 2015).

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

Agradecimientos

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

Referencias

- Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds). 2000. Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia, 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, 465 pp
- Bone D, Rodríguez CT & Chollett K. 2011. Polychaeta diversity in the continental shelf off the Orinoco River delta, Venezuela; pp 87–98 *In* Changing Diversity in Changing Environment. Grillo O y Venora G (eds), InTech: Rijeka, 392 pp.
- Bucci C, Francoeur M, McGreal J, Smolowitz R, Zazueta-Novoa V, Wessel GM & Gomez-Chiarri M. 2017. Sea star wasting disease in *Asterias forbesi* along the Atlantic coast of North America. PLoS ONE 12(12): e0188523, 20 pp.
- Castillo-Páez A, Sandoval-Castillo J, Corro-Espinoza D, Tovar-Ávila J, Blanco-Parra MP, Saavedra-Soto NC, Sosa-Nishizaki O, Galván-Magaña F & Rocha-Olivares A. 2017. Cutting through the Gordian knot: unravelling morphological, molecular and biogeographical patterns in the genus *Zapteryx* (guitarfish) from the Mexican Pacific. ICES J Mar Sci 74: 1630-1638.
- Chakraborty SK & Choudhury A. 1997. Occurrence and abundance of benthic polychaetes in Hooghly Estuary, Sagar Island, India. J Mar Biol As India 39: 140–147.
- Costello MJ, Tsai P, Wong PS, Cheung AKL, Basher Z & Chaudhary C. 2017. Marine biogeographic realms and species endemism. Nature Comm 8: 1057, 10 pp.
- Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.
- Demopoulos AWJ, Bourque JR & Frometa J. 2014. Biodiversity and community composition of sediment macrofauna associated with deep-sea *Lophelia pertusa* habitats in the Gulf of Mexico. Deep-Sea Res 1, 93: 91–103.
- Díaz-Díaz O, Bone D, Rodríguez CT & Delgado-Blas VH. 2017. Poliquetos de Sudamérica. Inst Oceanogr Venezuela, Vol Esp, 149 pp.
- Dürr V & Semeniuk TA. 2000. Long-term spatial dynamics of polychaetes in Leschenault Inlet estuary. J R Soc W Austral 83: 463–474.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. Nat Hist Mus Los Angeles Co, Sci Ser 28: 1–188.
- Fauchald K & Reimer AA. 1975. Clave de poliquetos panameños con la inclusión de una clave para todas las familias del mundo. Bol Inst Oceanogr Univ Oriente 14: 71-94.
- Felder DL & Camp DK. 2009. Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota. 1. Biodiversity. Texas A&M, College Station, 1393 pp.
- Forrest BM & Creese RG. 2006. Benthic impacts of intertidal oyster culture, with consideration of taxonomic sufficiency. Environm Monit Assessm 112: 159–176.
- Goffredi SK (+ 13 autores). 2017. Hydrothermal vent fields discovered in the southern Gulf of California clarify the role of habitat in augmenting regional diversity. Proc R Soc B 284: 20170817, 10 pp.
- Jones FC. 2008. Taxonomic sufficiency: The influence of taxonomic resolution on freshwater bioassessments using benthic macroinvertebrates. Environm Res 16: 45–69.
- Jurgens LJ, Rogers-Bennett L, Raimondi PT, Schiebelhut LM, Dawson MN, Grosberg RK & Gaylord B. 2015. Patterns of mass mortality among rocky shore invertebrates across 100 km of Northeastern Pacific coastline. PLoS ONE 10(6): e0126280, 21 pp.
- Krumhansl KA (+ 36 coautores). 2016. Global patterns of kelp forest change over the past half-century. Proc Natl Acad Sci 113: 13785–13790.
- Lessios HA. 2016. The great *Diadema antillarum* die-off: 30 years later. Ann Rev Mar Sci 8: 267–283.
- Low-Pfeng A & Peters-Recagno EM (eds). 2014. La Frontera Final: El Océano Profundo. SEMARNAT, México, 304 pp.
- MacIntosh H (+ 30 coautores). 2018. Invertebrate diversity in the Deep Great Australian Bight (200–5000 m). Mar Biodiv Rec 11: 23, 21 pp
- Malik V. 2017. The genus: a natural or arbitrary entity. Plant Arch 17: 251–257.
- Matabos M, Plouviez S, Hourdez S, Desbruyères D, Legendre P, Warén A, Jollivet D & Thiébaud E. 2011. Faunal changes and geographic crypticism indicate the occurrence of a biogeographic transition zone along the southern East Pacific Rise. J Biogeogr 38: 575–594.

- McClain CR & Hardy SM. 2010. The dynamics of biogeographic ranges in the deep sea. *Proc R Soc B* 277: 3533–3546.
- Meghlaoui Z, Daas T, Snani M, Daas-Maamcha O & Scaps P. 2015. Annual variations of the presence of Nereididae (Annelida: Polychaeta) from intertidal rocky shores along the coast of Algeria. *Check List* 11(6): 1808, 9 pp.
- Menge BA, Cerny-Chipman EB, Johnson A, Sullivan J, Gravem S & Chan F. 2016. Sea star wasting disease in the keystone predator *Pisaster ochraceus* in Oregon: insights into differential population impacts, recovery, predation rate, and temperature effects from long-term research. *PLoS ONE* 11(5): e0153994, 28 pp.
- Miller I, Sweatman H, Cheal A, Emslie M, Johns K, Jonker M & Osborne K. 2015. Origins and implications of a primary crown-of-thorns starfish outbreak in the southern Great Barrier Reef. *J Mar Biol* 2015: 809624, 10 pp.
- Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ. 2019. Progress and perspectives in the discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. *Helgol Mar Res* 73: 4, 10 pp.
- Poloczanska ES (+ 10 coautores). 2016. Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Front Mar Sci* 3:62, 21 pp.
- Prentiss NK, Vasileiadou K, Faulwetter S, Arvanitidis C & ten Hove HA. 2014. A new genus and species of Serpulidae (Annelida, Polychaeta, Sabellida) from the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3900: 204–222.
- Prouty NG, Campbell PL, Mienis F, Duineveld G, Demopoulos AWJ, Ross SW & Brooke S. 2016. Impact of Deepwater Horizon oil spill on food supply to deep-sea benthos communities. *Est Coast Shelf Sci* 169: 248–254.
- Purschke G, Böggemann M & Westheide W. 2019. Annelida: Basal groups and Pleistoannelida, Sedentaria I. *Handbook of Zoology*. DeGruyter, Berlin, 480 pp.
- Qu F, Nunnally CC, Lemanski JR, Wade TL, Amon RMW & Rowe GT. 2016. Polychaete annelid (segmented worms) abundance and species composition in the proximity (6–9 km) of the Deep Water Horizon (DWH) oil spill in the deep Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res* 2 129: 130–136.
- Rivera CG & Romero de Rivera MY. 2008. Checklist of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from El Salvador, Eastern Pacific. *CheckList* 4:18–30.
- Ross SW, Rhode M & Brooke S. 2017. Deep-sea coral and hardbottom habitats on the west Florida slope, eastern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res* 1, 127:114–128.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. *Polychaetes*. Oxford Univ. Press, Oxford, 354 pp.
- Salazar-Vallejo SI, Carrera-Parra LF, González NE & Salazar-González SA. 2014. Biota portuaria y taxonomía. *In: Low-Pfeng AM, Quijón PA & Peters-Recagno EM (eds) Especies Invasoras Acuáticas: Casos de Estudio en Ecosistemas de México*. SEMARNAT, INECC & Univ. Prince Edward Island, México, pp 33-54.
- Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Salices-Polanco H. 1989(1988). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México: Generalidades, Claves Ilustradas para Familias y Géneros, y Bibliografía-Lista de Especies*. Libros, Univ. Autón. Baja Calif. Sur, La Paz, 211 pp.
- Schoener TW. 1987. The geographical distribution of rarity. *Oecologia* 74: 161–173.
- Sigwart JD, Sutton MD & Bennett KD. 2018. How big is a genus? Towards a nomothetic systematics. *Zool J Linn Soc* 183: 237–252.
- Spalding MD (+ 14 coautores). 2007. Marine ecoregions of the World: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57: 573–583.
- Sutton TT (+ 23 coautores). 2017. A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. *Deep-Sea Res* I 126: 85–102.
- Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P, de León-González JA, Carrera-Parra LF & Salazar-Vallejo SI. 2014. Biodiversidad de Polychaeta (Annelida) en México. *Rev Mex Biodiv Supl* 85: S190–S196.
- Vargas-Zamorano JA, Sibaja-Cordero JA, Dean HK & Solano-Ulate S. 2015. Abundance patterns (1984–1987 / 1994–1998) of polychaete worms (Annelida) from an estuarine tidal flat, Pacific, Costa Rica. *Cuad Invest UNED* 7(2): 233–248.
- Vermeij GJ & Grosberg RK. 2018. Rarity and persistence. *Ecol Lett* 21: 3–8.
- Washburn T, Rhodes ACE & Montagna PA. 2016. Benthic taxa as potential indicators of a deep-sea oil spill. *Ecol Indic* 71: 587–597.
- Wehrtmann I & Cortés J. 2009. Marine biodiversity of Costa Rica, Central America. *Monogr Biol* 86: 1–538.

2. Morfología, Métodos, Clave para Familias y Clasificación

Leslie H. Harris¹, Jesús Angel de León-González²
& Sergio I. Salazar-Vallejo³

1) Los Angeles Natural History Museum
lharris@nhm.org, exogone@hotmail.com

2) Facultad de Ciencias Biológicas, UANL

3) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Morfología

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

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

Peristomio. De manera hipotética, estaría formado por un anillo muscular bien definido e incluyendo la boca y bien delimitado del prostomio y del primer segmento. Sin embargo, es muy raro que esté tan bien definido ya que suele estar fusionado con el prostomio (Fig. 1D), con el primer segmento o los primeros segmentos pueden estar desplazados anteriormente, lo que se denomina cefalización. Estas diferencias en el grado de fusión hacia el prostomio o con los segmentos siguientes, implican una marcada

reducción del peristomio, aunque dicha tendencia es variable. Así, varias familias muestran un peristomio bien definido y sin apéndices accesorios como en los lumbrinéridos (Fig. 1G), o en los maldánidos (Fig. 1L). En algunos eunícidos, el peristomio forma un tubo carnoso bien definido y a menudo lleva un par de cirros en posición dorsal, los cirros peristomiales (Fig. 1H). Los miembros de otras familias pueden mostrar cirros alargados que se forman en los primeros segmentos, pero que como dichos segmentos están a menudo desplazados hacia el prostomio llegando incluso a estar a la misma altura que la boca, entonces se denominan cirros tentaculares dado que no surgen desde el peristomio. Ejemplos de tales casos son polinoidos (Fig. 1C), sílidos (Fig. 1D), filodócidos (Fig. 1E), o neréididos (Fig. 2F). Algunos géneros de cirratúlidos (Fig. 1J) muestran filamentos múltiples en segmentos del cuerpo y también se denominan cirros tentaculares.

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

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

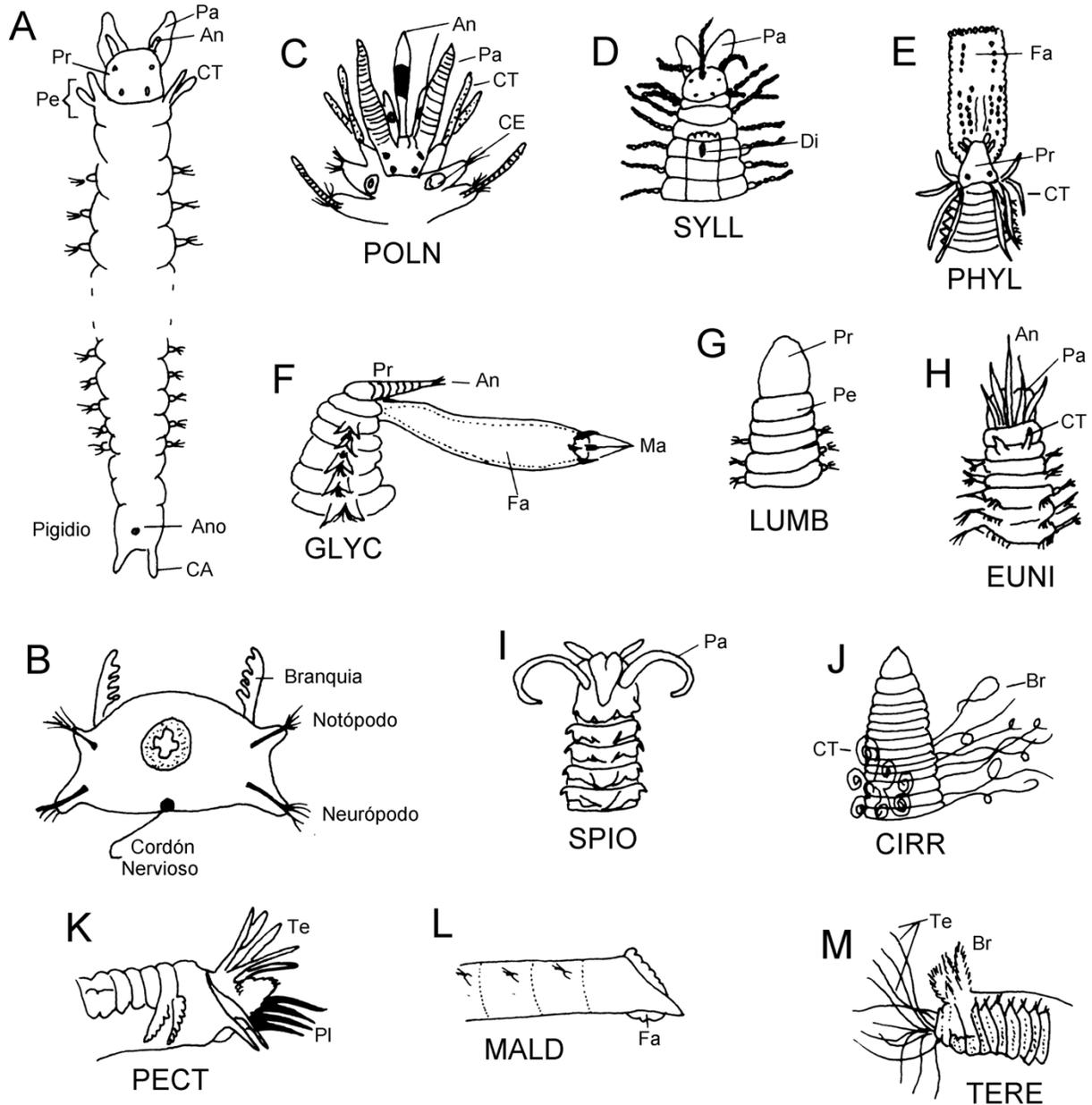


Figura 1. Morfología de los poliquetos y del extremo anterior. A) Esquema de un poliqueto, VD, B) Mismo, corte transversal, C) Polinoide, VD, D) Sílido, VD, E) Filodócido, VD, F) Glicérico, VL, G) Lumbrinérido, VD, H) Eunicido, VD, I) Espiónido, VD, J) Cirratúlido, VD, K) Pectinárido, VL, L) Maldánido,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

Faringe. La porción más anterior del tubo digestivo es eversible en gran número de familias de poliquetos; se denomina faringe y presenta características de importancia taxonómica. Hay dos tipos básicos (Dales 1962, 1977): de placa muscular ventral o axial simétrica, que puede estar seguida de una región muscularizada.

Empero, su utilidad en la clasificación es limitada porque en algunas familias se presentan ambos tipos. Su uso en taxonomía estriba en los ornamentos u órganos accesorios de la misma. La faringe de muchas familias está cubierta por papilas y pueden ser abundantes y redondeadas como en los capitélidos (Fig. 2C), aguzadas y en

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

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

Parápodos. En términos generales, hay una relación entre el tipo de vida del poliqueto y el desarrollo de sus parápodos. Así, algunas formas pelágicas o epifaunísticas los tienen muy desarrollados, mientras que las formas infaunísticas exhiben una marcada reducción en dichos apéndices. Aparentemente, esto guarda relación con la viscosidad del medio en que se mueven. En medios de baja viscosidad, como en la columna de agua o en la interfase agua-sedimento, los poliquetos adaptados a dichos ambientes presentan parápodos con grandes proyecciones lobulares, cirriformes, foliosas (Fig. 2I) o lamelares (Fig. 3B) como en los alciópodos, tomoptéridos, filodócidos y néftidos. Ocurre lo contrario en el sedimento donde la alta viscosidad ha sido la presión de selección para que los poliquetos presenten parápodos reducidos como en los arenicólidos (Fig. 3D) y en formas excavadoras o residentes permanentes de tubos, casi desaparecen. Tal es el caso de los cirratúlidos (Fig. 1J), maldánidos (Fig. 1L), lumbrinéridos (Fig. 2H), o sabélidos (Fig. 3E). Una prueba adicional de esta tendencia es la transformación del parápodo típico de los nereídidos y un complejo complemento para la natación durante la epitokia

(ver adelante). Los lóbulos parapodiales se expanden mucho e incluso las setas son reemplazadas por setas con forma de pala o palea. Sin embargo, como muchas otras peculiaridades de estos anélidos, esto es sólo una tendencia y no una regla general. Por ejemplo, los ofélidos de la especie *Polyophtalmus pictus* habitan fondos blandos, y semejan un nemátodo por lo liso y rígido de su pared corporal; sin embargo, pueden nadar fácilmente. También se ha notado que algunos glicéridos, formas típicas de la infauna, invaden la columna de agua durante la noche sin fines reproductivos.

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

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

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

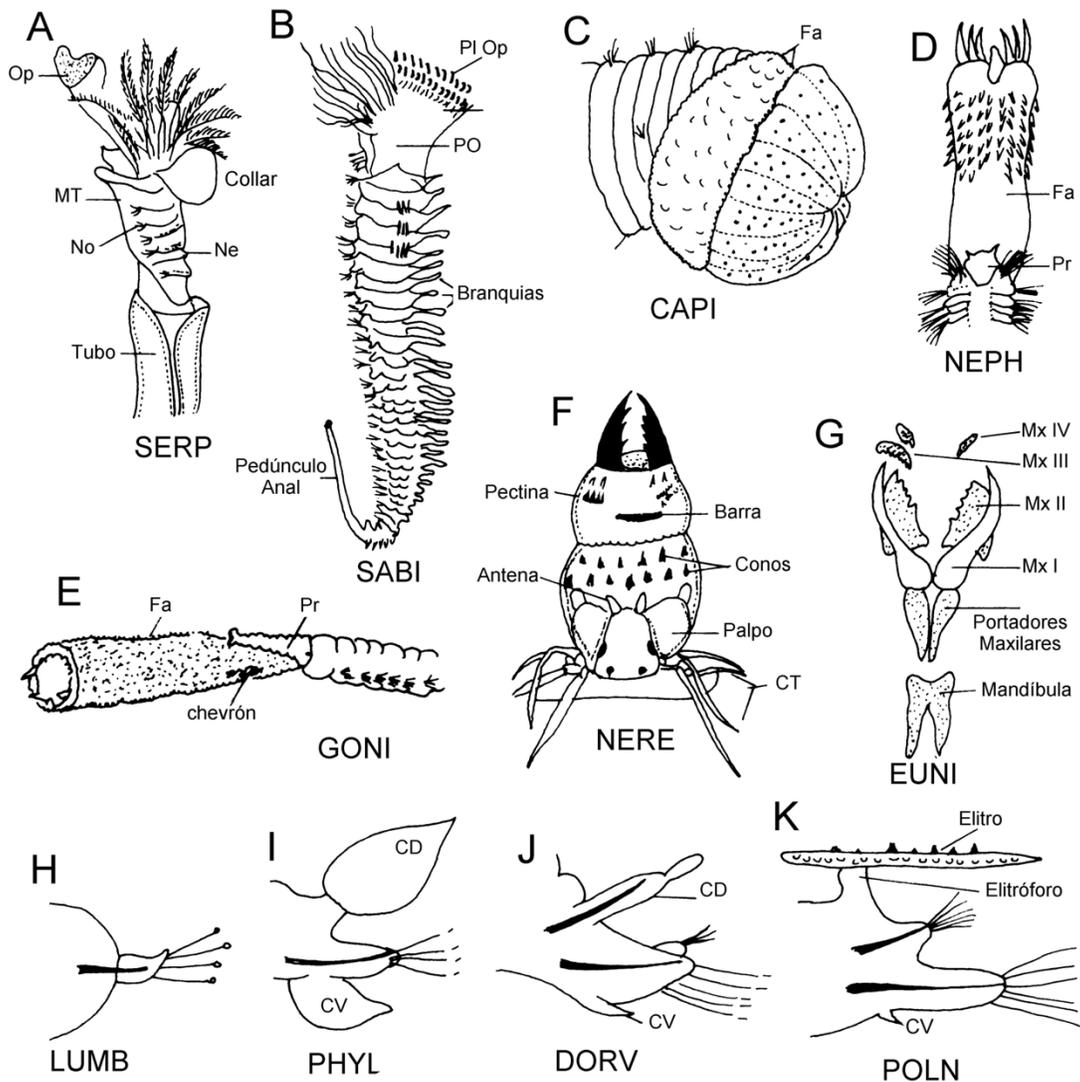


Figura 2. Acrón, faringe y parápodos. A) Serpúlido, VL, B) Sabelárido, VL, C) Acrón de capitélido, VL, D) Acrón de néftido, VD, E) Acrón de goniádido, VL, F) Acrón de neréidido, VD, G) Complejo maxilar de eunícido, observado por disección, H) Parápodo de lumbrinérido, I) Parápodo de filodócido, J) Parápodo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

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

Otras dos estructuras internas de los parápodos pueden ser relevantes para la identificación. Las acículas son afiladas, por lo general, pero la intensidad de su color y el desarrollo de la punta pueden ser relevantes; la clave siguiente indica las raras acículas con forma

de T horizontal, que se pueden ver por transparencia cuando el poliqueto está vivo. De llevarlas, se trataría de un miembro de los poliquetos escamosos y de la familia de los eulepétidos. La otra variación interesante en el interior de los parápodos también se presenta en poliquetos escamosos y consiste en la presencia de glándulas complejas, arregladas en espiral, y que producen filamentos múltiples, aparentemente para construir el tubo. También pueden observarse por transparencia o al montar el

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

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

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

Las setas están formadas de un complejo de quitina y proteína y pueden separarse en tres tipos principales: simple, articulada, y uncino. Las setas simples son generalmente largas y delgadas y pueden ser capilares simples (Fig. 3M), espiralmente espinulosos (Fig. 3J), limbados (Fig. 3Q), bilimbados, a veces con denticulos distales (Fig. 3R), o subdistalmente limbados (tipo *Apomatus*) (Fig. 3S). Otras pueden estar modificadas; si se ensanchan distalmente se

denominan paleas (Fig. 3O) o lanceoladas (Fig. 3V), tener forma de arpón (Fig. 3I), ser verticilada o distalmente hirsuta (Fig. 3K), furcada o liriforme (Fig. 3P), basalmente dentada y distalmente espinulosa (Fig. 3T), geniculada (Fig. 3U), espatulada, a veces mucronada (Fig. 3Y), pectinada (Fig. 3X). Algunas setas simples están a menudo protegidas por una caperuza o capucha y se denominan ganchos cubiertos (Fig. 4C, L), aunque en otros casos, no presentan cubierta y se denominan de acuerdo a su dentición como bidentados (Fig. 4O) o tridentados (Fig. 4P).

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

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

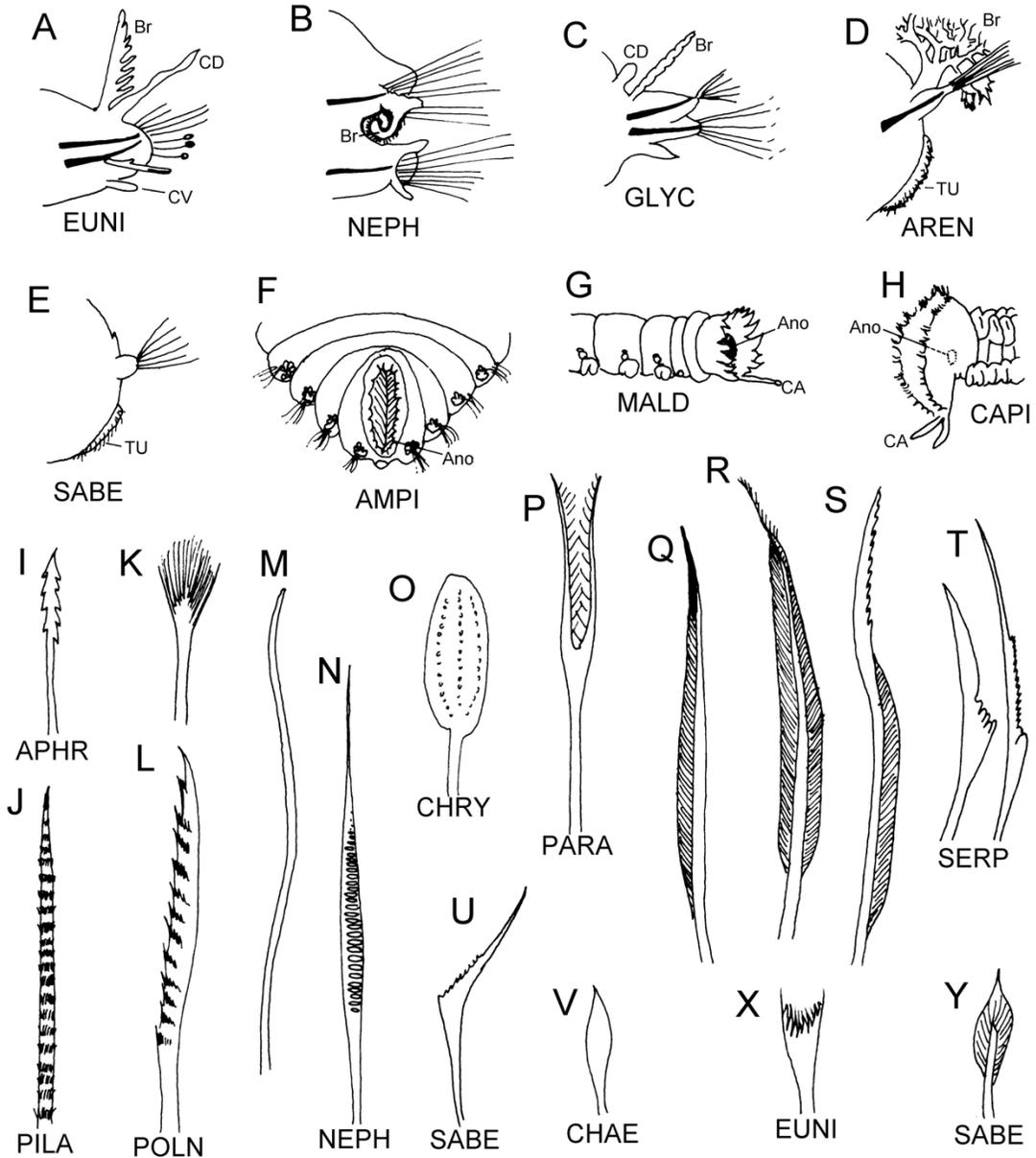


Figura 3. Parápodos, pigdios y setas. A) Eunicido, B) Néftido, C) Glicérico, D) Arenicólido, E) Sabélido, F) Anfinómido, G) Maldánido, H) Capitélido, I–Y) Setas simples de varias familias (Abreviaturas: Br = Branquia, CA = Cirros anales, CD = Cirro dorsal, CV = Cirro ventral).

Los uncinos son placas pequeñas cuya función es anclar el cuerpo del poliqueto al tubo que habita. Pueden ser largos, casi rectos, y entonces se les denomina aciculares (Fig. 4N, S, Y), o ser quizá largos y con el manubrio muy recurvado, de modo que semejan el perfil de un ave, y entonces

se denominan aviculares (Fig. 4Q, R, W, Z), aunque lleguen a carecer del manubrio. Cuando esto es el caso, el uncino es una placa dentada (Fig. 4V, X).

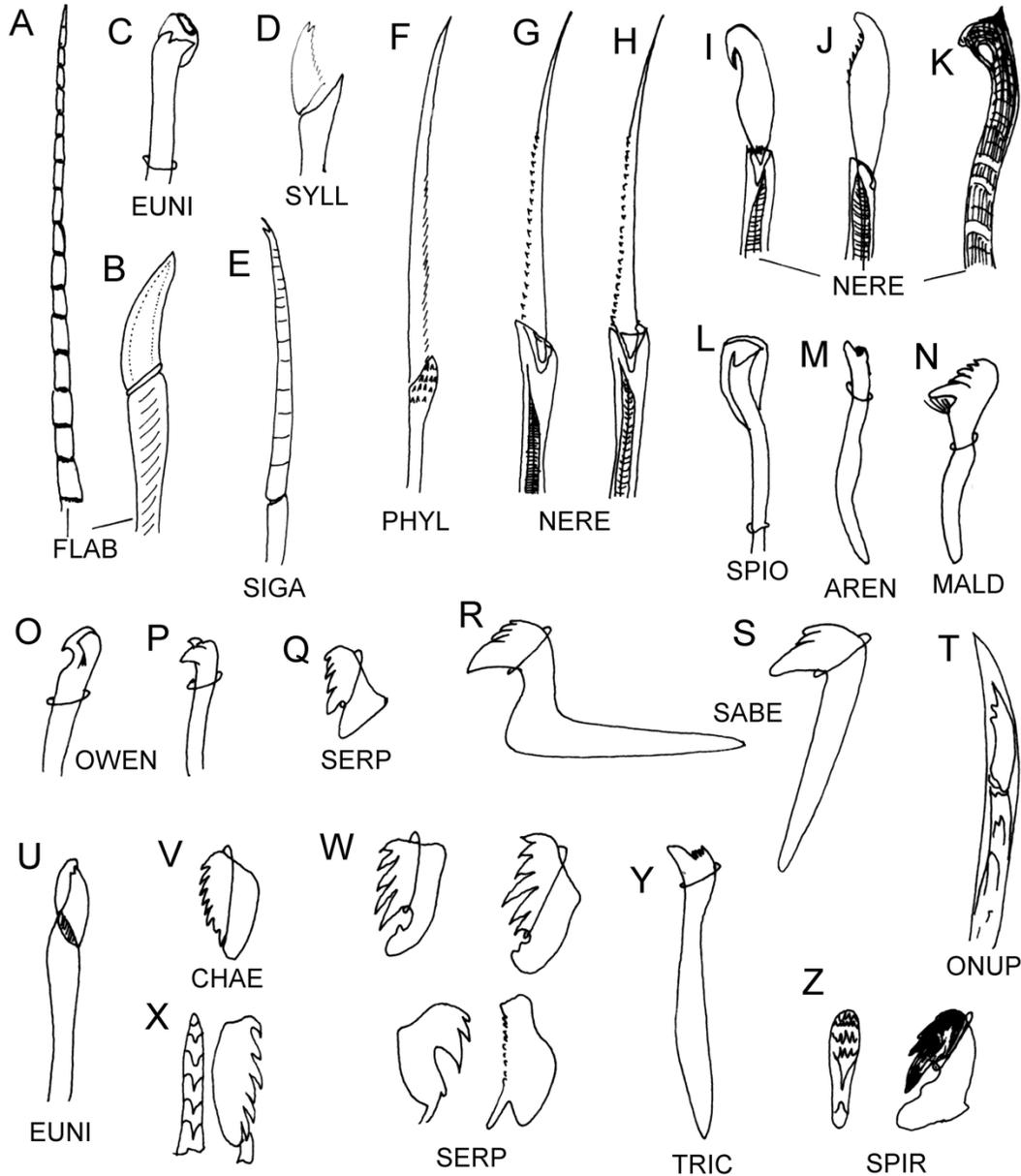


Figura 4. Setas compuestas y uncinos de distintas familias de poliquetos.

Otras regiones. En algunos grupos de poliquetos, otras regiones corporales proporcionan información complementaria para la identificación. Entre dichas regiones están los poros o lóbulos nefridiales de varios grupos, especialmente de los terebélicos, pero su utilidad se restringe a algunos géneros. El opérculo (Fig. 2A, B) es la estructura que tapa el tubo del poliqueto; en ocasiones puede funcionar como cámara de incubación entre los serpulidos espirórbinos. El pigidio (Fig. 3F–H) presenta

modificaciones importantes y taxonómicamente útiles, no sólo entre familias, sino también entre géneros afines, especialmente en los sabélidos y en los maldánidos o gusanos bambú (Figs. 1L, 3H); en estos últimos, es una estructura indispensable para identificarlos desde el nivel de subfamilia. Otras regiones como el escafo, pigidio modificado de los pectináridos, o el coprógago, surco ciliado que conduce las heces en los sabélidos, son de importancia variable.

Métodos

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

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

Otra opción barata, especial para los que

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

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

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

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

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

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

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

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

Identificación. Se requiere de un microscopio de disección, un microscopio bacteriológico, pinzas de punta fina (relojero), aguja de disección (aguja de coser atravesada en el borrador de un lápiz), bisturíes oftalmológicos, pinceles, alcohol–glicerol (50% del preservador y 50% de glicerol), aceite de inmersión, porta– y cubreobjetos, cajas de petri, lactofenol (fenol 25 g, ácido láctico 25 ml, glicerol 30 ml, agua destilada 20 ml), soluciones alcohólicas sobresaturadas de verde de metilo y azul de metileno, y esmalte transparente para uñas. Dos alternativas a los bisturíes oftalmológicos merecen explicarse, aunque ambas dependen de trozos de navajas de afeitar de doble filo. La

navaja se quiebra en dos mitades y de cada una de las mitades, se cortan porciones que serán los micro-bisturíes. Las porciones pueden insertarse en el extremo de un palito cilíndrico y luego pegarse con un adhesivo a prueba de agua o puede insertarse en la punta del manguillo de un cortador de precisión (X-acto). La ventaja del cortador es que siendo hecho de aluminio y con ajuste de rosca, se puede usar sin problemas en el alcohol y es muy sencillo cambiar de navaja.

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

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

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

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

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

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

Catalogación

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

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

Colección de Referencia. Se realiza cuando en una institución hay interés en realizar una prospección o un inventario de la fauna de una región dada. El interés debe ser institucional porque se requiere espacio y apoyo económico para su establecimiento, así como para su

mantenimiento y crecimiento. Se analizan principalmente los grupos más abundantes o de mayor importancia ecológica o económica. Una vez identificado el material, se remite a los especialistas para ratificación o corrección, y se conservan los ejemplares para referencia o comparaciones futuras. Su importancia radica en que facilita la posterior identificación de otros materiales.

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

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

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

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

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

Claves

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

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

Claves para Grupos de Familias

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

- 1 Cuerpo con segmentos notorios, muy parecidos entre sí (homómeros); parápodos a menudo con setas compuestas **2**
- Cuerpo con segmentos notorios, con variaciones marcadas entre sí (heterómeros); a menudo, tórax y abdomen distinguibles por setación o desarrollo parapodial; parápodos raramente con setas compuestas **4**
- Cuerpo sin segmentos definidos o con unos pocos setígeros posteriores **Clave A**
- 2(1)** Dorso visible, sin setas protectoras, paleas, pelusa, ni élitros **3**
- Dorso cubierto por setas en hileras transversales, paleas o setas ensanchadas (Fig. 3O), setas finas abundantes, semejan pelusa, o por élitros o escamas (Fig. 2K) **Clave B**
- 3(2)** Prostomio con palpos (proyecciones ventrales, terminales, raramente dorsales) **Clave C**
- Prostomio sin palpos **Clave D**
- 4(1)** Cuerpo con especializaciones rígidas para la protección, generalmente cefálica, raramente anal, como setas o escudos, o para la oclusión del tubo como opérculos **Clave E**
- Cuerpo sin especializaciones corporales para la protección cefálica o para la oclusión del tubo **5**
- 5(4)** Prostomio o peristomio con apéndices múltiples como tentáculos o branquias ... **Clave F**
- Prostomio con antenas, o prostomio y peristomio sin apéndices **Clave G**
- Prostomio con antena media, o sin apéndices **Clave H**

Clave A

- 1 Cuerpo con unos pocos segmentos con setas, limitados al extremo posterior (opistosoma); abisales Siboglinidae¹ *partim*
- Cuerpo sin segmentos definidos, raramente con setas **2**

- 2(1)** Cuerpo alargado; prostomio con antenas divergentes; sin branquias; extremo posterior hinchado (bentos) Polygordidae Sin setas en los segmentos posteriores *Polygordius*
- Cuerpo corto, truncado anteriormente, afilado posteriormente; prostomio sin antenas; branquias filamentosas en el extremo anterior; extremo posterior no hinchado (plancton) Flabelligeridae² *partim*
- Cuerpo arborescente, a menudo con tentáculos anteriores y rizoides (en huesos de mamíferos) Siboglinidae *partim* *Osedax*

1) Incluye Pogonophora y Vestimentifera. Ver Ivanov (1963) y Southward *et al.* (2005).

2) Corresponde a *Poeobius*, antes considerado como una familia independiente, Poeobiidae. Ver sección sobre los Flabelligeridae.

Clave B

- 1** Notosetas en hileras transversas **2**
- Notosetas no arregladas en hileras transversas, pueden faltar **3**
- 2(1)** Sin branquias; notosetas a menudo incluyen paleas (Fig. 5A); prostomio con o sin carúncula Chrysopetalidae
- Branquias dorsales, alternantes con las notosetas capilares, sin paleas; prostomio con carúncula compleja (Fig. 5B) Euphrosinidae *partim*
- 3(1)** Notosetas muy finas, abundantes, semejan pelusa (Fig. 5C), o notosetas gruesas, erectas sobre el dorso; prostomio con una antena Aphroditidae *partim*
- Notosetas no forman pelusa, si gruesas, raramente erectas sobre el dorso; prostomio con 1–3 antenas **4**
- 4(3)** Neurácicula (acícula neuropodial) en forma de T horizontal (visible por transparencia) (Fig. 5D); élitros carnosos, con una línea de lóbulos laterales digitados (Fig. 5E) Eulepethidae
- Neurácicula aguzada (termina en punta) **5**
- 5(4)** Neurosetas compuestas o articuladas (Fig. 4D–E, F–J, U) **6**
- Neurosetas simples **7**
- 6(5)** Élitros sin anillos concéntricos, en todos los segmentos posteriores; prostomio con 1–3 antenas Sigalionidae: Sigalioninae (Fig. 5F)
- Élitros con anillos concéntricos, alternantes con cirros dorsales a lo largo del cuerpo; prostomio con una antena Sigalionidae: Pholoinae¹ (Fig. 5G)
- 7(5)** Antena media inserta en el margen anterior del prostomio; notosetas raramente ausentes **8**
- Antena media, si presente, inserta cerca del margen posterior o medio del prostomio; sin notosetas; parápodos con grandes glándulas espirales o hiladoras internas Acoetidae
- 8(7)** Sin antenas laterales; élitros a menudo cubiertos parcialmente por las notosetas Aphroditidae *partim* (Fig. 5C)
- Con antenas laterales (Fig. 1C); élitros raramente cubiertos por las notosetas Polynoidae (Fig. 5H)

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

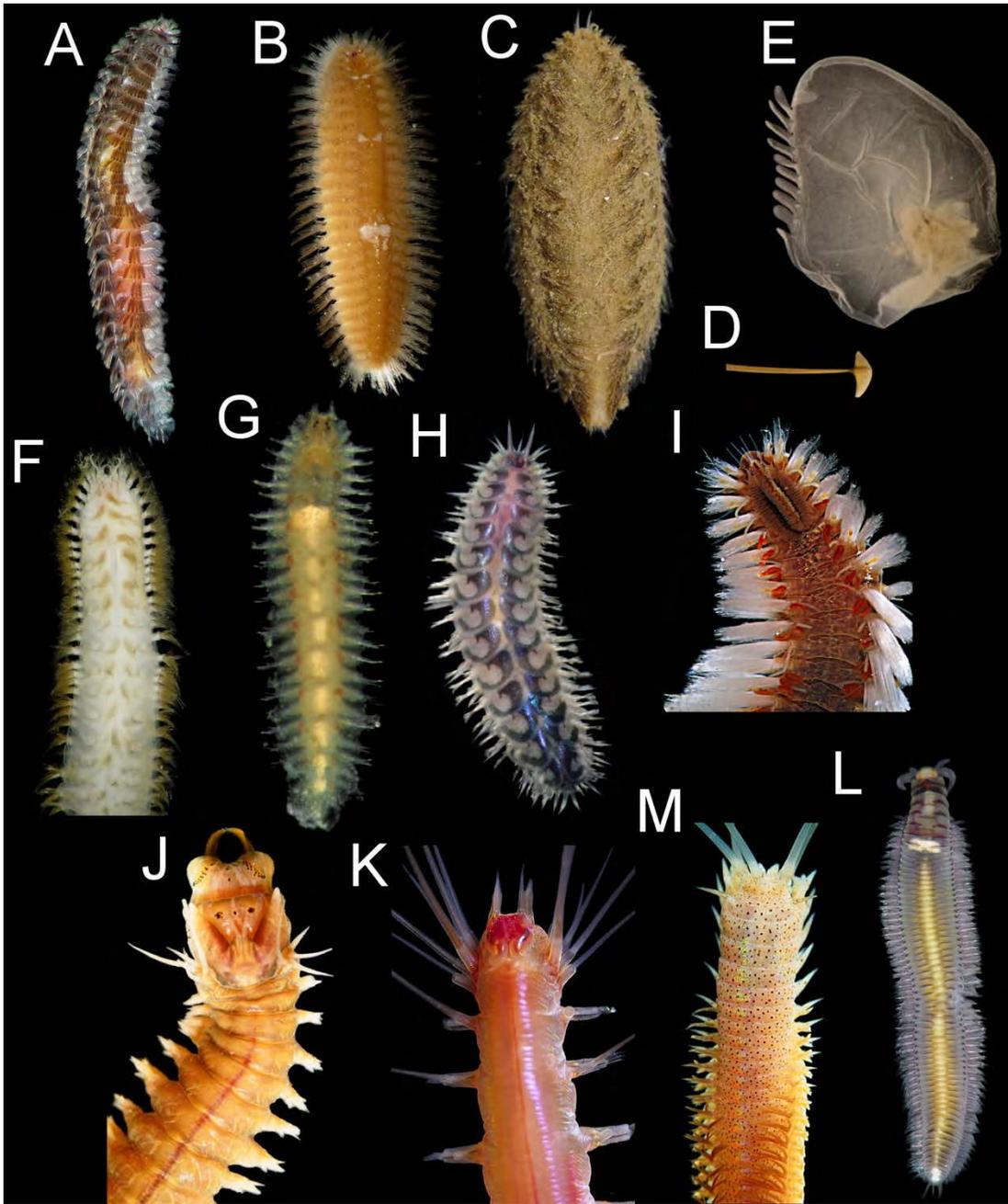


Figura 5. A) Chrysopetalidae, VD; B) Euprosinidae, VD; C) Aphroditidae, VD; D) Eulepethidae, acícula; E) élitro; F) Sigalionidae, VD; G) Pholoinae, VD; H) Polynoidae, VD; I) Amphinomidae, VD; J) Nereididae, VD; K) Hesionidae, VD; L) Dorvilleidae, VD; M) Onuphidae, VD (fotos: A-C, F-M, Leslie Harris;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

Clave C

- 1 Primeros parápodos incluyen al prostomio; con 3 pares de cirros tentaculares parcialmente sostenidos por acículas Sigalionidae: Pisioninae
- Primeros parápodos no incluyen al prostomio, a veces contraídos sobre el prostomio pero sin incluirlo 2

- 2(1)** Con carúncula (proyección posterodorsal del prostomio), a veces cubierta por los primeros setíferos **3**
 – Sin carúncula **4**
- 3(2)** Notosetas en hileras transversas sobre el dorso; branquias alternan con las notosetas *Euphrosinidae partim* (Fig. 5B)
 – Notosetas en acúmulos laterales, nunca dorsales, a veces diminutas; branquias limitadas al margen laterodorsal del cuerpo, pectinadas o arborescentes, raramente faltan *Amphinomidae² partim* (Fig. 5I)
- 4(2)** Faringe eversible armada con dos o más maxilas (grandes piezas esclerosadas), a veces observables por transparencia **5**
 – Faringe eversible armada con un denticulo, observable por transparencia, o sin maxilas ... **9**
- 5(4)** Palpos distales (sobre el margen anterior del prostomio) **6**
 – Palpos ventrales, visibles parcialmente en vista dorsal **7**
 – Palpos dorsales, semejan las antenas laterales; margen anterior del prostomio con rebordes o proyecciones digitadas o labios **8**
- 6(5)** Prostomio pentagonal, generalmente con 4 ojos y 2 antenas; con 3–4 pares de cirros tentaculares (Fig. 2F) *Nereididae* (Fig. 5J)
 – Prostomio ovoide, con 1–2 pares de ojos y 2–3 antenas; con hasta 8 pares de cirros tentaculares; aparato mandibular con mandíbulas sólidas, no formadas por piezas múltiples, a veces sin ellas *Hesionidae* (Fig. 5K)
- 7(5)** Sin cirros tentaculares; faringe con 2 mandíbulas y una serie de denticulos terminales (bénticos) *Dorvilleidae* (Fig. 5L)
 – Con 2 pares de cirros tentaculares; setas compuestas (pelágicos) *Iospilidae*
- 8(5)** Parápodos anteriores modificados; antenas con ceratóforos anulados, a menudo con proyecciones laterales, ceratostilos lisos *Onuphidae* (Fig. 5M)
 – Parápodos todos similares; con 1–3 antenas, con ceratóforos lisos y ceratostilos lisos o articulados (Fig. 1H) *Eunicidae partim* (Fig. 6A)
- 9(4)** Cirros tentaculares alargados, tan largos como el cuerpo o mayores **10**
 – Cirros tentaculares cortos, menores que el ancho corporal, o sin ellos **12**
- 10(9)** Parápodos no proyectados lateralmente **11**
 – Parápodos muy proyectados lateralmente; prostomio ovoide, generalmente con 1 par de ojos; todas las setas compuestas (plancton) *Pontodoridae* *Pontodora*
- 11(10)** Prostomio ovoide, generalmente con 2 pares de ojos; setas simples y compuestas (bentos) *Microphthalmidae³* (Fig. 6E)
 – Prostomio reducido, generalmente sin ojos; todas las setas simples, a menudo con ganchos notopodiales *Pilargidae partim* (Fig. 6B)
- 12(9)** Cuerpo con 9 setíferos o menos, cada uno con bandas ciliadas transversas; cirros dorsales cirriformes (intersticiales) *Nerillidae*
 – Cuerpo generalmente con más de 10 setíferos, bandas ciliadas no forman cinturones; cirros dorsales variables **13**

- 13(12)** Parápodos con setas simples y compuestas; cirros dorsales lisos o multiarticulados, raramente bulbosos; prostomio con 2 pares de ojos y a veces un par de ocelos (Fig. 1D) Syllidae⁴ (Fig. 6C)
 – Parápodos sólo con setas simples; cirros dorsales lisos, a veces bulbosos **14**
- 14(13)** Parápodos sin notosetas, neurosetas desplazadas ventralmente, falcadas, a menudo diminutas; prostomio sin ojos (en bivalvos de ventilas hidrotermales o frías) Chrysopetalidae: Nautiliniellinae (Fig. 6D)
 – Parápodos con notosetas **15**
- 15(14)** Notópodos con ganchos o espinas, a veces acompañadas por capilares, neurosetas lisas, espinulosas, furcadas, bien desarrolladas, raramente desplazadas ventralmente (raramente asociados con otros invertebrados) Pilargidae *partim* (Fig. 6B)
 – Notópodos con capilares alargadas, neurosetas liriformes y falcadas (libres) Aberrantidae *partim* *Aberranta*
 – Notópodos con capilares alargadas, con forma de arpón, neurosetas surcadas Amphinomidae¹ *partim* (Fig. 5I)

2) Incluye Archinomidae según Wiklund *et al.* (2008).

3) Elevado a nivel de familia por Salazar-Vallejo *et al.* (2019).

4) Incluye Levidoridae según Glasby (1993).

Clave D

- 1** Sin setas; acículas limitadas a los lóbulos aciculares del segmento 1 (juveniles) o 2; pelágicos (Fig. 6F) Tomopteridae
 – Setas y acículas presentes en la mayoría de los segmentos **2**
- 2(1)** Prostomio largo, cónico **3**
 – Prostomio corto, nunca anulado **5**
- 3(2)** Prostomio truncado, anulado (Fig. 1F); parápodos no foliosos **4**
 – Prostomio aguzado; parápodos foliosos (Fig. 6G); pelágicos Typhloscolecidae
- 4(3)** Parápodos todos uni- o birrámeos; faringe eversible con 4 mandíbulas en cruz (Fig. 1F), visible por transparencia de la pared corporal si está invaginada Glyceridae (Fig. 6H)
 – Parápodos anteriores unirrámeos, posteriores birrámeos; faringe eversible con más de 4 mandíbulas (Fig. 2E), visibles como banda oscura por transparencia de la pared corporal si está invaginada Goniadidae (Fig. 6I)
- 5(2)** Faringe eversible con aparato maxilar, compuesto por mandíbulas y maxilas (Fig. 2G) **6**
 – Faringe eversible sin aparato maxilar, raramente con mandíbulas simples o dobles **13**
- 6(5)** Mandíbula con una serie de dentículos terminales; antenas o palpos articulados Dorvilleidae *partim* (Fig. 5L)
 – Mandíbulas enteras, sin dentículos terminales; antenas simples **7**
- 7(6)** Prostomio con una antena media, o con tres antenas **8**
 – Prostomio con dos antenas; un par de palpos, a veces reducidos a lóbulos bajos Dorvilleidae *partim* (Fig. 5L)
 – Prostomio sin antenas **12**

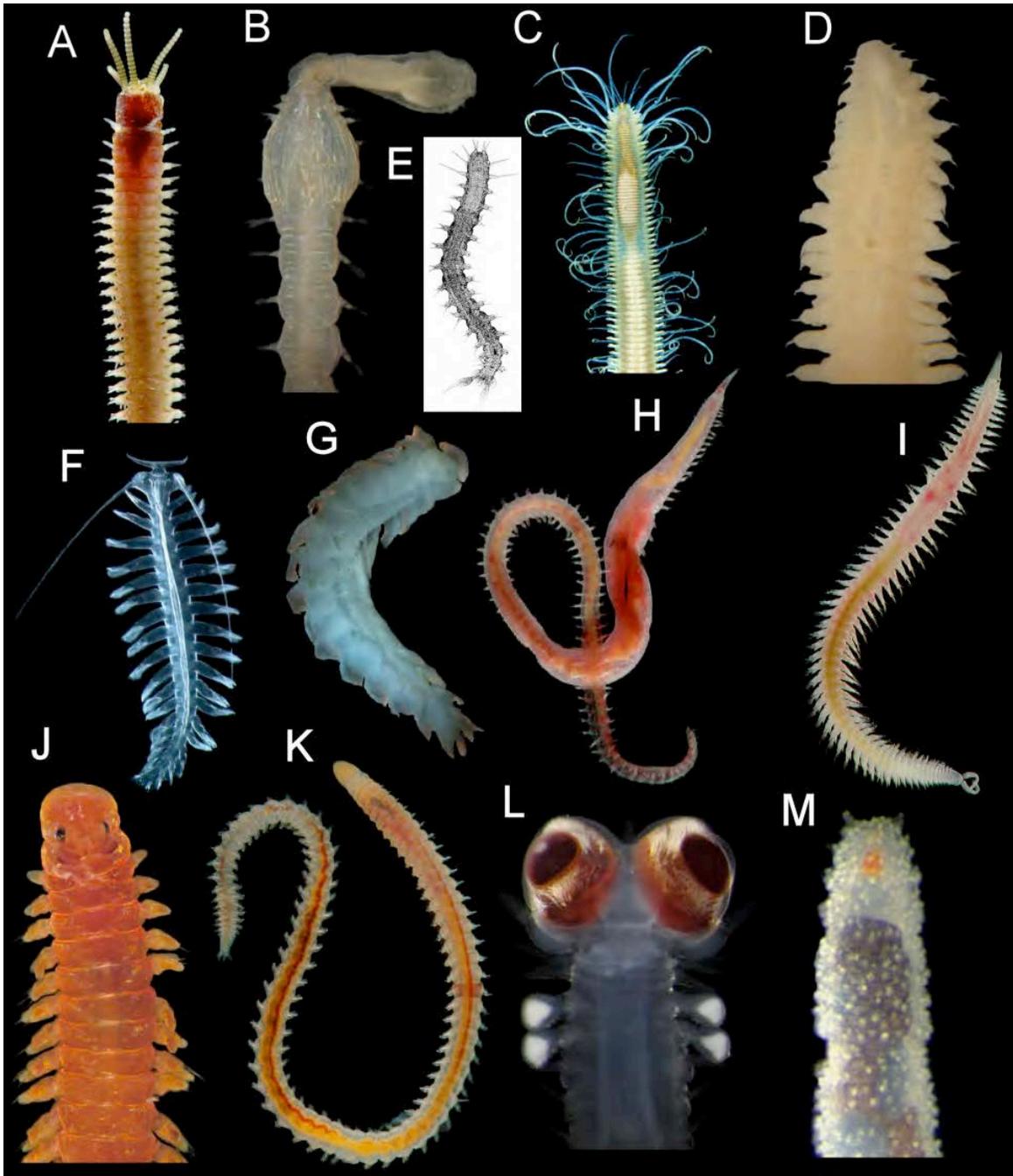


Figura 6. A) Eunicidae, VD; B) Pilargidae, VD, C) Syllidae, VD; D) Nautilinellidae, VD; E) Hesionidae: Microphthalminae, VD; F) Tomopteridae, VD; G) Typhloscolecidae, VD; H) Glyceridae, VL; I) Goniadidae, VD; J) Oeononidae, VD; K) Lumbrineridae, VD; L) Alciopidae, VD; M) Sphaerodoridae, VD (fotos: A,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

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

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

- 10(9)** Todas las setas simples; mandíbulas planas Lumbrineridae *partim* (Fig. 6K)
 – Con algunos falcíferos compuestos bidentados; mandíbulas curvas, con forma de cucharón
 Eunicidae *partim* (Fig. 6A)
- 11(8)** Setas incluyen espiníferos compuestos, ganchos subaciculares y pectinas Eunicidae *partim* (Fig. 6A)
 – Setas incluyen ganchos simples y compuestos; sin ganchos subaciculares o pectinas Lumbrineridae *partim* (Fig. 6K)
- 12(7)** Neurópodos con ganchos simples y compuestos; sin ganchos subaciculares o pectinas .. Lumbrineridae *partim* (Fig. 6K)
 – Neurópodos con setas limbadas, raramente ganchos simples emergentes Oeonidae *partim* (Fig. 6J)
- 13(5)** Ojos mayores que el resto del prostomio (Fig. 6L); setas escasas, poco desarrolladas; pelágicos Alciopidae
 – Ojos menores que el prostomio; setas variadas (generalmente bénticos) **14**
- 14(13)** Dorso con cápsulas globulares (Fig. 6M); 2–3 pares de antenas laterales; formas pequeñas Sphaerodoridae
 – Dorso sin cápsulas globulares **15**
- 15(14)** Cirro dorsal muy desarrollado (Fig. 7A), folioso, o digitado–globular (Fig. 2I) Phyllodocidae
 – Cirro dorsal cirriforme o ausente **16**
- 16(15)** Setas compuestas, setas simples restringidas a los setíferos 1–2; pelágicos (Fig. 7B) Lopadorrhynchidae
 – Setas simples, compuestas o ambas; bénticos **17**
- 17(16)** Con branquias intermedias entre notópodo y neurópodo (Fig. 3B); todas las setas simples Nephtyidae (Fig. 7C)
 – Sin branquias intermedias; neurosetas compuestas **18**
- 18(17)** Con antena media; cirros tentaculares pequeños; espacio interramal liso Lacydoniidae antenas cortas, simples *Lacydonia* (Fig. 7D)
 – Sin antena media **19**
- 19(18)** Cirros tentaculares muy largos (Fig. 7E); espacio interramal liso Hesionidae: Microphthalminae (Fig. 6E)
 – Sin cirros tentaculares; espacio interramal ciliado Paralacydoniidae antenas cortas, biarticuladas *Paralacydonia*

Clave E

- 1** Extremo anterior con estructuras protectoras, setas especializadas alargadas, protectoras o con opérculo (tapón) para el tubo **2**
 – Extremo posterior cubierto por un escudo rígido o quitinizado; con muchas branquias posteriores (Fig. 7F) Sternaspidae
- 2(1)** Extremo anterior con setas especializadas separadas; tubo blando, rígido o libres **3**
 – Extremo anterior con opérculo calcáreo, o setas fusionadas; tubo duro, arenáceo o calcáreo **5**



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

- 3(2)** Setas anteriores multiarticuladas (Fig. 4A), forman una caja cefálica; cuerpo con papilas cubiertas por sedimento Flabelligeridae *partim* (Fig. 7G)
 – Setas anteriores no tabicadas, pueden ser articuladas (Fig. 4T); papilación corporal variada **4**
- 4(3)** Tubo cónico de granos de arena cementados; setas anteriores gruesas, en una hilera transversa, como una peinetas (Fig. 1K) Pectinariidae (Fig. 7H)
 – Tubo blando, mucoso o ausente; setas anteriores delgadas, o ensanchadas como abanicos laterales, dirigidos hacia delante Ampharetidae *partim* (Fig. 7I)

- 5(2)** Tubo de granos de arena cementados; opérculo formado por 2–3 hileras concéntricas de setas (Fig. 2B); con pedúnculo anal (a menudo gregarios)..... Sabellariidae (Fig. 7J)
 – Tubo calcáreo; opérculo formado por un radiolo modificado (Fig. 2A) (solitarios o gregarios) 6
- 6(5)** Tubo sinuoso, raramente en espiral; cuerpo simétrico, con más de 4 setígeros torácicos ...
 Serpulidae: Serpulinae (Fig. 7K)
 – Tubo en espiral, por lo menos en el inicio; cuerpo asimétrico, con hasta 4 setígeros torácicos
 Serpulidae: Spirorbinae⁵

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

Clave F

- 1** Con branquias bien desarrolladas, arborescentes o filamentosas 2
 – Sin branquias; a veces con corona tentacular formada por filamentos en semicírculos o espirales, aunque a veces reducida 5
- 2(1)** Branquias en hilera transversa; tentáculos bucales retráctiles; uncinos con dientes en una o pocas hileras 3
 – Branquias en 2–3 segmentos o sin branquias (Fig. 1M); tentáculos bucales no retráctiles; uncinos con cresta (más de una hilera de dentículos accesorios) 4
- 3(2)** Branquias masivas y conspicuas, lameladas o filamentosas; a veces con branquias interramales posteriores Alvinellidae⁶ (Fig. 7L)
 – Branquias cirriformes o arborescentes; sin branquias interramales
 Ampharetidae *partim* (Fig. 7I)
- 4(2)** Uncinos torácicos de manubrio largo (Fig. 4Y), abdominales de manubrio corto; cuerpo generalmente rígido Trichobranchidae (Fig. 8A)
 – Uncinos torácicos y abdominales de manubrio corto (Fig. 4W), a veces con proyección posterior en setígeros torácicos; cuerpo generalmente blando Terebellidae⁷ (Fig. 8B)
- 5(1)** Corona tentacular bien desarrollada, filamentosos o radiolos raramente ramificados; segmentos cortos; uncinos en una hilera, a veces con setas acompañantes Sabellidae⁸ *partim* (Fig. 8C)
 – Corona tentacular reducida, cada tentáculo ramificado, o sin corona tentacular; segmentos largos; uncinos bi- o tridentados (Fig. 4O, P) en grupos con muchos ganchos por setígero .
 Oweniidae (Fig. 8D)
- 6) Fue propuesta originalmente como subfamilia por Desbruyères & Laubier (1980). Según el principio de coordinación del grupo familia, del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, debe indicarse el año original de dicha propuesta y no la correspondiente a la de su elevación en la jerarquía.
- 7) Las otrora subfamilias fueron elevadas a familias por Nogueira *et al.* (2013). Si hay branquias arborescentes y uncinos en hileras dobles en el tórax serían Terebellidae; los que tienen branquias cirriformes y uncinos en series sencillas serían Thelepodidae; y los que carecen de branquias y tienen uncinos en series sencillas serían Polycirridae. Para reconocer los Telothelepodidae de los Thelepodidae harían falta otros atributos como el desarrollo de los escudos ventrales y del labio superior.
- 8) Incluye Sabellongidae según Fitzhugh (1989).



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

Clave G

- 1 Tubos apergaminados opacos o córneos (transparentes), anulados, a veces ramificados;
 setígero 4 con una o varias placas gruesas multidentadas (Fig. 4V)Chaetopteridae (Fig. 8E)
 – Tubos nunca apergaminados y, si córneos, nunca anulados; setígero 4 sin espinas gruesas ..
 2

2(1) Segmentos post–peristomiales con palpos o branquias en pares (Fig. 1M)	3
– Segmentos post–peristomiales sin palpos pareados; con branquias o sin ellas	4
3(2) Parápodos con setas simples y falcíferos compuestos; tegumento papilado	
..... Acrocirridae (Fig. 8F)	
– Parápodos con setas simples, sin falcíferos compuestos, a veces con setas aciculares; tegumento liso	Cirratulidae <i>partim</i> (Fig. 8G)
4(2) Una sola branquia mediodorsal en un setífero anterior	Cossuridae (Fig. 8H)
– Sin branquia mediodorsal, a veces con branquias pares en el cuerpo	5
5(4) Branquias cirriformes en pares, a lo largo de todo el cuerpo; extremo anterior con cirros tentaculares	Cirratulidae <i>partim</i> (Fig. 8H)
– Branquias restringidas o sin branquias	6
6(5) Parápodos notorios, bien desarrollados, o como rebordes bajos	7
– Parápodos reducidos, las setas parecen emerger de la pared corporal	16
7(6) Prostomio aguzado, romo o redondeado	8
– Prostomio trunco, generalmente con crestas o rebordes marginales	17
8(7) Cuerpo separable en regiones (tórax y abdomen) por setación o por el desarrollo de los parápodos	9
– Cuerpo no separable en regiones	12
9(8) Parápodos laterales en todo el cuerpo	10
– Parápodos laterales en tórax (por lo menos setíferos 1–5), dorsales en el resto del cuerpo	11
10(9) Notosetas capilares restringidas al tórax, o hasta los primeros setíferos abdominales; cuerpo blando	Capitellidae (Fig. 8I)
– Notosetas capilares en todo los setíferos; cuerpo rígido, rugoso	Arenicolidae (Fig. 8J)
11(9) Notópodos de un solo tipo, digitados o lobulados, con notosetas; faringe sin mandíbulas o dentículos (inerme)	Orbiniidae ⁹ (Fig. 8K)
– Notópodos de dos tipos, cirriformes en setíferos 1–5 y medio-posteriores, furcados en algunos setíferos medio-anteriores, sin notosetas; faringe con mandíbulas y maxilas Hartmaniellidae ¹⁰	<i>Hartmaniella</i>
12(8) Branquias en 15–20 segmentos, desde los setíferos 4–10	Paraonidae (Fig. 8L)
– Branquias en otro arreglo	13
13(12) Segmentos alargados y cilíndricos (gusanos bambú); neurópodos con espinas falcadas o uncinos barbulados (Fig. 4N)	Maldanidae <i>partim</i> (Fig. 9A)
– Segmentos raramente alargados y cilíndricos; neurosetas variadas, sin uncinos barbulados	14
14(13) Con falcíferos compuestos en setíferos anteriores	Acrocirridae (Fig. 8F)
– Sin falcíferos compuestos	15
15(14) Prostomio entero, aguzado o redondeado; branquias cirriformes, pectinadas o ausentes	Opheliidae (Fig. 9B)
– Prostomio en forma de T o bifido; branquias arborescentes o ausentes	Scalibregmatidae (Fig. 9C)

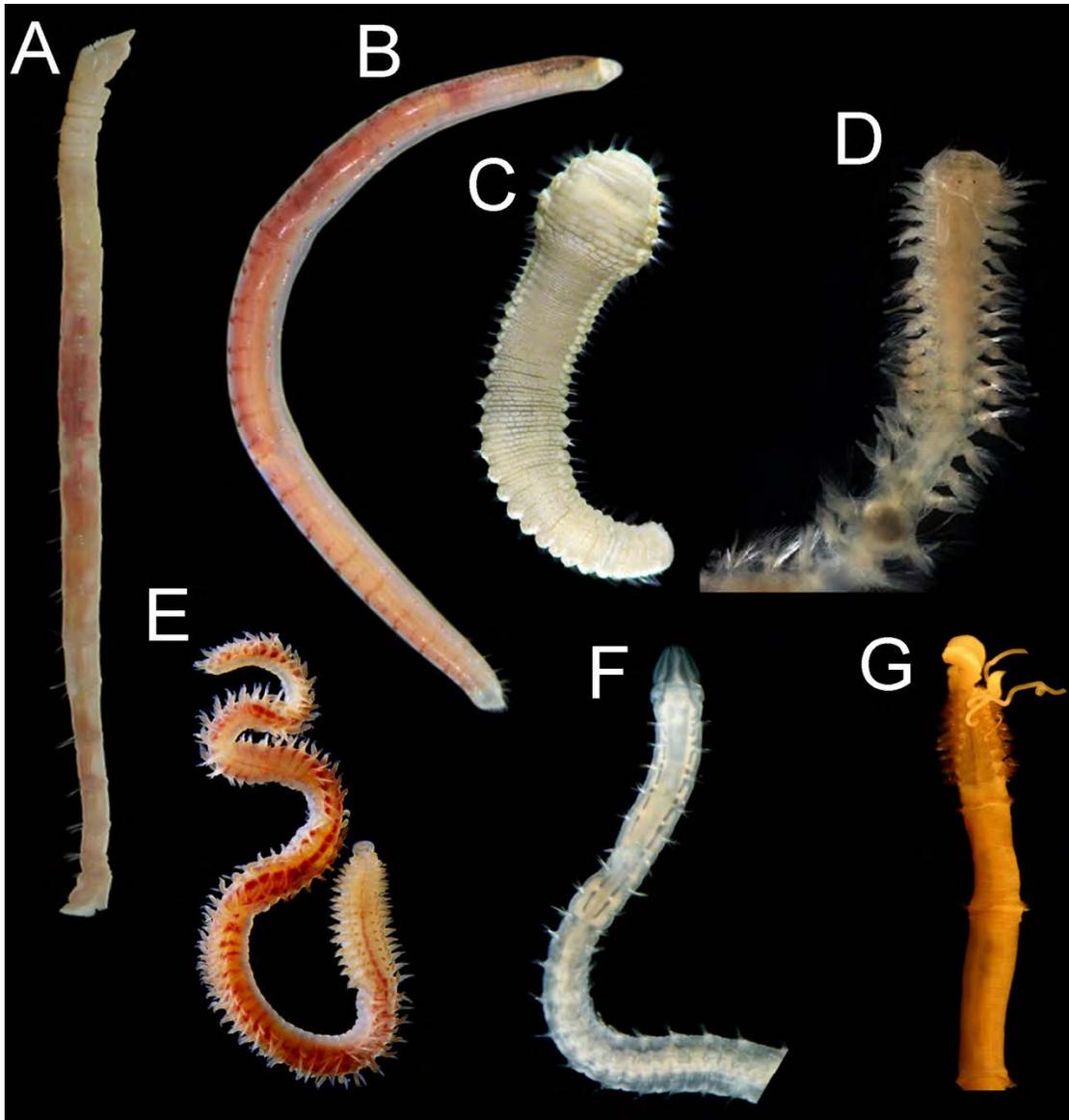


Figura 9. A) Maldanidae, VL; B) Opheliidae; C) Scallibregmidae, VD; D) Poecilochaetidae, VD; E) Spionidae, VD; F) Magelonidae, VD; G) Longosomatidae, VD. (fotos: A_E, Leslie Harris; F, Angel de León; G, María Elena García-Garza).

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

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

9) Incluye Questidae según Giere *et al.* (2008).

10) La afinidad revelada por la clave implica una convergencia extrema y no afinidad filogenética, ya que pertenece al Orden Eunicida, como lo mostró Carrera-Parra (2003).

Clave H

- 1 Prostomio con una antena media 2
 – Prostomio sin apéndices 5
- 2(1) Con branquias en 15–20 segmentos anteriores 3
 – Branquias en otro arreglo 4
- 3(2) Palpos masivos con surco ciliado longitudinal; branquias menores que el cirro dorsal, presentes desde el setígero 3–4 *Aberrantidae* *Aberranta*
 – Sin palpos; branquias mayores que el cirro dorsal presentes desde el setígero 4–10
 *Paraonidae* (Fig. 8L)
- 4(2) Con setas plumosas; algunos cirros dorsales con forma de botella
 *Poecilochaetidae* *Poecilochaetus* (Fig. 9D)
 – Sin setas plumosas; cirros dorsales foliosos o cirriformes; parápodos birrámeos; todas las setas simples; faringe inerme *Spionidae partim* (Fig. 9E)
- 5(1) Prostomio aplanado y espatulado, tan ancho como la porción más ancha del cuerpo
 *Magelonidae* (Fig. 9F)
 – Prostomio no aplanado, más estrecho que el cuerpo 6
- 6(5) Parápodos reducidos, las setas parecen salir de la pared corporal 7
 – Parápodos proyectados de la pared corporal, bien desarrollados, con lóbulos setales 9
- 7(6) Segmentos medianos y abdominales alargados; branquias cirriformes en varios setígeros anteriores; setas forman cinturones completos sobre el cuerpo
 *Longosomatidae* *Heterospio* (Fig. 9G)
 – Segmentos de longitud homogénea; setas no forman cinturones 8
- 8(7) Con branquias cirriformes en un segmento; notosetas multiarticuladas; neurosetas falcadas o aristadas
 *Flabelligeridae partim* (Fig. 7G)
 – Sin branquias; sin notosetas; neurosetas furcadas o biseladas *Saccocirridae*
- 9(6) Parápodos todos birrámeos, excepto quizá los del primer setígero 10
 – Parápodos medios unirrámeos *Trochochaetidae*
- 10(9) Parápodos con noto- y neurosetas, a menudo con ganchos cubiertos (Fig. 4L) 11
 – Parápodos sólo con neurosetas capilares, mucronadas o aristadas, sin ganchos cubiertos; setígeros 4, 7 y 12 con lamelas ventrales fimbriadas
 *Apistobanchidae* *Apistobanchus*
- 11(10) Setígeros homogéneos, o setígero 5 modificado; ganchos curvos a veces en el primer setígero; sin caja cefálica *Spionidae*
 – Setígeros homogéneos, o setígero 3 modificado; ganchos sigmoides o curvos en el extremo posterior; con caja cefálica *Uncispionidae*¹¹
- 11) Dos especies descritas del golfo de México (Blake & Maciolek 2018): *Uncispio hamata* (tórax ensanchado; setígero 3 sin cresta dorsal); y *Uncopherusa cristata* (tórax cilíndrico; cresta dorsal en setígero 3).

Clasificación

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

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

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

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

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

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

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

El segundo trabajo (Rouse & Fauchald

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

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

Molecular. Bleidorn (2007) resaltó la seria dificultad para evaluar las afinidades filogenéticas en los grupos que, como los anélidos, muestran grados variables de pérdida de caracteres incluyendo la inherente a la pedomorfosis. Ejemplos de las pérdidas primarias incluyen la segmentación (equiuros, sipunculos) o el número de segmentos (Nerillidae), del celoma (*Microphthalmus*), de setas (Euhirudinea, *Polygordius*), de órganos nucales (Magelonidae, Nautiliniellidae, Sternaspidae), de sistema circulatorio vascular (Capitellidae, Dorvilleidae, Dinophilidae, Hesionidae, Goniadidae), de palpos (Ctenodrilidae, Lumbrineridae). Otra parte del

documento aludía al mecanismo para evaluar las pérdidas, pero esa sección ha sido duramente criticada por Fitzhugh (2008). El arribo de más información sobre los genes de la mano de mejores programas de análisis resultó en un mayor esfuerzo de investigación sobre las afinidades de los metazoos en general, y de los anélidos en particular.

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

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

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

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

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

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

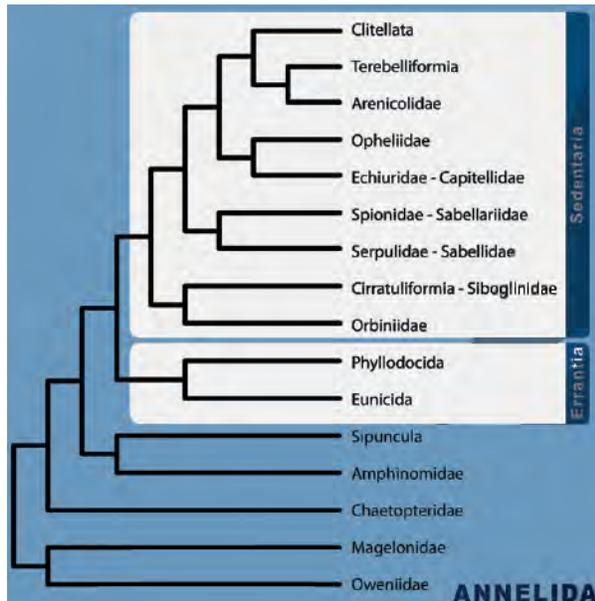


Figura 10. Afinidades filogenéticas en los Annelida (Weigert *et al.* 2014).

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

Andrade *et al.* (2015) confirmaron los hallazgos de Weigert *et al.* (2011) ya mencionados, hallaron afinidades entre *Polygordius* y los escamosos, pero no pudieron resolver las afinidades de *Dinophilus* o Myzostomida y

recomiendan usar Aciculata para los grupos de Eunicida y Phyllodocida. Esta decisión, empero, es desafortunada porque pasan por alto que la definición original incluía a los amfinomorfos.

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

Phylum Annelida Lamarck, 1809
 Clase Pleistoannelida Struck, 2011
 Orden Amphinomida
 Orden Chaetoptera
 Orden Magelonida
 Orden Oweniida
 Orden Sipuncula

Clase Errantia
 Orden Eunicida
 Orden Phyllodocida
 Orden Protodrilida

Clase Sedentaria
 Orden Cirratulida
 Orden Clitellata
 Orden Echiurida
 Orden Maldanida
 Orden Orbiniida
 Orden Sabellida
 Orden Siboglinida
 Orden Spionida
 Orden Terebellida

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

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

Un descubrimiento reciente de unos fósiles magníficamente preservados indica que el patrón corporal de los magelónidos fue alcanzado tempranamente en la evolución de los anélidos.

Chen *et al.* (2020) caracterizaron a *Dannychaeta tucolus* del Cámbrico temprano como un magelónido. La principal variación en referencia al anélido ancestral es que vivía en tubos, por tanto, miembro de la infauna, aunque sus palpos podrían extenderse fuera del tubo para alimentarse.

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

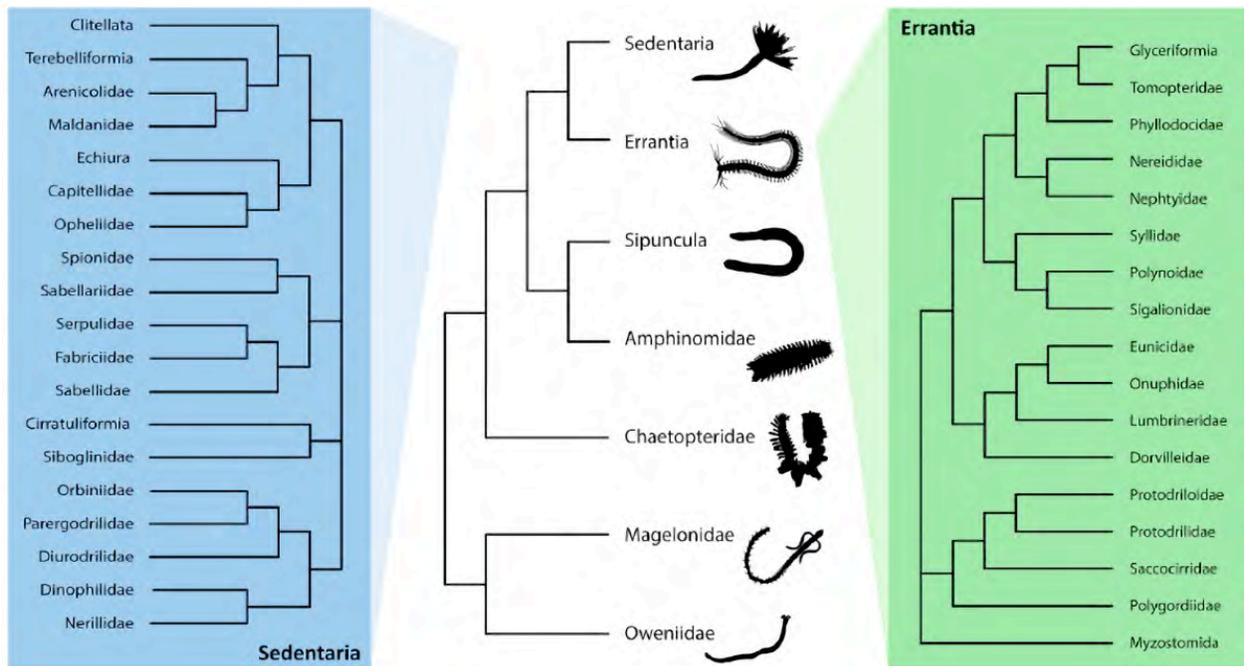


Figura 11. Afinidades filogenéticas entre los Annelida (Weigert & Bleidorn 2016; reproducido con autorización).

Agradecimientos

La lectura cuidadosa de la primera edición por Beatriz Yáñez-Rivera, María Ana Tovar-Hernández y Luis F. Carrera-Parra, ayudó a mejorar la claridad de la redacción y enriqueció mucho el contenido. Esa contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de

poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). Los dibujos fueron realizados por Ricardo Macario, entonces dibujante de CIQRO. Algunas fotografías fueron facilitadas por Luis Fernando Carrera-Parra, María Elena García-Garza y María Ana Fernández-Alamo. La segunda edición de

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

Referencias

- Andrade SCS, Novo M, Kawauchi GY, Worsaae K, Pleijel F, Giribet G & Rouse GW. 2015. Articulating “archannelids”: Phylogenomics and annelid relationships, with emphasis on meiofaunal taxa. *Mol Biol Evol* 32:2860–2875.
- Audouin JV & Milne-Edwards H. 1832. Classification des annélides, et description de celles qui habitent les côtes de la France. *Ann Sci Nat* 27:337–347.
- Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ. (Eds.) 2000. *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis*. Fauna of Australia 4A, 465 pp.
- Bleidorn C. 2007. The role of character loss in phylogenetic reconstruction as exemplified for the Annelida. *J Zool Syst Evol Res* 45:299–307.
- Blake JA & Maciolek NJ. 2018. New species and records of Uncispionidae and *Pygospioopsis* (Polychaeta, Spionida) from deep water off the east and west coasts of North America, the Gulf of Mexico, the Antarctic Peninsula, and Southeast Asia. *Zootaxa* 4450: 151–195.
- Carrera-Parra LF. 2003. Redescription of *Hartmaniella tulearensis* (Amoureux, 1978) with comments on *Hartmaniella* sp and affinities of the family (Polychaeta: Hartmaniellidae). *J Nat Hist* 37:49–55.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the Albatross Tropical Pacific Expedition, 1891–1905. *Mem Mus Comp Zool, Harv Univ* 48:1–514, 80 plates.
- Chen H, Parry LA, Vinther J, Zhal D, Hou X & Ma X. 2020. A Cambrian crown annelid reconciles phylogenomics and the fossil record. *Nature* 583:249–252.
- Clark RB. 1969. Systematics and phylogeny: Annelida, Echiura and Sipuncula. In *Chemical Zoology*, IV Academic Press, 1–68.
- Dales RP. 1962. The polychaete stomodeum and the inter-relationships of the families of Polychaeta. *Proc Zool Soc Lond* 139(3):389–428.
- Dales RP. 1977. Polychaete stomodeum and phylogeny; pp 525–546 *In* Essays on the polychaetous annelids in memory of Dr Olga Hartman. DJ Reish & K Fauchald (eds.), Allan Hancock Found., Los Angeles, 604 pp.
- de León-González JA, Salazar-Vallejo SI & Salas-Polanco H. 1989(1988). Claves ilustradas para familias y géneros. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México: Generalidades, Claves ilustradas para familias y géneros, y Bibliografía Lista de Especies. Libros, Univ Autónoma Baja Calif Sur, La Paz, 211 pp.
- Desbruyères D & Laubier L. 1980. *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la Ride Est-Pacifique. *Oceanol Acta* 3:267–274.
- Fauchald K. 1975. Polychaete phylogeny: A problem in protostome evolution. *Syst Zool* 23(4):493–506.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus LA Cty, Sci Ser* 28:1–190.
- Fauchald K & Rouse GW. 1995. The articulation of annelids. *Zool Scripta* 24:269–301.
- Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. *Zool Scripta* 26:71–138.
- Fauvel P. 1959. Classe des annélides polychètes, Annelida, Polychaeta (Grube 1851). *In* PP Grassé (ed), *Traite de Zoologie* 5(1):12–196.
- Fitzhugh K. 1989. A systematic revision of the Sabellidae- Caobangiidae-Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). *Bull Am Mus Nat Hist* 192:1–104.
- Fitzhugh K. 2008. The role of character loss in phylogenetic inference. *Zool Scripta*
- George JD & Hartmann-Schröder G. 1985. Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and Eunicida. *Synop Brit Fauna (New Ser)* 32:1–221.
- Giere O, Ebbe B & Erséus C. 2008. *Questa* (Annelida, Polychaeta, Orbiniidae) from Pacific regions – new species and reassessment of *Periquesta*. *Org Div Evol* 7:301–319.
- Glasby CJ. 1993. Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). *Invert Taxon* 7:1551–1573.
- Hartmann-Schröder G. 1996. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. 2nd ed. *Tierwelt Deutschl* 58, Fischer, Jena, 645 pp.
- Ivanov AV. 1963. *Pogonophora*. Academic Press, London, 479 pp.
- Muir AI. 1982. Generic characters in the Polynoinae (Annelida, Polychaeta), with notes on the higher classification of scale-worms (Aphroditacea). *Bull Brit Mus Nat Hist, Zool*, 43:153–177.
- Nogueira JMM, Fitzhugh K & Hutchings P. 2013. The continuing challenge of phylogenetic relationships in Terebelliformia (Annelida: Polychaeta). *Invert Syst* 27: 186–238.
- Parry LA, Edgecombe GD, Eibye-Jacobsen D & Vinther J. 2016. The impact of fossil data on annelid phylogeny inferred from discrete morphological characters. *Proc R Soc B* 283:20161378, 9 pp.
- Patterson C, Williams DM & Humphries CJ. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Ann Rev Ecol Syst* 24:153–188.
- Pettibone MH. 1982. Annelida; pp 1–43 *In* Parker, S.P. (Ed.), *Synopsis and Classification of Living Organisms*. McGraw Hill, New York.
- Pillai TG. 1970. Studies on a collection of spirorbids from Ceylon, together with a critical review and revision of spirorbids systematics, and an account of their phylogeny and zoogeography. *Ceylon J. Sci (Biol Sci)* 8:100–172.

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

Clasificación de los Annelida según las publicaciones más recientes.

Phylum Annelida Lamarck, 1809

Clase Pleistoannelida Struck, 2011

Ordo Amphinomida Levinsen, 1883

- Amphinomidae Savigny *in* Lamarck, 1818 AMPI
Euphrosinidae Williams, 1851 EUPH
Spintheridae Johnston, 1845 SPIN

Ordo Chaetopterida Pettibone, 1982

- Chaetopteridae Audouin & Milne-Edwards, 1833 CHAE

Ordo Magelonida Dales, 1962

- Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888 MAGE

Ordo Oweniida Dales, 1962

- Oweniidae Rioja, 1917 OWEN

Ordo Sipuncula Stephen, 1964

- Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012 ANTI
Aspidosiphonidae Baird, 1868 ASPI
Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972 GOLF
Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972

- Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012 PHAS
SIPH
Sipunculidae Rafinesque, 1814 SIPU

Subclase Errantia Audouin & Milne-Edwards, 1832

Ordo Eunicida Uschakov, 1955

- Superfamilia Dorvilleoidea Chamberlin, 1919
Histriobdellidae Vaillant, 1890 HIST
Dorvilleidae Chamberlin, 1919 DORV
Iphitimidae Fauchald, 1970 IPHI

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

Superfamilia Hartmanielloidea Imajima, 1977

- Hartmaniellidae Imajima, 1977 HART

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

Ordo Gymnocopa Grube, 1850

Superfamilia Tomopteroidea Grube, 1848

Tomopteridae Grube, 1848

TOMO

Ordo Phyllodocida Dales, 1962

Subordo Phyllodociformia Levinsen, 1882

Phyllodocidae Örsted, 1843

Alciopidae Ehlers, 1864

Lopadorrhynchidae Claparède, 1868

Pontodoridae Bergström, 1914

Sphaerodoridae Malmgren, 1867

Yndolaciidae Støp-Bowitz, 1987

PHYL

ALCI

LOPA

PONT

SPHA

YNDO

Subordo Aphroditiformia Levinsen, 1882

Aphroditidae Malmgren, 1867

Polynoidae Malmgren, 1867

Acoetidae Kinberg, 1858

Eulepethidae Chamberlin, 1919

Sigalionidae Kinberg, 1851

Palmyridae Kinberg, 1858

APHR

POLN

ACOE

EULE

SIGA

PALM

Subordo Nereidiformia George & Hartmann-Schröder, 1985

Superfamilia Nereidoidea de Blainville, 1818

Chrysopetalidae Ehlers, 1864

Hesionidae Grube, 1850

Nereididae de Blainville, 1818

Superfamilia Syllidiformia Grube, 1850

Syllidae Grube, 1850

Microphthalmidae Hartmann-Schröder, 1971

CHRY

HESI

NERE

SYLL

MICR

Pilargidae de Saint-Joseph, 1899

PILA

Subordo Glyceriformia Uschakov, 1972

Glyceridae Grube, 1850

Goniadidae Kinberg, 1866

Paralacydoniidae Pettibone, 1963

Lacydoniidae Bergström, 1914

Subordo No reconocido

Superfamilia Nephtyoidea Grube, 1850

Nephtyidae Grube, 1850

Superfamilia Ichthyotomidae Eisig, 1906

Ichthyotomidae Eisig, 1906

Superfamilia Iospiloidea Bergström, 1914

Iospilidae Bergström, 1914

Superfamilia Thyphloscolecoida Uljanin, 1878

Thyphloscolecidae Uljanin, 1878

GLYC

GONI

PARL

LACY

NEPH

ICHT

IOSP

TYPH

Ordo Protodrilida Purschke & Jouin, 1988

Aberrantidae Wolf, 1987

Polygordiidae Czerniavsky, 1881

Protodrilidae Czerniavsky, 1881

ABER

POLG

PROT

Protodriloididae Purschke & Jouin, 1988

Saccocirridae Czerniavsky, 1881

PROD

SACC

Subclase Sedentaria Lamarck, 1818**Ordo Cirratulida Pettibone, 1982**

Superfamilia Cirratuloidea Rickholt, 1851

Cirratulidae Rickholt, 1851

Ctenodrilidae Kennel, 1882

Paraonidae Cerruti, 1909

CIRR

CTEN

PARA

Superfamilia Cossuridoidea Day, 1963

Cossuridae Day, 1963

COSS

Superfamilia Flabelligeroidea de Saint-Joseph, 1894

Acrocirridae Banse, 1963

Fauveliopsidae Hartman, 1971

Flabelligeridae de Saint-Joseph, 1894

Superfamilia Pseudocirratuloidea Petersen, 1994

Pseudocirratulidae Petersen, 1994

ACRO

FAUV

FLAB

PSEU

Ordo Clitellata Michaelsen, 1919**Subordo Hirudinea Savigny, 1822 (partial)**

Superfamilia Acanthobdelloidea Grube, 1851

Acanthobdellidae Grube, 1851

Superfamilia Glossiphonoidea Vaillant, 1890

Erpobdellidae Moore, 1908

Glossiphonidae Vaillant, 1890

Ozobranchidae Pinto, 1921

Piscicolidae Johnston, 1865

ACAN

ERPO

GLOS

OZOB

PISC

Subordo Oligochaeta Grube, 1850 (partial)

Capilloventridae Harman & Loden, 1894

Enchytraeidae Vejdovsky, 1879

Lumbriculidae Vejdovsky, 1884

Megascolecidae Rosa, 1891

Naididae Ehrenberg, 1828

Phreodrilidae Beddard, 1891

Randiellidae Erséus & Strehlow, 1986

CAPL

ENCH

LUMR

MEGA

NAID

PHRE

RAND

Ordo Echiurida Sedgwick, 1898

Superfamilia Capitelloidea Grube, 1862

Capitellidae Grube, 1862

Superfamilia Echiuroidea de Quatrefages, 1847

Bonellidae Lacaza-Duthiers, 1858

Echiuridae de Quatrefages, 1847

Ikedidae Bock, 1942

Thalassetmatidae Forbes & Goodsir, 1841

Urechidae Monroe, 1927

CAPI

BONE

ECHI

IKED

THAL

UREC

Ordo Maldanida Meyer & Bartolomeus, 1997

Arenicolidae Johnston, 1835

Maldanidae Malmgren, 1867

AREN

MALD

Psammodrilidae Swedmark, 1952	PSAM	Spionidae Grube, 1850	SPIO
		Uncispionidae Green, 1982	UNCI
Ordo Opheliida Fauchald, 1977		Trochochaetidae Pettibone, 1963	TROC
Opheliidae Malmgren, 1867	OPHE	Poecilochaetidae Hannerz, 1956	POEC
Scalibregmatidae Malmgren, 1867	SCAL	Longosomatidae Hartman, 1944	LONG
Travisiidae Hartmann-Schröder, 1971	TRAV		
		Ordo Sternaspida Dales, 1962	
Ordo Orbiniida Pettibone, 1982		Sternaspidae Carus, 1862	STER
Dinophilidae Remane, 1932	DINO		
Diurodrilidae Kristensen & Niilonen, 1982	DIUR	Ordo Terebellida Uschakov, 1955	
Neriliidae Levinsen, 1883	NERI	Pectinariidae de Quatrefages, 1865	PECT
Orbiniidae Hartman, 1942	ORBI	Laetmonectidae Buzhinskaya, 1986	LAET
Parergodrilidae Reisinger, 1925	PARE	Ampharetidae Malmgren, 1867	AMPA
		Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1980	ALVI
Ordo Pogonophora Johansson, 1938		Terebellidae Malmgren, 1867	TERE
Siboglinidae Caullery, 1944	SIBO	Trichobranchidae Malmgren, 1866	TRIC
Ordo Spionida Fauchald, 1977		Ordo Sabellida Dales, 1962	
Superfamilia Sabellariidoidea Johnston, 1865		Sabellidae Latreille, 1825	SABE
Sabellariidae Johnston, 1865	SABI	Serpulidae Rafinesque, 1815	SERP
Superfamilia Spionoidea Grube, 1850		Spirorbidae Chamberlin, 1919	SPIR
Apistobranchidae Mesnil & Caullery, 1898	APIS		

3. Acoetidae Kinberg, 1856

Isabel C. Molina-Acevedo¹ & Tulio F. Villalobos-Guerrero^{1,2}

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

²Universidad de Kagoshima, Japón
isacrismoliace@gmail.com

Introducción

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

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

ventral anterior, gasterópodos que viven debajo de los élitros, o bivalvos que viven entre los parápodos (Pettibone 1989, Pleijel 2001).

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

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

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

Sistemática

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

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

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

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

Malmgren (1867) fue el primero en utilizar correctamente el sufijo de la familia Acoetidae.

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

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

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

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

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

Morfología

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

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

Prostomio y segmento tentacular: El prostomio está compuesto por varios apéndices y órganos sensoriales. Dos palpos ventrales, generalmente largos y gruesos, excepto en *Eupolyodontes*, que son cortos y angostos. Un par de antenas laterales

insertadas ventralmente o distalmente; y una antena media presente en la mayoría de géneros, con excepción de *Eupanthalis* y algunas especies de *Eupolyodontes*. Dos pares de ojos sésiles, un par de ojos soportados por omatóforos y un par de ojos sésiles, o en ocasiones algunos de los dos tipos faltan (Fig. 1A–E). Los ojos sésiles tienen la vesícula óptica sencilla con una retina proximal compuesta por células parduscas. Los omatóforos están en posición lateral o anterior en el prostomio; cada ojo tiene una córnea delgada y un iris; y la retina está compuesta por células en forma de botella rodeadas por células distalmente anchas.

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

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

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

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

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

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

Setas: Generalmente, los notópodos en ocasiones presentan un fascículo de capilares que se van

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

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

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

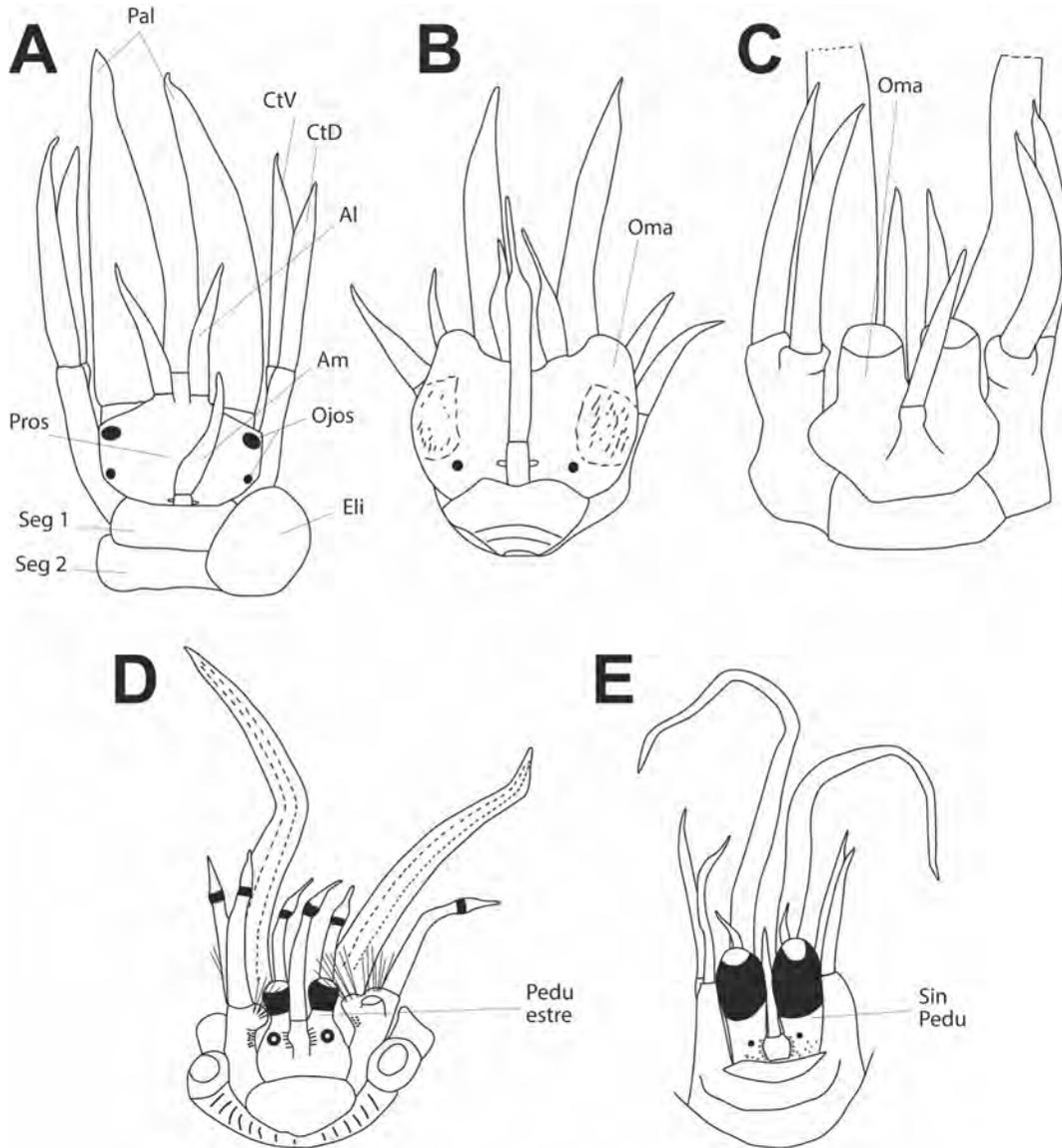


Figura 1. *Euarche tubifex*: A) Prostomio, VD; *Zachsiella nigromaculata*: B) Prostomio, VD; *Panthalis oerstedii*: C) Prostomio, VD; *Acoetes pleei*: D) Prostomio, VD; *Polyodontes texanus*: E) Prostomio, VD (Al: antena lateral; Am: antena media; CtD: cirros tentaculares dorsales; CtV: cirros tentaculares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

Claves

Los registros de las especies consideradas en las claves se basan en los trabajos disponibles para el Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996, Dean 2012) y el Pacífico Oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), así como en trabajos posteriores (e. g., Salazar-Vallejo *et al.* 2014). En las

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

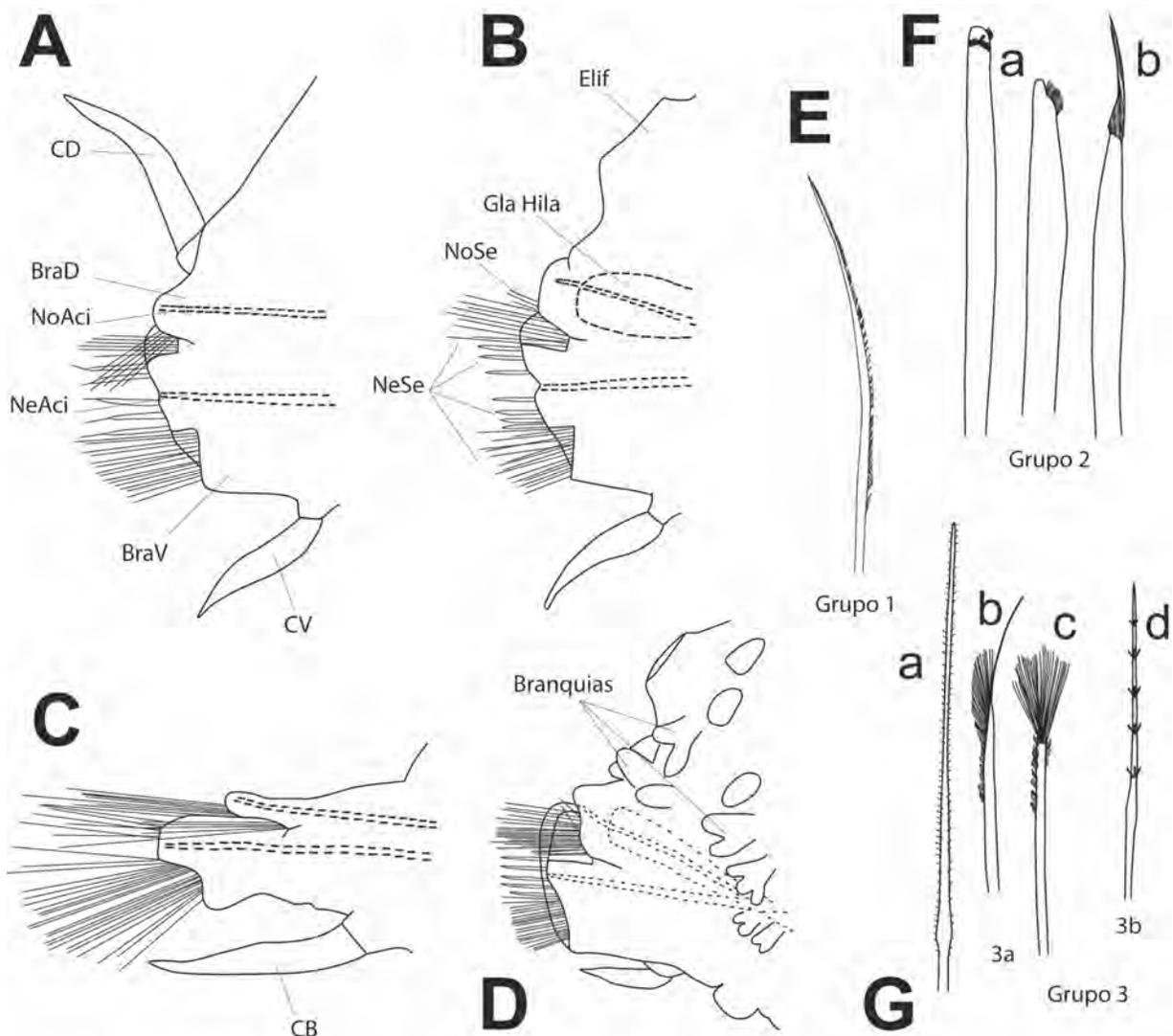


Figura 2. *Euarche mexicana*: A) Parápodo 8, B) Parápodo 9; *Acoetes pacifica*: C) Parápodo 2; *Polyodontes lupinus*: D) Parápodo 23; *Euarche tubifex*: E) Seta lanceolada, grupo 1, F (a) Setas aciculadas, grupo 2; *Panthalis alaminosae*: F (b) Setas aciculares, grupo 2; *Euphantalis kinbergi*: G (a)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

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

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

- 3(2)** Antena media grande; sin branquias parapodiales; palpos extendidos más allá del prostomio (Fig. 1B); *Zachsiella* Buzhinskaja, 1982*¹
 – Antena media diminuta; con branquias parapodiales; palpos cortos, apenas se extienden más allá del prostomio ... *Eupolyodontes* Buchanan, 1894 .. *E. batabanoensis* Ibarzábal, 1988² (G, C)
- 4(2)** Neurosetas superiores tipo 3a, plumosas distal o subdistalmente **5**
 – Neurosetas superiores tipo 3a, espinosas, no plumosas (Fig. 1G(a)); con ojos sésiles accesorios; branquias a veces presentes *Polyodontes* de Blainville, 1828
- 5(4)** Sin branquias parapodiales; sin ojos accesorios (Fig. 1C); neurosetas superiores plumosas distalmente (Fig. 1G(c))..... *Panthalis* Kinberg, 1856 . . . *P. alaminosae* Pettibone, 1989³ (G, C)
 – A veces con branquias parapodiales; con ojos sésiles accesorios (Fig. 1D); neurosetas superiores aristadas, subdistalmente plumosas, espinuladas basalmente (Fig. 1G(b)) *Acoetes* Audouin & Milne Edwards, 1832
- 6(1)** Antena media occipital (Fig. 1A); segmento 2 con notosetas *Euarche* Ehlers, 1887
 – Sin antena media; segmento 2 sin notosetas *Eupanthalis* McIntosh, 1876*⁴

Comentarios

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

Claves para especies de América tropical

Acoetes Audouin & Milne-Edwards, 1832

- 1** Parápodos del segmento 2 muy amplios, con notosetas y neurosetas muy numerosas en fascículos continuos en abanico *A. grubei* (Kinberg, 1856) (P; G, C Q)
 – Parápodos del segmento 2 regular, con notosetas y neurosetas en fascículos separados, estrechos **2**
- 2(1)** Pedúnculos oculares (omatóforos) cilíndricos, rectos; palpos sin papilas
 *A. pacifica* (Treadwell, 1914) (B, P; G, C Q)
 – Pedúnculos oculares (omatóforos) angostos, con una constricción (Fig. 1D); palpos con papilas **3**

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

Euarche Ehlers, 1887

- 1** Prostromio bilobulado, con surco anterior; sin ojos *E. mexicana* Pettibone, 1989 (G, C)
 – Prostromio entero, sin surco anterior; con ojos (Fig. 1A) 2
- 2(1)** Ojos anteriores y posteriores de tamaño similar, bien separados entre sí (brecha 1.5–2 veces el tamaño de los ojos posteriores); palpos 3 veces más largos que las antenas laterales
 *E. perlae* (Fauchald, 1977a)¹ (P)
 – Ojos anteriores dos veces más grandes que los posteriores, cercanos entre sí (brecha menor al tamaño de los ojos posteriores); palpos 5 veces más largos que las antenas laterales
 *E. tubifex* Ehlers, 1887² (G, C)

Comentarios

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

Polyodontes de Blainville, 1828

- 1** Omatóforos sin cuello (Fig. 1E); cirros bucales (segmento 2) más de cuatro veces el largo del cirro ventral siguiente; cirros tentaculares largos, 1.5 veces la longitud total del prostromio incluyendo omatóforos *P. texanus* Pettibone, 1989 (G, C)
 – Omatóforos con cuello; cirros bucales (segmento 2) menos de dos veces el largo del cirro ventral siguiente; cirros tentaculares cortos, menores a la longitud total del prostromio incluyendo omatóforos 2
- 2(1)** Pedúnculos oculares alargados, tan largos como el área ocular pigmentada; cirros bucales (segmento 2) duplican el largo del cirro ventral siguiente .. *P. frons* Hartman, 1939 (P; G, C Q)
 – Pedúnculos oculares reducidos, más cortos que el área ocular pigmentada; cirros bucales (segmento 2) de tamaño similar o un poco más largos que el cirro ventral siguiente 3
- 3(2)** Palpos con papilas; cirros bucales del segmento 2 más cortos que los neurópodos
 *P. oculus* (Treadwell, 1901)¹ (P Q; G, C)
 – Palpos sin papilas; cirros bucales del segmento 2 ligera o marcadamente más largos que los neurópodos 4
- 4(3)** Parápodos con branquias en elitróforos; cirrós dorsales desde segmento 10 (Fig. 2D); branquias numerosas, ovales, más largas y menos densas por el segmento 30
 *P. lupinus* (Stimpson, 1856)² (P Q; G, C)
 – Parápodos sin branquias, o con una branquia digitiforme desde segmento 30 5

- 5(4)** Antenas y cirros tentaculares medianos, antena media rebasa los omatóforos; neurópodos de segmentos medios sin brácteas anteroventrales prominentes; branquias digitiformes desde segmento 30 *P. panamensis* (Chamberlin, 1919)³ (B, P; G, C Q)
- Antenas y cirros tentaculares muy cortos, antena media alcanza la mitad de los omatóforos; neurópodos de segmentos medios con brácteas anteroventrales prominentes; sin branquias *P. frankenbergi* Pettibone, 1989 (G, C)

Comentarios

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 325–327.
- ICZN (International Commission of Zoological Nomenclature). 1992. Opinion 1692. *Phyllodoce* Lamarck, 1818 and *Polyodontes* de Blainville, 1828 (Annelida, Polychaeta): conserved. Bull Zool Nom 49: 242–243.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. Intern Trust Zool Nomencl (Nat Hist Mus): London. 306 pp.
- Imajima M. 1997. Polychaetous annelids from Sagami Bay and Sagami Sea collected by the Emperor Showa of Japan and deposited at the Showa Memorial Institute, National Science Museum, Tokyo: Families Polynoidae and Acoetidae. Nat Sci Mus Monogr 13: 1–131.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.
- Kinberg JGH. 1856. Nya sl gten och arter af Annelider.  fvers Kongl Vetensk-Akad F rh, Stockholm 12(9-10): 381–388.
- Kinberg JGH. 1858. Annulater. Kongliga Svenska Fregatten Eugenie's Resa omkring jorden under befal af C.A. Virgin aren 1851–1853. Vetensk lakttagelser, Zool 2: 1–32, 8 plates.
- Li ero-Arana I. 1984. Poliquetos errantes bent nicos de la plataforma continental nor-oriental de Venezuela. I. Acoetidae. Bol Inst Oceanogr Venez 23: 183–194.
- Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandie, Islandiae et Scandinaviae. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforsl e, 127 pp. & 14 plates.
- Martinez A, Palermo AM, Brito MC & N nez J. 2007. Primer registro de *Eupanthalis kinbergi* McIntosh (Polychaeta, Acoetidae) en aguas de Canarias. Vieraea 35: 1–8.
- Monro CCA. 1928. Polychaeta of the families Polynoidae and Acoetidae from the vicinity of the Panama Canal, collected by Dr. C. Crossland and Dr. Th. Mortensen. J Linn Soc Lond, Ser Zool 36: 553–576.
- Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F. 2012. Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28SrRNA, 16SrRNA, mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI), and morphology. Mol Phylogenet Evol 65: 490–500.
- N nez J, Barnich R, Santos L & Maggio Y. 2011. Poliquetos escamosos (Annelida, Polychaeta) colectados en las campa as “Fauna II, III, IV” (Proyecto “Fauna Ib rica”) y cat logo de las especies conocidas para el  mbito ibero-bale ar. Graellsia 67(2): 187–197.
- Palmero AM, Martinez A, Brito MC & N nez J. 2008. Acoetidae (Annelida, Polychaeta) from the Iberian Peninsula, Madeira and Canary Islands, with description of a new species. Arquip lago 25: 49–62.
- Pettibone MH. 1989. Revision of the Aphroditoid polychaetes of the family Acoetidae Kinberg (=Polyodontidae Augener) and reestablishment of the *Acoetes* Audouin and Milne-Edwards, 1832, and *Euarche* Ehlers, 1887. Smithsonian Contrib Zool 464: 1–138.
- Pleijel F. 1991. *Phyllodoce* Lamarck, 1818 and *Polyodontes* de Blainville, 1828 (Annelida, Polychaeta): proposed conservation. Case 2765. Bull Zool Nom 48(2): 100–102.
- Pleijel F. 2001. Aphroditoidea Malmgren, 1867. In: Rouse GW & Pleijel F (eds) Polychaetes. Oxford UnivPress, London, pp 73.
- Read G. 2018. World Polychaeta database. *Polyodontes* Blainville, 1828. Consultado el 20 de agosto de 2019 en: World Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=129137>
- Read G & Fauchald K. 2018. World Polychaeta database. Acoetidae Kinberg, 1856. Consultado el 20 de agosto de 2019 en: <http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=19199>
- Rouse G & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliograf a de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol M xico, Ser Zool 67: 11–50.
- Salazar-Vallejo SI & Londo o-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliograf a de poliquetos (Polychaeta) del Pac fico Oriental Tropical. An Inst Biol M xico, Ser Zool 75:9–97.
- Salazar-Vallejo SI, Rizzo AE & Fukuda MV. 2014. Reinstatement of *Euarche rudipalpa* (Polychaeta: Acoetidae), with remarks on morphology and body pigmentation. Zoologia 31: 264–270.
- Treadwell AL. 1937. The Templeton Crocker Expedition. VIII. Polychaetous annelids from the west coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. Zoologica 22(2): 139–160.
- Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2005. Phylogeny of Aphroditiformia (Polychaeta) based on molecular and morphological data. Mol Phylogenet Evol 37: 494–502.
- Wilkinson T, Wiken E, Bezaury CJ, Hourigan T, Agardy T, Herrmann H, Janishevski L, Madden C, Morgan L, Padilla M. 2009. Ecorregiones marinas de Am rica del norte. Comisi n para la Cooperaci n Ambiental: Montreal, Canad . 200 pp.
- Wolf PS. 1984. Family Polyodontidae Buchanan, 1894. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor & Associates, Inc: Mobile, Alabama, pp: 3(22): 1–10.
- Wolf PS. 1986. A new genus and species of interstitial Sigalionidae and a report on the presence of venom glands in some scale worm families (Annelida, Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 99: 79–83.
- Zhang Y, Sun J, Rouse GW, Wiklund H, Pleijel F, Watanabe HK, Chen C, Qian P-Y & Qiu J-W. 2018. Phylogeny, evolution and mitochondrial gene order rearrangement in scale worms (Aphroditiformia, Annelida), Mol Phylogenet Evol 125: 220–231.

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

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

4. Acrocirridae Banse, 1969

Sergio I. Salazar-Vallejo

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

Introducción

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

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

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

Sistemática

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

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

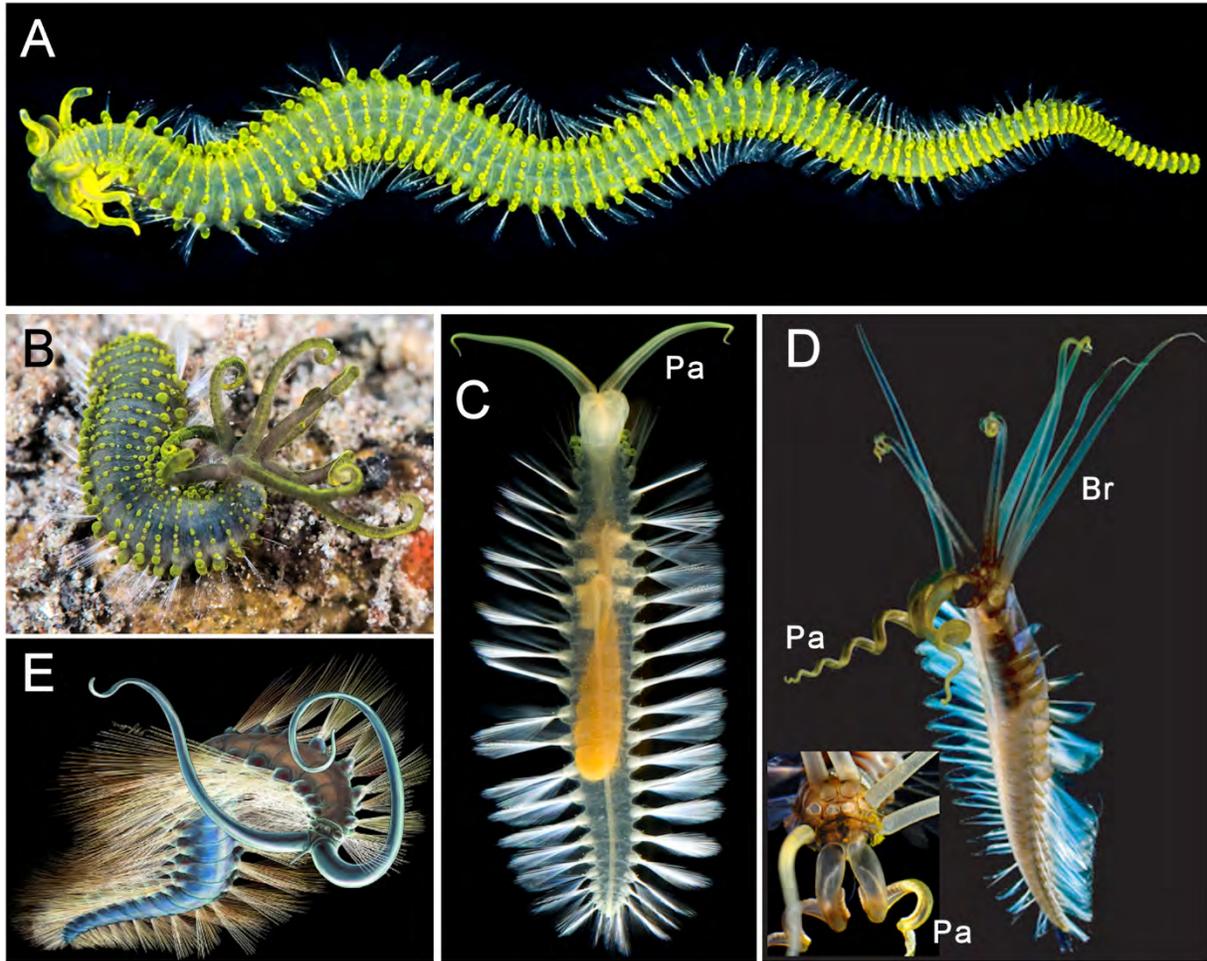


Figura 1. A) *Acrocirrus* relajado, VD; B) *Acrocirrus*, quizá la misma especie, sobre una roca, VD; C) *Swima bombiviridis* Osborn *et al.* 2009, VV; D) *Teuthiodrilus* Osborn *et al.* 2011, VV oblicua (inserto: acercamiento del extremo anterior VD); E) Reconstrucción del fósil del cámbrico medio (500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

Morfología

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

Papilas corporales. El cuerpo de los acrocirridos puede presentar variaciones en el tipo de papilas que lo cubren y con el sedimento que adhieren, pueden tomar varias formas más o menos diagnósticas. Pueden ser sésiles o pedunculadas; algunas son esféricas, digitadas, truncadas, o afiladas y, dependiendo de su abundancia, pueden

parecer desordenadas (Fig. 3B, C) o estar arregladas en series transversas (Figs 1A, B, 2C–F).

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

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

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

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

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

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

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

Notosetas. Las notosetas son capilares simples, cubiertos por una serie de cinturones de dentículos

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

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

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

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

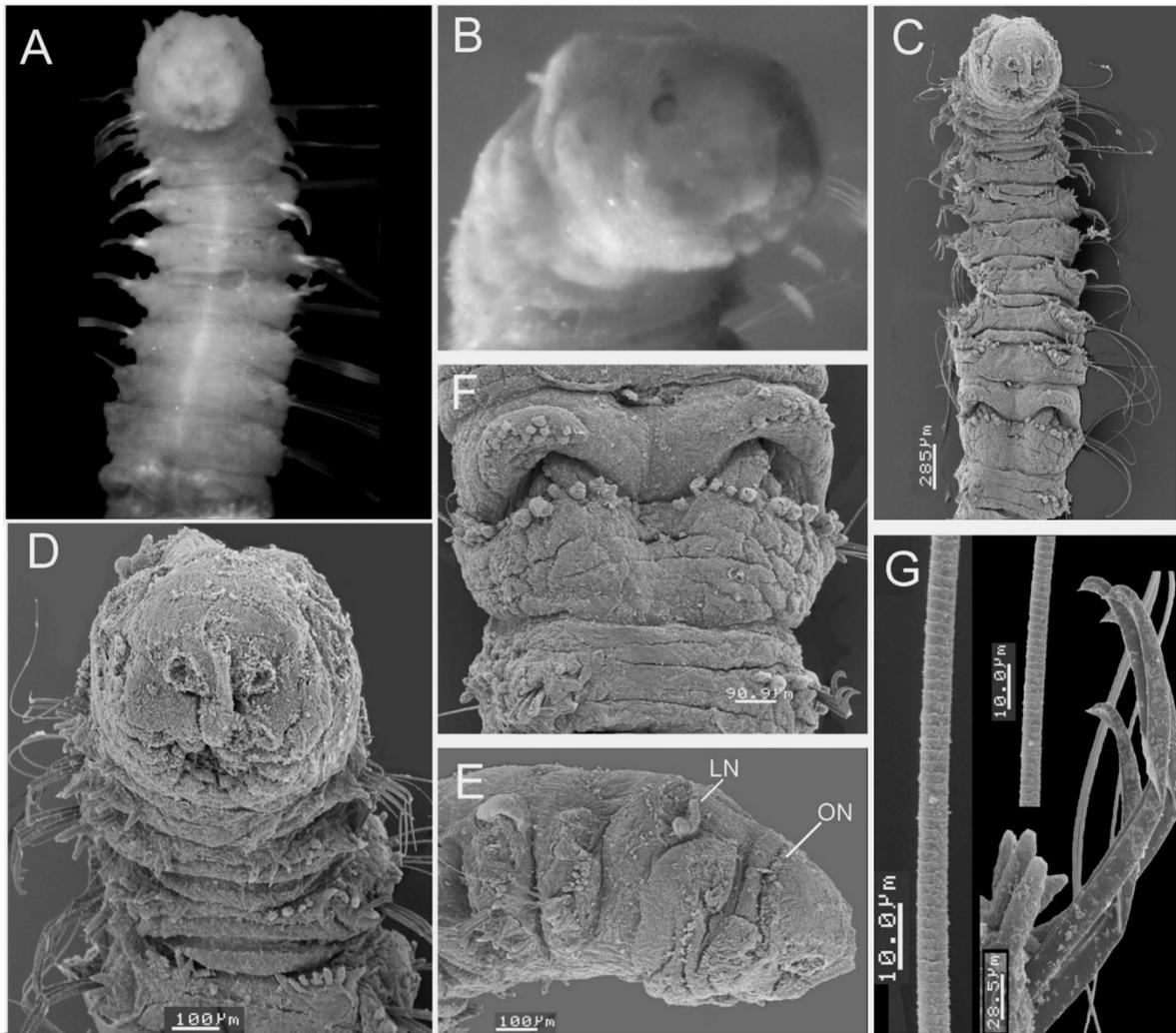


Figura 2. *Acrocirrus incisa* (todas las fotos son del mismo ejemplar): A, C) Extremo anterior, VV; B) Vista oblicua frontal de la cabeza para mostrar los ojos; D) VF, áreas circulares centrales son las cicatrices de los palpos; E) Extremo anterior, VL; F) Setígero 11, VV; G) Notosetas y falcígeros neuropodiales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

Clave para todos los géneros¹

(modificada de Salazar-Vallejo *et al.* 2007)

- 1 Parápodos birrámeos con notosetas y neurosetas; papilas cortas, digitadas 2
 - Parápodos unirrámeos, sólo con neurofalcígeros compuestos; algunas papilas largas, clavadas; dos pares de branquias *Flabelliseta* Hartman, 1978
- 2(1) Extremo anterior con caperuzca cefálica aqueta; neurosetas simples o espiníferos compuestos 3
 - Extremo anterior sin caperuzca cefálica 4
- 3(2) Neurosetas simples *Helmetophorus* Hartman, 1978
 - Neurosetas compuestas *Chauvinelia* Laubier, 1974²

- 4(2)** Neurosetas falcíferos compuestos; branquias pares en segmentos sucesivos 5
 – Neurosetas simples; branquias cuádruples en dos segmentos 9
- 5(4)** Branquias desde el segmento 2 6
 – Sin branquias; con palpos *Flabelligena* Gillet, 2001
- 6(5)** Hasta dos pares de branquias pequeñas 7
 – Con cuatro pares de branquias grandes, si dehiscentes, cicatrices visibles 8
- 7(6)** Con palpos (pedúnculo cilíndrico y punta hinchada)
 *Actaedrilus* Jimi, Fujimoto & Imura, 2020³
 – Sin palpos *Flabelligella* Hartman, 1965⁴
- 8(6)** Palpos largos (Fig. 1B), tan largos como los primeros 10 setíferos, bases de los palpos muy cercanas; tórax con 12 segmentos; neurosetas simples o compuestas
 *Acrocirrus* Grube, 1872⁵
 – Palpos cortos (tan largos como los primeros 1–3 segmentos), bases de los palpos separados en por lo menos la anchura de los palpos; tórax con número variable de segmentos; neurosetas casi siempre compuestas *Macrochaeta* Grube, 1851⁶
- 9(4)** Neurópodos con 2–4 setas por fascículo; branquias tan largas como el cuerpo (Fig. 1D) ...
 *Teuthiodrilus* Osborn, Madin & Rouse, 2011
 – Neurópodos con abundantes setas; branquias dehiscentes (Fig. 1C), o de 1/3–1/4 del largo corporal *Swima* Osborn, Haddock, Pleijel, Madin & Rouse, 2009⁷
- 1) La caperuzas cefálica puede ser un artefacto de la fijación porque los ejemplares tienen paredes corporales con poca masa muscular; además, la presencia de branquias debe evaluarse con ejemplares adicionales porque el extremo anterior es retráctil y, por ello, puede ser difícil de ubicar la presencia o número de filamentos branquiales.
 2) Ver Gillet (2001) y Aguirrezabala & Cebeiro (2006) para especies.
 3) Incluye dos especies, *A. yanbarensis* Jimi *et al.*, 2020 de Japón y *A. polyonix* (Eliason, 1962) de Dinamarca.
 4) Ver Kolmer (1985) para especies.
 5) Ver Kudenov (1976), Banse (1979) y Magalhães & Bailey-Brock (2012) para especies.
 6) Ver Santos & Silva (1993) para especies.
 7) Incluye una especie con neurosetas compuestas, *S. tawitawiensis* Osborn *et al.*, 2011, que podría pertenecer a *Chauvinelia* Laubier, 1974.

Clave para géneros y especies de América tropical

- 1** Cuatro pares de branquias grandes (si se caen, las cicatrices son evidentes) 2
 – Hasta dos pares de branquias pequeñas, dehiscentes *Flabelligella* Hartman, 1965 3
- 2(1)** Palpos largos (longitud equivalente a 10 setíferos); tórax con 12 segmentos
Acrocirrus Grube, 1873 ... neurosetas abdominales falcíferos compuestos (Fig. 2G) 4
 – Palpos cortos (longitud equivalente a 3 setíferos); tórax con número variable de segmentos
Macrochaeta Grube, 1851 7
- 3(1)** Prostomio con manchas oculares; papilas corporales digitadas, bien proyectadas
 *F. macrochaeta* (Fauchald, 1972) (P)
 – Prostomio sin manchas oculares; papilas corporales esféricas o aguzadas, diminutas
 *F. mexicana* Fauchald, 1972 (P)

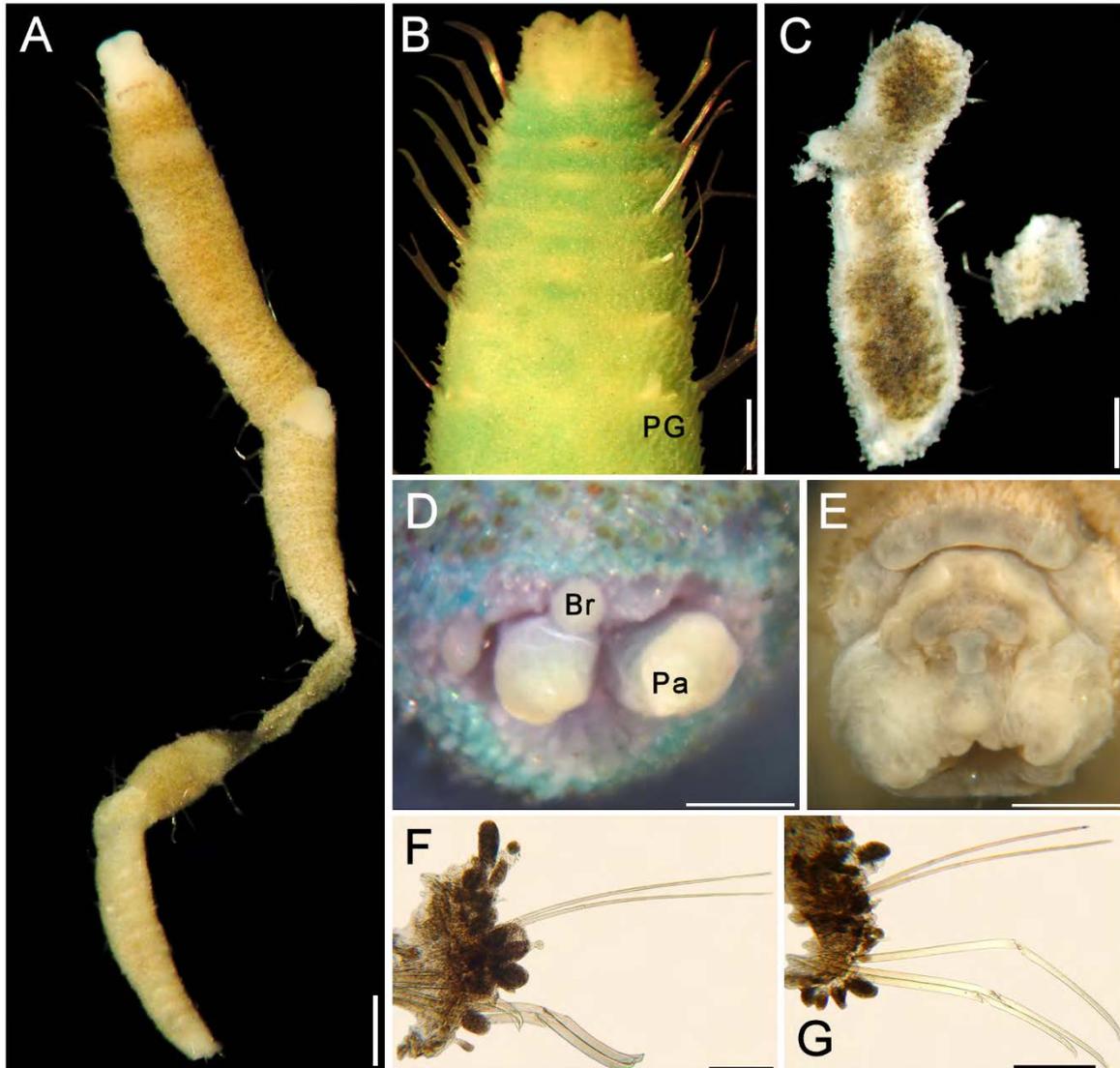


Figura 3. Especies de *Flabelligella*.- *F. cf. biscayensis* Kolmer, 1985: A) Ejemplar completo LACM; B) Mismo, extremo anterior, VV, *F. papillata* Hartman, 1965: C) Holotipo USNM, VD; Especie no identificada SIORAS: D) Extremo anterior, VF; E) Otro ejemplar, sin apéndices, VF; F) Parápodo medio; G)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

- 4(2)** Setígero 11 (segmento 14) con ganchos aciculares **5**
 – Setígero 11 (segmento 14) sin ganchos; primeras neurosetas desde el cuarto branquífero
 *A. crassifilis* Moore, 1923 (B, P)
- 5(4)** Con cirros notopodiales; lóbulos parapodiales enteros **6**
 – Sin cirros notopodiales; lóbulos parapodiales incisos *A. incisa* Kudenov, 1975 (P)
- 6(5)** Prostomio aguzado anteriormente; dos pares de ojos, los anteriores mucho mayores que los posteriores; setas especiales del setígero 11 (segmento 14) sin depresión subrostral
 *A. frontifilis* (Grube, 1860) (G, C Q)
 – Prostomio romo anteriormente; tres pares de ojos, los intermedios de mayor tamaño; setas especiales del setígero 11 con depresión subrostral *A. frontifilis* sensu Wolf, 1984 (G)

- 7(2) Segmento 1 visible dorsalmente; papilas no arregladas en hileras transversas *M. clavicornis* (Sars, 1835) (G, C Q)

 – Segmento 1 no visible dorsalmente; papilas pedunculadas arregladas en hileras transversas
 *M. multipapillata* Westheide, 1982 (P)

Estudios futuros

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

Agradecimientos

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

Referencias

Aguirrezabalaga F & Cebeiro A. 2006. *Flabelligena gascognensis* sp. nov. (Polychaeta: Acrocirridae), a

- new species from the Capbreton Canyon, (Bay of Biscay, NE Atlantic). *Scient Mar* 70:141–147.
- Banse K. 1969. Acrocirridae n. fam. (Polychaeta Sedentaria). *J Fish Res Bd Can* 26:2595–2620.
- Banse K. 1979. *Acrocirrus columbianus* and *A. occipitalis*, two new polychaetes (Acrocirridae) from the Northeast Pacific Ocean. *Proc Biol Soc Wash* 91:923–928.
- Gillet P. 2001. *Flabelligena amoureuxi* new genus, new species (Polychaeta: Acrocirridae) from Crozet Islands (Indian Ocean). *Bull Mar Sci* 68:125–131.
- Hartman O. 1969. Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, Los Angeles, 812 pp.
- Jimi N, Fujimoto S & Imura S. 2020. A new interstitial genus and species of Acrocirridae from Okinawajima Island, Japan. *Zoosymposia* 19: 164–172.
- Kolmer DW. 1985. Acrocirridae (Annélides polychètes) abyssaux: Golfe de Gascogne et Méditerranée; pp 355–364 *In*: Peuplements profonds du golfe de Gascogne. Ifremer, 630 pp.
- Kudenov JD. 1976. Polychaeta from Southeastern Australia, 1. Acrocirridae Banse, 1969, from Victoria and New South Wales. *Rec Austr Mus* 30:137–149.
- Magalhães WF & Bailey-Brock JH. 2012. A new species of *Acrocirrus* (Polychaeta: Acrocirridae) from Coconut Island, Oahu, Hawaii. *J Mar Biol Ass UK* 92:1019–1022.
- Martínez A, Worsaae K & Núñez J. 2019. Acrocirridae Banse, 1968 (sic); pp 422–439 *In*: Purschke G, Böggemann M y Westheide W (Eds), *Handbook of Zoology: Annelida*, 1. DeGruyter, Berlin, 480 pp.
- Nanglu K & Caron J-B. 2018. A new Burgess Shale polychaete and the origin of the annelid head revisited. *Curr Biol* 28:319–326.
- Osborn K, Madin LP & Rouse GW. 2011. The remarkable squidworm is an example of discoveries that await in Deep-pelagic habitats. *Biol Letters* 7:449–453.
- Osborn K, Haddock SHD, Pleijel F, Madin LP & Rouse GW. 2009. Deep-sea, swimming worms with luminescent 'bombs'. *Science* 325:964.
- Osborn K, Haddock SHD & Rouse GW. 2011. *Swima* (Annelida, Acrocirridae), holopelagic worms from the deep Pacific. *Zool J Linn Soc* 163:663–678.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An Inst Biol, ser Zool, UNAM* 67:11–50.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. *An Inst Biol, ser Zool, UNAM* 75:9–97.
- Salazar-Vallejo SI, Gillet P y Carrera-Parra LF. 2007. Revision of *Chauvinelia*, redescrptions of *Flabelligella*

- incrusta* and *Helmetophorus rankini*, and their recognition as acrocirrids (Polychaeta: Acrocirridae). J Mar Biol Assoc UK 87:465–477.
- Santos PJP & Silva VMAP. 1993. *Macrochaeta westheidei* n. sp.: First record of Acrocirridae for the Brazilian coast (Annelida; Polychaeta). Neritica 7:7-12.
- Wolf PS. 1984. Family Acrocirridae Banse, 1969; pp 13.1–13.7 In: Uebelacker JM y Johnson PG (Eds), Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor, Mobile, 7 vols.

5. Alciopidae Ehlers, 1864

María Ana Fernández-Álamo

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

Introducción

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

Los alciópodos son, en general, animales con cuerpos muy largos, delgados, frágiles y transparentes en vivo (Fig. 1). Por lo regular, en las muestras por arrastres con redes, se encuentran fragmentados, por lo que en la mayoría de los casos es imposible precisar el tamaño corporal (Støp-Bowitz 1948). Sobre unas pocas especies se conoce el tamaño completo; por ejemplo, *Alciopina parasitica* desde 1.5 hasta 10 mm y *Plotohelmis capitata* va de 4.5 a 15 mm de largo, *Plotohelmis tenuis* mide unos 20–30 mm, y *Vanadis formosa* rebasa los 300 mm (Ushakov 1972; Fernández-Álamo 1983). Tebble (1960, 1962) notó que se registran más

géneros y especies de alciópodos en las regiones tropicales y subtropicales que en las subpolares, tanto en el Atlántico Sur como en el Pacífico Norte, con lo que se puede inferir que existe una mayor riqueza de estos poliquetos en los ambientes más cálidos del planeta.

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

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

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

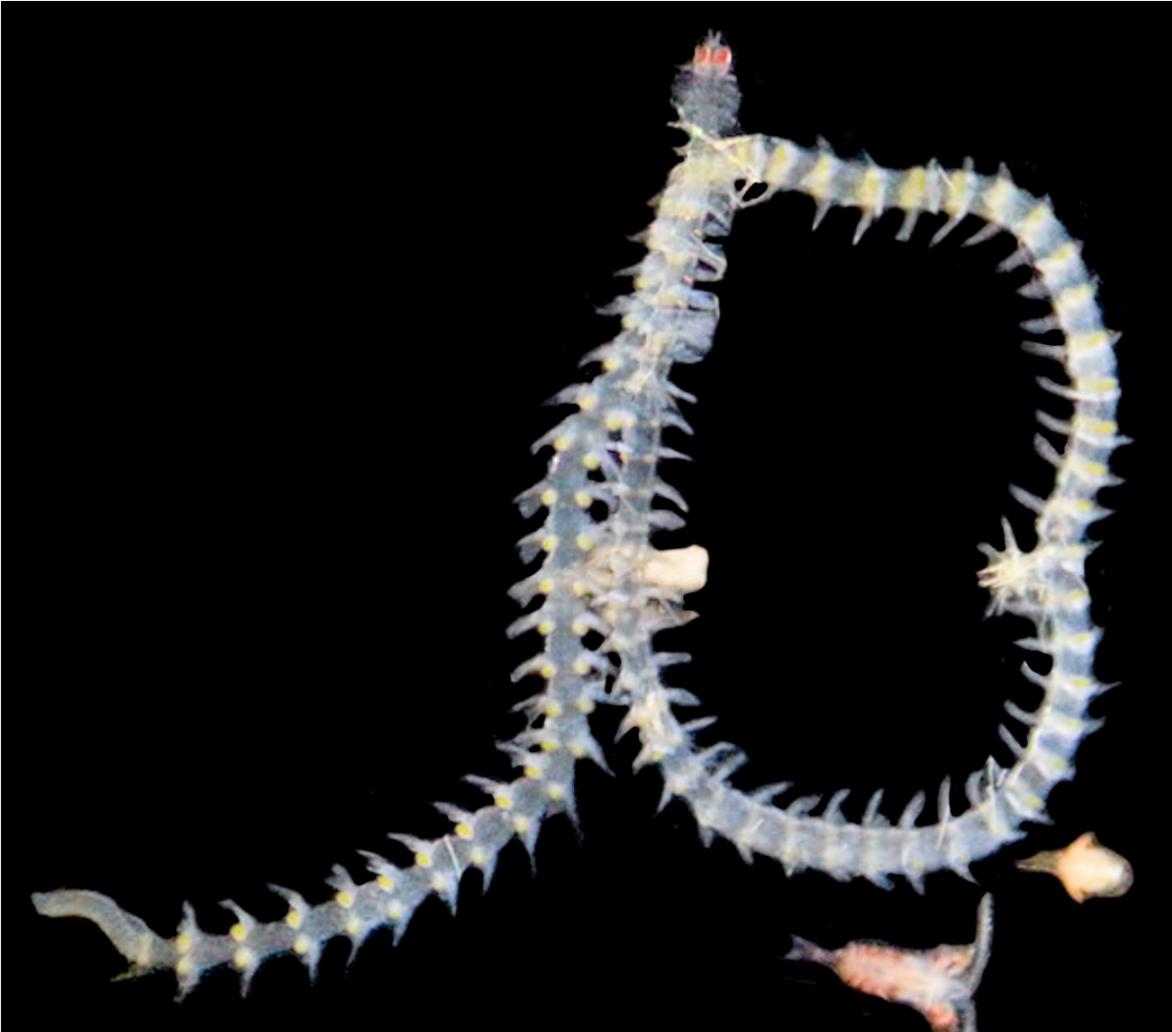


Figura 1. Ejemplar vivo de la familia Alciopidae, el extremo posterior está en regeneración.

Sistemática

Ushakov (1972) hizo una revisión histórica de los filodócidos indicando que el grupo Phyllodoceae fue establecido por Öersted en 1843 y en él se incluían varios géneros y familias diversas, entre ellas a los alciopidos. Grube (1850) le dio a este grupo la categoría de familia con el mismo nombre e incluyó los géneros de los hesiónidos y de igual forma a los alciópodos, que posteriormente Ehlers (1864) separó como familias independientes. Esta última posición ha sido seguida por los principales estudiosos de los poliquetos pelágicos desde Apstein (1899, 1900) hasta nuestros días. Dales (1955) con base en las adaptaciones morfológicas a la vida pelágica revisa su relación con los filódodos,

apoyando esta tendencia e indicando que existen suficientes divergencias para incluirlos en una familia independiente, posiblemente derivada del linaje de *Eulalia* Savigny, 1822. Sin embargo, anteriormente Southern (1911) discutió que la morfología de estos animales es básicamente de filodócidos, y que las diferencias como los ojos complejos y la transparencia del cuerpo, entre otras, son adaptaciones especiales a la vida pelágica, considerándolos como la subfamilia Alciopinae. Nuevamente, en el siglo actual, algunos autores que analizaron las relaciones filogenéticas de Annelida, como Pleijel (2001) y Rouse & Pleijel (2001, 2003 [pag. 185], 2006) consideraron a Alciopidae como sinónimo junior de Phyllodocidae, y a los alciópodos como una

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

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

Las principales características usadas en el arreglo taxonómico de los alciópodos son la forma del prostomio y sus apéndices, la morfología de la faringe, el número y forma de los cirros tentaculares en los tres primeros segmentos, la morfología de los parápodos, así como el tipo y la distribución de las setas (Rice 1987). A nivel de géneros, la estructura de los parápodos y las setas es utilizada para su separación. Tebble (1962) consideró los siguientes caracteres diagnósticos de los

parápodos para separar los géneros en los alciópodos: la estructura o forma de las setas (capilares, simples o compuestas y aciculares, simples o compuestas), y la presencia, o ausencia, de los apéndices digitiformes en los lóbulos setales. En lugar de presentar una clave tradicional elaboró una tabla usando estos caracteres, que es bastante clara y de mayor utilidad, facilitando la determinación a nivel de género. Esta información fue utilizada para elaborar, mediante el programa DELTA, la clave para la determinación de los géneros, incluyendo el género nuevo descrito por Støp-Bowitz, en 1991, que integran a la familia Alciopidae.

Morfología

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

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

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



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

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

circunfaríngeos y por ello corresponderían a los palpos en otras familias de poliquetos.

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

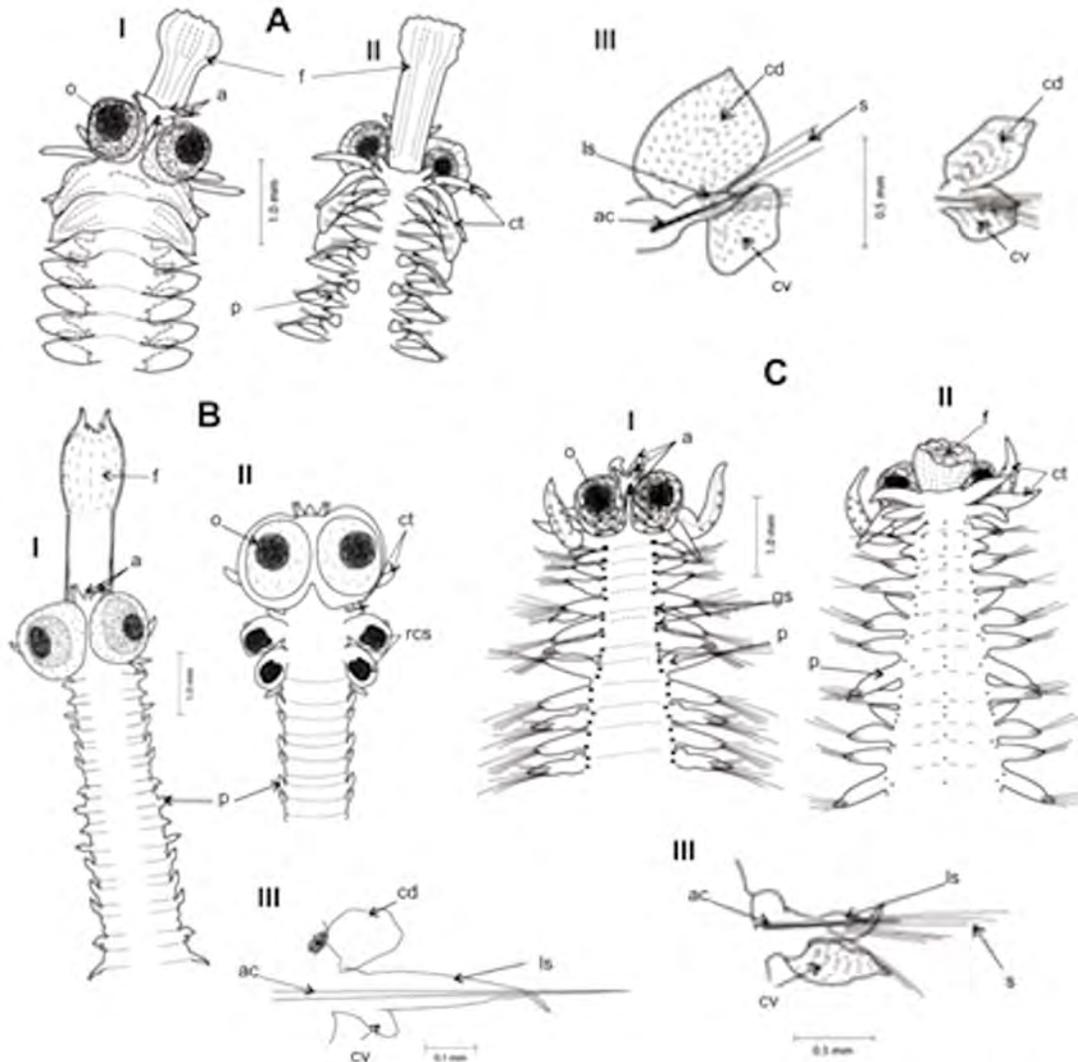


Figura 3. Géneros de alciópodos registrados en costas mexicanas. A. *Rhynchorella moebi*. I. Región anterior, vista dorsal: a = antena, o = ojo, f = faringe, p = parápodo. II. Región anterior, vista ventral: ct = cirros tentaculares, f = faringe, p = parápodo. III. Parápodos: ac = acícula, cd = cirro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

El tronco es homómero y tiene parápodos unirrámeos (Ushakov, 1972) con lóbulos setales cónicos, con setas simples o compuestas y de tipo capilar, es decir largas, delgadas y abundantes o de tipo acicular más gruesas y menos numerosas, principalmente en los parápodos de los segmentos anteriores y reduciendo su número en la región corporal posterior. Los parápodos tienen cirros dorsal y ventral, regularmente foliáceos (Fig 3 AIII, BIII

y CIII; Fig. 4 AIII y BIII). Ushakov (1972) indicó que la naturaleza unirrámea de los parápodos en los filodócidos, no deriva de la reducción del notopodio, ya que en el proceso ontogénico, las nectoquetas siempre presentan un solo paquete de setas y opina que esta condición tiene un carácter autopomórfico, del cual derivó el estado birrámeo como una adaptación a una gradual diversificación de funciones, además de la locomotora.

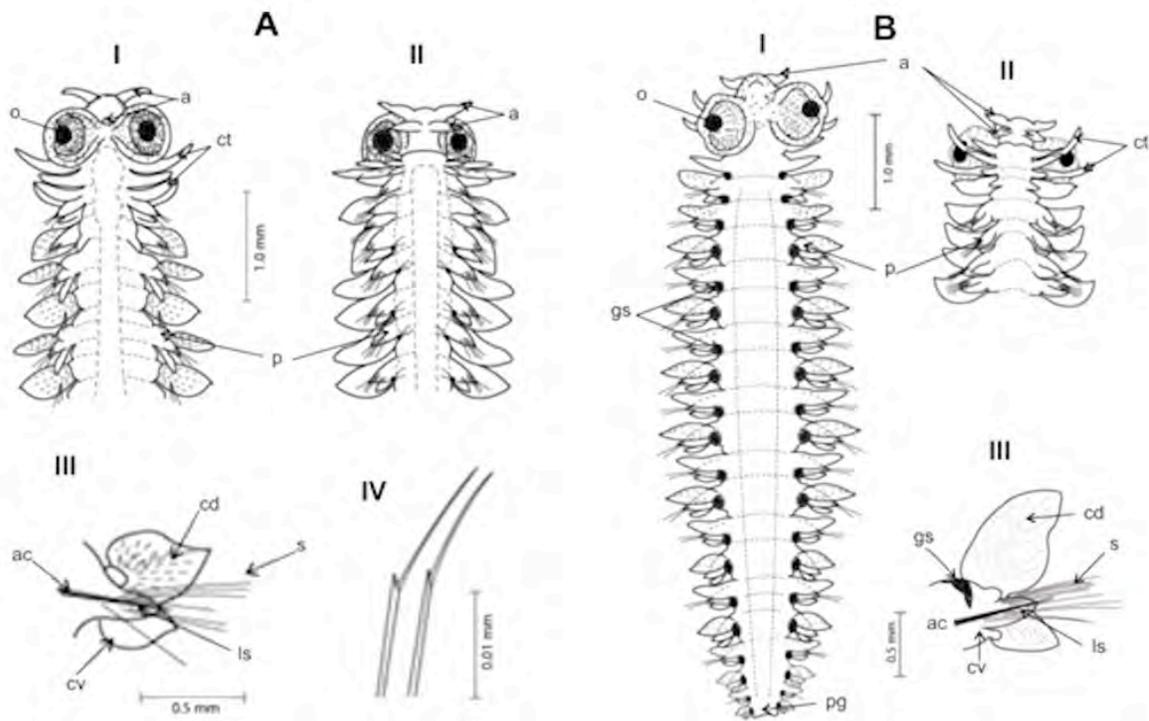


Figura 4. Otros alciópodos registrados en costas mexicanas. A. *Plotohelmis capitata*. I. Región anterior, vista dorsal: a = antena, o = ojo, p = parápodo. II. Región anterior, vista ventral: a = antena, p = parápodo. III. Parápodos: ac = acícula, cd = cirro dorsal, cv = cirro ventral, ls = lóbulo setífero,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

Cada segmento lleva glándulas mucosas denominadas segmentales, en posición postero-lateral, con mayor o menor cantidad de pigmento; en las hembras de algunas especies los cirros dorsales del cuarto y quinto segmento se modifican y funcionan como receptáculos seminales, mientras que los machos de algunas otras especies presentan papilas genitales en la región ventral de ciertos segmentos del cuerpo. Sin embargo, se conoce poco sobre la reproducción de estos organismos; Goodrich (1900) y Dales (1955) realizaron descripciones cuidadosas acerca de los gonoductos por los que salen los productos sexuales en dos especies, observando que existe una fusión de los conductos genitales y los conductos nefridiales, siendo el poro nefridial el que funcionalmente actúa como poro genital. Por la presencia de estas estructuras, en algunas especies de esta familia es posible hacer una

diferenciación de los sexos por un simple examen de la anatomía externa, aunque no es posible definir el grado de madurez sexual de los individuos (Fig. 3 BII). En las especies de algunos géneros un número variable de los primeros segmentos del cuerpo tienen parápodos más o menos reducidos, con los cirros dorsal y ventral de menor talla, el lóbulo setal como un pequeño mamelón sostenido por la acícula y generalmente desprovisto de setas; en varias especies los cirros dorsales del primero y segundo par de estos parápodos se modifican para albergar el esperma con lo que se transforman en vesículas seminales. El pigidio tiene un par de cirros anales; sin embargo, en la mayoría de las especies no han sido descritos por las condiciones de fragmentación corporal en que regularmente se recolectan estos gusanos.

Claves para géneros y especies

- 1 Lóbulo setal con dos apéndices **Alciopa* Audouin & Milne-Edwards, 1829¹
 - Lóbulo setal con un sólo apéndice o ninguno 2
- 2(1) Un apéndice 3
 - Ningún apéndice 6
- 3(2) Setas capilares compuestas 4
 - Setas capilares simples 5
- 4(3) Setas aciculares compuestas o simples *Rhynchonerella* Costa, 1862
 - Setas aciculares ausentes *Vanadis* Claparède, 1870
- 5(3) Setas aciculares simples *Krohnia lepidota* de Quatrefages, 1865²
 - Setas aciculares ausentes **Watelio gravieri* Støp-Bowitz, 1948³
- 6(2) Setas capilares compuestas 7
 - Setas capilares simples 8
- 7(6) Setas aciculares simples *Plotohelmis* Chamberlin, 1919
 - Setas aciculares ausentes *Torrea candida* de Quatrefages, 1850⁴
- 8(6) Setas aciculares simples *Alciopina parasitica* Claparède & Panceri, 1867⁵
 - Setas aciculares ausentes 9
- 9(8) Setíferos 1–3 reducidos *Naiades cantraini* delle Chiaje, 1830⁶
 - Setíferos 1–3 completos **Pseudoalciopa* Støp-Bowitz, 1991⁷

Comentarios

* No registrado en aguas mexicanas.

- 1) *A. reynaudi* no ha sido registrada en las costas mexicanas; sin embargo, fue localizada por Dales (1957) en el Pacífico nororiental, en la Corriente de California y por Fernández-Álamo (1983) en la región ecuatorial y sur del Pacífico Tropical Oriental. Chamberlin (1919) la registró como *Halodora reynaudi* en numerosas localidades frente a Perú y en las Islas Galápagos.
- 2) Se encuentra en las regiones tropicales y subtropicales de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas mexicanas ha sido registrada en el Golfo de California, las costas de los estados de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, y en las aguas del Canal de Yucatán. Chamberlin (1919) la registra como *Rhynchonerella cincinata* frente a las costas de Costa Rica y Perú y cerca de las Islas Galápagos.
- 3) Tiene una amplia distribución en el Pacífico y en el Atlántico, pero con escasos registros. Benham (1929) la encontró cerca de Nueva Zelanda y Støp-Bowitz (1948) frente a las Islas Azores en el Atlántico Oriental, mientras que Dales (1957) y Fernández-Álamo (1983) la colectaron en la Corriente de California y en la región ecuatorial del Pacífico Tropical Oriental, respectivamente. Esta especie no ha sido registrada en las costas mexicanas.
- 4) Ha sido registrada ampliamente en el Mediterráneo y en menor extensión en las aguas cálidas de las regiones norte de los océanos Atlántico y Pacífico. En las costas mexicanas esta especie se ha encontrado en la costa occidental de Baja California Sur y en la costa de Quintana Roo en el Mar Caribe. Chamberlin (1919) describió a *Torrea pelagica* para el Pacífico oriental desde Galápagos hasta la Isla de Pascua incluyendo Perú. Sin embargo, su descripción e ilustración corresponden a *Vanadis*, posiblemente *V. minuta*; por lo tanto, es necesario corroborar este registro revisando el material tipo.
- 5) Habita las aguas cálidas de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas mexicanas esta especie ha sido ampliamente registrada en la costa occidental de Baja California Sur, en el Golfo de California, en las costas de los estados de Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca, en el Golfo de Tehuantepec y como *Corynocephalus paumotanus* en la costa de Quintana Roo en el Mar Caribe. En América tropical la observó Chamberlin (1919), como *C. paumotanus* frente a

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

- 6) Habita las aguas cálidas de los océanos Atlántico y Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas mexicanas esta especie sólo ha sido registrada en la costa occidental de Baja California Sur.
7) Este género se describe con características intermedias entre *Alciopa* y *Naiades* y sólo ha sido registrado en su localidad tipo que es el Golfo de Guinea.

Plotohelmis Chamberlin, 1919*

(Clave para especies tomada de Day 1967)

- 1 Ojos dirigidos hacia delante; cirro tentacular dorsal del setífero 2 más largo que el del 3; antena media digitiforme *P. tenuis* Apstein, 1900¹
- Ojos dirigidos lateralmente; cirro tentacular dorsal del setífero 2 más corto que el del 3; antena media no digitiforme **2**
- 2(1)** Machos con 9–10 papilas genitales; cromatóforos ventrolaterales no ramificados *P. alata* Chamberlin, 1919²
- Machos con 3–4 papilas genitales; cromatóforos ventrolaterales ramificados *P. capitata* Greeff, 1876³

Comentarios

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

- 1) Habita las aguas cálidas de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. En las costas mexicanas sólo ha sido registrada en la costa occidental de Baja California Sur y en las aguas del Canal de Yucatán. En América tropical se ha observado en las costas del Atlántico en Venezuela por Díaz-Díaz (2009) y Márquez-Rojas *et al.* (2013).
2) Registrada en varias localidades del Pacífico y en el Índico. En las costas mexicanas únicamente se ha localizado en la costa occidental de Baja California Sur y frente a las costas de Guerrero.
3) Registrada en aguas cálidas del Atlántico y del Pacífico, así como en el Mediterráneo. En las costas de México se ha encontrado en la costa occidental de Baja California Sur, en el Golfo de California, en las costas de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, en el Golfo de Tehuantepec y en las aguas del Canal de Yucatán. En América tropical el primer registro fue hecho en las costas del Atlántico de Venezuela por Díaz-Díaz (2009) y Márquez-Rojas *et al.* (2013).

Rhynchonerella Costa, 1862

(Clave para especies tomada de Day 1967)

- 1** Setas aciculares simples **2**
- Setas aciculares compuestas **3**
- 2(1)** Segmentos 4-6 con 2–7 setas aciculares simples y cirros dorsales mucho más largos y redondeados que los posteriores *R. moebi* Apstein, 1900¹
- Segmentos 4-6 con 1–2 setas aciculares simples y pocas espiníferas; cirros dorsales de los primeros pares de parápodos iguales a los posteriores *R. gracilis* Costa, 1862²

- 3(1)** Setas aciculares con borde liso; prostomio y región dorsal anterior oscuros; cuerpo muy largo (hasta 120 mm) *R. angelini* Kinberg, 1866³
 - Setas aciculares con borde aserrado; prostomio no pigmentado; cuerpo pequeño (menor a 30 mm) *R. petersi* Langerhans, 1880⁴

Comentarios

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

Vanadis Claparède, 1870

(Clave para especies tomada de Day 1967)

- 1** Con setas desde el segmento 3 *V. formosa* Claparède, 1870¹
 - Con setas desde el segmento 6-7 **2**
- 2(1)** Faringe con dos pares de cuernos *V. tagensis* Dales, 1955²
 - Faringe con un par de cuernos o sin ellos **3**
- 3(2)** Faringe sin cuernos *V. longissima* Levinsen, 1885³
 - Faringe con un par de cuernos **4**
- 4(3)** Antena media digitiforme *V. crystallina* Greeff, 1876⁴
 - Antena media no digitiforme **5**
- 5(4)** Hembras con receptáculos seminales en el segmento 2; pigmentos distinguibles a partir del segmento 11 *V. minuta* Treadwell, 1906⁵
 - Hembras con receptáculos seminales en segmentos 1 y 2; pigmentos distinguibles a partir del segmento 7 *V. studeri* Apstein, 1893⁶

Comentarios

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

- 4) Ha sido observada en el Mediterráneo y en las regiones tropicales y subtropicales de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En las costas mexicanas se ha encontrado en las costas de Baja California Sur, y costa de Campeche y aguas del Canal de Yucatán en el Golfo de México. Treadwell (1928) la registró al sureste de las Galápagos.
- 5) Tiene un mayor número de registros en el Pacífico y también se ha observado en los océanos Atlántico e Índico. En las costas de México se ha observado en las costas de Baja California Sur, en el Golfo de California, las costas de Guerrero y en las aguas del Canal de Yucatán. En América tropical los registros fueron hechos por Díaz-Díaz *et al.* (2009) y Márquez-Rojas *et al.* (2013) en las costas del Atlántico de Venezuela.
- 6) Según Orensanz & Ramírez (1973) parece ser una especie con amplia distribución mundial; sin embargo, es frecuente confundirla con *V. minuta*, por lo que resulta difícil concluir algo definitivo y se requiere de una cuidadosa revisión. En las costas mexicanas se ha encontrado en las costas de Baja California Sur, en el Golfo de California, frente a las costas de Guerrero y Oaxaca y en el Canal de Yucatán.

Agradecimientos

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

Referencias

- Apstein C. 1899. Vorbericht über die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton Expedition. *Ergebn Plankton Exp* 1: 135-138.
- Apstein C. 1900. Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton Expedition. *Ergebn Plankton Exp* 11: 1-61.
- Benham WB. 1929. The pelagic Polychaeta. *Brit Antarctic (Terra Nova) Exped 1910. Brit Mus Nat Hist, Rep Zool*, 7: 183-201.
- Béraneck E. 1892. Étude sur l'embryogenie et sur l'histologie de l'oeil des Alciopides. *Rev Swis Zool*, 1: 65-111.
- Bergström E. 1914. Zur Systematik des Polychaeten Familie der Phyllodociden. *Zool Bidrag Uppsala*, 3: 37-324.
- Berkeley E & Berkeley C. 1963. Notes on some pelagic and some swarming Polychaeta taken off the coast of Peru. *Can J Zool*, 42: 121-134.
- Cárdenas-Oliva, A. V., Díaz-Díaz, O. & Márquez-Rojas, B. 2010. Caracterización taxonómica de los poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma norte de la Península de Paria y Golfo de Paria, Venezuela. *Bol Inst Oceanogr. Venezuela*, 49 (1): 53-63.
- Carrillo-Baltodano A, Moralez-Ramirez AV, Sibaja-Cordero & Cortés J. 2018. New records of marine planktonic invertebrates from the Caribbean coast of Costa Rica. *Rev Biol Trop* 66 (Supl 1): 66-82.
- Clark RB. 1970. Mucus glands in the central nervous system of the alciopid polychaete *Rhynchonerella angelini*. *J Mar Biol Assoc UK*, 50: 421-427.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. *Mem Mus Comp Zool Harvard*, 48: 1-514.
- Dales RP. 1955. The evolution of the pelagic alciopid and phyllodocid polychaetes. *Proc Zool Soc Lond*, 125: 411-420.
- Dales RP. 1956. An annotated list of the pelagic Polychaeta. *Ann Mag Nat Hist, ser 9 (12)*: 434-444.
- Dales RP. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. *Bull. Scripps Inst Oceanogr Univ Calif*, 7: 99-168.
- Dales RP. 1971. Bioluminescence in pelagic polychaetes. *J Fish Res Bd Can* 28: 1487-1489.
- Dales RP & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic Polychaeta. *J Nat Hist* 6: 55-92.
- Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of southern Africa, Part 1. Errantia. *Brit Mus (Nat Hist) Publ* 656: 1-458.
- Demoll R. 1909. Die Augen von *Alciopa cantraini*. *Zool Jb (Anat)*, 27: 651-686.
- Díaz Díaz OF, Radha Henriquez E, Liñero-Arana I & Marín B. 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. *Ciencia Mar* XIII (38): 15-26.
- Ehlers E. 1864. Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda) nach Systematischen und Anatomischen Untersuchungen. Leipzig, pp 176-181.
- Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacifico Tropical Oriental: Sistemática y Zoogeografía. *Tes Doc Univ Nal Autón México* 481 pp.
- Goodrich ES. 1900. On the nephridia of Polychaeta, 3. The Phyllodocidae, Syllidae, Amphinomidae etc with summary and conclusions. *Quart J micr Sci*, 43: 699-748.
- Granata L. 1911. Annelidi Alciopidi e Fillodocidi raccolte planktoniche fatte dalla RS Liguria nel vaggio di circamvignazione del 1903-1905 sotto il

- commando di SAR di Savoia Duca degli Abruzzi. Pubbl R Inst Firenze, 1911 2: 49-69.
- Greiff R. 1875. Ueber die Augen insbesondere die Retina der Alciopiden. Sitzb Ges Marburg (1875): 3-24.
- Greiff R. 1876. Untersuchungen über die Alciopiden. Nova Acta K Leop-Carol Deutsch Akad Naturf 39: 33-132.
- Grube AE. 1850. Die Familien der Anneliden. Arch Naturg 16: 249-364.
- Halanych KM, LN Cox & TH Struck. 2007. A brief review of holopelagic annelids. Integr Comp Biol 47(6): 872-879.
- Harvey EN. 1952. Bioluminescence. Academic Press, New York, 1-649.
- Hering E. 1892. Zur Kenntniss der Alciopiden von Messina. Sitzb Akad wiss Wien Math-Nat, KI 101: 713-768.
- Hermans CO & Eakin RM. 1974. Fine structure of the eyes of an alciopid polychaete, *Vanadis tagensis* (Annelida). Zeits Morph Tiere, 79: 245-267.
- Izuka A. 1914. On the pelagic annelids of Japan. J Coll Sci Imp Univ Tokyo, 36: 1-14.
- Jiménez-Cueto S., Juárez-Morales E. 2008. An account of Alciopina, Torrea, and Rhynchonereella (Polychaeta: Alciopidae) of the western Caribbean Sea. Belg J Zool, 138 (1): 70-80.
- Lo Bianco S. 1919. Notizie biologische riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt Zool Stat Neap, 19: 513-761.
- Márquez-Rojas B. Díaz-Díaz O & Balza MA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. Pam-Am J Aquat Sci 8 (3):160-165.
- Örsted A. 1843. Gronlands Annulata Dorsibranchiata. K danske Vidensk Seisk Afh Nat Mar, 10: 153-216.
- Orensanz JM & Ramírez FC. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico Sudoccidental. Bol Inst Biol Mar, Mar Plata 21: 1-86.
- Orrhage L. & Müller MCM. 2005. Morphology of the nervous system of Polychaeta (Annelida). Hydrobiologia 535/536: 79-111.
- Pleijel F. 2001. Phyllodocidae Örsted, 1845. In: GW Rouse & F Pleijel (eds) Polychaetes. Oxford University Press New York, pp 132-135.
- Pleijel F & Dales RP. 1991. Polychaetes: British Phyllodocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopterodeans. Synop Br Fauna N S, 45: 1-202.
- Rice SA. 1987. Reproductive biology, systematics and evolution in the polychaete family Alciopidae. Biol Soc Wash Bull, 7: 114-127.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press, New York, 1-354.
- Rouse GW & Pleijel F. 2003. Problems in polychaetes systematics. Hydrobiologia 496: 175-189.
- Rouse GW & Pleijel F. 2006. Annelid Phylogeny and Systematics. In: GW Rouse & F Pleijel (eds). Reproductive Biology and Phylogeny of Annelida Vol. 4 Series: Reproductive Biology and Phylogeny. University of Queensland Science Publishers New Hampshire, 1-688.
- Southern R. 1911. Polychaeta of the coasts of Ireland, 3. The Alciopinae, Tomopteridae and Typhloscolecidae. Scient Invest Fish Branch Ireland, 3: 1-37.
- Støp-Bowitz C. 1948. Polychaeta. Rep. "Michael Sars" North Atlantic Deep-Sea Exp 1910, 5(8): 1-91.
- Støp-Bowitz C. 1991. Some new or rare species of pelagic polychaetes from the Gulf of Guinea, Atlantic Ocean. Ophelia Suppl, 5:261-270.
- Struck TH, N Schult, T Kusen, E Hickman, C Bleidorn, D McHugh & KM Halanych. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evol Biol, 7: 1-57.
- Tebble N. 1960. Distribution of pelagic polychaetes in the South Atlantic Ocean. Discovery Rep, 30: 161-300.
- Tebble N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. Bull Brit Mus (nat Hist) Zool, 7: 371-492.
- Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic expedition. Zoologica 8: 449-468.
- Treadwell AL 1943 Polychaetous annelids. Biology 4. Carnegie Inst Wash Publ 555: 31-59.
- Ushakov, PV. 1972. Fauna of the U.S.S.R. Polychaetes. Vol. 1. Acad. Sc. U.S.S.R. Zool. Inst. New Series, 102, 1-86.
- Wald G & Rayport S. 1977. Vision in Annelid Worms. Science, 196: 1434-1439.
- Wesenberg-Lund E. 1939. Pelagic polychaetes of the families Aphroditidae, Phyllodocidae, Typhloscolecidae and Alciopidae. Rep Danish Oceanogr Exped 1908-1910 Biology, 2: 1-46.
- Wu BL & Hua L. 1994. Phylogeny of Alciopidae (pelagic polychaetes): a cladistic analysis. In: Dauvin JC, L Laubier & DJ Reish (eds) Actes de la 4ème Conférence Internationale des Polychètes. Mem Mus Nat Hist Nat 162: 317-321.

6. Alvinellidae Desbruyères & Laubier, 1980

Vivianne Solís-Weiss & Pablo Hernández-Alcántara

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

Introducción

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

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

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

Alvinellidae son exclusivos de las ventilas hidrotermales del Océano Pacífico.



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Morfología

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

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

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

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

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

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

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

Sistemática

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

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

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

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

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

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

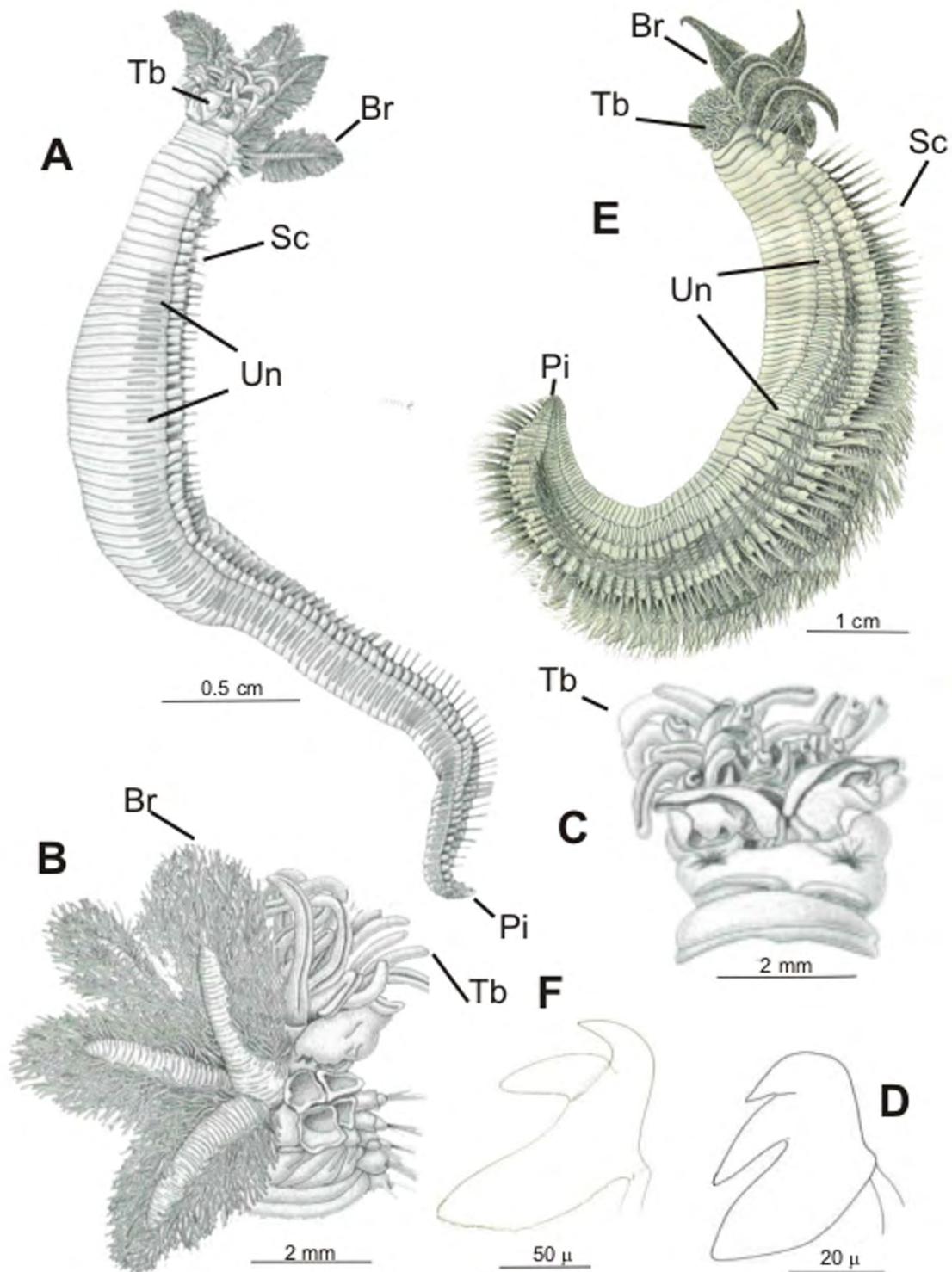


Figura 2. *Paralvinella grasslei* A. Adulto entero VL, B. Extremo anterior, vista dorsal, C. Extremo anterior, vista ventral. D. Uncino abdominal. *Alvinella pompejana* (Holotipo), E organismo adulto entero, VL. F. Uncino abdominal (Abreviaturas: Br= branquias; Pi= pigidio; Sc= Setas capilares; Tb= tentáculos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

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

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

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

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

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

Clave para géneros y especies

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

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

7. Ampharetidae Malmgren, 1866

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

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
(pabloh@cmarl.unam.mx; solisw@cmarl.unam.mx; diana.carapia@ciencias.unam.mx)

Introducción

Los anfarétidos son gusanos tubícolas pequeños (Hilbig 2000), generalmente de 10-60 mm de longitud (Fig. 1A), aunque se han observado individuos de especies de *Melinna* Malmgren, 1866 de 70 mm de largo; sin embargo, las formas que habitan en el mar profundo suelen ser más pequeñas, inferiores a 3.6 mm (Uebelacker 1984). Los ejemplares vivos son generalmente amarillentos o blancos, aunque algunas especies presentan pigmentación en la parte anterior del cuerpo, a menudo como bandas sobre las branquias.

Los anfarétidos se localizan en todos los mares del mundo, desde la zona intermareal hasta profundidades de 8292 m (Jirkov 2011). Esta amplia distribución geográfica y batimétrica está probablemente asociada a su fácil adaptación a nuevos ambientes (Hilbig 2000). Virtualmente todos los anfarétidos son marinos y pocas especies han sido registradas en áreas con fluctuaciones amplias de salinidad. Entre ellas, *Hobsonia florida* (Hartman, 1951), que ha sido recolectada en aguas estuarinas del Atlántico oeste tropical, *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877) (aceptada como *Hobsonia florida*) e *Hypania invalida* (Grube, 1860) que han sido registradas en áreas de mínima salinidad del Mar Caspio. Particularmente, en los mares de América tropical esta familia es muy diversa y hasta el momento se han registrado 65 especies, pertenecientes a 20 géneros; debe mencionarse que el número de géneros se redujo, de los 30 previos, como resultado de la sinonimización de varios géneros propuesta por Jirkov (2011) y enlistados por Read & Fauchald (2019) en la lista de especies marinas World Register of Marine Species (WoRMS). A pesar de que los estudios sobre esta familia en la región tropical de América han sido relativamente pocos, es conveniente resaltar que casi una cuarta parte de las especies registradas aquí

(17 especies) tienen su localidad tipo en estos mares tropicales (Hernández-Alcántara *et al.* 2008). En primera instancia, esto implicaría que muchas de las especies que se distribuyen en las costas de América tropical aún son desconocidas y podrían corresponder a especies no descritas, pero también que es necesario implementar y profundizar los estudios sobre la taxonomía y distribución de esta familia. Estos esfuerzos se verán reflejados en un incremento en el número de especies descritas en esta región, pero también en conocer con mayor detalle la sistemática y el papel ecológico que juegan estos poliquetos en los mares tropicales.

Estos poliquetos habitan en sedimentos blandos y son relativamente comunes en aguas someras, aunque su presencia se incrementa con la profundidad (Day 1967). En el mar profundo los anfarétidos se encuentran entre los organismos más diversos y representan la mayor proporción de los invertebrados que construyen madrigueras en esos ambientes (Rouse & Pleijel 2001). En la plataforma continental también pueden alcanzar densidades elevadas (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1993), y a través de la formación de tubos pueden incrementar las tasas de sedimentación (Fauchald & Jumars 1979). Un número importante de especies han sido recolectadas en ventilas hidrotermales (Solís-Weiss 1993, Solís-Weiss & Hernández-Alcántara 1994, Desbruyères & Laubier 1996), pero no parecen tener una relación simbiótica con las bacterias quimiotróficas como lo hacen los alvinélidos, que también se desarrollan en estos hábitats (Desbruyères & Laubier 1982).

Los anfarétidos construyen tubos frágiles, están formados por una pared interna de mucina y una cubierta de partículas que pueden ser muy gruesas en ambientes con sedimentos finos; ocasionalmente los tubos se fijan a esponjas, ascidias o conchas de moluscos vivos (Hutchings 2000). El

moco para los tubos es producido por las grandes glándulas que forman los escudos ventrales, y aunque generalmente los tubos son construidos con lodo y fragmentos de conchas, pueden incorporar una amplia variedad de partículas (Warwick & Davies 1977). Los tubos son considerablemente más largos que la longitud del gusano y generalmente están extendidos horizontalmente sobre el substrato y la cabeza del gusano, incluidas las branquias, sobresalen de él; a menudo también exponen sus extremos posteriores para expulsar las heces (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). Aunque normalmente se consideran sésiles, los anfarétidos pueden tener cierto nivel de locomoción a través de la construcción continua de sus tubos (Hessler & Jumars 1974).

Son consumidores de depósito de superficie, se alimentan sacando del tubo la parte anterior del cuerpo y extendiendo sus tentáculos sobre el sedimento. La selectividad de las partículas puede ocurrir en especies simpátricas (Fauchald & Jumars 1979; Jumars *et al.* 2015). Las partículas alimenticias son transportadas por los tentáculos hacia la boca (Fig. 3G, I) y algunos tamaños puede ser seleccionados durante el proceso de transporte (Fauchald & Jumars 1979); ingieren ciertas partículas y utilizan otras para la construcción del tubo, desechando las restantes en el área de alimentación adyacente (Hutchings 2000). Los pocos análisis del contenido estomacal que se han realizado revelan que consumen detritos, larvas de invertebrados y algas unicelulares, aparentemente sin mostrar preferencia por el tipo de alimento, aunque *H. florida* evita la ingestión de cianofitas (Hilbig 2000). *Amphicteis scaphobranchiata* Moore, 1906 utiliza las branquias en forma de cuchara no solamente para la respiración, ya que también intervienen en el proceso de alimentación al catapultar las heces (Nowell *et al.* 1984).

El sistema circulatorio es cerrado, se presenta un corazón asociado con los vasos sanguíneos dorsales (Kennedy & Dales 1958). El pigmento sanguíneo en *Ampharete* Malmgren, 1866 es clorocruorina y en *Melinna palmata* Grube, 1870 hemoglobina (Magnum & Dales 1965). Los sexos son generalmente separados. Se conoce poco sobre el proceso reproductivo y el desarrollo larval. Estudios realizados en *Hobsonia florida* por Zottoli (1974), muestran que los gametos se desarrollan en el celoma y posteriormente son liberados dentro del tubo de las hembras durante el verano; las larvas

probablemente dejan el tubo en sus primeros estadios y continúan su desarrollo sobre la superficie del sedimento. La liberación de gametos en la columna de agua puede ocurrir en *Amphisamytha* Hessle, 1917, *Ampharete* Malmgren, 1866, *Melinna* Malmgren, 1866 y *Phyllocomus* Grube, 1877 (Rouse & Pleijel 2001). En todos los casos, durante las etapas larvarias los anfarétidos no se alimentan y las larvas son lecitotróficas con una corta fase pelágica transicional (Rouse 2000).

Russell (1987) describió un pequeño anfarétido (hasta 2 mm de largo), *Paedampharete acutiseris*, encontrando que hay una progresión de las características juveniles a las de adultos, sobretodo en el número de branquias, el número de unciníferos torácicos y la presencia o ausencia de paleas; caracteres que son diagnósticos a nivel de género en esta familia. Sin embargo, casi todos los paratipos mantienen características juveniles aun cuando sean maduros y tengan ovocitos en el celoma. En este sentido, el examen de especímenes adultos en los anfarétidos es esencial para una identificación adecuada, pero si un carácter diagnóstico se modifica durante la ontogenia no debería descartarse su uso con fines taxonómicos, sino entender su variación y ser lo suficientemente cuidadoso para complementarlo con otras características diagnósticas (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Sistemática

Los primeros anfarétidos fueron descritos por Sars (1835), aunque originalmente fueron asignados a la familia Terebellidae: *Amphitrite gunneri* (ahora *Amphicteis*) y Sabellidae: *Sabella octocirrata* (ahora *Ampharete*). Posteriormente, Sars (1864) y Grube (1860), entre otros, identificaron otras especies antes de que Malmgren (1866) estableciera formalmente el nombre de Ampharetidae para este grupo de poliquetos. En ese entonces solo había ocho géneros, de los cuales Malmgren propuso seis: *Ampharete*, *Lysippe*, *Sosane*, *Amage*, *Samytha* y *Melinna*, basándose principalmente en el número total de setígeros y el desarrollo del prostomio, la presencia de parápodos con paleas, el número de notópodos torácicos y el tipo de tentáculos. Posteriormente, Grube (1871) indicó que el número de notópodos torácicos no era adecuado para separar los géneros, sobre todo si la diferencia era de solo un setígero. Fauvel (1897), siguiendo la propuesta de Grube

(1871) consideró importante tomar en cuenta la distribución de los nefridios y el segmento donde aparece el primer neurópodo. Hessle (1917) realizó un estudio extensivo sobre las familias de terebelomorfos y siguiendo los planteamientos de Fauvel (1897) realizó modificaciones sobre la forma de contar los segmentos, proponiendo un sistema de numeración de los segmentos anteriores y el uso de características nefridiales para establecer los géneros y ordenar los taxones, aunque admitió que la distribución de los nefridios no era constante, incluso dentro de un mismo género. En la práctica, éste último carácter sólo puede ser observado después de tediosos procesos de disección por lo que es difícil de utilizar durante la identificación taxonómica.

Chamberlin (1919) dividió a los anfarétidos en tres subfamilias: Ampharetinae Malmgren, 1866, Melinninae Chamberlin, 1919 y Samythininae Chamberlin, 1919, basado en la presencia de paleas y ganchos postbranquiales. Day (1964) sugirió que una clasificación genérica basada en la distribución nefridial no era adecuada, y propuso utilizar el número de branquias y de segmentos torácicos con uncinos para establecer los géneros, agrupándolos, además, en solo dos subfamilias: Ampharetinae y Melinninae, propuesta que es empleada en la actualidad. Desde ese tiempo se resaltó el elevado número de géneros monotípicos (27 de los 49 géneros conocidos en esa época) que presentaba esta familia. Aunque la revisión de Day (1964) redujo considerablemente el número de géneros monotípicos (reconociendo 33 géneros), es discutible si los caracteres utilizados para discriminar los géneros son los más adecuados (Fauchald 1977a), ya que, desafortunadamente, sus guías taxonómicas no tuvieron el éxito esperado y el número de géneros monotípicos siguió siendo elevado. Desbruyères y Laubier (1996) resaltaron que 24 de los géneros establecidos hasta antes de la revisión de Day (1964) permanecían como monotípicos tres décadas después.

Holthe (1986), propuso ocho tribus dentro de las subfamilias, aunque su planteamiento no ha sido empleado por otros autores, ya que no estableció la relación entre las tribus y no tomó en cuenta el elevado número de taxones con afinidades inciertas. Además, colocó a *Uschakovius* Laubier, 1973 en una subfamilia propia, Uschakovinae, siendo muy probable que este taxón incluso no pertenezca a los Ampharetidae, ya que los palpos de

los espioniformes no pueden retraerse en la cavidad bucal. Williams (1987), por su parte, llevó a cabo una revisión de los anfarétidos de California basada en material tipo y realizó reasignaciones genéricas de varias especies, y cambios nomenclaturales.

Chardy & Desbruyères (1979) analizaron las características fenéticas de 129 taxa empleando 24 caracteres morfológicos, principalmente los de la región anterior del cuerpo asociados con la alimentación, respiración y reproducción, y concluyeron que muchos de los géneros son parafiléticos e incluso polifiléticos. Posteriormente, Rouse & Fauchald (1997) ubicaron a los Ampharetidae como un grupo hermano de los Terebellidae, dentro del clado Terebellida, ya que el análisis de los tentáculos bucales en los terebelomorfos demostró que el arreglo dorsal en el que están insertos en la cavidad bucal es una autopomorfía para la familia (Holthe 1986).

Recientemente, Jirkov (2001, 2008, 2011) realizó un amplio estudio de la familia, separando las características morfológicas correspondientes a géneros o especies, indicando que la variabilidad de los caracteres inter-específicos era inadecuada para diferenciar a los géneros, por lo que los géneros deberían establecerse de acuerdo con caracteres sinapomórficos. Particularmente, en su trabajo de 2011, este autor examinó la morfología de alrededor de la mitad de las especies válidas de anfarétidos (25% material tipo), presentando cambios importantes en la diagnosis de los géneros y proponiendo una reducción considerablemente en el número de géneros descritos. Sin embargo, algunas de sus conclusiones sobre la variabilidad morfológica de los anfarétidos podrían ser injustificadas y para esclarecer esto es urgente realizar un análisis filogenético de la familia entera, usando el mayor número de caracteres posibles e incluir, al menos, la especie tipo para cada género. Además, se deben usar datos moleculares para clarificar la aparente amplia distribución de algunas especies, y a partir de esta información, generar un análisis filogenético de la familia para establecer la validez de los géneros (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Es evidente la necesidad de una revisión detallada de la familia, ya que su sistemática es, en términos generales, poco clara, como resultado de que las diagnosis a nivel de género son reducidas, y de que la variabilidad de los caracteres diagnósticos

de los géneros y las especies prácticamente se desconoce. En la actualidad, la familia Ampharetidae tiene cerca de 230 especies en alrededor de 62 géneros, de los cuales 37 son monotípicos (Jumars *et al.* 2015, Read & Fauchald 2019), sugiriendo que las diferencias diagnósticas a nivel de género, en efecto, son muy estrechas y que la existencia de más del 50% de géneros monotípicos no representa un sistema natural (Jirkov 2011). Notables esfuerzos se han realizado para revisar, actualizar y dar mayor consistencia a las definiciones genéricas, y alrededor de 38 géneros han sido sinonimizados o cambiado su *status* taxonómico (Read & Fauchald 2019); sin embargo, aún se está lejos de alcanzar un consenso sobre las diagnósticas adecuadas para reducir el número de géneros (Jirkov 2011, Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Morfología

Morfológicamente, los anfarétidos son muy parecidos a los terebélidos, incluso fueron incluidos dentro de esta familia hasta antes de la obra de Malmgren (1866). Sin embargo, pueden diferenciarse de los terebélidos por sus branquias simples (Fig. 1A-H), en lugar de las palmadas o dendríticas, porque están arregladas en forma transversal en un sólo segmento (con algunas excepciones en dos o tres segmentos) (Fig. 2B), más que en un abanico que incluye varios segmentos, y porque los tentáculos se originan en la cavidad bucal y pueden ser retraídos (Figs. 1C, D, 3G, I) en lugar de emerger libremente de la porción ventral del prostomio, aunque el género *Melinnopsis* McIntosh, 1885 presenta un tentáculo largo aparentemente no retráctil. A pesar de que dos tipos o tamaños de tentáculos podrían estar presentes en la misma especie y de que es necesario estudiar con detalle su homología, el análisis de esos diferentes tipos o tamaños de tentáculos podría ser utilizado para separar los géneros (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Además de la complejidad de sus estructuras morfológicas, los anfarétidos son difíciles de identificar debido a que la mayoría de los caracteres diagnósticos están asociados con las partes blandas del cuerpo, y si los ejemplares están mal preservados o incompletos es muy complicada su identificación. La anatomía externa (Hessle 1917,

Mackie 1994, Purschke & Tzelin 1996, entre otros) e interna (Fauvel 1897, Day 1961, 1964, entre otros) han sido ampliamente estudiadas en esta familia. En principio, se ha considerado que el peristomio de los anfarétidos se restringe a los labios, como parte de la región bucal (Fauchald & Rouse 1997), ya que existen dos segmentos sin setas previos al segmento branquial (Day 1961, Fauvel 1927). Day (1964) mencionó que el segmento con paleas (cuando están presentes) corresponde con el tercer segmento. Grehan *et al.* (1991) al analizar el desarrollo de *Melinna palmata* Grube, 1870 también distinguieron la presencia de dos segmentos sin setas, mientras que Holthe (1986) e Hilbig (2000) mencionaron que los dos primeros segmentos están reducidos y frecuentemente fusionados. En este mismo sentido, Uebelacker (1984) mencionó que el peristomio está formado por dos segmentos dorsalmente reducidos y ventralmente forman el labio inferior de la boca, mientras que Hessle (1917) incluyó al peristomio y al primer segmento como un sólo segmento con dos anillos. Es evidente que la naturaleza segmentada del peristomio ha provocado confusión en la ubicación de las características diagnósticas en los segmentos corporales, por lo que hay que tener mucho cuidado al interpretar las descripciones de los anfarétidos y considerar la forma en que cada autor indica la posición de los caracteres a lo largo del cuerpo.

Sin embargo, estudios larvales han sugerido que el peristomio forma un anillo alrededor de la boca y que hay un sólo segmento sin setas detrás de él (Cazaux 1982). Esto, junto con la serie de argumentos esgrimidos por Uschakov (1955) y Rouse & Pleijel (2001) en el sentido de que antes de las branquias sólo hay un segmento sin setas, parece correcto, además de que no es claro el motivo por el cual la región bucal fue originalmente designada como un segmento. Posteriormente, Orrhage (2001) analizó la anatomía del sistema nervioso central y los apéndices anteriores de Ampharetidae, Pectinariidae y Terebellidae, concluyendo que los miembros de estas familias no poseen antenas ni palpos y que sus tentáculos bucales están asociados con el tracto alimenticio, pero también que, al igual que previamente Nilsson (1912) y Hessle (1917) habían observado, no hay evidencias de la presencia de un segmento aqueto intercalado entre el segmento bucal y el primer setífero. Por tanto, las paleas de los anfarétidos, cuando están presentes, se localizan en el segundo segmento.

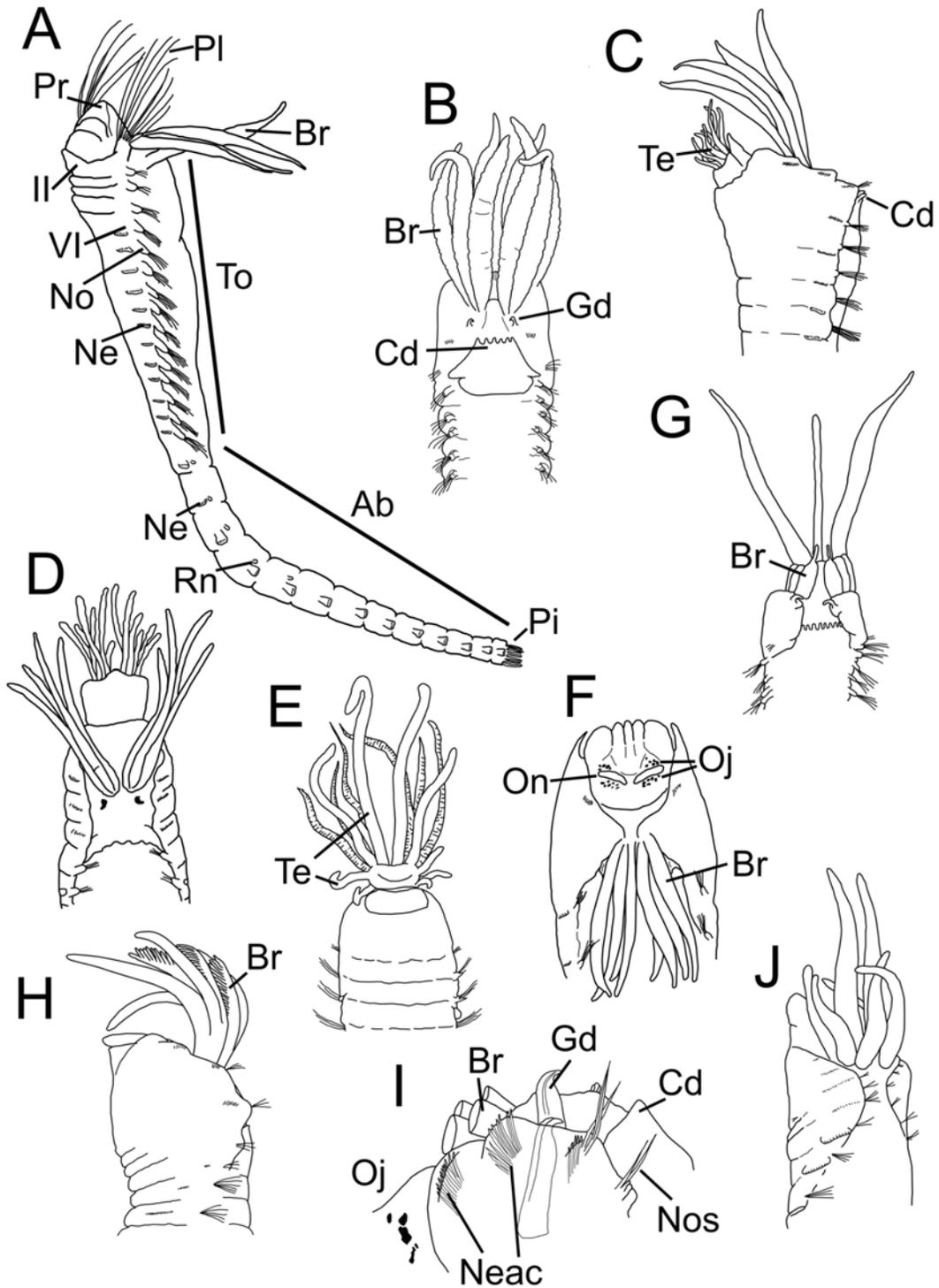


Figura 1. A) *Ampharete acutifrons*, VL (números romanos= número de segmento); B) *Melinna exilia*, parte anterior, VD; C) *M. heterodonta*, parte anterior, VD; D) *M. palmata*, parte anterior, VD; E) *M. parumdentata*, parte anterior, VV; F) *M. oculata*, parte anterior, VD; G) *M. tentaculata*, parte anterior, VD; H) *Isolda bipinnata*, parte anterior, VL; I) *I. pulchella*, segmentos III-VI, VL; J) *Melinnopsis abyssalis* (= *Amelinna*), parte anterior, VD. (Abreviaturas: Ab= abdomen; Br= branquia; Cd= cresta dorsal; Gd= gancho dorsal; Pi= palea; Pr= prostomio; Ne= neurópodo; No= notópodo; Nos= notosetas; On= órganos nucales; Oj= ojos; Pi= pigdium; Rn= rudimento notopodial; Te= tentáculo bucal; To= tórax; VD= vista dorsal; VL= vista lateral; VV= vista ventral). Modificados de: A, C y F de Hilbig (2000); B y G de Fauchald (1972); D de Fauvel (1927); E de Ehlers (1887); H de Fauchald (1977b); I de Uebelacker (1984).

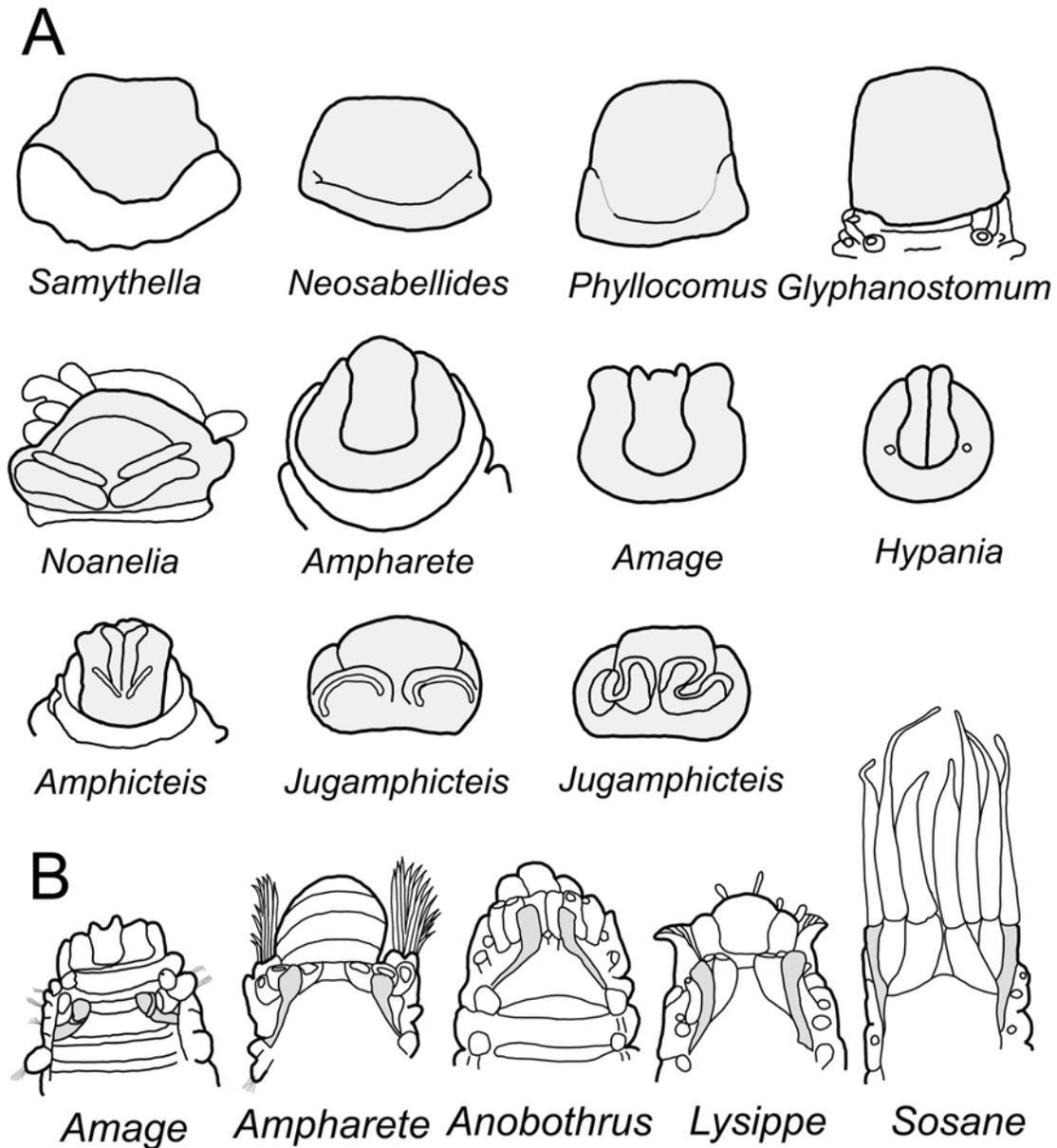


Figura 2. A) Tipos de prostomio (sombreado) de algunos géneros de anfarétidos. B) Origen de las branquias en diferentes géneros de anfarétidos (las sombreadas corresponden al segmento VI). Modificados de: A y B de Jirkov (2001, 2008, 2011).

Esta última interpretación, retomada en el presente capítulo, sobre la presencia de un sólo segmento aqueto aqueto antes del segmento branquial (Fig. 1A), necesariamente altera el conteo del número total de segmentos, del número de segmentos donde se ubican las branquias o donde se insertan las paleas, por ejemplo. Esto es muy importante porque muchas de las claves taxonómicas y de las diagnós de las especies que

se han utilizado hasta ahora distinguen la presencia de dos segmentos anteriores aquetos (Uebelacker 1984, Hilbig 2000, Hutchings 2000). A pesar de esto, es claro que aún es necesario realizar estudios ontogenéticos que aclaren la naturaleza de los segmentos aquetos y revisiones cuidadosas sobre la taxonomía de las especies para resolver este y varios problemas relacionados con la sistemática de la familia.

Cuerpo. Los anfarétidos tienen una región torácica anterior claramente distinta de la posterior o abdomen (Fig. 1A). El tórax presenta parápodos birrámeos, mientras que la región abdominal porta sólo neurópodos, aunque en algunos géneros se presentan notópodos rudimentarios en todos o algunos segmentos abdominales. El tórax incluye entre nueve (género *Mugga* Eliason, 1955; ahora *Sosane*) y 17 unciníferos; la parte ventral de todos los segmentos, pero sobre todo la de los unciníferos, presenta una pared corporal glandular, en la cual pueden distinguirse escudos glandulares. Debido a su gran tamaño, las células que forman esos escudos fueron nombradas “células ventrales gigantes” (o “Bauchriesenzellen” en alemán) por Hesse (1917).

El cambio entre el tórax y abdomen puede detectarse por la ausencia de notosetas y por la reducción (rudimentarios) o la completa pérdida de los notópodos (Fig. 1A). El número de segmentos en el abdomen incluye desde siete en *Grassleia* Solís-Weiss, 1993 hasta 90 en *Irana* Wesenberg-Lund, 1949 (ahora *Isolda*), y es muy variable dentro de los géneros, por lo que no es utilizado como carácter diagnóstico. El pigidio posee un ano terminal, frecuentemente con dos cirros laterales, rodeado por lóbulos o papilas (Fig. 4J, L).

Usualmente, la taxonomía de los anfarétidos se ha basado en el número de segmentos torácicos, número de branquias y la presencia/ausencia de paleas, entre otros. Sin embargo, numerosos caracteres han sido propuestos para separar a los anfarétidos, tanto a nivel de género como de especie (Jirkov 2011). La utilidad de estos caracteres ha estado bajo discusión y Salazar-Vallejo & Hutchings (2012) realizaron un análisis detallado de ellos, indicando la potencialidad y utilidad taxonómica de estas estructuras morfológicas. A continuación, se presenta un resumen de sus observaciones, que son muy valiosas para guiar la identificación de los anfarétidos:

Prostomio. El prostomio de los anfarétidos no presenta antenas, los ojos son simples y se distribuyen en hileras o en forma de manchas oculares (Fig. 1F); generalmente están presentes, aunque en los ejemplares preservados en alcohol pueden ser difíciles de observar. Los órganos nucales están situados en la parte posterior del lóbulo medio-superior (Fig. 1F), en algunos géneros

también se presentan anillos glandulares en la parte posterior del prostomio. A pesar de que la forma del prostomio cambia por el movimiento de la boca y el nivel de extensión de los tentáculos bucales, su valor diagnóstico parece ser relevante (Fig. 2A) (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). El prostomio es relativamente pequeño, alargado, redondeado o puntiagudo (Fig. 2A) (Uebelacker 1984, Hilbig 2000, Hutchings 2000). Cuando los tentáculos están extendidos, los lóbulos no se distinguen, pero el prostomio frecuentemente se divide en un lóbulo medio-superior y un lóbulo posterior que rodea al superior en tres porciones, de tal manera que el margen prostomial anterior parece trilobulado (Fig. 1F). Varios tipos de prostomio, basados en su forma, han sido descritos (Jirkov 2001, 2008, 2011), y en la figura 2A se muestran los principales.

Papilas nefridiales. El tamaño relativo de los nefridios fue considerado por Hesse (1917) como un carácter diagnóstico. Se ha detectado la presencia de entre dos y cinco pares de nefridios, el primer par es excretor, se ubica y abre al exterior alrededor del quinto segmento; los nefridios restantes actúan como gonoductos y están presentes sólo en algunos segmentos anteriores. En varios géneros el primer par de nefridioporos puede migrar a la línea medio-dorsal y formar un anillo excretorio detrás de las branquias, sin embargo, no hay una explicación clara sobre la aparente ausencia de esta última condición en varias especies del mismo género. En este sentido, la una o dos papilas observadas entre las branquias del extremo izquierdo y derecho son las aperturas del primer par de nefridios. Por tanto, es necesario realizar estudios más detallados y análisis filogenéticos profundo para confirmar su utilidad taxonómica en la diferenciación de los taxa (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Bandas torácicas musculares. Estas bandas son similares a las registradas en algunos sabélidos, aunque en los anfarétidos es un carácter difícil de observar. En los sabélidos estas bandas son glandulares y su anchura relativa varía en el sétigero 2, y aunque Jirkov (2008) separó a los géneros de anfarétidos con bandas completas de aquellos con bandas reducidas a un anillo dorsal, la visibilidad de esta banda varía en individuos de la misma especie, por lo que es necesaria una evaluación más detallada de sus características y variaciones para verificar su utilidad taxonómica (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Notópodos modificados. Los parápodos de los anfarétidos no poseen acículas y el número de notópodos modificados es una característica muy útil para separar grupos de géneros (Jirkov 2008, Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). En principio, la forma de los segmentos II al V es muy importante para la identificación a nivel genérico, pueden estar fusionados y formar alas laterales con neurosetas muy finas (subfamilia Melinninae), o estar más o menos libres entre sí y portar un número variado de notópodos, pero nunca neurosetas (subfamilia Ampharetinae). El primer notópodo puede estar alargado y orientado hacia adelante portando setas especializadas (paleas).

El segmento IV es el último del tórax anterior (Fig. 1A) y se separa del segmento V (primero del tórax posterior), por un diafragma, la única pared intersegmental interna en el tórax de los anfarétidos; ambos segmentos son unirrámeos. El segmento VI es reconocido por tener parápodos birrámeos (Fig. 1A), los notópodos son generalmente simples y cilíndricos, pero pueden tener pequeños lóbulos pre- y postsetales y cirros ventrales; los neurópodos son alargados con una sola hilera de numerosos uncinos y en algunas ocasiones pueden presentar un cirro dorsal.

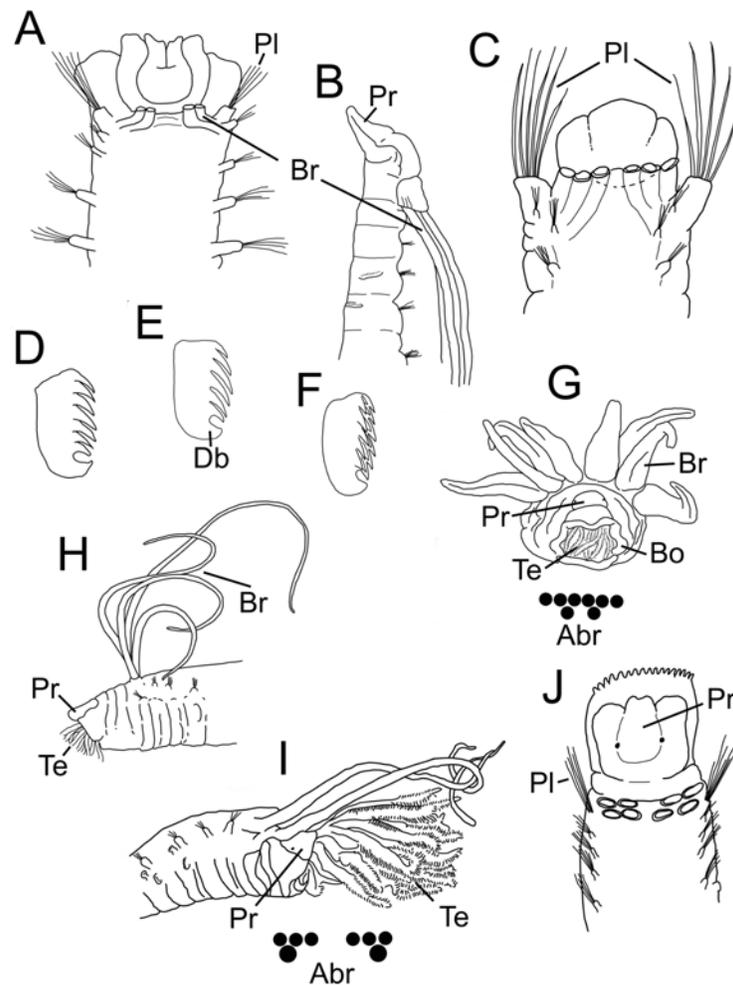


Figura 3. A) *Ecamphicteis elongata*, parte anterior, VD; B) *Auchenoplax crinita*, parte anterior, VL; C) *Eclysippe trilobata*, parte anterior, VD; D) *Melinnampharete gracilis*, uncino torácico; E) *Samytha californiensis*, uncino torácico; F) *Samytha sexcirrata*, uncino torácico; G) *Ampharete oculata* (= *Sabellides*), VF y arreglo branquial; H) *A. octocirrata* (= *Sabellides*), parte anterior, VL; I) *A. manriquei* (= *Sabellides*), parte anterior, VL y arreglo branquial; J) *Lysippe mexicana* (= *Pseudoampharete*), parte anterior, VD. (Abreviaturas: Abr= arreglo branquial; Bo= boca; Br= branquia; Db= diente basal; PI= palea; Pr= prostomio; Te= tentáculo bucal; VD= vista dorsal; VL= vista lateral). Modificados de: A de Fauchald (1972); B de Ehlers (1887); C y J de Hilbig (2000); D, E y F de Hartman (1969); G e I de Salazar-Vallejo (1996); H de Holthe (1986).

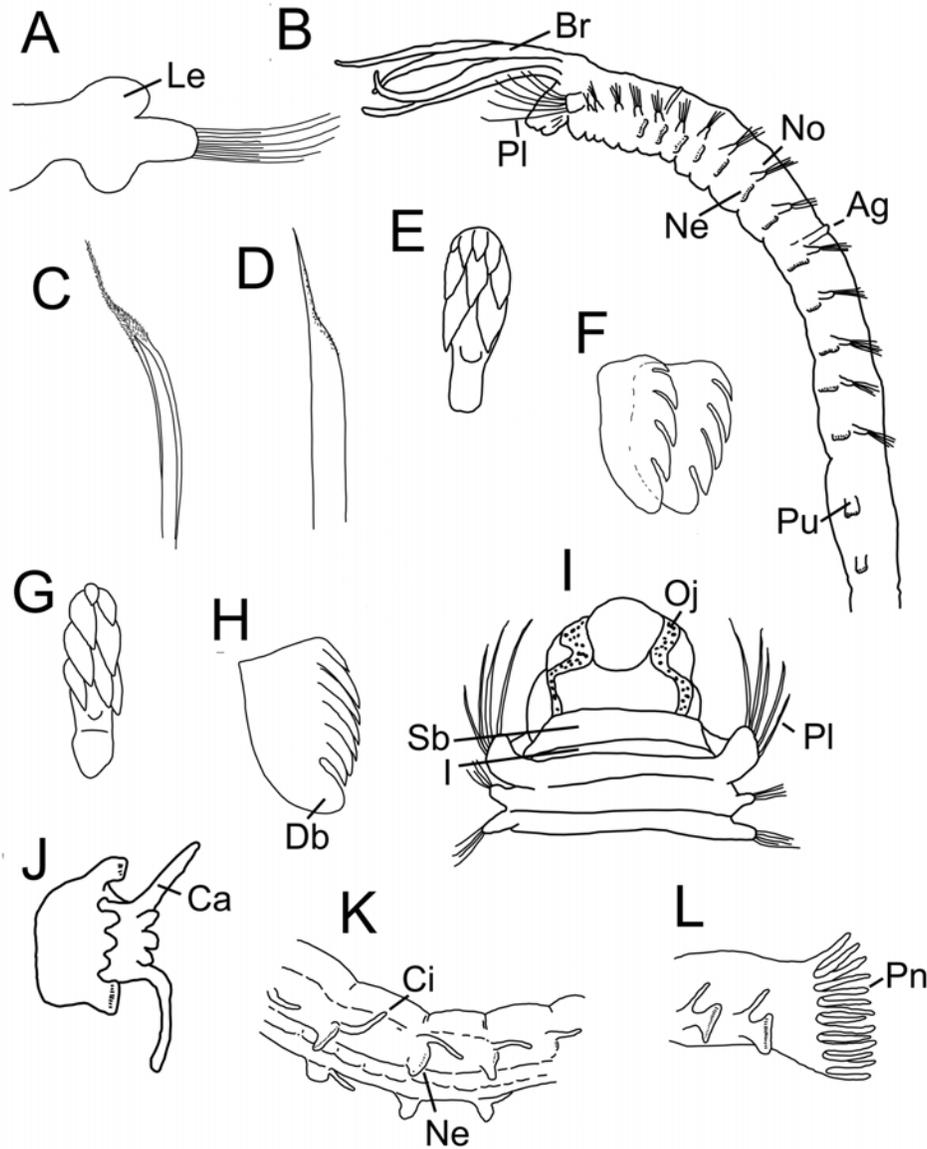


Figura 4. A) *Anobothrus trilobatus*, parápodo torácico; *A. gracilis*: B) región anterior, VL, C) notoseta modificada del setígero 8; D) *A. bimaculatus*, notoseta modificada; E) *Sosane sulcata*, uncino torácico; F) *S. procera*, uncino torácico; G) *Ampharete paroidentata*, uncino torácico; H) *A. e homa*, uncino torácico; I) *A. labrops*, parte anterior, VV (número romano= número de segmento); J) *A. finmarchica*, pigidio; *A. acutifrons*: K) segmentos abdominales, VL, L) pigidio. (Abreviaturas: Ag= anillo glandular; Br= branquia; Ca= cirro anal; Ci= cirro; Db= diente basal; Le= lóbulo neuropodial; Ne= neuropodo; No= notópodo; Oj= ojo; Pl= palea; Pn= papila anal; Pu= pínula uncinígera; Sb= segmento bucal; VL= vista lateral; VV= vista ventral). Modificados de: A de Hartman (1969); B, C, I y J de Hilbig (2000); D de Fauchald (1972); E y G de Uebelacker (1984); F de Ehlers (1887).

El abdomen no porta notosetas y en algunos géneros se pueden presentar notópodos vestigiales (rudimentarios) en forma de lóbulos o papilas (Fig. 5B, D). Los uncinígeros siempre presentan una hilera de uncinos y pueden tener pequeños cirros dorsales (Figs. 4K, 6H) en el margen superior de los neuropodos (Holthe 1986, Fauchald & Rouse 1997).

Muchos autores no consideran al segmento con paleas como el primer setígero (Day 1964, Fauchald 1977a, Holthe 1986), mientras que otros sí lo incluyen (Hessle 1917, Hartmann-Schröder 1971). Esto implica que muchas de las diagnós de los taxa no sean consistentes, especialmente si el término palea es utilizado únicamente para designar a las

setas claramente más grandes. Para evitar este tipo de confusiones en la clave taxonómica del capítulo, se indican los detalles generales del tamaño de las setas del segmento II, y este segmento siempre se incluye en el conteo del número de setígeros en el tórax. Sin embargo, además de que la parte anterior del tórax presenta una reducción y fusión diferencial de los segmentos, que en algunos casos varía incluso a nivel intraespecífico, el número de setígeros torácicos como característica diagnóstica es poco práctica. En su lugar, el uso del número de uncinígeros torácicos ha sido un carácter mejor aplicado en la discriminación de géneros y especies (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Número de uncinígeros torácicos. Los setígeros torácicos con notópodos modificados, junto con el tipo de neurópodos han sido ampliamente aceptados como características diagnósticas para identificar a los géneros de los anfarétidos. Particularmente, el número de segmentos torácicos con uncinígeros es uno de los caracteres más importantes que separan a los géneros (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). Jirkov (2008) rechazó su utilidad taxonómica; sin embargo, su argumento fue que encontró discrepancias en alrededor de 1% de los especímenes que examinó y que debido a que el número de animales analizados fue bajo, era necesario revisar más ejemplares para verificar su utilidad taxonómica. Es conveniente, para futuros trabajos taxonómicos, tener en mente la propuesta de Mackie (1994) de incluir en el conteo de los setígeros torácicos al primer setígero abdominal, ya que presenta el mismo tipo de neurópodo.

Setas y paleas. Con excepción de las setas modificadas que generalmente son anchas con las puntas hirsutas, como en los géneros *Anobothrus* Levinsen, 1884 y *Sosane* Malmgren, 1866, y la presencia de paleas (Fig. 1A), todas las setas de los anfarétidos son básicamente similares: limbadas en todos los parápodos birrámeos y algunas veces capilares en el tórax anterior. Las paleas difieren de las setas capilares típicas al ser anchas y frecuentemente más largas que las notosetas de los parápodos vecinos. Las notosetas muy pequeñas son difíciles de caracterizar como más anchas que las notosetas siguientes, y a pesar de que su grosor relativo es poco notable, pueden catalogarse como paleas si están ubicadas en el segmento correcto, como indican Salazar-Vallejo & Hutchings (2012). Las paleas han sido utilizadas para separar los géneros desde Malmgren (1866); sin embargo, su

asignación como un carácter diagnóstico también ha sido cuestionado, debido a los problemas asociados con el conteo de los segmentos anteriores y la delimitación del primer segmento, que hace difícil comparar los primeros fascículos setales entre los taxa (Day 1964). A pesar de que no hay información sobre el número de ejemplares analizados, sobre la variabilidad observada ni si las variaciones están asociadas con el desarrollo de la región anterior del cuerpo, Jirkov (2008) indicó que dentro de un mismo género la forma de las paleas puede variar significativamente, que en dos especies clasificadas como *Ampharete* no hay paleas, y que las paleas pueden estar ausentes en algunos ejemplares de *Ampharete safronovae*. En este sentido, Hilbig (2000) recomendó transferir las especies sin paleas a otro género, indicando que las notosetas del segundo segmento deberían ser consideradas como paleas, independientemente de su tamaño, y seguir usando su presencia o ausencia para separar los géneros. Desde luego, es necesario realizar estudios detallados para definir correctamente los segmentos aquetos en los anfarétidos adultos y clarificar la posición de las setas anteriores (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Debido a la fusión de los segmentos anteriores hay una pérdida de setas en algunos géneros. En la subfamilia Ampharetinae el segmento II puede estar ensanchado y portar paleas o capilares delgados, o carecer de setas. Generalmente las notosetas limbadas aparecen a partir del segmento IV y están bien desarrolladas en el segmento VI. Las neurosetas faltan entre los segmentos II y V (Fig. 1A), aunque en la subfamilia Melinninae se presentan espinas, llamadas setas aciculares, en los neurópodos de los segmentos II-IV ó II-V (Fig. 1I); en algunos géneros de esta subfamilia también faltan las neurosetas en el segmento VI. En algunos géneros de Melinninae, sobre el segmento III (algunas veces en el IV) se presenta un par de ganchos gruesos en posición dorsal (Fig. 1I). Esta subfamilia, además, se caracteriza por la presencia de una membrana dorsal, lisa o crenulada, en el segmento V (Fig. 1B, D, I), que usualmente es llamada cresta dorsal.

Los uncinos invariablemente inician en el segmento VI, pueden tener formas distintas entre las especies. Los uncinos se asientan en tori que surgen de la pared corporal como proyecciones llamadas pínulas unciníferas (Fig. 5D) (Rouse & Pleijel 2001). En general, un uncino es una pequeña placa

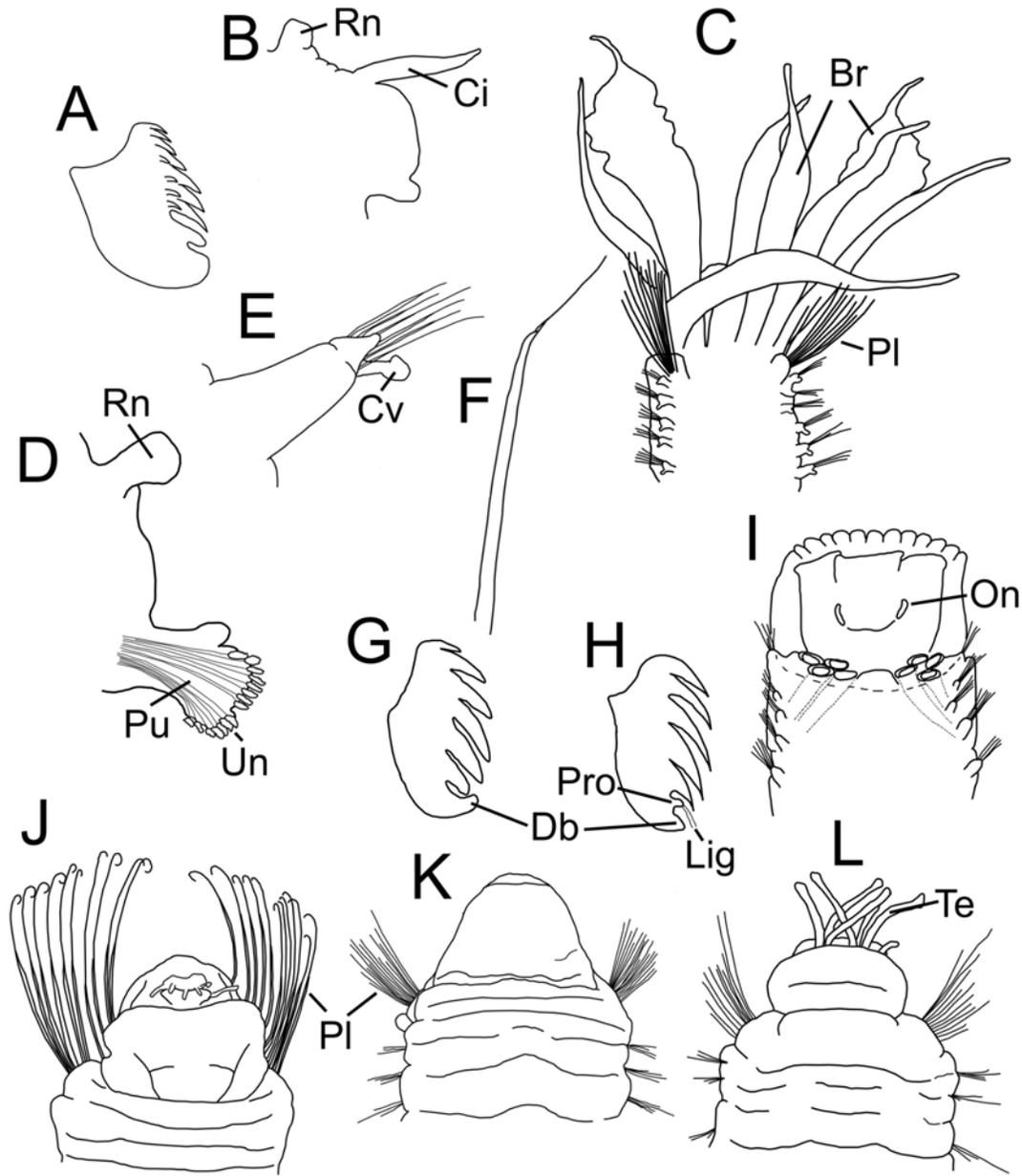


Figura 5. A) *Lysippe annectens* (= *Paralysippe*), uncino torácico; B) *Hobsonia florida*, parápodo abdominal; *Amphipteis scaphobranchiata*: C) región anterior, VD, D) parápodo abdominal; *A. mucronata*: E) parápodo torácico, F) palea; G) *A. gunneri*, uncino torácico; H) *A. glabra*, uncino torácico; I) *L. labiata*, parte anterior, VD; J) *A. uncopalea*, parte anterior, VV; K) *A. obscurior*, parte anterior, VV; L) *A. orphnius*, parte anterior, VV. (Abreviaturas: Br= branquia; Ci= cirro; Cv= cirro ventral; Db= diente basal; Lig= ligamento; On= órgano nugal; PI= palea; Pro= punto rostral; Pu= pínnula uncinígera; Rn= rudimento notopodial; Te= tentáculo bucal; Un= uncino; VD= vista dorsal; VV= vista ventral). Modificados de: A, C, E, F, e I de Hilbig (2000); B de Banse (1979); D y G de Uebelacker (1984); H de Hartman (1969); J, K y L de Chamberlin (1919).

comprimida triangular o rectangular (Fig. 4E-H), con una hilera longitudinal de dientes, de diferente tamaño en Melinninae, y de una a cinco hileras, generalmente irregulares, en Ampharetinae. Además de estos dientes, existe un pequeño diente

en la base del uncino llamado "punto rostral" que sirve para fijar un ligamento (Fig. 5H), y un "diente basal" redondeado, frecuentemente grande, situado en la base del uncino (Figs. 3D-F, 5G).

En los adultos todos los uncinos son similares, pero en juveniles su forma y tamaño varían ampliamente, incluso entre los ubicados en la parte superior e inferior de la misma rama parapodial (Uebelacker 1984). Aparentemente, los primeros uncinos de las larvas son pequeños y con una cresta de dientes, posteriormente son más grandes con pocas hileras de dientes. El número de hileras es con frecuencia constante a nivel de género. Por ejemplo, en *Amphicteis* Grube, 1850, *Isolda* Müller, 1858 y *Melinna* Malmgren, 1866 tienen una sola hilera (pectinados), mientras que en *Ampharete* Malmgren, 1866 los dientes están arreglados en dos hileras. De la misma manera, el número de dientes por hilera es generalmente constante entre las especies (Rouse & Pleijel 2001).

Tentáculos. La presencia de diferentes tipos de tentáculos, lisos, pinnados o papilosos podrían ser usados para separar géneros; sin embargo, dos tipos o tamaños de tentáculos podrían estar presentes en la misma especie y por tanto, una evaluación más detallada sobre su homología es requerida para verificar su utilidad taxonómica. Además, es necesario considerar que los tentáculos pueden perderse durante la fijación y preservación, o que su tamaño relativo puede cambiar durante la ontogenia o durante los procesos de regeneración. A pesar de esto, Hilbig (2005) estableció que el tamaño de los tentáculos debería ser usado para separar algunos géneros de Melinninae. Los tentáculos se pueden dividir en tres tipos de acuerdo con la ornamentación de su superficie: lisos, pinnados o papilosos. Los dos últimos deberían ser considerados como distintos debido a la abundancia relativa de las proyecciones a lo largo del tentáculo: si las proyecciones de la pared tentacular son laterales son referidas como pinnados, mientras que si las proyecciones son abundantes y arregladas en forma irregular son considerados como papilosos (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

La cavidad bucal está ubicada debajo del prostomio (Fig. 1C, E). Los delgados tentáculos bucales están insertos en la parte dorsal dentro de la cavidad bucal y pueden ser retraídos dentro de ella. Ocasionalmente, uno o dos tentáculos son más grandes y no pueden ser retraídos en la cavidad bucal (Rouse & Pleijel 2001). En términos generales, los tentáculos de los poliquetos poseen un canal cilado, pero en los anfarétinos, además, presentan proyecciones carnosas. Aparentemente *Gnathampharete* Desbruyères, 1978 no presenta

tentáculos, aunque esto parece ser un error de interpretación (Mackie 1994). Estudios larvales han mostrado que los tentáculos, o al menos parte de ellos, se originan por delante de la prototroca larvaria (Cazaux 1982), y por tanto, serían de origen prostomial (Rouse & Pleijel 2001). En los adultos, como los tentáculos emergen de la cavidad bucal, se les ha asignado un origen peristomial (Fauchald & Rouse 1997). De hecho, parece ser que algunos de ellos son prostomiales y otros peristomiales, ya que en varias especies dos tipos de tentáculos pueden estar presentes. Desde luego, es necesaria una evaluación más profunda sobre la homología de los tentáculos, sobre todo porque pueden perderse durante la fijación y preservación, o su tamaño relativo puede cambiar durante la ontogenia o por procesos de regeneración (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Tzetlin (2005) observó que, aparte de los tentáculos, existen órganos faríngeos (maxilas) bien desarrollados en la parte ventral de la cavidad bucal de algunas especies de anfarétidos (*Adercodon pleijeli* Mackie, 1994), sugiriendo que estos dientes son funcionales y podrían estar presentes en muchos anfarétidos.

Branquias. Las branquias se presentan en todos los anfarétidos, excepto en *Emaga* Hartman, 1978 y *Uschakovius* Laubier, 1973, aunque esta condición es cuestionable debido a dudas sobre la taxonomía de estos géneros (Rouse & Pleijel 2001). El número de pares branquiales es un carácter taxonómico importante, aunque frecuentemente se pierden y sólo se observan las cicatrices; pueden presentar dos, tres o cuatro pares de branquias (Fig. 2B). Generalmente son lisas y cilíndricas (Fig. 1A), pero también pueden ser foliáceas (Fig. 5C), pinnadas (papilas laterales) (Fig. 1H) e incluso tener una serie de lamelas laterales. Las branquias están usualmente desplazadas anteriormente y varias agrupadas como dos pares sobre cada uno de los segmentos siguientes, o agrupadas como tres pares sobre un segmento y un par adicional ligeramente atrás de las branquias precedentes (Fig. 2B). Están asociadas con los segmentos II al V como máximo, aunque hay una tendencia a que los segmentos se fusionen diferencialmente durante el desarrollo de la especie. Regularmente están distribuidas en una hilera más o menos transversal sobre los segmentos II y III (Fig. 2B). En ejemplares pequeños o maltratados es casi imposible determinar el número de branquias.

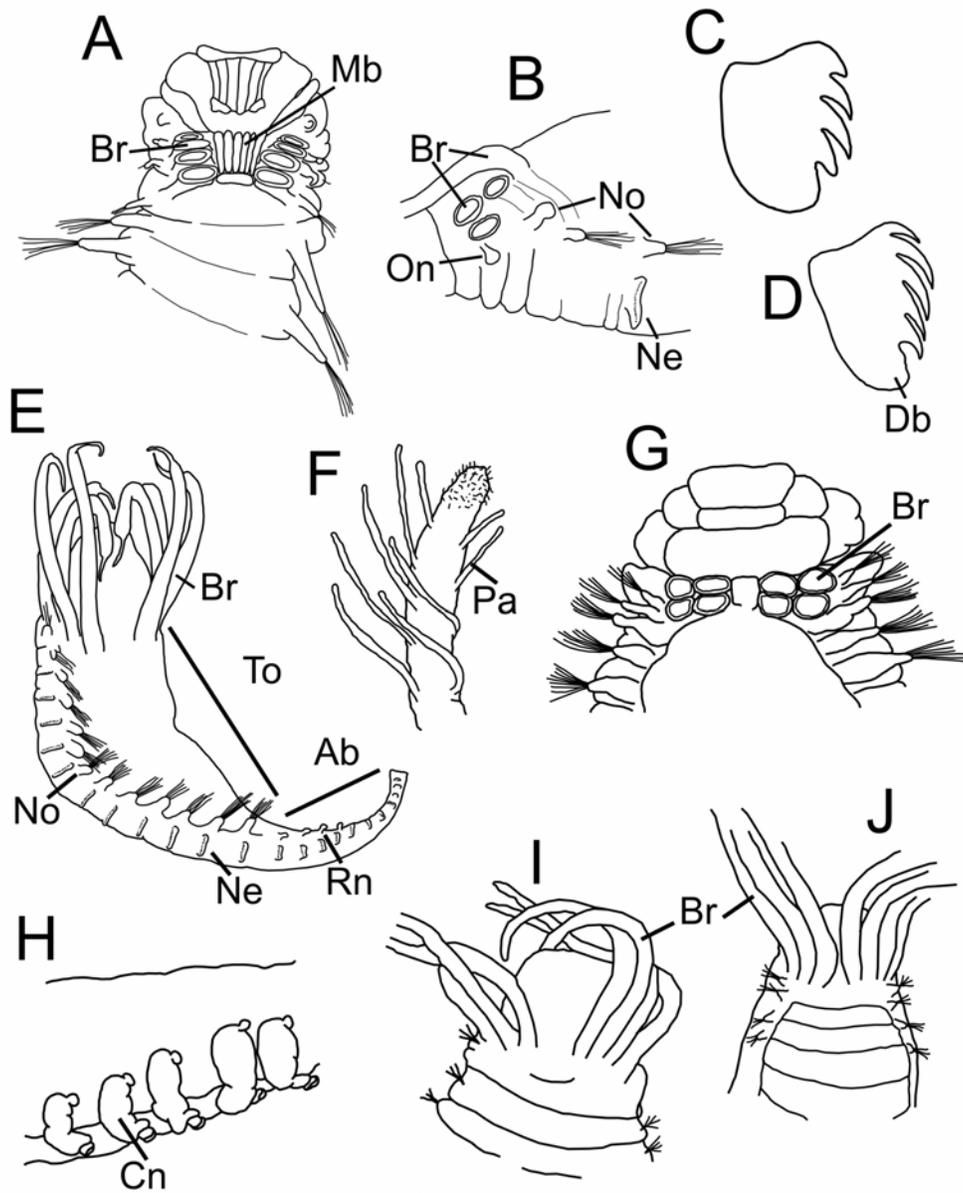


Figura 6. A) *Amage corrugata* (= *Mexamage*), parte anterior, VD; B) *Amage scutata* (= *Paramage*), segmentos anteriores, VL; *A. tumida*: C) uncino torácico con cuatro dientes, D) Uncino torácico con cinco dientes; E) *A. anops*, cuerpo, VD; F) *Ampharete lineata* (= *Asabellides*), punta del tentáculo bucal; *Amphysamytha bioculata* (= *Mooresamytha*): G) región anterior, VD, H) segmentos abdominales, VL; I) *A. galapagensis*, parte anterior, VD; J) *A. fauchaldi*, VD. (Abreviaturas: Ab= abdomen; Br= branquia; Cn= cirro neuropodial; Db= diente basal; Mb= membrana branquial; Ne= neuropodo; No= notópodo; On= órgano nuczal; Pa= papila; Rn= rudimento notopodial; To= tórax; VD= vista dorsal; VL= vista lateral). Modificados de: A de Fauchald (1972); B, E y F de Hilbig (2000); C y D de Ehlers (1887); G y H de Williams (1987); I y J de Solís-Weiss & Hernández-Alcántara (1994).

Russell (1987) describió *Paedampharete acutiseris*, encontrando una progresión en varias características morfológicas desde juveniles hasta adultos: en juveniles hay dos pares de branquias, pocos tentáculos largos, notosetas cubiertas en

setíferos anteriores y pocos unciníferos torácicos y abdominales. Por tanto, el análisis de ejemplares adultos es esencial para una adecuada identificación de los anfarétidos (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012).

Filamentos branquiales. Las diferencias en las características de la superficie de las branquias entre los taxa no son claras, y según Jirkov (2008), las branquias pinnadas se desarrollan a partir de branquias lisas. A pesar de esto, los filamentos branquiales podrían caracterizar a los géneros, ya que pueden ser: lisas, frecuentemente ensanchadas en la parte media, pinnadas (con pocas papilas laterales), con muchas papilas laterales, o papilosas (con abundantes papilas en toda la superficie branquial) (Salazar-Vallejo & Hutchings 2012). *Isolda* y *Phylloamphicteis* con dos pares de branquias pinnadas y dos pares lisos (Fauchald 1977a), e *Irana* con dos pares de branquias pinnadas y un par liso, son los únicos géneros con branquias mixtas, lisas y pinnadas.

Claves

En particular, la clave taxonómica que se presenta en este capítulo incluye las 65 especies registradas hasta el momento en los mares de América tropical, pertenecientes a 20 géneros (después de las sinonimizaciones propuestas por Jirkov (2011)). Debido a que este trabajo no tiene el objetivo de ser un catálogo de ilustraciones de las especies, las ilustraciones de referencia utilizadas en la clave en algunas ocasiones no corresponden directamente a cada una de las especies referidas, ya que la estructura de las figuras tiende a mostrar el detalle morfológico del carácter o la combinación de los caracteres diagnósticos que definen y separan a las especies.

Dentro de la clave taxonómica de los géneros y al final del nombre de las especies en las claves respectivas, y con el fin de orientar al usuario sobre la taxonomía de estos taxa y facilitar su identificación, se incluyen entre paréntesis los géneros que han sido sinonimizados de acuerdo con la propuesta de Jirkov (2011) y enlistados por Read & Fauchald (2019) en el World Register of Marine Species (WoRMS). Debido a la elevada cantidad de géneros monotípicos y al incremento en el número de géneros sinonimizados en los últimos años, esta información adicional será muy útil para relacionar más fácilmente los datos que sobre su taxonomía y distribución han sido registrados previamente en la literatura regional. Además, se incluye información sobre la presencia de cada especie en las cuatro grandes áreas marinas de América tropical: Costa occidental de Baja California (B), Pacífico oriental tropical, incluyendo el golfo de California (P), golfo de México (G) y Caribe (C). Los registros considerados con una distribución cuestionable son indicados con una Q.

En este mismo sentido, a pesar de que no todos los géneros de anfarétidos han sido registrados en los mares de América tropical, y con el único fin de apoyar las futuras identificaciones de estos poliquetos, en la figura 1 también se presentan ilustraciones sobre los principales tipos de prostomio (Fig. 2A) y sobre el origen de las branquias (Fig. 2B) de diferentes géneros, de acuerdo con las propuestas de Jirkov (2001, 2008, 2011).

Clave a subfamilias y géneros

- 1 Segmentos II-IV ó II-V con neurosetas aciculares finas, neurópodos de segmentos restantes con uncinos; con o sin ganchos dorsales post-branquiales (Fig. 1I) *Melinninae* **2**
- Segmentos II-V sin neurosetas; sin ganchos dorsales post-branquiales ... *Ampharetinae* **4**
- 2(1)** Con ganchos dorsales post-branquiales (usualmente un par) (Fig. 1I) **3**
- Sin ganchos dorsales post-branquiales (Fig. 1J); segmento V con cresta dorsal entre notópodos; 10–12 unciníferos torácicos
 *Melinnopsis* McIntosh, 1885 (= *Amelinna* Hartman, 1969; *Melinnexis* Annenkova, 1931)
- 3(2)** Cuatro pares de branquias lisas; cresta dorsal sobre el segmento V con margen crenulado (Fig. 1B, D, G) *Melinna* Malmgren, 1866
- Dos pares de branquias lisas y dos pares de branquias pinnadas; cresta dorsal sobre el segmento V con margen liso (Fig. 1H, I) *Isolda* Müller, 1858

4(1) Con dos pares de branquias	5
– Con tres o más pares de branquias	6
5(4) Catorce unciníferos torácicos; primer setífero con paleas (Fig. 3A)	
..... <i>Ecamplichteis</i> Fauchald, 1972 <i>E. elongata</i> Fauchald, 1972 (B, P)	
– Doce unciníferos torácicos; primer setífero sin paleas; primeros uncinos arreglados en una hilera larga; prostomio puntiagudo (Fig. 3B)	
..... <i>Auchenoplax</i> Ehlers, 1887	
..... <i>A. crinita</i> Ehlers, 1887 (C)	
6(4) Con 3 pares de branquias (Fig. 3C)	7
– Con 4 pares de branquias (Fig. 3G, I)	10
7(6) Con paleas en el primer setífero (Fig. 3C)	8
– Sin paleas en el primer setífero	9
8(7) Segmento V o VI con cresta dorsal; paleas poco desarrolladas	
..... <i>Melinnampharete</i> Annenkova, 1937	
– Sin cresta dorsal; paleas bien desarrolladas (Fig. 3C)	
..... <i>Eclysippe</i> Eliason, 1955	
..... <i>E. trilobata</i> (Hartman, 1969) (B, P)	
9(7) Con 15 setíferos torácicos	
..... <i>Samythella</i> Verrill, 1873 (Fig. 2A)	
..... <i>S. elongata</i> Verrill, 1873 (B, P, Q en ambas)	
– Con 17 setíferos torácicos	
..... <i>Samytha</i> Malmgren, 1866	
10(6) Prostomio sin lóbulos (Fig. 2A)	11
– Prostomio trilobulado (Fig. 2A)	13
11(10) Tres pares de branquias lameladas y un par cilíndrico (Fig. 5C); cada grupo branquial arreglado en dos pares anteriores y dos posteriores	
..... <i>Phyllocomus</i> Grube, 1877 (Fig. 2A) (= <i>Schistocomus</i> Chamberlin, 1919)	
..... <i>P. hiltoni</i> (Chamberlin, 1919) (P) (C, Q)	
– Cuatro pares de branquias cilíndricas	12
12(11) Branquias en dos segmentos, 3 pares en el segmento II y un par en el segmento III; neurópodos abdominales sin cirros dorsales	
..... <i>Amphisamytha</i> Hessle, 1917 (= <i>Mooresamytha</i> Williams, 1987)	
– Branquias en tres segmentos, II, III y IV	
..... <i>Decemunciger</i> Zottoli, 1982 ... diez unciníferos torácicos	
..... <i>D. apalea</i> Zottoli, 1982 (C)	
13(10) Prostomio trilobulado tipo <i>Amphichteis</i> , con órganos nucales prominentes transversos, lóbulo medio simple, anteriormente redondeado (Fig. 2A)	
..... <i>Amphichteis</i> Grube, 1850	
– Prostomio trilobulado tipo <i>Ampharete</i> o <i>Amage</i> , sin órganos nucales (si presentes, poco prominentes) (Fig. 2A, B)	14
14(13) Unciníferos torácicos posteriores desplazados dorsalmente; branquias en una hilera transversa; paleas desarrolladas (Fig. 4B)	15
– Unciníferos torácicos no modificados; branquias en dos grupos de dos pares cada una; paleas pequeñas o ausentes	16

- 15(14)** Notópodos torácicos ligeramente desplazados dorsalmente, conectados por un anillo glandular (Fig. 4B), generalmente el quinto (4–6) a partir del último parápodo torácico *Anobothrus* Levinsen, 1884 (Fig. 2B)
 – Notópodos torácicos posteriores aplanados y desplazados dorsalmente, el último, segundo o tercero a partir del último parápodo torácico *Sosane* Malmgren, 1866 (Fig. 2B)
- 16(14)** Con setas (paleas) a partir del segmento II (Fig. 1A) **17**
 – Sin setas (paleas) en el segmento II (setas a partir del segmento III) (Fig. 6A, E); con 11 o menos unciníferos torácicos; lóbulo medio del prostomio relativamente grande, con incisión anterior (Fig. 6E) *Amage* Malmgren, 1866 (Fig. 2A, B) (= *Egamella* Fauchald, 1972; *Mexamage* Fauchald, 1972; *Paramage* Caullery, 1944)
- 17(16)** Con hasta 11 unciníferos torácicos; segmentos III y IV con notópodos reducidos; prostomio sin crestas glandulares *Edencamera* Zottoli, 1982 . *E. palea* Zottoli, 1982 (C)
 – Con más de 11 unciníferos torácicos; notópodos de tamaño similar en todo el tórax **18**
- 18(17)** Notópodos torácicos con cirros ventrales; uncinos torácicos con una sola hilera de dientes; lóbulos notopodiales rudimentarios (Fig. 5B) *Hobsonia* Banse, 1979
 *H. florida* (Hartman, 1951) (G, C)
 – Notópodos torácicos sin cirros ventrales; uncinos torácicos con más de una hilera de dientes .
 **19**
- 19 (18)** Con 12-14 unciníferos torácicos; labio bucal inferior prolongado, en forma de cuchara, crenulado (Fig. 5I) *Lysippe* Malmgren, 1866 (Fig. 2B) (= *Paralysippe* Williams, 1987; *Pseudampharete* Hilbig, 2000)
 – Con 11–12 unciníferos torácicos; labio bucal inferior no prolongado, liso o crenulado; con cuatro pares de branquias; tentáculos bucales pinnados (papilosos)
 *Ampharete* Malmgren, 1866 (Fig. 2A, B) (= *Asabellides* Annenkova, 1929; *Sabellides* Milne-Edwards in Lamarck, 1838)

Clave a especies

Amage Malmgren, 1866

- 1** Dos pares de branquias, nueve unciníferos torácicos; primeros uncinos arreglados en hilera corta, similar a la hilera de los restantes unciníferos
 *A. quadribranchiata* (Fauchald, 1972) (= *Egamella*) (B, P)
 – Cuatro pares de branquias, más de nueve unciníferos torácicos **2**
- 2(1)** Branquias parcialmente arregladas en segmentos sucesivos: 2 pares en II y 1 par en III y IV (Fig. 6B), cuerpo alargado con prostomio pequeño (Fig. 6B)
 *A. scutata* (Moore, 1923) (= *Paramage*) (B, P)
 – Branquias arregladas sobre cuatro segmentos sucesivos (II a V) **3**
- 3(2)** Con 11 setíferos torácicos, todos unciníferos; labio inferior bucal y membrana branquial claramente crenuladas (Fig. 6A) *A. corrugata* (Fauchald, 1972) (= *Mexamage*) (B)
 – Con 14 setíferos torácicos; 11 unciníferos torácicos **4**
- 4(3)** Branquias largas, más del doble del ancho del cuerpo (casi de la mitad del largo el cuerpo)
 *A. delus* (Chamberlin, 1919) (B, P)
 – Branquias cortas, alrededor del doble del ancho del cuerpo (Fig. 6E) **5**

- 5 (4) Uncinos torácicos con 4–5 dientes sobre el diente basal (Fig. 6C, D)
 *A. tumida* Ehlers, 1887 (C)
 – Uncinos torácicos con 6 dientes sobre el diente basal *A. anops* (Johnson, 1901) (B)

Ampharete **Malmgren, 1866**

- 1 Segmento II sin setas, doce unciníferos torácicos
 *A. lineata* (Berkeley & Berkeley, 1943) (= *Asabellides*) (B, P, Q en ambas)
 – Segmento II con setas 2
- 2(1) Con 11 unciníferos torácicos 3
 – Con 12 unciníferos torácicos 5
- 3(2) Branquias arregladas en hilera continua con seis filamentos, y dos posteriores entre las
 branquias internas (Fig. 3G); uncinos torácicos con 2 hileras de 4–5 dientes
 *A. oculata* (Webster, 1879) (= *Sabellides*) (C)
 – Branquias arregladas en dos grupos separados entre sí (Fig. 3I); uncinos torácicos con una
 hilera de 3–5 dientes 4
- 4(3) Branquias largas (Fig. 3H); cada grupo branquial arreglado en hilera transversa
 *A. octocirrata* (Sars, 1835) (= *Sabellides*) (C, Q)
 – Branquias cortas arregladas en dos grupos, cada uno con tres filamentos, y uno en posición
 ligeramente posterior (Fig. 3I) *A. manriquei* (Salazar-Vallejo, 1996) (= *Sabellides*) (B, P)
- 5(2) Segmento II con setas capilares delgadas 6
 – Segmento II con setas gruesas y anchas (paleas) (Fig. 4I) 7
- 6(5) Segmento II con pocas setas capilares, muy cortas (difíciles de observar); uncinos torácicos
 con dos hileras de 3–4 dientes cada una (Fig. 4G) *A. parvidentata* Day, 1973 (C)
 – Segmento II con 11 setas capilares con punta fina, recta o ligeramente curvada; uncinos
 torácicos con una hilera de 6–7 dientes sobre el diente basal (Fig. 4H)
 *A. homa* Chamberlin, 1919 (P)
- 7(5) Porción ventral del prostomio con una banda de manchas oculares (Fig. 4I); segmento bucal
 y segmento I separados *A. labrops* Hartman, 1961 (B, P)
 – Labio superior bucal sin manchas oculares; segmento bucal y segmento I fusionados
 ventralmente (forman un labio) 8
- 8(7) Abdomen con 17 unciníferos *A. goesi* Malmgren, 1866 (P, Q)
 – Abdomen con menos de 17 unciníferos 9
- 9(8) Abdomen con más de 12 unciníferos 10
 – Abdomen con 12 unciníferos 11
- 10(9) Con un par de cirros anales, sin papilas anales; uncinos torácicos con 8–9 dientes sobre el
 diente basal; abdomen con 13 unciníferos *A. arctica* Malmgren, 1866 (B, P, Q en ambas)
 – Con 2 cirros anales y alrededor de 6–8 papilas redondeadas (no cirros) (Fig. 4J); uncinos
 torácicos con doble hilera de dientes con 5–6 dientes sobre diente basal; abdomen con 13 (12–
 14?) unciníferos *A. finmarchica* (Sars, 1864) (B)

- 11(9)** Últimos 14 unciníferos (últimos 2 torácicos y 12 abdominales) con un cirro largo sobre cada neurópodo (Fig. 4K); con 2 cirros anales largos, y largas papilas cirriformes (Fig. 4L) ...
 *A. acutifrons* (Grube, 1860) (P, Q)
 – Todos los neurópodos abdominales con cirros reducidos o sin cirros **12**
- 12(11)** Unciníferos abdominales con cirros cortos sobre los neurópodos; con 2 cirros anales largos y varios cortos *A. lindstroemi* Malmgren, 1867 (G, Q)
 – Unciníferos abdominales sin cirros sobre los neurópodos; con 2 cirros anales largos, y pequeñas papilas redondeadas *A. sombreriana* McIntosh, 1885 (C)

Amphicteis Grube, 1850

- 1** Par branquial anterior foliáceo con margen festoneado, otras branquias cilíndricas (Fig. 5C) ..
 *A. scaphobranchiata* Moore, 1906 (B, P) (G, C, Q en ambas)
 – Todas las branquias cilíndricas **2**
- 2(1)** Paleas con mucrones largos, delgados, puede estar redondeada si el mucrón está desgastado (Fig. 5F) *A. mucronata* Moore, 1923 (B)
 – Paleas terminan en punta, sin mucrón **3**
- 3(2)** Paleas largas con la punta muy delgada que se dobla formando un rizo (Fig. 5J)
 *A. uncopalea* Chamberlin, 1919 (P)
 – Paleas uniformemente curvas en toda su longitud, con punta recta **4**
- 4(3)** Uncinos torácicos con 4–6 dientes sobre el diente basal, en una sola hilera **5**
 – Uncinos torácicos con 7 dientes sobre el diente basal, en una sola hilera **6**
- 5(4)** Prostomio con muchas manchas oculares; uncinos torácicos con 6 dientes sobre el diente principal (Fig. 5G) *A. gunneri* (Sars, 1835) (P, G, C, Q en todas)
 – Prostomio sin manchas oculares; uncinos torácicos con 4–6 dientes sobre el diente principal (Fig. 5H) *A. glabra* Moore, 1905 (P, Q)
- 6(4)** Con un largo y bien definido labio inferior bucal (Fig. 5K)
 *A. obscurior* Chamberlin, 1919 (P)
 – Con un conspicuo labio inferior bucal, que junto con los márgenes laterales le dan una forma semicircular (Fig. 5L) *A. orphnius* Chamberlin, 1919 (P)

Amphisamytha Hesse, 1917

- 1** Cada grupo branquial arreglado en dos branquias anteriores y dos posteriores (Fig. 6G); neurópodos abdominales con cirros dorsales (Fig. 6H)
 *A. bioculata* (Moore, 1906) (= *Mooresamytha*) (B, P)
 – Cada grupo branquial arreglado en tres branquias anteriores y una posterior; neurópodos abdominales sin cirros dorsales **2**
- 2(1)** Grupos branquiales bien separados entre sí (Fig. 6I) *A. galapagensis* Zottoli, 1983 (P)
 – Grupos branquiales contiguos (Fig. 6J)
 *A. fauchaldi* Solís-Weiss & Hernández-Alcántara, 1994 (P)

Anobothrus Levinsen, 1884

- 1 Notópodos torácicos posteriores con lóbulos expandidos (Fig. 4A) *A. nasuta* (Ehlers, 1887) (C)
 – Notópodos torácicos posteriores sin lóbulos expandidos 2
- 2(1) Setígero 10 ó 12 modificados con un anillo glandular (Fig. 4B); setas modificadas con punta pilosa (Fig. 4C) 3
 – Setígero 10 modificado, sin anillo glandular; con setas modificadas oblicuamente terminadas en punta pilosa (Fig. 4D) *A. bimaculatus* Fauchald, 1972¹ (B, P)
- 3(2) Anillo glandular en el setígero 12 (uncinígero 8); 16 setígeros torácicos (12 uncinígeros) (Fig. 4B) *A. gracilis* (Malmgren, 1866) (B)
 – Anillo glandular en el setígero 10 (uncinígero 7); 14 setígeros torácicos (11 uncinígeros)
 *A. mancus* Fauchald, 1972¹ (P)

Comentario

- 1) *Anobothrus bimaculatus* y *A. mancus* fueron descritas con 11 uncinígeros torácicos; sin embargo, es necesario revisar con detalle los tipos para verificar esta condición, de no confirmarse podrían ser ubicados en otro género.

Isolda Müller, 1858

- 1 Notosetas a partir del setígero 2 (Fig. 1H) *I. bipinnata* Fauchald, 1977 (P, Q) (C)
 – Notosetas a partir del setígero 3 (Fig. 1I) *I. pulchella* Müller, 1858 (B, P, Q en ambas) (G, C)

Lysippe Malmgren, 1866

- 1 Con 15 setígeros torácicos (sin incluir las paleas); con 12 uncinígeros torácicos, paleas pequeñas (Fig. 3J) *L. mexicana* Fauchald, 1972 (= *Pseudampharete*) (B, P)
 – Con más de 15 setígeros 2
- 2(1) Con 16 setígeros torácicos (sin incluir paleas); con 13 uncinígeros torácicos; labio inferior bucal grande (Fig. 5I) *L. labiata* Malmgren, 1866 (B)
 – Con 17 setígeros torácicos (sin incluir paleas); con 14 uncinígeros torácicos, prostomio sin anillos glandulares *L. annectens* Moore, 1923² (= *Paralysippe*) (B, P) (C, Q)

Comentario

- 2) En el Golfo de México ha sido registrada una forma cercana a *Paralysippe annectens* que es necesario revisar con detalle; a pesar de la variabilidad intra-específica que muestran varios caracteres morfológicos en esta especie, los ejemplares podrían corresponder a una especie distinta.

Melinna Malmgren, 1866

- 1 Tórax con 15 setígeros *M. plana* Fauchald, 1972³ (P)
 – Tórax con más de 15 setígeros 2
- 2(1) Tórax con 17 setígeros *M. profunda* Augener, 1906 (C)
 – Tórax con más de 17 setígeros 3

- 3(2)** Con noto- y neurosetas en el segmento V (Fig. 1C) **4**
 – Sin neurosetas en el segmento V (setífero 4), sólo con notosetas **7**
- 4(3)** Cresta dorsal forma un canal profundo angosto, el margen crenulado ocupa menos de 1/4 del ancho del cuerpo (Fig. 1B) *M. exilia* Fauchald, 1972 (P)
 – Cresta dorsal forma una bolsa superficial, el margen crenulado ocupa más de la mitad del ancho del cuerpo (Fig. 1D) **5**
- 5(4)** Quince segmentos con notosetas (a partir del segmento V); cresta dorsal con crenulaciones centrales mayores que las laterales (Fig. 1C) *M. heterodonta* Moore, 1923 (P)
 – Dieciséis segmentos con notosetas (a partir del segmento IV, muy pequeñas); cresta dorsal con crenulaciones similares (Fig. 1G) **6**
- 6(5)** Numerosos tentáculos bucales de tamaño similar, casi de la misma longitud que las branquias; cresta dorsal con 10–20 crenulaciones *M. cristata* (Sars, 1851) (G, C)
 – Con 10 tentáculos bucales, el par medio mayor; cresta dorsal con 8–10 crenulaciones (Fig. 1E) *M. parumdentata* Ehlers, 1887 (C)
- 7(3)** Todas las branquias de tamaño y forma similar **8**
 – Par branquial central menor, digitiforme *M. tentaculata* Fauchald, 1972 (P)
- 8(7)** Branquias con bandas transversas oscuras; con 2 hileras transversas de manchas oculares sobre el prostomio (Fig. 1F) *M. oculata* Hartman, 1969 (B, P)
 – Branquias sin bandas pigmentadas (Fig. 1D); con 2 pequeñas manchas oculares sobre el prostomio **9**
- 9(8)** Cresta dorsal fuertemente festoneada con 7–20 crenulaciones
 *M. maculata* Webster, 1879 (G, C)
 – Cresta dorsal ligeramente festoneada con 4–8 crenulaciones pequeñas y redondeadas (Fig. 1D)
 *M. palmata* Grube, 1870 (C, Q)

Comentario

- 3) Es necesario hacer una revisión detallada para ubicar correctamente a *Melinna plana*. La diagnosis original, basada en un sólo ejemplar, menciona que la cresta dorsal es lisa (característica que compartiría con *Isolda*) y no menciona la morfología branquial, aunque los dibujos muestran las cuatro branquias lisas, característica de *Melinna*.

Melinnampharete Annenkova, 1937

- 1** Con 14 setíferos torácicos; uncinos torácicos con 7 dientes sobre el diente basal (Fig. 3D)
 *M. gracilis* Hartman, 1969 (B, P)
 – Con 17 setíferos torácicos; uncinos torácicos con 5 dientes sobre el diente basal
 *M. eoa* Annenkova, 1937 (P)

Melinnopsis McIntosh, 1885

- 1** Con 10 unciníferos torácicos; todos los tentáculos bucales de tamaño similar
 *M. moorei* (Hartman, 1960) (B, P)
 – Con más de 10 unciníferos torácicos **2**

- 2(1)** Con 12 unciníferos torácicos; un tentáculo bucal largo
 *M. abyssalis* Hartman, 1969 (= *Amelinna*) (P)
 – Con 13 unciníferos torácicos *M. monocera* Augener, 1906 (= *Melinnexis*) (C)

Samytha Malmgren, 1866

- 1** Abdomen con más de 19 setíferos; dientes de los uncinos torácicos en una sola hilera (Fig. 3E)
 *S. californiensis* Hartman, 1969 (B)
 – Abdomen con 13 setíferos; dientes de los uncinos torácicos en varias hileras (Fig. 3F)
 *S. sexcirrata* Sars, 1856 (P, Q)

Sosane Malmgren, 1866

- 1** Uncinos torácicos con tres hileras de 2–5 dientes cada una (Fig. 4E)
 *S. sulcata* Malmgren, 1865 (P, G, C, Q en todas)
 – Uncinos torácicos con una hilera de 5 dientes (Fig. 4F) *S. procera* (Ehlers, 1887)⁴ (C)

Comentario

- 4) La posición taxonómica de *Sosane procera* necesita ser revisada, la descripción original no indica las características de los notópodos modificados, factor determinante para ubicarla correctamente.

Agradecimientos

Agradecemos la valiosa revisión y acertados comentarios de Sergio Salazar-Vallejo que contribuyeron significativamente a mejorar el escrito.

Referencias

- Banse K. 1979. Ampharetidae (Polychaeta) from British Columbia and Washington. *Can J Zool* 57(8): 1543–1552.
- Cazaux C. 1982. Développement larvaire de l'ampharetidae lagunaire *Alkmaria romijni* Horst 1919. *Cah Biol Mar* 23: 143–157.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Reports of the "Albatross" expeditions: 1890-1891, 1899-1900, 1904-1905. *Mem Mus Comp Zool Harv* 48: 1–514.
- Chardy P & Desbruyères D. 1979. La classification multicritère. Application à la révision de la sous-famille des Ampharetidae (Annélides Polychètes). *Ann Biol Paris* 18: 521–537.
- Day JH. 1961. The Polychaeta (*sic*) fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dredged off Cape coasts with a few new records from the shore. *J Linn Soc Lond (Zool)* 44(299): 463–560.
- Day JH. 1964. A review of the family Ampharetidae (Polychaeta). *Ann S Afr Mus* 48: 97–120.
- Day JH. 1967. A monograph of the Polychaeta of Southern Africa. Part 2. Sedentaria. *Brit Mus Nat Hist Publ* (656): 459–878.
- Desbruyères D & Laubier L. 1982. *Paralvinella grasslei*,

new genus, new species of Alvinellidae (Polychaeta: Ampharetidae) from the Galapagos rift geothermal vents. *Proc Biol Soc Wash* 95: 484–494.

Desbruyères D & Laubier L. 1996. Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'annélides polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous-marines: systématique, biologie et écologie. *Can J Zool* 64: 2227–2245.

Ehlers E. 1887. Reports on the results of dredging, under the direction of L. F. Pourtalès, during the years 1868-1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-78), and in the Caribbean Sea (1878-79), in the U.S. Coast Survey steamer "Blake", Lieut-Com. C. D. Sigsbee, U.S.N. and Commander J. R. Bartlett, U.S.N., commanding. XXXI. Report on the Annelids. *Mem Mus Comp Zool Harvard* 15: 1–335.

Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off western Mexico and adjacent areas in the eastern Pacific Ocean. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 7: 1-575.

Fauchald K. 1977a. The Polychaete Worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser* 28: 1–190.

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

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

Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 17: 193–284.

Fauvel P. 1897. Recherches sur les Ampharétiens. *Bull Sci Fr Belg* 30: 1–212.

Fauvel P. 1927. Polychètes Sédentaires. Addenda aux

- Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. Faune de France 16: 1–494.
- Grehan A, Retière C & Keegan B. 1991. Larval development in the ampharetid *Melinna palmata* Grube (Polychaeta). *Ophelia Suppl* 5: 321–332.
- Grube AE. 1860. Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. *Arch Natur Berlin* 26: 71–118.
- Grube AE. 1871. Bemerkungen über die Amphicteneen und Amphareteen Mgn. Jahres-Bericht Schl Gesellsch vaterland Cultur, Breslau, 48: 68–84.
- Hartman O. 1969. Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif: USA. 812 pp.
- Hartmann-Scrdöder G. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Tierwelt Deutschl* 58: 1–594.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss P. 1993. Distribución latitudinal y batimétrica de los anélidos poliquetos del Orden Terebellomorpha de la plataforma continental del Golfo de California, México. *Cuad Mex Zool* 1(2): 65–72.
- Hernández-Alcántara P, Tovar-Hernández MA & Solís-Weiss V. 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described for the Mexican Pacific: an historical review and an updated checklist. *Lat Am J Aquat Res* 36(1): 37–61.
- Hessle C. 1917. Zur Kenntnis der terebellomorphen Polychaeten. *Zool Bidr Uppsala* 5: 39–258.
- Hessler RR & Jumars PA. 1974. Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. *Deep-Sea Res* 21: 185–209.
- Hilbig B. 2000. Family Ampharetidae 1867. *In*: JA Blake, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel. Vol 7. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp 169–230.
- Hilbig B. 2005. Results of the Diva-1 Expedition of RV Meteor (Cruise M48/1). *Melinnopsis angolensis* (Annelida: Polychaeta: Ampharetidae), a new species from the Angola Basin. *Org Divers Evol* 5: 215–220.
- Holthe T. 1986. Polychaeta Terebellomorpha. *Mar Invert Scandinavia* 7: 1–194.
- Hutchings PA. 2000. Family Ampharetidae. *In*: PL Beesley, GJB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes & allies. The southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ, Melbourne, pp 204–208.
- Jirkov IA. 2001. [Polychaeta of the Arctic Ocean] Moskva: Yanus-K. 632 pp.
- Jirkov IA. 2008. Revision of Ampharetidae (Polychaeta) with modified thoracic notopodia. *Invert Zool* 5: 111–132.
- Jirkov IA. 2011. Discussion of the taxonomic characters and classification of Ampharetidae (Polychaeta). *Ital J Zool* 78(S1): 78–94.
- Jumars PA, Kelly MD & Lindsay SM. 2015. Diets of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. *Ann Rev Mar Sci* 7: 497–520.
- Kennedy GY & Dales RP. 1958. The function of the heart body in polychaetes. *J Mar Biol Ass UK* 37: 15–31.
- Mackie ASY. 1994. *Adercodon pleijeli* gen. et sp. nov. (Polychaeta, Ampharetidae) from the Mediterranean Sea. *Mém Mus natn Hist nat* 162: 243–250.
- Magnum CP & Dales RP. 1965. Products of haem synthesis in polychaetes. *Comp Biochem Physiol* 15: 237–257.
- Malmgren AJ. 1866. Nordiska Hafs-Annulater. *Öfvers Kongliga Vetensks-Akad Forhandl* 22: 355–410.
- Nilsson D. 1912. Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Polychaeten. *Zool Bidr Uppsala* 1: 87–161.
- Nowell ARM, Jumars PA & Fauchald K. 1984. The foraging strategy of a subtidal and deep-sea deposit feeder. *Limnol Oceanogr* 29: 645–649.
- Orrhage L. 2001. On the anatomy of the central nervous system and the morphological value of the anterior end appendages of Ampharetidae, Pectariidae and Terebellidae (Polychaeta). *Acta Zool* 82: 57–71.
- Purschke G & Tzelin AB. 1996. Dorsolateral ciliary folds in the polychaete foregut: structure, prevalence and phylogenetic significance. *Acta Zool* 77: 33–49.
- Read G & Fauchald K. 2019. World Polychaeta database. Ampharetidae Malmgren, 1866. Consultado el 13 de julio de 2019 a través de World Register of Marine Species en: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=981> on 2019-07-13
- Rouse GW. 2000. Classification of the Annelida and Polychaeta. *Class Polychaeta*. *In*: PL Beesley, GJB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes & allies. The southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ, Melbourne, pp 51–53.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scr* 26: 139–204.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press, 354 pp.
- Russell DE. 1987. *Paedampharete acutiseris*, a new genus and species of Ampharetidae (Polychaeta) from the North Atlantic *Hebble* area, exhibiting progenesis and broad intraspecific variation. *Bull Biol Soc Wash* 7: 140–151.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. *Sabellides manriquei* new species from the Eastern Pacific, and redescription of *Sabellides oculata* Webster from the Northwestern Atlantic (Polychaeta: Ampharetidae). *Bull Mar Sci* 59: 142–149.
- Salazar-Vallejo SI & Hutchings P. 2012. A review of characters useful in delineating ampharetid genera (Polychaeta). *Zootaxa* 3402: 45–53.
- Sars M. 1835. Beskrivelser og lagttagelser over nogle markelige eller i Havet ved den Bergenske Kyst Levende Dyr af Polyperns, Acephalernes, Radiaternes, Annelidernes og Molluskernes Classer, med en kort Oversigt over de hidtil af Forfatteren sammesteds fundne Arter og deres Forekommen. Bergen, 81 pp.
- Sars M. 1864. Fortsatte Bidrag til Kundskaben om Norges Annelider. Forhandlingar I Videnskaps Selskapet I

- Kristiania 1864: 5–20.
- Solis-Weiss V. 1993. *Grassleia hydrothermalis*, a new genus and species of Ampharetidae (Annelida: Polychaeta) from the hydrothermal vents off the Oregon coast (USA) at Gorda Ridge. *Proc Biol Soc Wash* 106: 661–665.
- Solis-Weiss W & Hernández-Alcántara P. 1994. *Amphisamytha fauchaldi*: A new species of ampharetid (Annelida: Polychaeta) from the Hydrothermal Vents at Guaymas Basin, México. *Bull So Cal Acad Sci* 93(3): 127–134.
- Tzvetlin, AB. 2005. Ultrastructural study of the jaw structures in two species of Ampharetidae (Annelida: Polychaeta). *Acta Zool* 85(3): 171–180.
- Uebelacker JM. 1984. Chapter 51. Ampharetidae. *In*: JM Uebelacker & PG Johnson (eds) *Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama, pp 51.1–51.32.
- Uschakov PV. 1955. Polychaeta of the Far Eastern Seas of the USSR. *Keys to the fauna of the USSR* 56: 1-445.
- Warwick RM & Davies JR. 1977. The distribution of sublittoral macrofauna communities in the Bristol Channel in relation to the substrate. *Estuar Coast Mar Sci* 5: 267–288.
- Williams SJ. 1987. Taxonomic notes on some Ampharetidae (Polychaeta) from southern California. *Biol Soc Wash Bull* 7: 251–258.
- Zottoli RA. 1974. Reproduction and larval development of the ampharetid polychaete *Amphicteis floridus*. *Trans Amer Micros Soc* 93: 78–89.

8. Amphinomidae Savigny in Lamarck, 1818

Beatriz Yáñez-Rivera¹ & Elizabeth Borda²

1) CONACYT-CIAD, A.C., Unidad Mazatlán, México
beyariv7@gmail.com, beyariv@ciad.mx

2) Texas A&M University San Antonio, San Antonio, Texas, EU

Introducción

Las características morfológicas que caracterizan a primera vista a los anfinómidos son la presencia de la carúncula y las setas calcificadas (Fig. 1); otras relevantes son un cordón tetraneural y la cutícula engrosada en la faringe muscular eversible (Salazar-Vallejo 1997, Fauchald & Rouse 1997). Se conocen comúnmente como gusanos de fuego; no obstante, la sensación de quemadura sólo la produce el contacto con las setas de algunas especies como *Eurythoe complanata* (Pallas, 1766; Fig. 1A-B) y *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766; Fig. 1E-F). Sin embargo, el contacto con las especies de *Notopygos* (Fig. 1C) no tiene efectos negativos (Kudenov 1980), por lo que, en sentido estricto, el apelativo de “gusanos de fuego” sólo sería aplicable a las especies que producen la sensación de quemadura (Kudenov 1995). Se ha investigado el origen de las toxinas que producen dicha sensación, generando inflamación local y en algunos casos, parálisis temporal; se pensó que la reacción se trataba de una alergia a los microorganismos asociados a las setas ya que no se han encontrado glándulas secretoras en su base (Eckert 1985). No obstante, recientemente se demostró que los organismos del género *Eurythoe*, *Hermodice* y *Paramphinome* tienen elementos genéticos comúnmente reconocidos en animales que producen veneno (Verdes *et al.* 2018). Lo cual, es la confirmación de que estos anfinómidos pueden sintetizar compuestos tóxicos para vertebrados (Nakamura *et al.* 2008, 2010).

La familia contiene dos subfamilias, 21 géneros y cerca de 180 especies (Borda *et al.* 2015, Barroso *et al.* 2017, Sun & Li 2017). Los anfinómidos se encuentran globalmente distribuidos desde la zona intermareal al mar profundo, con algunas especies en ambientes quimiosintéticos o en madera por lo que serían especies xilofílicas (Borda *et al.* 2012, 2013, Barroso *et al.* 2018). Son

abundantes en sustratos rocosos someros, pero se encuentran en toda la franja arrecifal (Wolf *et al.* 2014). Si bien se pueden encontrar algunos ejemplares solitarios, es común observar varios organismos juntos debajo de las rocas. Entre los registros de mayor densidad destacan las agregaciones de *H. carunculata*, asociadas a encierros de maricultura para engorda de peces en las islas Canarias, con cúmulos de 50 gusanos (Monterroso *et al.* 2004, Riera *et al.* 2014). Y los parches de reclutamiento de *Chloeia pinnata* al sur de California en verano, donde se alcanzan densidades promedio de 605 ind/m² y en una estación insular a 105 m de profundidad se encontraron 2,404 ind/m² (Jones & Thompson 1987).

Conforman un grupo morfológicamente diverso, presentan una pigmentación brillante y algunos pueden alcanzar tamaños superiores a los 50 cm de longitud (Hutchings 2000, Pleijel 2001). En relación con los otros grupos de anélidos los anfinómidos han sido poco estudiados, no existe una revisión sistemática completa. Sin embargo, los trabajos recientes con descripciones de especies incluyen características morfológicas y moleculares (eg. Borda *et al.* 2015, Wang *et al.* 2019). Lo cual resulta necesario, ya que se ha demostrado que en este grupo la variación morfológica no es suficiente para identificar especies por la plasticidad fenotípica en respuesta a condiciones ambientales (Grimes *et al.* 2020), lo que resulta en especies ampliamente distribuidas donde las poblaciones mantienen gran conectividad genética, a pesar de exhibir diferentes morfotipos (Ahrens *et al.* 2013). Además, de la existencia de especies crípticas (Barroso *et al.* 2010, Borda *et al.* 2013). Los recursos genómicos disponibles en las bases de datos son limitados, prácticamente sólo se cuenta con el transcriptoma de tres especies (Verdes *et al.* 2018). No obstante, para varias especies se encuentran los marcadores moleculares más

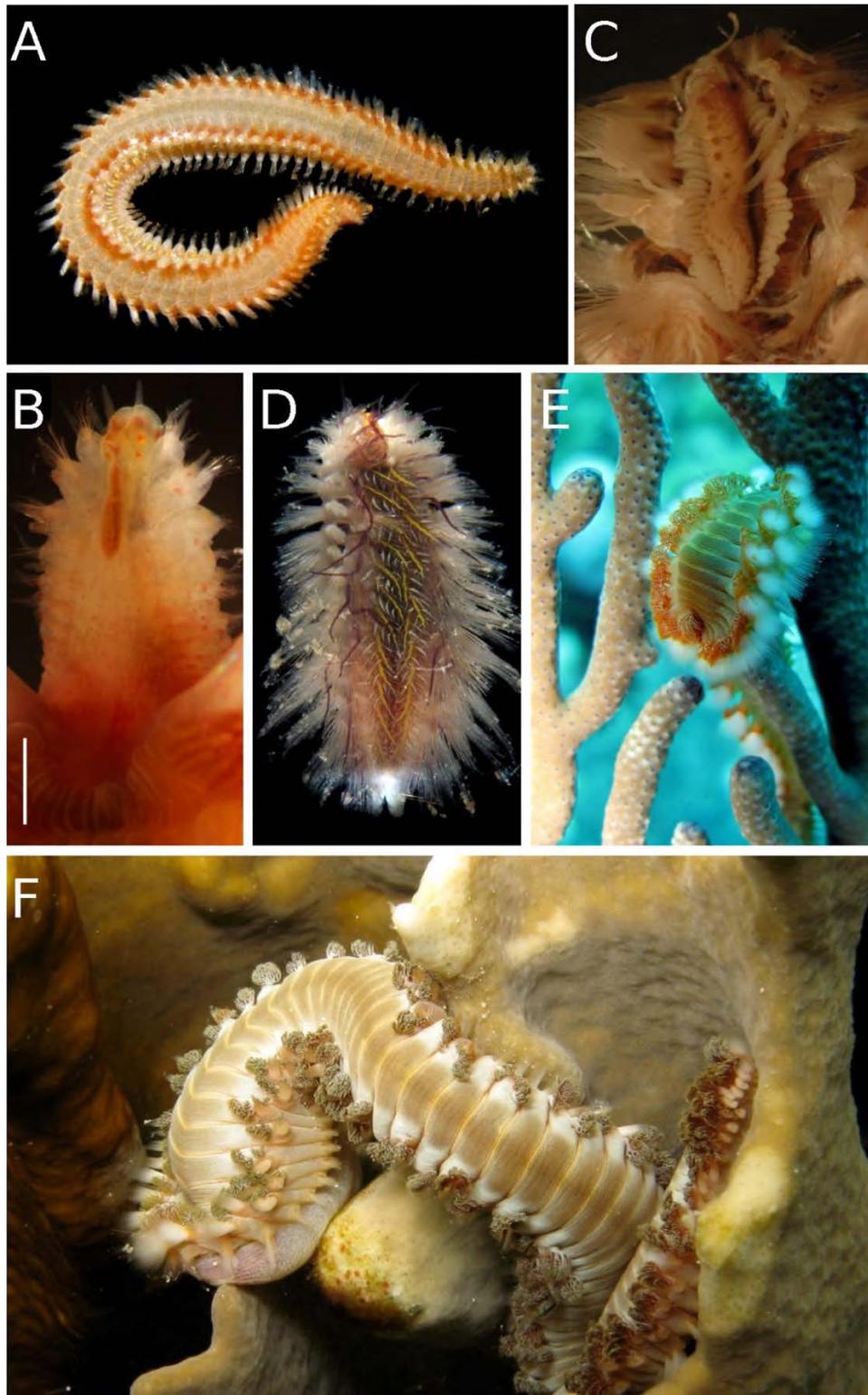


Figura 1. *Eurythoe complanata*: A) organismo completo en vivo, VD; B) organismo en regeneración en vivo, VD; *Notopygos caribea*: C) Carúncula, VD; *Chloeia pseudeuglochis* : D) organismo completo en vivo, VD; *Hermodice carunculata*: E) consumiendo porciones del octocoral *Plexaura* sp., F) consumiendo el coral de fuego *Millepora complanata*; Fotos: A, D, E-F Humberto Bahena-Basave.

comunes (los nucleares 18S y 28S; y los mitocondriales COI y 16S), por lo que se facilita el estudio de los anfinómidos en un contexto filogenético (Borda *et al.* 2015).

Recientemente el interés en el grupo se ha incrementado porque se han propuesto como posibles bioindicadores, ya que tienen una respuesta de marcadores celulares e inmunológicos a mezclas de contaminantes y metales pesados (Zapata-Vívenes *et al.* 2018). También representan un modelo particular para caracterizar el proceso de regeneración (Fig. 1B), ya que pueden regenerar tanto el extremo anterior como el posterior; se conocen los detalles ultraestructurales e histológicos (Müller *et al.* 2003, Ahrens *et al.* 2014), donde destaca la capacidad de movilizar reservas energéticas (Yáñez-Rivera & Méndez 2014) y la formación del tejido muscular (Weidhase *et al.* 2016).

En los sistemas arrecifales el papel ecológico de *H. carunculata* como depredador de corales se ha evaluado a detalle principalmente por ser vector potencial de patógenos asociados al blanqueamiento (Sussman *et al.* 2003). Sin embargo, se ha demostrado que más bien es un depredador omnívoro con preferencias relacionadas con el tamaño de los gusanos (Wolf *et al.* 2014). En general se consideran depredadores móviles con hábitos carroñeros que consumen un continuo de organismos sésiles o presas dañadas con movimiento lento. También consumen foraminíferos y hay ejemplos de especies con dietas selectivas hasta omnívoras (Jumars *et al.* 2015). Se ha demostrado que partes del cuerpo de los anfinómidos son consumidos por damiselas, pero los peces evitan los parapódios con las setas (Simonini *et al.* 2016).

Los estudios sobre la reproducción en los anfinómidos son escasos, ya que sólo se han estudiado tres especies, *E. complanata sensu lato* (Kudenov 1974), *H. carunculata* (Toso *et al.* 2020) e *Hipponoe gaudichaudi* Audouin & Milne Edwards, 1830 (Kudenov 1977), pero no se ha logrado la caracterización larval completa y metamorfosis de ninguna especie (Reish & Pernet 2009). Además, *H. gaudichaudi* representa un caso particular porque es una especie asociada a percebes del género *Lepas*, que incuba a los juveniles (Kudenov 1977). Se consideran gonogóricos y se ha descrito una

diferencia de coloración entre machos y hembras maduros debido a la presencia de gametos en el celoma (Allen 1957, Kudenov 1974). La fecundación se presenta en la columna de agua, por lo que la transferencia de gametos no involucra contacto entre los organismos parentales (Kudenov 1974). Tanto machos como hembras levantan y oscilan la región anterior del cuerpo para facilitar la liberación de gametos (Toso *et al.* 2020). Se desconocen los detalles que controlan la sincronización de la liberación de gametos en anfinómidos; sin embargo, en otras familias se ha demostrado que son procesos complejos regulados por factores endócrinos, ambientales y de comunicación química (Murray *et al.* 2011). Donde la temperatura juega un papel central para la regulación del desove y para el desarrollo de las larvas (Toso *et al.* 2020, Yáñez-Rivera 2015)

Sistemática

La familia constituye un taxón monofilético con dos subfamilias bien definidas, Archinominae que incluye los géneros con cuerpos fusiformes en algún momento del desarrollo, carúnculas trilobuladas y cirro dorsal accesorio; y Amphinominae con los géneros de cuerpos elongados, carúnculas de otro tipo y sin cirro dorsal accesorio (Borda *et al.* 2015). Ambos clados están bien soportados y fueron identificados previamente en análisis cladísticos (Wiklund *et al.* 2008, Borda *et al.* 2012, 2013).

El nombre de Archinominae se relaciona con los cambios taxonómicos que ocurrieron para llegar a la propuesta del clado monofilético. Kudenov (1991) propuso la familia Archinomidae y el nuevo género *Archinome*, con la especie *Archinome rosacea* (Blake, 1985). La especie fue encontrada en ventilas hidrotermales y presenta características intermedias entre eufrosínidos y anfinómidos, destaca la carúncula trilobulada fusionada, común en los eufrosínidos. Las evidencias moleculares en publicaciones posteriores sustentaron que *A. rosacea* está filogenéticamente más relacionada a *Chloeia* (Wiklund *et al.* 2008) y *Notopygos* (Borda *et al.* 2015), dentro del clado de anfinómidos con cuerpos fusiformes (Borda *et al.* 2013), por lo que se consideró como subfamilia en Amphinomidae y se denomina Archinominae (Borda *et al.* 2015).

Amphinominae alberga a los anfinómidos más conocidos como *E. complanata* y *H. carunculata*; ya se mencionó que especies de esta subfamilia tienen elementos genéticos relacionados con la producción de veneno (Verdes *et al.* 2018). Por ello, deberá explorarse si estos atributos pueden ser parte de los caracteres que soportan el clado, cuando se cuente con más genomas disponibles.

Los anfinómidos junto con los eufrosínidos conforman Amphinomida, uno de los clados basales de los anélidos, por lo que el estudio de los miembros de esta familia es fundamental para incrementar la comprensión de los aspectos evolutivos en los anélidos (Weigert & Bleidorn 2016). Si bien el grupo se ha reconocido desde las clasificaciones más tempranas, basadas en caracteres morfológicos y sin una metodología cladista; la posición filogenética dentro de Annelida es la que ha cambiado.

Básicamente el taxón equivalente a Amphinomida, Amphinomae se reconoció por primera vez por Savigny en 1822 (Rouse & Pleijel 2007). En la propuesta de Hartmann-Schröder (1996), Amphinomidae y Euphrosinidae conforman el Orden Amphinomida dentro de la subclase Errantia. En esta propuesta también se incorporó a Spintheridae, un grupo particular de anélidos discoidales comensales de esponjas, con una posición filogenómica tentativamente cercana a los orbinidios (eg. *Naineris*; Andrade *et al.* 2015), y no corresponde a Amphinomida.

En las propuestas filogenéticas se corroboró la cercanía de Euphrosinidae como clado hermano a Amphinomidae (Borda *et al.* 2012), aunque anteriormente Rouse & Fauchald (1997) los ubicaron dentro de Eunicida pero en trabajos posteriores se trataron como un clado independiente dentro de la categoría no lineana de Aciculata (Rouse & Pleijel 2001, 2007). Las evidencias más actuales ubican a Amphinomida como un grupo hermano de Pleistoanelida (Sedentaria + Errantia) de acuerdo con análisis con varios marcadores moleculares y transcriptómica (Struck *et al.* 2015, Weigert *et al.* 2014, Weigert & Bleidorn 2016). Estas hipótesis filogenéticas suponen que Amphinomida sería cercano a Sipuncula, al parecer, también habría evidencias morfológicas relacionadas con la ultraestructura de la cutícula que podrían ser parte de las

autoapomorfias de Amphinomida, Sipuncula y Pleistoannelida (Purschke *et al.* 2014).

En los aspectos nomenclaturales, destaca que la autoridad de la familia se puede encontrar referida a Savigny, 1818, Lamarck, 1818 o Savigny *in* Lamarck, 1818. Esto se debe a que Lamarck utilizó ilustraciones y notas de Savigny; sin embargo, la publicación oficial de Savigny fue hasta 1822. Como en el trabajo de Lamarck para la familia (p. 568) y el género *Chloeia* (p. 570) se hace explícito que se consultó y resumió el trabajo de Savigny, Hartman (1959) y Fauchald (1977) asignaron a Savigny, 1818 la autoría de la familia. Esta cita como tal no es precisa, la autoría correcta debe ser Savigny *in* Lamarck, 1818, siguiendo la recomendación 51E del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (2000). Cabe destacar que se ha sugerido revisar cada taxón para determinar si aplica o no utilizar Savigny *in* Lamarck, 1818 (Bieler & Petit 2011). En este caso se confirma que a pesar de la sugerencia en las bases de datos (WoRMS Editorial Board 2021) y otras referencias es incorrecto utilizar Lamarck, 1818 como autor de la familia.

Hacen falta revisiones detalladas y extensivas con descripciones estandarizadas que aclaren la delimitación de las especies, e incluso de algunos géneros (Kudenov 1995, Hutchings 2000). El desconocimiento del grupo se evidencia con la descripción de dos géneros en la última década: *Cryptonome* Borda, Kudenov, Bienhold & Rouse, 2012 y *Alleurythoe* Sun & Li, 2017, así como alrededor de 10 especies de ambientes someros o del mar profundo. Donde destacan las descripciones de especies de *Archinome* (Borda *et al.* 2013), *Chloeia* (Barroso & Paiva 2011, Wang *et al.* 2019); *Notopygos* (Yáñez-Rivera & Carrera-Parra 2012, Borda *et al.* 2015) y los análisis con implicaciones filogenéticas (Wiklund *et al.* 2008, Borda *et al.* 2015).

Desde una perspectiva histórica las primeras aportaciones sobre la familia los comenzó Savigny (1822) y Kinberg (1857, 1867), seguidos de los trabajos monográficos realizados por Baird (1864, 1870) y Horst sobre la fauna de Indonesia (Horst 1909, 1910, 1911a, 1911b) y la descripción de las especies de la expedición Siboga (Horst 1912). Potts (1909) estudió los anfinómidos del océano Índico.

Bindra (1927) revisó el género *Eurythoe*; sin embargo, incluyó especies que por sus características no pertenecen al género. Gustafson (1930) realizó un análisis detallado de la familia basado principalmente en anatomía comparada, que se han actualizado con detalles ultraestructurales por Purschke *et al.* (2014, 2017) y Weidhase *et al.* (2016). Por último, Kudenov ha contribuido en gran medida al conocimiento del grupo desde descripciones de varias especies, mismas que continúan hasta la fecha, incluyendo aportaciones sobre aspectos reproductivos (Kudenov 1974, 1977, 1995).

Morfología

Los anfinómidos son poliquetos corpulentos que se contraen fácilmente al ser fijados, por lo que es deseable observarlos en vivo y relajarlos antes de fijarlos.

El prostomio es pequeño, en función del resto del cuerpo y por la contracción durante la fijación es cubierto por la carúncula y los primeros setíferos. La mayoría de los anfinómidos tienen dos pares de ojos, pero hay especies con un par, o sin ellos. Presentan una antena media y un par de antenas laterales (Hutchings 2000). Los palpos se encuentran en el borde lateral de los labios y su forma es similar a la de las antenas laterales (Fig. 2A).

Al referirse a los apéndices del prostomio se ha seguido la terminología propuesta por Orrhage (1990). En el borde posterior del prostomio se desarrolla la carúncula, la cual tiene una gran variedad de formas; puede ser sencilla, como una placa simple, o formar una estructura compleja con una gran cantidad de lóbulos y rebordes (Figs. 2B, C, E-H; 3A-D) (Kudenov 1995). Los órganos nucales corren a través de la carúncula, cuya forma y extensión son caracteres diagnósticos para separar a los géneros, e incluso para algunas especies en el mismo género (Bindra 1927). No obstante, las variaciones finas pueden relacionarse con el tamaño corporal o con los cambios debidos a la fijación (BYR obs. pers.).

El cuerpo de los anfinómidos puede tener más de 100 setíferos en algunas especies, mientras que otras presentan un número limitado (<30). Los parapodios son birrámeos, con una gran cantidad

y variedad de setas. El arreglo de los músculos parapodiales representa una red compleja de distintas fibras musculares con haces de músculos longitudinales, dorsales y ventrales bien desarrollados; así como músculos transversos externos (Weidhase *et al.* 2016).

Las especies de Amphinominae presentan un cirro dorsal y un cirro ventral (Fig. 2D); y en Archinominae, además presentan el cirro dorsal accesorio (Fig. 2L). El cirro dorsal es un órgano sensorial con gran densidad y variedad de células mecanorreceptoras y un vaso sanguíneo ciego; con algunas células fotorreceptoras en la base, cuya funcionalidad sería indicar si el parapodo se encuentra enterrado o no en el sustrato (Purschke *et al.* 2017).

Las branquias generalmente son ramificadas, con pocos filamentos terminales o hasta más de 150 en una misma branquia. Se ubican en el notópodo, cerca del cirro dorsal, justo después de las notosetas y pueden presentarse en todo el cuerpo; desde el primero al último setífero, o estar restringidas a la región anterior del cuerpo. Las branquias presentan una cutícula fina subepitelial con espacios sanguíneos intradérmicos que facilitan el intercambio de gases y bandas de cilios móviles, así como células receptoras que funcionarían en la modulación de la ventilación de las branquias (Purschke *et al.* 2017). El tipo de ramificación de las branquias es variable ya que pueden ser dendríticas, bipinadas o palmadas (Kudenov 1995). La cantidad de filamentos branquiales se consideró como un atributo para delimitar especies cercanas (Yáñez-Rivera & Salazar-Vallejo 2011); sin embargo, se ha demostrado que esta variación morfológica se relaciona con la plasticidad fenotípica de las especies y que es resultado de las condiciones ambientales (Ahrens *et al.* 2013, Grimes *et al.* 2020).

Los patrones de pigmentación son importantes en la identificación de las especies, particularmente en los géneros *Chloeia* y *Notopygos*, por lo que se debe procurar la documentación del patrón (Borda *et al.* 2015). Los pigmentos de estos ejemplares son resistentes al alcohol; se han observado materiales conservados por más de 100 años que aún conservan el patrón de coloración; sin embargo, la exposición a la luz puede atenuar el pigmento y modificar el patrón (Salazar-Vallejo 2021, com. pers.).

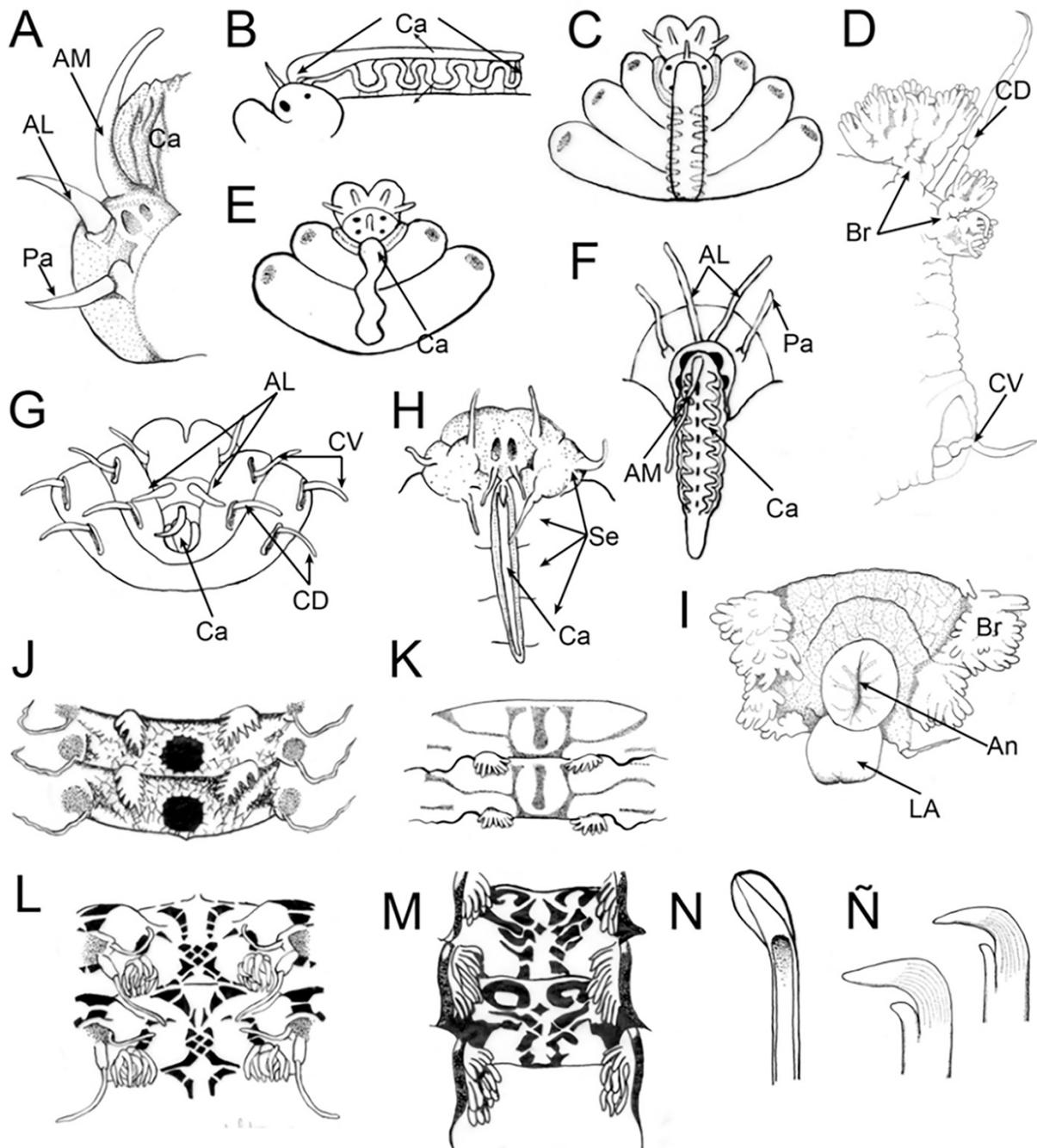


Figura 2. *Hermodice carunculata*: A) Prostomio, VL; *Eurythoe complanata*: B) Carúncula, VL, C) Región anterior, VD; *H. carunculata*: D) Parápodo; *Pareurythoe japonica*: E) Región anterior, VD; *Chloeia pinnata*: F) Prostomio y carúncula, VD; *Benthoscolex cubanus*: G) Región anterior; *Archinome rosacea*: H) Prostomio y carúncula, VD; *H. carunculata*: I) Pigidio, VD; *C. flava*: J) Región media, VD; *C. conspicua*: K) Región media, VD; *Notopygos ornata*: L) Región media, VD; *N. hispidus*: M) Región media, VD; *E. complanata mexicana*: N) seta modificada; *Hipponoe gaudichaudi*: Ñ) ganchos simples (Abreviaturas: AM= antena media, AL= antena lateral, Br= branquia, Ca= carúncula, CD= cirro dorsal, CV= cirro ventral, Se= setígeros, VD= vista dorsal, VL= vista lateral). B), C) y E) modificadas de Gustafson 1930, F) y G) de Hartman 1968, 1942, H) de Blake 1985, J) y K) de Horst 1912, L) de Monro 1933, M) de Potts 1909, N) de Berkeley & Berkeley 1939 y Ñ) de Salazar-Vallejo 1992.

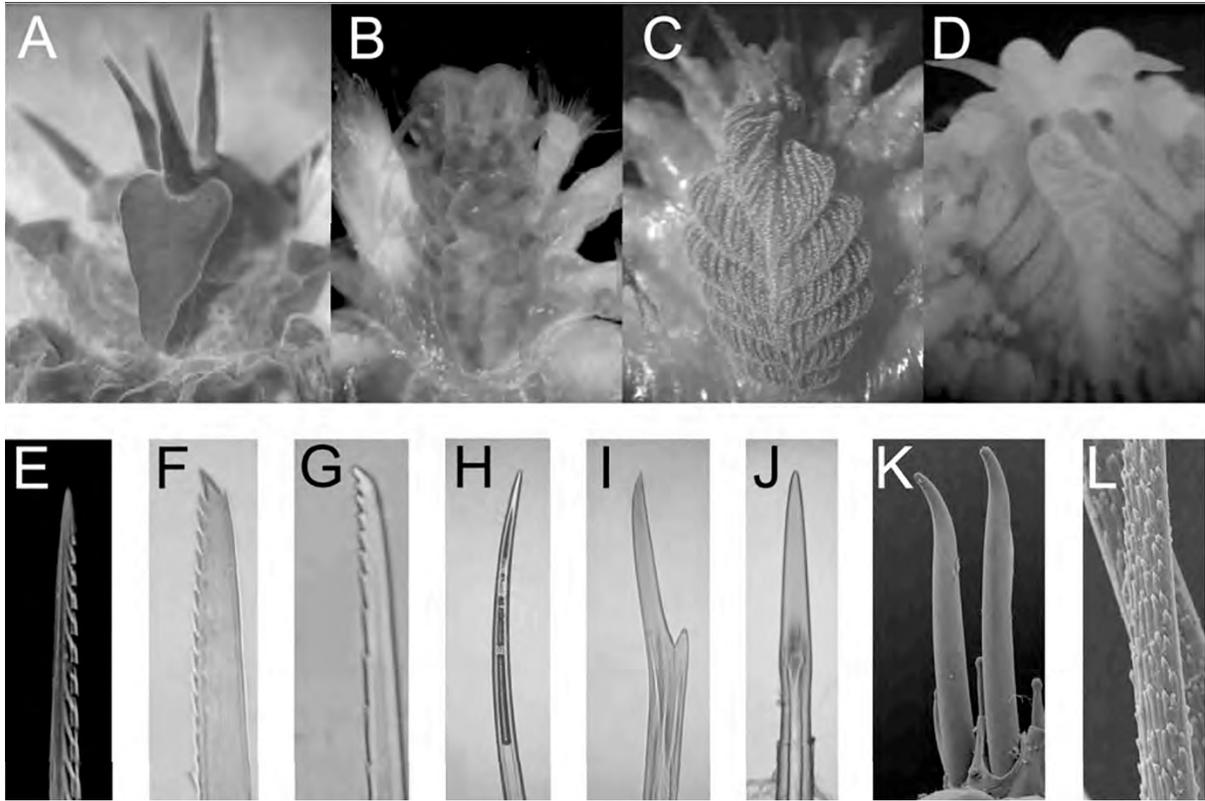


Figura 3. *Amphinome rostrata*: A) Carúncula en vivo, VD; *Eurythoe complanata*: B) Carúncula en vivo, VD; *Hermodice carunculata*: C) Carúncula en vivo, VD; *Pherecardia striata*: D) Carúncula, VD, E) seta tipo arpón, F) neuroseta; *H. carunculata*: G) neuroseta; *E. complanata*: H) notoseta curvada, I) neuroseta furcada, J) acícula; *A. rostrata*: K) neurosetas y acículas, SEM, L) denticiones en la notoseta capilar, SEM.

En otros géneros, como *Hermodice*, se han observado variaciones en la coloración *in vivo* sin valor taxonómico, aunque en este género no hay patrones definidos sino variantes de color.

En el pigidio, posterior al ano dorso-terminal o medio-dorsal, los anfinómidos presentan una proyección en forma de una placa o lóbulo (Fig. 2I), o dos proyecciones cirriformes; este carácter no se ha considerado en las descripciones de las especies, pero es posible que pueda ser de importancia taxonómica, ya que existen varios tipos diferentes.

Las setas de los anfinómidos se han considerado particulares por presentar cierto grado de calcificación por lo que se rompen y erosionan fácilmente, pero la composición no se había investigado sino hasta hace poco. Las setas de *Hermodice* tienen una composición de carbonato de calcio, quitina, cristalina y apatito (Righi *et al.* 2021), pero la caracterización como vehículo de veneno es cuestionada y no tiene fundamento (Tilic &

Bartolomaeu 2021). En general, los anfinómidos presentan una gran variedad de setas, desde capilares largas sin ornamentación o con una serie de dientes muy pequeños (Fig. 3L); otras más cortas y robustas con un pequeño espolón y/o con serración distal (Fig. 3F-G); curvadas (Fig. 3H, K); furcadas (Fig. 3I); ganchos simples (Fig. 2Ñ); y las características setas tipo arpón (Fig. 3E), las cuales lanzan como mecanismo de defensa (BYR obs. pers.). Además, presentan una serie de acículas (Fig. 3J), las cuales tienen un arreglo circular en el notópodo y un arreglo lineal en el neurópodo. Cabe destacar que los diferentes tipos de setas presentan un arreglo específico, generalmente en series concéntricas (Gustafson 1930).

Claves

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una serie de letras entre paréntesis, las cuales, refieren la región en la que han sido registradas. Las especies que se

distribuyen en el Pacífico Este se indican con **B** para la costa occidental de Baja California y con **P** para el Pacífico Oriental Tropical. Las especies que se encuentran en el Atlántico Oeste se indican con **G** para los registros en el Golfo de México y con **C** para la región del Gran Caribe. Adicionalmente, si la especie registrada corresponde a un registro

cuestionable, puesto que se encuentra fuera del área de distribución potencial y/o que en la descripción se encuentran características diferentes a la especie designada, se indica con **Q** y los comentarios al respecto se explican al final de la clave.

Clave para géneros y especies de géneros monotípicos o con una sola especie registrada en la región
(modificada de Yáñez-Rivera 2009 y Borda *et al.* 2015)

- 1 Carúncula trilobulada; cirro dorsal accesorio presente (Fig. 2D) al menos en setígeros anteriores Archinominae **2**
– Carúncula variable; sin cirros dorsales accesorios Amphinominae **5**
- 2(1) Carúncula estrecha, con lóbulos lisos fusionados (Fig. 2E); con escudos musculares medioventrales; sin patrón dorsal de pigmentación *Archinome*¹
– Carúncula ancha, con el lóbulo central plegado, los laterales extendidos o estrechos (Figs. 1C, 2F); sin escudos musculares medioventrales; patrón dorsal de pigmentación variable **3**
- 3(2) Con ojos, carúncula variable **4**
– Sin ojos; carúncula en forma de "L", con los tres lóbulos longitudinales paralelos, plegados *Chloenopsis* *C. atlantica* (McIntosh, 1885)² (G, Q)
- 4(3) Branquias bipinadas (Fig. 2J-K); cirro dorsal accesorio presente únicamente en los setígeros anteriores; ano en posición dorsoterminal en el último segmento *Chloeia*
– Branquias digitiformes (Fig. 2L-M); cirro dorsal accesorio presente a lo largo del cuerpo; ano en posición dorsal en segmentos posteriores *Notopygos*
- 5(1) Neurosetas como ganchos simples (Fig. 2Ñ); sin carúncula, con órgano nucal medio; asociado a percebes del género *Lepas* *Hipponoe*
..... *H. gaudichaudi* Audouin & Milne-Edwards, 1830³ (P, G, C, Q)
– Sin ganchos simples en las neurosetas; carúncula variable, órganos nucleares como bandas ciliadas en la carúncula **6**
- 6(5) Carúncula corta e inconspicua, no excede los dos primeros setígeros **7**
– Carúncula larga, se extiende sobre los primeros tres setígeros **12**
- 7(6) Carúncula con proyecciones triangulares libres, en forma de corazón (Fig. 3A); neurosetas unidentadas (Fig. 3K) *Amphinome* *A. rostrata* (Pallas, 1766)⁴ (P, G, C, Q)
– Sin carúncula o carúncula sésil, conformada por un pliegue sin proyecciones libres; neurosetas de varios tipos **8**
- 8(7) Branquias limitadas a la región anterior del cuerpo **9**
– Branquias presentes en la región posterior del cuerpo **10**
- 9(8) Sin ganchos curvos en las notosetas *Linopherus*
– Con ganchos curvos en las notosetas *Paramphinome*
- 10(8) Carúncula estrecha y alargada, sinusoidal (Fig. 2E) *Pareurythoe*
– Carúncula redonda, cuadrangular o sin carúncula **11**

- 11(10)** Carúncula con tres rebordes longitudinales paralelos (Fig. 2G); sin ojos; commensal del erizo *Archaeopneustes hystrix* (A. Agassiz, 1880) *Benthoscolex*
 *B. cubanus* Hartman, 1942 (C)
 – Carúncula redondeada; con ojos; en madera (xilofílico) *Cryptonome*
 *C. parvecarunculata* (Horst 1912)⁵ (C, Q)
- 12(6)** Carúncula tan ancha como larga, rugosa, con bloques o rebordes transversales **13**
 – Carúncula más larga que ancha, con lóbulo superior liso, lóbulo inferior crenulado (Figs. 1B-C; 2B) *Eurythoe*
- 13(12)** Con una serie de rebordes carunculares transversales **14**
 – Solo un par de rebordes carunculares transversales *Branchamphinome*
 *B. tropicalis* Barroso, Ranauro & Kudenov, 2017 (C)
- 14(13)** Rebordes carunculares transversales dirigidos hacia atrás (v) (Fig. 3C)
 *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766) (G, C)
 – Rebordes carunculares dirigidos hacia delante (Λ), con un lóbulo medio (Fig. 3D)
 *Pherecardia striata* (Kinberg, 1857) (P)

Comentarios

- 1) Las dos especies de *Archinome* solo se pueden distinguir mediante identificación molecular con las secuencias de referencia COI JX028059 para *A. rosacea* (Blake, 1985) y COI JX028080 para *A. leviniae* Borda, Kudenov, Chevaldonné, Blake, Desbruyères, Fabri, Hourdez, Pleijel, Shank, Wilson, Schulze & Rouse, 2013.
- 2) Descrita al sur de las islas Canarias, a más de 2700 m de profundidad, con dos ejemplares asociados a la esponja *Poliopogon amadou* Thomson, 1873. La ilustración de la especie es errada, ya que el dibujo del ejemplar tiene más de 25 segmentos, no presenta carúncula y lleva dos pares de ojos, cuando en la descripción se resalta la estructura de carúncula y la ausencia de ojos. Los sintipos (BMNH 1885.12.1.11) tienen 19 y 18 setíferos (Salazar-Vallejo 1997). El registro del Gran Caribe fue en Barbados, a 500 m de profundidad e indica un prostomio muy pigmentado (Augener 1906).
- 3) Asociada a más de una especie de percebe, es posible que se trate de más de una especie (Salazar-Vallejo 1997).
- 4) Borda *et al.* (2012), consideraron que el género podría ser monoespecífico y posiblemente cosmopolita; no obstante, sugieren una revisión con la incorporación del material tipo. McIntosh (1885) consideró que la verdadera *A. rostrata* únicamente se distribuye en el Índico. Muestras de México, Australia e islas Marianas indicaron una similitud genética (Borda *et al.* 2012).
- 5) Esta especie se describió en *Eurythoe* y se transfirió a *Cryptonome* por la extensión y forma de la carúncula; sin embargo, Borda *et al.* (2012) sugieren revisar la variación morfológica y molecular para determinar si realmente se trata de una especie con amplia distribución, ya que la localidad tipo es Sumbawa, Indonesia.

Claves para especies

Chloeia Savigny in Lamarck, 1818

- 1** Cirros ventrales de tamaño similar a lo largo del cuerpo **2**
 – Cirros ventrales del setífero 2 marcadamente más largos que los otros; dorso sin pigmentación **7**
- 2(1)** Dorso pigmentado **3**
 – Dorso sin pigmentación; cirros dorsales púrpura, o por lo menos los cirróforos; ojos grandes
 *C. pinnata* Moore, 1911 (B, P)

- 3(2)** Manchas mediodorsales circulares, cada una con halo pálido *C. flava* (Pallas, 1766)¹ (P, Q)
 – Manchas mediodorsales más largas que anchas **4**
- 4(3)** Manchas mediodorsales con constricción media **5**
 – Manchas mediodorsales con forma de T- o Y; líneas adicionales transversas fusionadas medialmente antes del margen posterior de cada segmento *C. viridis* Schmarda, 1861 (G, C)
- 5(4)** Manchas mediodorsales más anchas anteriormente, con bandas transversas adicionales .
 **6**
 – Manchas mediodorsales rodeadas por un área circular pálida sobre un fondo más oscuro proyectada lateralmente como una banda por lado *C. conspicua* Horst, 1910² (P, Q).
- 6(5)** Manchas mediodorsales afiladas posteriormente, dentro de dos manchas laterales separadas por una banda parda ancha *C. euglochis* Ehlers, 1887 (G)
 – Manchas mediodorsales romas posteriormente, dentro de dos manchas pálidas separadas por una banda olivo transversa, angosta *C. pseudeuglochis* Augener, 1922 (P)
- 7(2)** Cirros dorsales púrpura; carúncula pálida, rectangular
 *C. entypa* Chamberlin, 1919 (P, B)
 – Cirros dorsales pálidos; carúncula negra, afilada *C. sp B* Yáñez-Rivera, 2015 (P)

Comentarios

- 1) Descrita del océano Índico.
 2) Registrada para el golfo de California por Fauvel (1943). Sin embargo, el registro es cuestionable ya que se describió para Java.

Eurythoe Kinberg, 1857

- 1** Con setas en arpón **2**
 – Sin setas tipo arpón *E. laevisetis* (Fauvel, 1914) (C)
- 2(1)** Notosetas externas con espinas aguzadas distalmente **3**
 – Notosetas externas con espinas distalmente ensanchadas o con capuchón (Fig. 2N)
 *E. complanata mexicana* Berkeley & Berkeley, 1960 (P)
- 3(2)** Espinas ligeramente curvas *E. complanata* (Pallas, 1766) *sensu lato*¹ (G, C, P, Q)
 – Espinas completamente rectas *E. sp B* Yáñez-Rivera, 2015² (G, C, P, Q)

Comentarios

- 1) Esta especie se indica con Q porque en realidad corresponde al menos a dos especies que no se pueden distinguir morfológicamente; con diferencias genéticas cercanas al 17%, por lo que se pueden identificar a nivel molecular (Yáñez-Rivera 2015). El taxón que se encuentra en el Atlántico sería el que correspondería al descrito por Pallas como *E. complanata* (Pallas, 1766) y el taxón con distribución en localidades de Nayarit y Sinaloa podría corresponder a *E. pacifica* Kinberg, 1857.
 2) Este taxón fue nombrado como *Eurythoe armata* por Barroso *et al.* (2010), y de acuerdo a la identificación molecular se distribuye tanto en localidades del Atlántico como del Pacífico americano (Yáñez-Rivera 2015).

Linopherus de Quatrefages, 1866

- 1 Sin ojos 2
 – Con ojos 3
- 2(1) Con 4-5 pares de branquias, a partir del cuarto setífero, con más de 20 filamentos
 *L. abyssalis* (Fauchald, 1972) (P)
 – Con más de 20 pares de branquias, a partir del tercer setífero; setas furcadas lisas
 *L. tripunctata* (Kudenov, 1975)¹ (P, Q)
- 3(1) Con un par de ojos; setas furcadas denticuladas *L. paucibranchiata* Fauvel, 1932² (G, Q)
 – Con dos pares de ojos 4
- 4(3) Branquias desde el segundo setífero; con 7-15 pares de branquias, con pocos filamentos
 cortos; antenas y cirros articulados *L. canariensis* Langerhans, 1881 (G, C)
 – Branquias desde el tercer setífero 5
- 5(4) Ojos grandes, los anteriores de mayor tamaño que los posteriores; con 15-28 pares de
 branquias, con un incremento gradual desde 6 hasta 50 filamentos, seguidos de una
 disminución gradual; cirros y antenas articulados .. *L. kristiani* Salazar-Vallejo, 1987 (P, B)
 – Ojos diminutos, a penas se distinguen; con 40 pares de branquias, con un rápido incremento,
 al quinto setífero ya conforman manojos conspicuos de filamentos; cirros y antenas lisas .
 *L. ambigua* (Monro, 1933) (P, B)

Comentarios

- 1) Kudenov (1975) indicó que el ejemplar presenta branquias desde el tercer setífero hasta el final del cuerpo; si es el caso, esta especie no cabría en el género, así que debe revisarse el material tipo (AHF1100). Incluso en la discusión, Kudenov sugiere que se puede tratar de un nuevo género, debido a la presencia de setas furcadas.
- 2) Descrita para el canal de Suez, el registro para Florida es cuestionable.

Notopygos Grube, 1855

- 1 Con patrón de pigmentación complejo 2
 – Sin patrón de pigmentación complejo, dorso pálido o con bandas transversas irregulares;
 branquias desde el quinto setífero *N. crinita* Grube, 1855 (G, C)
- 2(1) Branquias comienzan en el cuarto setífero 3
 – Branquias comienzan en el quinto setífero o subsecuentes 4
- 3(2) Patrón de pigmentación con una cobertura del 50% (Fig. 2L); ano dorsal en el setífero 24
 *N. ornata* Grube, 1856 (P, B)
 – Patrón de pigmentación con un 90% de cobertura; ano dorsal en el setífero 29
 *N. kekooa* Borda, Yanez-Rivera, Ochoa, Kudenov, Sanchez-Ortiz, Schulze & Rouse, 2015 (P)
- 4(2) Branquias comienzan en el quinto setífero; patrón de pigmentación con un 90% de
 cobertura (Fig. 1C) *N. caribea* Yáñez-Rivera & Carrera-Parra, 2012 (G)
 – Branquias comienzan en el sexto setífero; patrón de pigmentación con un 60% de cobertura
 (Fig.2M) *N. hispidus* Potts, 1909¹ (P, Q)

Comentario

- 1) Descrita para el océano Índico, en el archipiélago Almirante, islas Seychelles, con organismos recolectados a 50-150 m de profundidad, asociados a pedacera de coral. El registro de Fauvel (1943)

para el Pacífico oriental es cuestionable ya que en la caracterización del material específica que las branquias comienzan en el cuarto setífero y carece de la línea negra en el borde medio de la carúncula, ambas características diagnósticas de la especie.

Paramphinome Sars, 1872

- 1 Branquias comienzan en el tercer setífero *P. pacifica* Fauchald & Hancock, 1981 (B)
 – Branquias comienzan en el sexto setífero *P. posterobranchiata* Barroso & Paiva, 2008 (C)

Pareurythoe Gustafson, 1930

- 1 Cirros lisos **2**
 – Cirros pseudoarticulados *P. spirocirrata* (Essenberg, 1917) (P)
- 2(1) Carúncula sinuosa **3**
 – Carúncula con forma de signo de interrogación *P. americana* Hartman, 1951 (G)
- 3(2) Branquias desde el primer setífero *P. paupera* (Grube, 1856)¹ (P, B, Q)
 – Branquias desde el tercer setífero ?*P. elongata* (Treadwell, 1931)² (C, Q)

Comentarios

- 1) Chile es la localidad tipo y se ha registrado para México; *P. californica* Johnson, 1897, descrita para California, se considera como sinónima menor; sin embargo, en las descripciones originales se pueden advertir diferencias como el setífero donde inician las branquias, por lo que debe revisarse.
- 2) El registro es cuestionable, al igual que su ubicación en el género. Treadwell (1931) la caracterizó e ilustró con un solo ejemplar, proveniente de Puerto Rico, sin carúncula, como *Hipponoe*. Sin embargo, Hartman (1956) revisó el organismo y caracterizó la carúncula en forma de "V". El material tipo debe revisarse (AMNH 2067).

Agradecimientos

A todo el comité editorial por su empatía y comprensión. A Luis F. Carrera-Parra y Ángel de León por favorecer la consolidación de este capítulo. A Sergio Salazar-Vallejo por su apoyo y valioso aporte en la clave de *Chloeia*. A Mariana Tovar por su asesoría y por compartir literatura.

Referencias

- Ahrens JB, Borda E, Barroso R, Paiva PC, Campbell AM, Wolf A, Nugues MM, Rouse GW & Schulze A. 2013. The curious case of *Hermodice carunculata* (Annelida: Amphinomidae): evidence for genetic homogeneity throughout the Atlantic Ocean and adjacent basins. *Mol Ecol* 22: 2280-2291.
- Ahrens JB, Kudenov JD, Marshall CD & Schulze A. 2014. Regeneration of posterior segments and terminal structures in the bearded fireworm, *Hermodice carunculata* (Annelida: Amphinomidae). *J Morphol* 275: 1103-1112.
- Allen MJ. 1957. The breeding of polychaetous annelids near Parguera, Puerto Rico. *Biol Bull* 113: 49-57.

- Andrade S, Marta N, Kawauchi GY & Rouse GW. 2015. Articulating "archiannelids": phylogenomics and annelid relationships, with emphasis on meiofaunal Taxa. *Mol Biol Evol* 32: 2860-2875.
- Baird W. 1864. Description of a new species of annelid belonging to the family Amphinomidae. *Trans Linn Soc Lond* 24: 449-450.
- Baird W. 1870. Contributions towards a monograph of the species of annelids belonging to the Amphinomacea with a list of the known species and a description of several new species belonging to the group contained in the national collection of the British Museum, to which is appended a short account of two hitherto nondescript Annulose Animals of a larval character. *J Linn Soc Lond Zool* 10: 215-250.
- Barroso R & Paiva PC. 2011. A new deep-sea species of *Chloeia* (Polychaeta: Amphinomidae) from southern Brazil. *J Mar Biol Assoc UK* 91: 419-423.
- Barroso R, Klautau M, Solé-Cava AM & Paiva PC. 2010. *Eurythoe complanata* (Polychaeta: Amphinomidae), the 'cosmopolitan' fireworm, consists of at least three cryptic species. *Mar Biol* 157: 69-80.
- Barroso R, Ranauro N & Kudenov JD. 2017. A new species of *Branchamphinome* (annelida:

- Amphinomidae) from the south-western atlantic, with an emendation of the genus. *J Mar Biol Assoc UK* 97: 835-842.
- Barroso R, Kudenov JD, Halanych KM, Saeedi H, Sumida PYG & Bernardino AF. 2018. A new species of xylophilic fireworm (Annelida: Amphinomidae: *Cryptonome*) from deep-sea wood falls in the SW Atlantic. *Deep Sea Res* 137: 66-75.
- Bieler R & Petit RE. 2011. Catalogue of Recent and fossil "worm-snail" taxa of the families Vermetidae, Siliquariidae, and Turritellidae (Mollusca: Caenogastropoda). *Zootaxa* 2948: 1-103.
- Bindra SS. 1927. A study of the genus *Eurythoe* (Family Amphinomidae). *Fauna of Karachi, Mem Dept Zool, Panjab Univ* 1:1-18.
- Blake JA. 1985. Polychaeta from the vicinity of deep-sea geothermal vents in the eastern Pacific 1 Euphrosinidae, Phyllodocidae, Hesionidae, Nereididae, Glyceridae, Dorvilleidae, Orbiniidae and Maldanidae. *Bull Biol Soc Wash* 6: 67-101.
- Borda E, Kudenov JD, Beinholt C & Rouse GW. 2012. Towards a revised Amphinomidae (Annelida: Amphinomida): description and affinities of a new genus and species from the Nile Deep-sea Fan, Mediterranean Sea. *Zool Scr* 41: 307-325.
- Borda E, Kudenov JD, Chevaldonné P, Blake JA, Desbruyères D, Fabri MC, Hourdez S, Pleijel F, Shank TM, Wilson NG, Schulze A & Rouse GW. 2013. Cryptic species of *Archinome* (Annelida: Amphinomida) from vents and seeps. *P Roy Soc B: Biol Sci* 280: 20131876.
- Borda E, Yáñez-Rivera B, Ochoa G, Kudenov JD, Sánchez-Ortiz C, Schulze A & Rouse GW. 2015. Revamping Amphinomidae (Annelida: Amphinomida), with the inclusion of *Notopygos*. *Zool Scr* 44: 324-333.
- Eckert GJ. 1985. Absence of toxin-producing parapodial glands in amphinomid polychaetes (fireworms). *Toxicon* 23: 350-353.
- Fauchald K & Rouse GW. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zool Scr* 26: 71-138.
- Grimes CJ, Paiva PC, Petersen LH & Schulze A. 2020. Rapid plastic responses to chronic hypoxia in the bearded fireworm, *Hermodice carunculata* (Annelida: Amphinomidae). *Mar Biol* 167: 140.
- Gustafson G. 1930. Anatomische Studien über die Polychaeten-Familien Amphinomidae und Euphrosynidae. *Zool Bidrag Uppsala* 12: 301-471.
- Hartmann-Schröder G. 1996. Annelida Borstenwürmer Polychaeta. 2nd revised ed. *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise*, 58. Gustav Fischer: Jena. 648 pp.
- Horst R. 1909. Sur la synonymie d'*Eucarunculata grubei* Mal. et Deh. et *Pherecardia lobata* Horst. *Zool Anz* 34: 299-300.
- Horst R. 1910. On the genus *Chloeia* with some new species from the Malay Archipelago, partly collected by the Siboga-Expedition. *Notes Leyden Mus* 32: 169-175.
- Horst R. 1911a. On the genus *Notopygos*, with some new species from the Malay Archipelago collected by the Siboga-Expedition. *Notes Leyden Mus* 33:241-247.
- Horst R. 1911b. On the synonymy of *Pherecardia lobata* Horst. *Notes Leyden Mus* 34:17-21.
- Horst R. 1912. Polychaeta errantia of the Siboga Expedition. Part 1, Amphinomidae. *Siboga-Expeditie Leyden* 24a: 1-43.
- Hutchings PA. 2000. Family Amphinomidae. *In: Beesly PL, Ross GB & Glasby CJ (eds.) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipunculida.* CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, pp: 107-110.
- International Commission of Zoological Nomenclature. 2000. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. International Trust of Zoological Nomenclature, London.
- Jones GF & Thompson BE. 1987. The distribution and abundance of *Chloeia pinnata* Moore, 1911 (Polychaeta: Amphinomidae) on the southern California borderland. *Pacific Sci* 41: 122-131.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. *Ann Rev Mar Sci* 7:497-520.
- Kinberg JGH. 1857. Nya slågten och arter af Annelider. *Öfvers K Vetensk-Akad Förh* 14: 11-14.
- Kinberg JGH. 1867. On Amphinomernas systematic. *Öfvers K Vetensk-Akad Förh* 24: 83-91.
- Kudenov JD. 1974. The reproductive biology of *Eurythoe complanata* (Pallas, 1766), (Polychaeta: Amphinomidae). Ph. D. Dissertation, Univ Arizona, Tucson. 128 pp.
- Kudenov JD. 1975. Errant polychaetes from the Gulf of California, Mexico. *J Nat Hist* 9: 65-91.
- Kudenov JD. 1977. Brooding behavior and protandry in *Hipponoe gaudichaudi* (Polychaeta: Amphinomidae). *Bull So Cal Acad Sci* 76: 85-90.
- Kudenov JD. 1980. Annelida: Polychaeta (Bristleworms). *In: R.C. Brusca (ed.) Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California*, 2nd ed., Univ. Arizona Press, Tucson, pp. 77-123
- Kudenov JD. 1991. A new family and genus of the order Amphinomida (Polychaeta) from Galapagos hydrothermal vents. *In: Petersen ME & JKirkegaard JB (eds.) Proceedings of the 2nd International Polychaeta Conference, Copenhagen, 1986. Systematics, Biology and Morphology of World Polychaeta.* *Ophelia* 5, Supplement, pp: 111-120.
- Kudenov JD. 1995. Family Amphinomidae Lamarck, 1818. *In: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds.) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol. 5. The Annelida Part 2.* Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, pp: 207-215.
- Monterroso O, Núñez J & Riera R. 2004. Macrofauna de fondos blandos en las concesiones de acuicultura de

- la bahía de Igueste de San Andrés. *Rev Acad Canar Cienc* 15: 77–86.
- Müller M, Berenzen A & Westheide W. 2003. Experiments on anterior regeneration in *Eurythoe complanata* ("Polychaeta", Amphinomidae): reconfiguration of the nervous system and its function for regeneration. *Zoomorphology* 122: 95–103.
- Murray JM, Watson GJ, Giangrande A, Bentley MG & Farrell P. 2011. Reproductive biology and population ecology of the marine fan worm *Sabella pavonina* (Savigny)(Polychaeta: Sabellidae). *Invertebr Reprod Dev* 55: 183–196.
- Nakamura K, Tachikawa Y, Kitamura M, Ohno O, Suganuma M & Uemura D. 2008. Complanine, an inflammation-inducing substance isolated from the marine fireworm *Eurythoe complanata*. *Org Biomol Chem* 6: 2058–2060.
- Nakamura K, Tachikawa Y, Ohno O, Kitamura M, Suganuma M & Uemura D. 2010. Neocomplanines A and B, a complanine family isolated from the marine fireworm. *J Nat Prod* 73: 303–305.
- Pleijel F. 2001. Amphinomida Lamarck, 1818. In: Rouse GW & Pleijel F (eds.) *Polychaetes*. Oxford University Press, New York, USA, pp: 145–147.
- Potts FA. 1909. Polychaeta of the Indian Ocean, 1. The Amphinomidae. *Trans Linn Soc Lond Ser* 12: 355–371.
- Purschke G, Bleidorn C, Struck T. 2014. Systematics, evolution and phylogeny of Annelida —a morphological perspective. *Mem Mus Vic* 71: 247–269.
- Purschke G, Hugenschütt M, Ohlmeyer L, Meyer H & Weihrauch D. 2017. Structural analysis of the branchiae and dorsal cirri in *Eurythoe complanata* (Annelida, Amphinomida). *Zoomorphology* 136: 1–18.
- Reish DJ & Pernet B. 2009. Life cycle cultures of annelids: a review. In: Shain DH (ed.) *Annelids as model systems in the biological sciences*. Wiley-Blackwell, New Jersey, pp: 47–62.
- Riera R, Pérez O, Rodríguez M, Ramos E & Monterroso O. 2014. Are assemblages of the fireworm *Hermodice carunculata* enhanced in sediments beneath offshore fish cages?. *Acta Oceanol Sin* 33: 108–111.
- Righi S, Savioli M, Prevedelli D, Simonini R & Malferrari D. 2021. Unravelling the ultrastructure and mineralogical composition of fireworm stinging bristles. *Zoology* 144: 125851.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scr* 26: 139–204.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Rouse GW & Pleijel F. 2007. Annelida. *Zootaxa*, 1668: 245–264.
- Salazar-Vallejo SI. 1997. Anfinómidos y eufrosínidos (Polychaeta) del Caribe mexicano con claves para las especies reconocidas del Gran Caribe. *Rev Biol Trop* 44/45: 379–390.
- Savigny JC. 1822 *Système des Annelides, principalement de celles des cotes de L'Egypte et de la Syrie, offrant les caracteres tant distinctifs que naturels des ordres, familles et genres, avec la description des especes*. 1st edition In: *Description de L'Egypte*. 1:1–128, Paris (Imprimerie Impériale) [according to Opinion 1461, *Bull Zool Nomen*, 44: 219–220 (Sep 1987)].
- Simonini R, Fai S, Righi S & Prevedelli D. 2016. Palatabilità di diverse parti del corpo di *Hermodice carunculata* (Pallas, 1766)(Annelida: Amphinomidae). *Biol Mar Mediterr* 23: 247–248.
- Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke FA, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM. 2015. The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. *Curr Biol* 25: 1993–1999.
- Sun Y & Li X. 2017. A new genus and species of bristle worm from Beibu Gulf, South China Sea (Annelida, Polychaeta, Amphinomidae). *ZooKeys*. 708: 1–10.
- Sussman M, Loya Y, Fine M & Rosenberg E. 2003. The marine fireworm *Hermodice carunculata* is a winter reservoir and spring summer vector for the coral bleaching pathogen *Vibrio shiloi*. *Environ Microbiol* 5: 250–255.
- Tilic E & Bartolomaeus B. Commentary on: "Unravelling the ultrastructure and mineralogical composition of fireworm stinging bristles" by Righi et al. 2020. *Zoology* 144: 125890.
- Toso A, Boulamai S, Lago N, Pierrri C, Piraino S & Giangrande A. 2020. First description of early developmental stages of the native invasive fireworm *Hermodice carunculata* (Annelida, Amphinomidae): a cue to the warming of the Mediterranean Sea. *Mediterr Mar Sci* 21: 442–447.
- Verdes A, Simpson D, Holford M. 2018. Are fireworms venomous? Evidence for the convergent evolution of toxin homologs in three species of fireworms (Annelida, Amphinomidae). *Genome Biol Evol* 10: 249–268.
- Wang Z, Zhang Y, Xie YJ & Qiu JW. 2019. Two Species of Fireworms (Annelida: Amphinomidae: *Chloeia*) from Hong Kong. *Zool Stud* 58: e22.
- Weidhase M, Bleidorn C, Beckers P & Helmet C. 2016. Myoanatomy and anterior muscle regeneration of the fireworm *Eurythoe* cf. *complanata* (Annelida: Amphinomidae). *J Morphol* 277: 306–315.
- Weigert A & Bleidorn C. 2016. Current status of annelid phylogeny. *Org Divers Evol* 16: 345–362.
- Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH. 2014. Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. *Mol Biol Evol* 31: 1391–1401.
- Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2008. Amphinomidae, Archinomidae and Euprosinidae (Amphinomidae: Aciculata: Polychaeta), inferred from molecular data. *J Mar Biol Ass UK* 83: 509–513.
- Wolf AT, Nugues MM & Wild C. 2014. Distribution, food preference, and trophic position of the corallivorous

- fireworm *Hermodice carunculata* in a Caribbean coral reef. *Coral Reefs* 33: 1153–1163.
- WoRMS Editorial Board. 2021. World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2021-03-10. doi:10.14284/170
- Yáñez-Rivera B. 2009. Familia Amphinomidae Savigny in Lamarck, 1818. In: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds.) *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp: 77–87.
- Yáñez-Rivera, B. 2015. *Chloeia*, *Eurythoe* y *Notopygos* (Polychaeta: Amphinomidae): Revisión de las especies registradas en México y aspectos reproductivos. Tesis de Doctorado, PCML, ICML, UNAM. 154 pp.
- Yáñez-Rivera B & Carrera-Parra LF. 2012. Reestablishment of *Notopygos megalops* McIntosh, description of *N. caribea* n. sp. from the Greater Caribbean and barcoding of “amphiamerican” *Notopygos* species (Annelida, Amphinomidae). *Zookeys* 223: 69–84.
- Yáñez-Rivera B & Mendez N. 2014. Regeneration in the stinging fireworm *Eurythoe* (Annelida): Lipid and triglyceride evaluation. *J Exp Mar Biol Ecol* 459: 137–143.
- Yáñez-Rivera B & Salazar-Vallejo SI. 2011. Revision of *Hermodice* Kinberg, 1857 (Polychaeta: Amphinomidae). *Sci Mar* 75: 251–262.
- Zapata-Vívenes E, Valle-Marcano L & Acosta V. 2018. Immunological responses, lysosomal stability and micronucleus frequency in *Eurythoe complanata* (Polychaeta: Amphinomidae) exposed to an aqueous fraction of used motor vehicle lubricants. *Rev Int Contam Ambient* 34: 297–305.

9. Aphroditidae Malmgren, 1867

Christopher Cruz-Gómez¹, Paulina Hernández-Moreno²
& J. Rolando Bastida-Zavala²

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

2) Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM),
Universidad del Mar, campus Puerto Ángel

Introducción

Los afrodítidos son llamados ratones marinos por la presencia de setas capilares iridiscentes y alargadas que forman una felpa que cubre el dorso (Chambers & Muir 1997, Hutchings 2000). De acuerdo con Rouse & Pleijel (2001), el origen del nombre tuvo lugar en el norte de Europa (~s. XVIII), donde a estos gusanos se les conoce como 'ratones marinos'. En el argot escandinavo 'ratón' era el término vulgarmente usado para referirse a los genitales humanos femeninos, y algún pescador observador reconoció la similitud con estos gusanos afelpados. Posteriormente Linneo, quien conocía de la expresión, la formalizó mediante la descripción de *Aphrodita aculeata* Linnaeus, 1758, indicando que el nombre genérico proviene de la diosa griega del amor (Rouse & Pleijel 2001).

Los afrodítidos son poliquetos errantes cuyo cuerpo se caracteriza por ser, generalmente, deprimido y con forma ovalada. El número de segmentos es muy variable, llegando a tener desde 32 hasta 52 segmentos. En general tienden a ser de gran tamaño, algunos alcanzan a medir más de 300 mm y otros solo miden unos cuantos milímetros (Hutchings 2000, Jumars *et al.* 2015). Presentan colores muy llamativos y brillantes por la asombrosa iridiscencia de las setas que cubren sus cuerpos, las cuales actúan como cristales fotónicos (McPhedran *et al.* 2001, Böggemann 2009).

Los afrodítidos se encuentran en todos los océanos y están representados principalmente por especies de aguas profundas y algunas especies intermareales y submareales, formando parte de la epifauna e infauna (Rouse & Pleijel 2001). Usualmente se encuentran en fondos lodosos o

arenosos ya que están adaptados para excavar el sedimento y habitar debajo de este (Blake 1995, Hutchings 2000).

Estos gusanos son considerados carnívoros pasivos y oportunistas (Fauchald & Jumars 1979); sin embargo, la observación de organismos vivos (*Laetmonice producta* Grube, 1877) ha permitido clasificarlos como depredadores activos (Mettam 1980), y como consumidores de sedimentos y detritus (Böggemann 2009, Jumars *et al.* 2015). A través de la disección de intestinos de distintas especies de afrodítidos (*L. producta*, *L. filicornis*, *A. aculeata*, *A. hastata*) se ha evidenciado la diversidad de presas que consumen; encontrando diatomeas, esponjas, hidrozooos, poliquetos, priapulidos, ofiuroides, holoturoideos, pequeños moluscos, isópodos, anfípodos y picnogónidos (Pettibone 1953, Piraino & Montiel 2001, Parapar *et al.* 2013). Jumars *et al.* (2015) hicieron una síntesis sobre las estructuras bucales de la familia concluyendo que no tienen mandíbulas, aunque sí podrían presentar una faringe ligeramente esclerotizada.

Los afrodítidos también presentan estrategias activas ante el estrés. Tal es el caso de los ejemplares de la Antártida de *Laetmonice producta*, que en cautiverio han mostrado que utilizan la gran diversidad de formas de sus setas para su protección. Además, si el estrés continúa, estos gusanos expulsan un líquido marrón viscoso por el ano, como una aparente defensa química (Parapar *et al.* 2013). Asimismo, los afrodítidos pueden mostrar asociaciones con otros invertebrados, ya sea como ocupantes en galerías de equiuros y decápodos (Martin & Britayev 2018) o como sustrato para otros invertebrados.

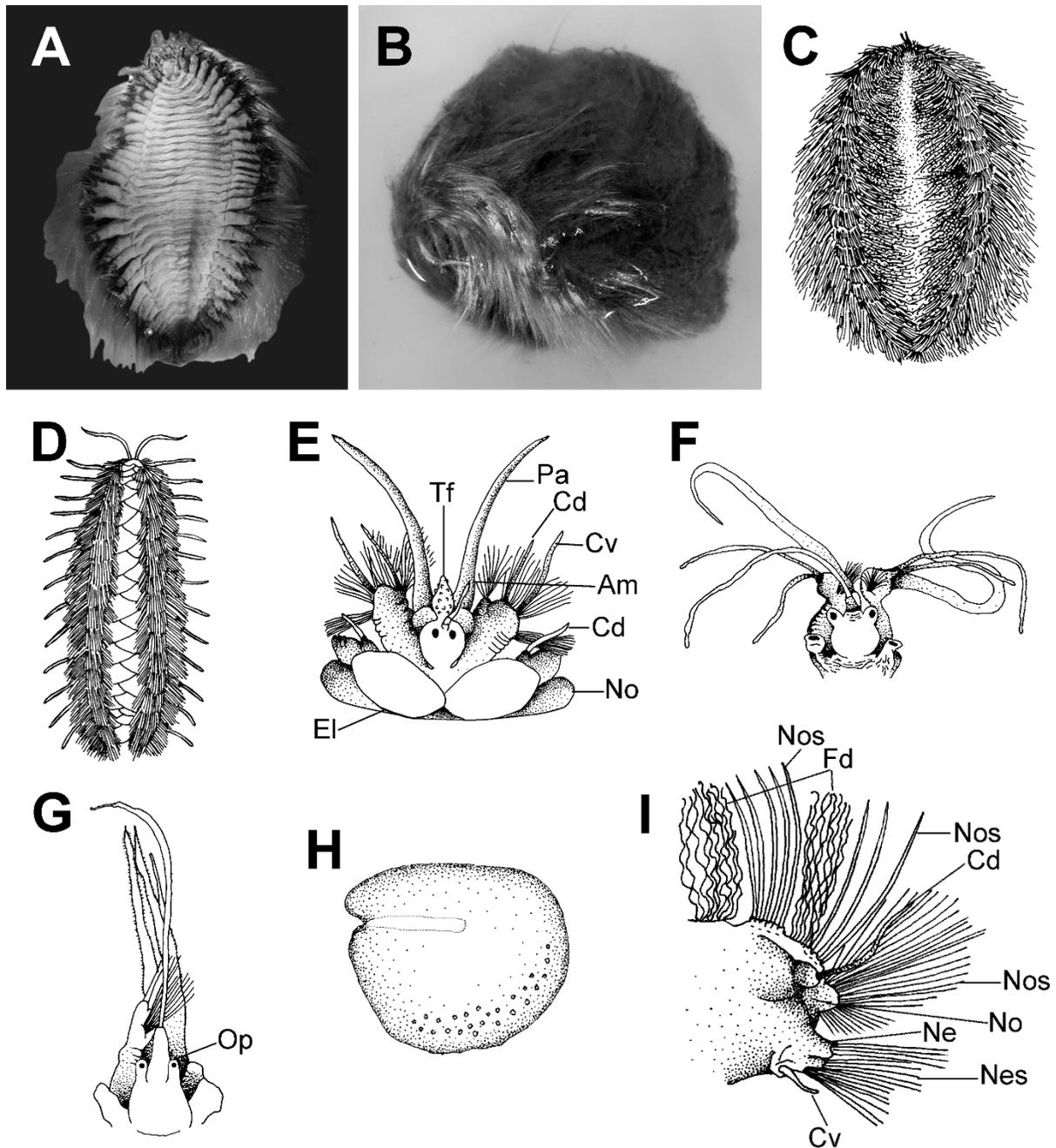


Figura 1. *Aphrodita*: A) Cuerpo vista ventral, B) cuerpo vista lateral, C) cuerpo vista dorsal, E) prostomio; *Laetmonice*: D) cuerpo completo vista dorsal; *Pontogenia*: F) prostomio; *Laetmonice*: G) prostomio, I) parápodo del segmento cirrífero; *Aphrodita sonora*: H) élitro izquierdo. Abreviaturas: Am= antena media; Cd= cirro dorsal; Cv= cirro ventral; El= élitro; Fd= felpa dorsal; Ne= neurópodo; Nes= neurosetas; No= notópodo; Nos= notosetas; Op= ojos pedunculados; Pa= palpos; Tf= tubérculo facial. Ilustraciones modificadas de: C, F-G Hutchings & McRae (1993), D-E, I) Blake (1995), H) Kudenov (1975).

Sobre las setas de estos gusanos se pueden encontrar protozoos, esponjas, hidrozooos, briozoos, poliquetos espirórbinos y tunicados, que utilizan estas estructuras como sustrato o refugio

(Hutchings 2000, Parapar *et al.* 2013). También sobre la superficie ventral de *A. refulgida* Moore, 1910, se encuentra el bivalvo, *Pseudopythina rugifera* (Carpenter, 1864), adaptado para capturar las

pequeñas partículas de sedimento alrededor de su hospedero (Narchi 1969); además, se han encontrado endosimbiontes en la cavidad celómica: quistes de protozoos, protozoos adultos, poliuetos dorviléidos, filodócidos y lumbrinéridos (Piraino & Montiel 2001, Micaletto *et al.* 2003, Parapar *et al.* 2013, Jimi *et al.* 2021).

Dentro de lo poco que se conoce sobre su reproducción, se sabe que son gonocóricos, además de presentar los pares de nefridios en la parte posterior de los parapodos, que funcionan tanto como poros genitales como para la excreción de desechos (Pettibone 1953, Micaletto *et al.* 2003). De acuerdo con Hutchings (2000) se puede considerar que la mayoría de los afrodítidos presentan una etapa pelágica; sin embargo, el género *Palmyra* Savigny, 1822 tiene huevos (300–400 µm) con vitelo masivo, lo que sugiere un desarrollo béntico directo que limitaría su dispersión (Watson-Russell 1989). En cuanto a los gametos masculinos, han sido observados los de *L. producta* descritos como aquaesperma en forma de copa (Micaletto *et al.* 2003).

En la familia Aphroditidae se incluyen nueve géneros y 77 especies (Pettibone 1982, Hutchings & McRae 1993, Read & Fauchald 2021). Para el Pacífico oriental tropical se han registrado tres géneros y 14 especies, de los cuales tres son registros cuestionables (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), mientras que en el Gran Caribe está representado por siete géneros y 13 especies, siendo también tres los registros cuestionables (Salazar-Vallejo 1996, Dean 2012).

Sistemática

La familia Aphroditidae fue establecida por Malmgren (1867) y no se ha vuelto a revisar de manera completa desde entonces (Hutchings & McRae 1993, Rouse & Pleijel 2001). Los trabajos de los afrodítidos realizados por Horst (1916a-b, 1917), como resultado de la expedición del Siboga fue, durante muchos años, el único sumario de especies de esta familia, donde describió un nuevo género y 21 nuevas especies (Blake 1995). Después, Pettibone (1966) redefinió algunos géneros, describió uno nuevo y realizó una clave de identificación.

Fauchald (1977a) colocó la familia Aphroditidae dentro de la superfamilia

Aphroditacea, del suborden Aphroditiformia, que a su vez está incluida en el orden Phyllodocida y reconoció siete géneros. Uno de ellos, *Tricertia* Haswell, 1883 fue sinonimizado posteriormente con *Pontogenia* Claperède, 1868 por Hutchings & McRae (1993). Los otros seis géneros reconocidos por Fauchald (1977a), han sido revisados por Hutchings & McRae (1993), excepto los géneros *Hermionopsis* Seidler, 1923 y *Heteraphrodita* Pettibone, 1966.

El género *Aphroditella* fue establecido por Roule (1898) para incluir la especie *A. pallida* Roule, 1898. El único carácter que tomó en cuenta para la segregación de este género fue la pubescencia distal de las neurosetas. Posteriormente, Pettibone (1966), consideró a *Aphroditella* como un sinónimo menor de *Aphrodita* Linnaeus, 1758. Sin embargo, Orensanz (1972) consideró que es necesario redefinir el género *Aphroditella* para incluir una serie de afrodítidos generalmente incluidos en el género *Aphrodita* y caracterizados por la espesa felpa dorsal, la forma de las notosetas y otros caracteres de menor importancia. Si se aceptara la propuesta de Orensanz (1972) habría que buscar otro nombre genérico, ya que es homónimo de *Aphroditella* Lendenfeld, 1887, un género de esponjas establecido con anterioridad (Read & Fauchald 2021).

Watson Russell (1989) transfirió al género monoespecífico *Palmyra*, que anteriormente se consideraba miembro de la familia Chrysopetalidae por Day (1967), o Palmyridae por Fauchald (1977a), a la familia Aphroditidae, realizando una diagnosis extensa que justifica la inclusión de este género carente de élitros.

Por otro lado, Hutchings & McRae (1993) publicaron una monografía de los afrodítidos de Australia y revisaron las especies recolectadas durante la expedición del Siboga; asimismo, incluyeron diagnosis de cinco géneros y 34 especies, siete de ellas nuevas para la ciencia.

Rouse & Fauchald (1997) realizaron el primer estudio sobre las relaciones filogenéticas de este grupo, donde la familia Acoetidae aparece formando un solo clado con Aphroditidae. Recientemente, Gonzalez *et al.* (2017) generaron un árbol filogenético a través de un análisis conjunto de caracteres moleculares y morfológicos, que colocó a los afrodítidos como un clado aparte del

resto de los afrodítiformes, asociándolos con la familia Eulepethidae (*i.e.* la presencia tubérculos dorsales en segmentos no-elitrígeros), siendo estas dos familias las más basales en este orden.

Los estudios regionales en América incluyen los registros de Hartman (1939) y Pettibone (1953), referidos al Pacífico oriental; Hartman (1968) para California, donde redescubrió algunas especies de Moore (1903, 1905, 1910); así como el trabajo de Kudenov (1975) para el golfo de California. Para el Gran Caribe resaltan los trabajos de Gathof (1984) y Barnich *et al.* (2013) para el golfo de México, el de Díaz-Díaz *et al.* (2013) quienes realizaron el primer registro de un afrodítido para Venezuela, y el de Craveiro *et al.* (2019) quienes ampliaron la distribución de *Aphrogenia alba* Kinberg, 1856 hacia el norte de Brasil.

Morfología

El cuerpo de los afrodítidos es relativamente alargado y ancho, oval u oblongo, ventralmente aplanado y dorsalmente arqueado, cubierto por setas finas (Fig. 1A-D). Poseen desde 32 (*Aphrogenia* Kinberg, 1856) hasta 52 segmentos (*Aphrodita*). La superficie ventral del cuerpo y los parápodos están cubiertos por diminutas papilas esféricas o cónicas (Pettibone 1966). En general, la forma de los afrodítidos permite el reconocimiento de la familia, pero sin tanta utilidad entre géneros y especies (Hutchings & McRae 1993). Las especies de *Aphrodita*, *Aphrogenia* Kinberg, 1856 y *Pontogenia* tienen una forma corporal similar con una región caudal muy atenuada, sobre todo en *Aphrodita*; en cambio *Laetmonice* Kinberg, 1856 se caracteriza por su mayor alargamiento corporal. Los principales caracteres diagnósticos usados para la identificación a nivel específico incluyen la forma del prostomio, ojos, notosetas capilares que forman la felpa, así como la morfología de las notosetas y neurosetas (Gathof 1984).

Prostomio: La forma del prostomio es similar en la mayoría de las especies; es pequeño, oval, redondeado (Hutchings & McRae 1993), o parcialmente bilobulado, con una antena media insertada frontalmente y con un ceratóforo pequeño, un tubérculo facial localizado ventralmente entre el par de palpos alargados y anterior a la boca (Fig. 1E). Cuando están presentes los ojos pueden ser sésiles o localizados sobre pedúnculos oculares (Gathof 1984). El desarrollo

de los pedúnculos oculares o las manchas oculares es variable en cada género (Fig. 1F-G), por lo que son caracteres importantes para su identificación. En *Aphrodita*, cuando los ojos están presentes son sésiles y el número de pares varía (Fig. 1E); especies de *Aphrogenia* tienen pedúnculos oculares muy largos pero los ojos carecen de pigmento; en *Laetmonice* hay pedúnculos oculares con ojos poco pigmentados y de distinto tamaño; en *Pontogenia* los pedúnculos oculares son muy largos (Fig. 1G).

Por otro lado, la antena media presenta variedad de formas: abultadas, filamentosas, bulbosas y alargadas, más grandes o del mismo tamaño que el prostomio. En algunas especies de *Aphrodita* la antena media es biarticulada pero en otras especies parece una estructura simple y la separación entre el ceratostilo y el ceratóforo no es evidente (Fig. 1E). Son pocos los géneros que tienen ceratóforos sin papilas como *Pontogenia*, que tiene un ceratóforo liso o finamente papilado (Hutchings & McRae 1993).

Respecto al tubérculo facial, es importante mencionar que es uno de los caracteres más importantes para distinguir a las especies. Su longitud es un carácter consistente; sin embargo, podría ser afectado por la fijación. Su superficie puede ser crenulada o finamente papilada (Fig. 1E) y, en general, presenta ornamentaciones que son útiles al momento de comparar con otras especies.

Los palpos también son estructuras importantes para la identificación a nivel específico, sobretodo por su longitud y si la superficie es lisa o finamente papilada (Fig. 1E). Respecto a su longitud, aunque en ocasiones es útil, es poco confiable para la identificación de especies de *Laetmonice*, ya que se presentan en tres estados que no han sido estandarizados: palpo largo, mediano y corto (Hutchings & McRae 1993).

Peristomio: Consiste en la fusión de los primeros segmentos y la boca. El primer segmento (tentacular) se proyecta lateralmente o ventralmente al prostomio y posee dos pares de cirros tentaculares largos (Pettibone 1966). La faringe es eversible y muscular con un par de mandíbulas quitinosas o desprovista de ellas (Chambers & Muir 1997) y con varias hileras de numerosas papilas suaves alrededor de la abertura (Pettibone 1966).

Élitros: Son estructuras planas ubicadas dorsalmente, con formas alargadas, ovaladas (Fig. 1H) y traslapadas, unidas por elitróforos de aspecto muscular. Generalmente hay de 15 a 20 pares de élitros localizados en los segmentos 2, 4, 5, 7 y luego en segmentos alternos hasta el segmento 25, después de ahí los élitros se ubican en cada tercer segmento. En cada segmento sin élitros hay cirros dorsales alargados (Pettibone 1966). El número de pares de élitros es constante entre los géneros *Aphrodita* y *Pontogenia*, mientras que entre *Laetmonice* y *Aphrogenia* varía de acuerdo con las especies. La forma y el punto en que se adhiere al elitróforo difiere a lo largo del cuerpo, y esto puede ser un carácter diagnóstico entre especies. En *Laetmonice* los élitros son similares, sólo los dos últimos pares tienen diferentes estructuras elitrígeras. En *Aphrogenia* la forma de los élitros parece uniforme; sin embargo, varía la ornamentación por lo que este último es un carácter útil para diferenciar las especies de este género (Hutchings & McRae 1993).

Parápodos: Todas las especies de afrodítidos tienen el primer segmento con parápodos unirrámeos y los subsecuentes son birrámeos (Fig. 1I). El notópodo es más pequeño que el neurópodo y lleva el elitróforo o el cirro dorsal de manera alternada. Todos los parápodos poseen cirros ventrales cortos y generalmente papilados, excepto el par de parápodos del segundo segmento lateral a la boca, que los tiene largos (Pettibone 1966). La relación entre la longitud del cirro dorsal y ventral difiere entre las especies. En el género *Pontogenia*, la forma de los neurópodos del segundo y tercer segmento difieren del cuerpo, además de ser distintos entre las especies; sin embargo, esto puede ser resultado del proceso de fijación (Hutchings & McRae 1993).

Setas: Las setas se presentan en fascículos (Fig. 1I), donde a su vez forman distintas hileras a lo largo del eje lateral del cuerpo. Los caracteres importantes de una seta son su morfología, distribución a lo largo del cuerpo y número.

Notosetas: Son simples y de varios tipos (Fig. 2A-H), incluyendo setas capilares, aciculares, puntiagudas, serradas, lisas, con forma de arpón o de espinas (Gathof 1984).

Las notosetas capilares largas forman la

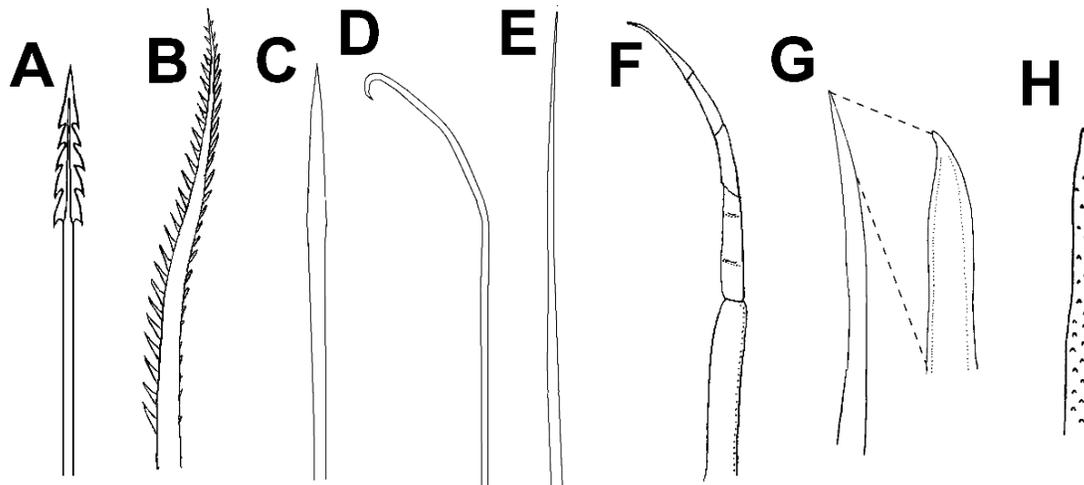
felpa dorsal y las cortas no llegan a formarla. La felpa dorsal está presente en casi todas las especies excepto en el género *Aphrogenia*. También hay notosetas capilares iridiscentes proyectadas lateralmente que están presentes en varias especies de *Aphrodita*; en *Pontogenia* y *Aphrogenia* el número y ubicación de estas setas son diagnósticas a nivel genérico (Hutchings & McRae 1993).

En *Aphrodita* se reconocen varios tipos de notosetas aciculares (finas, lisas, rígidas, puntiagudas, con forma de garfio y cubiertas de tubérculos). En *Laetmonice* sólo hay notosetas aciculares simples y con forma de arpón (Fig. 2A). En *Pontogenia* las notosetas son aplanadas y su estructura varía en cada especie, están cubiertas por espinas, tubérculos o con dentaciones que les otorga una apariencia aserrada (Fig. 2B). En *Aphrogenia* son gruesas, lisas y con forma de sable (Fig. 2C), las cuales se curvan sobre el dorso (Hutchings & McRae 1993).

Neurosetas: Las neurosetas son un carácter importante y debe revisarse el número de setas presentes en cada una de las hileras en los parápodos anteriores, medios y posteriores (Hutchings & McRae 1993). Las neurosetas en segmentos anteriores son delgadas, translúcidas, simples y bipinadas (Fig. 2I), en el resto de los segmentos pueden ser gruesas, oscuras, simples, falcadas, con o sin espinas basales, colocadas en tres hileras (Fig. 2J-R), aunque pueden ser más hileras y de varios tipos en algunos segmentos medios y posteriores (Pettibone 1966).

Las neurosetas bipinadas son las más abundantes y se presentan en los segmentos 2 y 3 en todas las especies de *Aphrodita*, *Laetmonice* y *Pontogenia*. Sin embargo, en algunas especies de *Laetmonice* también las presentan en el segmento 4 y en *Pontogenia* el número y disposición puede variar, o incluso carecer de ellas (Pettibone 1966). En *Laetmonice* las neurosetas tienen una espina basal con fimbrias distales (Fig. 2K), o bien, presentan dientes adicionales (Fig. 2L, Q) y otras más son pilosas (Fig. 2I, K); en *Pontogenia* son gruesas con variada ornamentación; en *Aphrogenia* y *Aphrodita* son gruesas, sólo que en este último género son lisas con espinas laterales, con o sin puntas curvas, garfios, con capucha (Fig. 2R) o pilosas (Fig. 2P).

Notosetas



Neurosetas

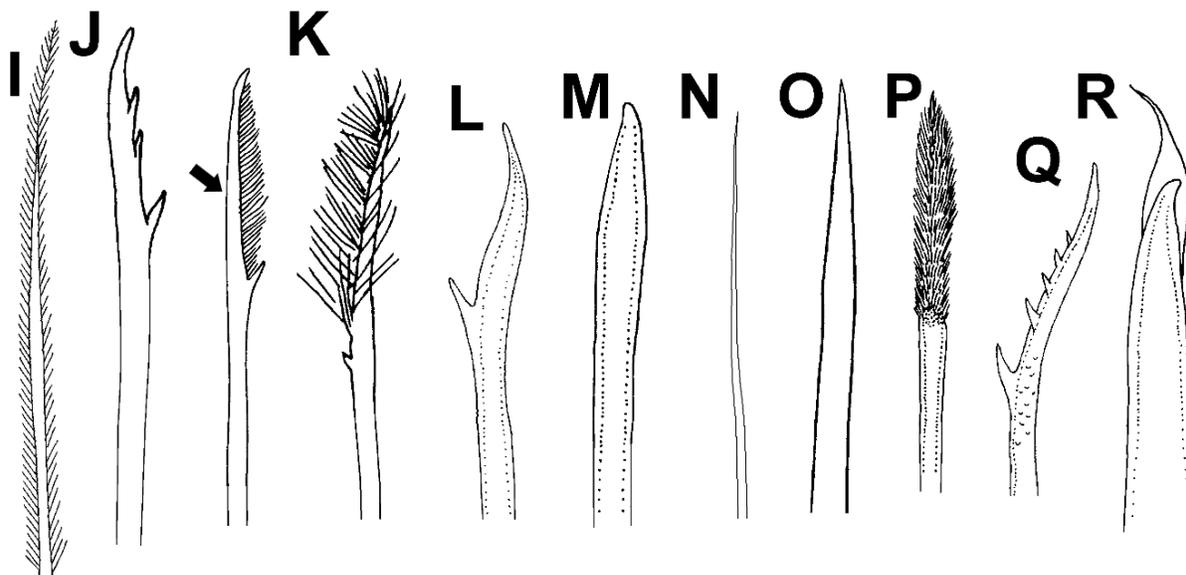


Figura 2. Notosetas: *Hermonia hystrix*: A) con forma de arpón; B) serrada; C) con forma de sable; *Aphrodita parva*: D) con punta de garfio; E) capilar; *A. castanea*: F) articulada; G) acicular lisa y puntiaguda; H) acicular con tubérculos. Neurosetas: I) bipinada; *Hermonia*: J) con espinas; *Laetmonice filicornis*: K) con fimbrias unilaterales y espina basal (flecha indica el diente principal); *A. parva*: L) con espina subdistal; *A. refulgida*: M) con punta ensanchada; N) capilar; *A. refulgida*: O) rígida y entera; P) pilosa; Q) dentadas y con espina basal; R) lisa y con capucha. Ilustraciones modificadas de: A, C, E, G, K, N) Chambers & Muir (1997), D) Blake (1995), B, F, I, Q) Rioja (1962), H, L, O) Banse & Hobson (1974); J) Fauvel (1923), M-R) Hartman (1939), P) Kudenov (1975).

Otros caracteres: Los afrodítidos tienen su intestino bifurcado hacia cada lado de los segmentos; las estructuras nefridiales están presentes en la mayor parte de los segmentos y su

sistema circulatorio es cerrado (Fauchald & Rouse 1997); las estructuras branquiales casi siempre están cubiertas por la felpa dorsal, cuya función es mantener a las branquias libres de sedimento fino,

el cual puede interferir con la respiración (Gathof 1984); el pigidio es muy pequeño, con un par de cirros anales adaptados para excavar en fondos blandos (Pettibone 1966).

Consideraciones para el uso de las claves

La clave siguiente es para las áreas biogeográficas del Gran Caribe y del Pacífico oriental tropical de acuerdo con las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Dean 2012).

La clave para las especies del género *Aphrodita* aquí incluida, se basó en la primera versión de este capítulo (Hernández-Moreno 2009); para las especies de los demás géneros se utilizaron referencias especializadas.

Nomenclatura de regiones biogeográficas

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una letra entre paréntesis, la cual, refiere la región en la que ha sido registrada:

B: Costa occidental de la península de Baja California.

C: Gran Caribe (mar Caribe hasta el norte de Brasil).

G: Golfo de México (desde la frontera de México con Estados Unidos hasta Puerto Progreso, Yucatán).

P: Pacífico oriental tropical (desde el golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular).

Q: Especies cuestionables (todas aquellas especies de distribución dudosa en una región).

Clave para los géneros de Aphroditidae

- 1** Dorso cubierto completamente por felpa (Fig. 1B); élitros ocultos (Fig. 1C) **2**
 – Dorso parcialmente cubierto por felpa o sin ella (Fig. 1D); élitros visibles (Fig. 1D) **3**

- 2(1)** Sin pedúnculos oculares (Fig. 1E); notosetas gruesas; neurosetas puntiagudas **5**
 – Con pedúnculos oculares (Fig. 1G); notosetas delgadas con forma de arpón (Fig. 2A); neurosetas con espinas (Fig. 2J) ... *Hermonia* Hartman, 1959¹ ... antena media más larga que el tubérculo facial y papilada *H. hystrix* (Savigny, 1822)² (C)

- 3(1)** Notosetas con forma de arpón (Fig. 2A); neurosetas anteriores bipinadas (Fig. 2I) y el resto con fimbrias unilaterales y con una espina basal (Fig. 2K)
 *Laetmonice* Kinberg, 1856
 – Sin notosetas con forma de arpón; neurosetas anteriores bipinadas (Fig. 2I) y no bipinadas (Fig. 2E, N) **4**

- 4(3)** Notosetas aplanadas, serradas marginalmente (Fig. 3G) y forman escasa felpa dorsal ...
 *Pontogenia* Claparède, 1868
 – Notosetas aplanadas con forma de sable y lisas (Fig. 2C); sin formar felpa dorsal ...
Aphrogenia Kinberg, 1856 ... ojos pedunculados cortos; tubérculo facial rugoso y sobresale por delante de los ojos *A. alba* Kinberg, 1856 (G, C)

- 5(2)** Neurosetas puntiagudas, con fimbrias unilaterales; con espina subdistal (Fig. 3K) ...
Heteraphrodita Pettibone, 1966 ... sin notosetas gruesas; sin tubérculo facial
 *H. intermedia* (McIntosh, 1885)³ (C)
 – Neurosetas puntiagudas, con o sin fimbrias; sin espina subdistal (Fig. 2M)
 *Aphrodita* Linnaeus, 1758

Comentarios

1) Hartman (1959) cambió el nombre del género *Hermione* Blainville, 1828 y lo reemplazó por *Hermonia*, ya que *Hermione* refería a un género de dípteros. Por lo tanto, el nombre válido es *Hermonia hystrix* (Savigny, 1822). Posteriormente, Barnich & Fiege (2003) consideraron que el género *Hermonia* Hartman, 1959 es un sinónimo menor de *Laetmonice* Kinberg, 1856, ya que anteriormente Savigny (1822) había decidido abandonar el nombre de *Hermione* y transferir las especies al género

Laetmonice, pero su propuesta no ha sido ampliamente aceptada. La única especie de *Hermonia* tiene el cuerpo completamente cubierto de felpa, mientras que en *Laetmonice* solo está parcialmente cubierto. *Hermonia hystrix* fue descrita del Mediterráneo, registrada en el Gran Caribe por Augener (1906) y en el Pacífico americano por Monro (1933). De acuerdo con Chambers & Muir (1997) esta especie presenta una amplia distribución que incluye el Atlántico europeo, el Mediterráneo, mar Rojo, e incluso del océano Índico. Los registros de la especie en el Gran Caribe y el Pacífico Oriental Tropical se consideran cuestionables debido a las evidentes limitaciones oceánicas y biológicas, ya que presentan larvas de corta duración (Watson-Russell 1989), por lo que es improbable que la especie logre cruzar un océano para llegar a costas americanas.

- 2) Treadwell (1934) describió a *Melaenis tropicus* Treadwell, 1934 de Islas Vírgenes como un polinóido, más tarde Hartman (1938) revisó los ejemplares tipo de las especies descritas por Treadwell y reasignó a la especie a la familia Aphroditidae dentro del género *Hermione*, ahora *Hermiona*. No obstante, la descripción es muy breve y en WoRMS se mantiene como válido a *M. tropicus* y dentro de los Polynoidae (Read & Fauchald 2021), por lo que es necesaria la revisión del estado de esta especie.
- 3) McIntosh (1885) describió a *Aphrodita intermedia* McIntosh, 1885 de isla Sombrero, en las Antillas. Lamentablemente la descripción fue muy breve y solo ilustró una neuroseta. Posteriormente, Pettibone (1966) reasignó a la especie al género *Heteraphrodita* Pettibone, 1966, haciendo énfasis en la ausencia de notosetas protectoras y la forma de las neurosetas.

Claves para las especies de Aphroditidae

Aphrodita Linnaeus, 1758¹

- 1 Palpos 11 veces más largos que el prostomio; todas las neurosetas con puntas capilares (Fig. 2N) *A. longipalpa* Essenberg, 1917 (B)
- Palpos 2–7 veces más largos que el prostomio; neurosetas con o sin puntas capilares 2
- 2(1) Adultos de cuerpo pequeño con menos de 30 mm de longitud; con 25–35 setígeros 3
- Adultos de cuerpo alargado con más de 30 mm de longitud; con más de 40 setígeros 6
- 3(2) Manchas oculares discoidales; tubérculo facial aparentemente rugoso (Fig. 3A); neurosetas cubiertas por fimbrias *A. obtecta* Ehlers, 1887² (G, C)
- Sin manchas oculares discoidales; tubérculo facial liso (Fig. 3B); neurosetas con espinas basales o subdistales (Fig. 2L) 4
- 4(3) Cuerpo con 6–9 mm de longitud; tubérculo facial más corto que el prostomio *A. parva* Moore, 1905³ (B)
- Cuerpo con 22–25 mm de longitud; tubérculo facial más largo que el prostomio 5
- 5(4) Élitros reniformes con manchas en los bordes *A. diplops* Fauchald, 1977b (C)
- Élitros ovalados con espinas dispersas *A. falcifera* Hartman, 1939 (B)
- 6(2) Tubérculo facial más largo que el prostomio; antena media más corta o tan larga como el prostomio 7
- Tubérculo facial más corto que el prostomio; antena media por lo menos más larga que el prostomio 13
- 7(6) Notosetas con punta falcada (con forma de garfio) (Fig. 2D) 8
- Notosetas con punta aguzada (Fig. 2G) 11
- 8(7) Antena media con forma de garrote; notosetas ásperas (Fig. 2H) *A. negligens* Moore, 1905⁴ (B)
- Antena media con otra forma; notosetas lisas 9

- 9(8)** Palpos lisos cuatro veces más largos que el prostomio; notosetas que forman la felpa dorsal de color castaño claro *A. castanea* Moore, 1910⁵ (B)
 – Palpos rugosos cinco veces más largos que el prostomio; notosetas que forman la felpa dorsal de color pardo oscuro **10**
- 10(9)** Antena media con forma de papila; neurosetas ásperas, rígidas y enteras (Fig. 2O)
 *A. mexicana* Kudenov, 1975 (P)
 – Antena media con otra forma; neurosetas finas, con puntas pilosas o cubiertas por espinas prominentes (Fig. 2P) *A. solitaria* Essenberg, 1917⁶ (B)
- 11(7)** Tubérculo facial con forma bulbosa; élitros redondos; neurosetas a veces con espina subdistal *A. acuminata* Ehlers, 1887 (G, C)
 – Tubérculo facial sin forma bulbosa; élitros ovalados, alargados o con forma de pétalos; neurosetas sin espina subdistal (Fig. 3C) **12**
- 12(11)** Antena media con forma de papila; palpos cuatro veces más largos que el prostomio; élitros con superficie rugosa; neurosetas rígidas y distalmente pilosas (Fig. 3C)
 *A. sonora* Kudenov, 1975 (P)
 – Antena media con forma clavada (mazo); palpos más cortos que el prostomio; élitros con superficie lisa; neurosetas rígidas y distalmente curvas o enteras
 *A. defendens* Chamberlin, 1919⁷ (P)
- 13(6)** Notosetas más inferiores cobrizas o doradas; neurosetas con puntas curvas o capilares (parecidas a cabello) (Fig. 3D) *A. japonica* von Marenzeller, 1879⁸ (B, P, Q)
 – Notosetas más inferiores de color verde brillante; neurosetas con puntas ensanchadas (Fig. 2M) *A. refulgida* Moore, 1910⁹ (B)

Comentarios

- 1) Linnaeus (1758) describió a *Aphrodita aculeata* sin especificar su localidad tipo y sin designar material tipo; sin embargo, ha sido registrada en diversas partes del mundo, incluyendo Cuba (Suárez & Fraga 1978 *In*: Dean 2012). De acuerdo con Barnich & Fiege (2000), la especie se distribuye en el noreste del Atlántico y Mediterráneo, asimismo, indicaron que puede ser confundida con otras especies del género debido a los cambios en la morfología de las setas conforme el gusano crece. El registro de esta especie en el Caribe es cuestionable.
- 2) Diaz *et al.* (2013) mencionó que el tubérculo facial es rugoso, pero lo ilustra liso.
- 3) *Aphrodita parva* había sido transferida a *Aphroditella* por Orensanz (1972), una propuesta no aceptada hasta el momento (Read & Fauchald 2021); posiblemente al seguir a Pettibone (1966), quien considera a *Aphroditella* un sinónimo menor de *Aphrodita*.
- 4) Fue descrita por Moore (1905) y su localidad tipo es Honshu, Japón, a 62 m de profundidad; también la registró en el Pacífico norte, en Seattle cerca de Port Townsend, Washington. De acuerdo con Fauchald (1972) se distribuye desde Japón a lo largo de la costa del Pacífico oriental tropical hasta Panamá en profundidades abisales. Esta especie también fue considerada como *Aphroditella negligens* por Orensanz (1972).
- 5) *Aphrodita castanea*, descrita para California, fue sinonimizada con *A. negligens*, descrita para Japón, por Pettibone (1953) y con *Aphroditella negligens* por Orensanz (1972); sin embargo, aquí se mantiene precautoriamente a *A. castanea* válida, en espera de una revisión más profunda de ambos taxones.
- 6) *Aphrodita solitaria*, descrita para California, fue sinonimizada con *A. refulgida*, descrita también para California, por Hartman (1959) y con *Aphroditella japonica* (Marenzeller, 1879), descrita para Japón, por Orensanz (1972). Sin embargo, consideramos que se requiere realizar una revisión profunda de los ejemplares tipo de estas especies para determinar su validez.
- 7) A pesar de la detallada descripción, Chamberlin (1919) no realizó figura alguna de *A. defendens*.
- 8) La localidad tipo de *A. japonica* es el sur de Japón. Según Hartman (1939) se distribuye en el Pacífico norte y sur de California hasta Ecuador, desde el litoral hasta el sublitoral (75 m). Ha sido registrada a lo largo del Pacífico oriental tropical en localidades como Costa Rica por Dean (1996), California por Moore (1910) y Hartman (1968), Colombia por Laverde-Castillo (1986) y en el golfo de California por Sartí-Martínez & Solís-Weiss (1988). Fauchald (1977b) consideró que esta especie se

dispersa ampliamente en el norte y oriente del océano Pacífico; sin embargo, consideramos cuestionable que esta especie tenga tan amplia distribución, por lo que amerita una revisión profunda.

- 9) *Aphrodita refulgida* había sido sinonimizada con *A. japonica* por Pettibone (1953) y con *Aphroditella japonica* (Marenzeller, 1879) por Orensanz (1972). Sin embargo, estas sinonimias no han sido aceptadas del todo (Read & Fauchald 2021); por lo que se requiere un mayor estudio con base en material tipo y de la selección de caracteres consistentes para diferenciar ambas especies.

Laetmonice Kinberg, 1856¹

- 1** Con notosetas en forma de arpón (Fig. 2A) **2**
 – Sin notosetas en forma de arpón **4**
- 2(1)** Cuerpo con hasta 43 segmentos; 18 pares de élitros; notosetas gruesas y puntiagudas (Fig. 3F) *L. wyvillei* McIntosh, 1885³ (P, Q)
 - Cuerpo con hasta 36 segmentos; 15 pares de élitros; notosetas delgadas y puntiagudas (Fig. 3E) **3**
- 3(2)** Cuerpocubierto por felpa fina; tubérculo facial papilado; neurosetas con hilera de filamentos sobre el diente principal (Fig. 2K) *L. filicornis* Kinberg, 1856² (G, C, Q)
 - Cuerpo cubierto por felpa gruesa; tubérculo facial liso; neurosetas sin hilera de filamentos sobre el diente principal *L. tunicata* Barnich, Beuck & Freiwald, 2013⁴ (G)
- 4(1)** Cuerpo con 30 segmentos; 15 pares de élitros; notosetas articuladas largas y filamentosas distalmente (Fig. 2F); neurosetas no espinosas, distalmente curvas y dentadas *L. kinbergii* Baird, 1865⁵ (P, C, Q)
 – Cuerpo con 40 segmentos; 18 pares de élitros; notosetas lisas, finas y gruesas espinuladas o serradas (Fig. 2B); neurosetas espinosas con una espina subdistal más larga que el resto (Fig. 2Q) *L. nuchipapillata* (Augener, 1906) (C)

Comentarios

- 1) La localidad tipo de la *L. pellucida* Moore, 1903 es el mar de Bering, tanto a 1,100 m como a 7 m de profundidad (Moore 1903). Esta especie fue registrada por Méndez (2006) en el golfo de California a 1,400 m de profundidad; sin embargo, el estudio no contiene una diagnosis o ilustración de la especie, por lo que la fiabilidad del registro no es clara. Por otro lado, la localidad tipo está a más de 7,000 km de distancia del golfo de California, lo que complica el alcance de la especie a costas del Pacífico tropical americano. La especie se caracteriza por tener 33 segmentos en organismos adultos, 15 pares de élitros, los cuales son blandos, lisos y pelúcidos (Moore 1903).
- 2) Fue descrita por Kinberg (1856) para la costa occidental de Suecia, y de acuerdo con Pettibone (1963) se distribuye en Groenlandia, Irlanda, Atlántico norte, las Antillas, golfo de México y Australia en profundidades desde 19 m hasta 2,620 m; mientras que Chambers & Muir (1997) la registran hasta los 3,500 m de profundidad en el norte de Europa. Se considera cuestionable que esta especie tenga tan amplia distribución geográfica y batimétrica y amerita una revisión profunda.
- 3) *Laetmonice wyvillei* fue descubierta en la isla Marión, Sudáfrica, entre el océano Índico y Antártico, a 70 m de profundidad. Fauchald (1972) registró esta especie para las aguas batiales y abisales (1,000–4,068 m) del Pacífico mexicano; sin embargo, es dudoso que esta especie tenga tan amplia distribución geográfica y batimétrica.
- 4) Fue descrita por Barnich *et al.* (2013) de aguas profundas del Golfo de México (458–652 m). Asociada a sustratos arenosos y coral muerto, o como epibionte de crinoideos.
- 5) La localidad tipo de *L. kinbergii* son las islas Shetland, al norte de Reino Unido. Treadwell (1928) registró esta especie en profundidades sublitorales a batiales, frente a la costa oriental de Estados Unidos (109–694 m), *sensu* Beebe (1926) al norte de las islas Galápagos (272–1,636 m), por lo que este último podría ser el único registro para el Pacífico oriental tropical, el cual se considera cuestionable por su amplia distribución geográfica y batimétrica que aparenta tener.

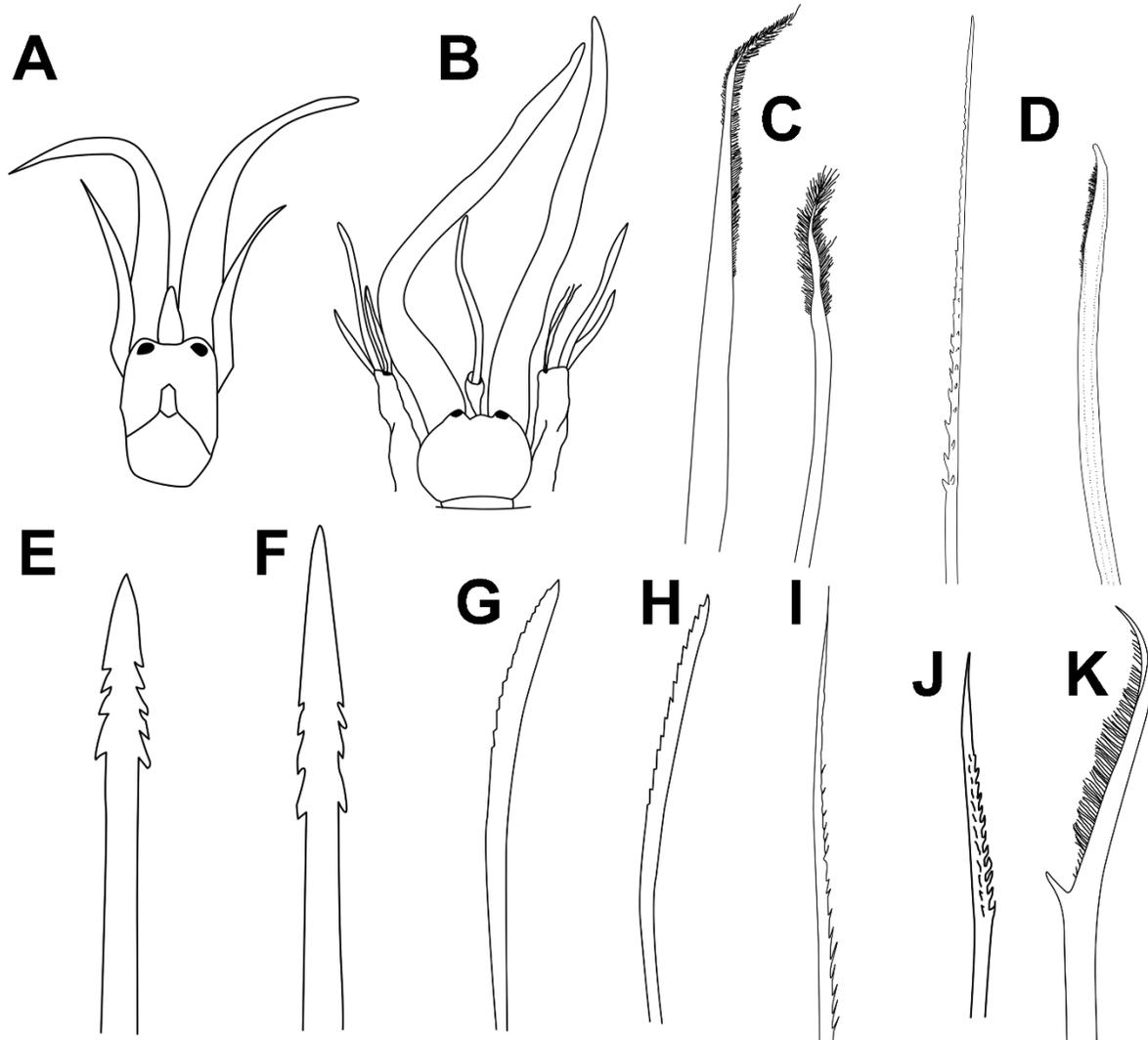


Figura 3. *Aphrodita oblecta*: A) prostomio; *A. parva*: B) prostomio; *A. sonorensis*: C) neurosetas; *A. japonica*: D) neurosetas; *Heteraphrodita intermedia*: K) neuroseta; *Laetmonice filicornis*: E) neuroseta; *L. wyvillei*: F) neuroseta; *Pontogenia chrysocoma*: G) neuroseta; *P. sericoma*: H) neuroseta; *P. maggiae*: I) neurosetas; *P. laeviseta*: J) neuroseta. Ilustraciones modificadas de: A) Díaz-Díaz *et al.* (2013), B) Blake (1995), C) Kudenov (1975), D) Imajima (2003), E) Jirkov (2001), F) Chamberlin (1919), G) Day (1967), H) Ehlers (1887), I) Augener (1906), J) Hartman (1939), K) McIntosh (1885).

Pontogenia Claparède, 1868

- 1 Notosetas serradas o espinuladas (Fig. 2B) 2
- Notosetas lisas 3

- 2(1) Ojos pedunculados; antena media multiarticulada; neurosetas lisas o con espinas laterales subdistales, dentadas y gruesas, con filamentos amplios sobre la superficie (Fig. 3G) *P. chrysocoma* (Baird, 1865)¹ (C, Q)
- Manchas oculares hemisféricas; antena media no articulada; con neurosetas rígidas, pardas, dentadas y delgadas (Fig. 3H) *P. sericoma* Ehlers, 1887 (C)

- 3(1)** Antena media más corta que los cirros dorsales; con neurosetas capilares y neurosetas más inferiores gruesas, dentadas y largas (Fig. 3I) *P. maggiae* Augener 1906 (C)
 – Antena media más larga que los cirros dorsales; sin neurosetas capilares y neurosetas más inferiores delgadas, dentadas y cortas (Fig. 3J) **4**
- 4(3)** Notosetas superiores curvas y dentadas, sin materia externa adherida; notosetas inferiores capilares (Fig. 2E) *P. laeviseta* Hartman, 1939 (P)
 – Notosetas superiores curvas y lisas, aunque adhieren materia externa; sin notosetas inferiores capilares *P. curva* Chamberlin, 1919 (G)

Comentario

- 1)** *Pontogenia chrysocoma* fue descrita para el Mediterráneo como *Hermione chrysocoma* y Fauvel (1923) la transfirió al género *Pontogenia*. Según Amaral & Nonato (1982), la distribución de *P. chrysocoma* abarca desde el mar Mediterráneo, las costas Atlántica e Índica de África y el norte de Brasil. En el Atlántico occidental tropical fue registrada por Rullier (1974) en Cuba, a 9 m de profundidad y por Rullier & Amoreux (1979), al noreste de Brasil, a 39–49 m de profundidad. Su presencia en aguas tropicales de América se considera cuestionable.

Agradecimientos

Hacemos patente nuestro agradecimiento a Jesús Ángel de León-González (UANL) por la invitación para actualizar este capítulo de afrodítidos. También, a Yessica Chávez-López (ECOSUR) por amablemente acceder a tomar las fotografías de *Aphrodita* sp. para la Figura 1A–B. También a Juan Moreira (UAM) quien gracias a sus comentarios y sugerencias esta contribución mejoro su calidad. Esta segunda versión fue alentada por la beca de maestría para el primer autor, financiado por el CONACYT (CV916456). Uno de nosotros (JRBZ) agradece a Emilia González y Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR, Chetumal) por su gentileza y hospitalidad en el verano de 2019, mientras se preparaba este capítulo. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto “Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático” financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Amaral ACZ & Nonato EF. 1982. Anelídeos poliquetos da Costa Brasileira. Aphroditidae e Polynoidae. Cons Nal Desenvol Cient Tecn Brasília 3: 1–46.

Augener H. 1906. Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea, and on the East coast of the United States, 1877 to 1880, by the U.S. Coast Survey Steamer Blake, Lieut. Commander C.D. Sigsbee, U.S.N., and Commander J.R. Bartlett, U.S.N. commanding. 42. Westindische Polychaeten. Mus Comp Zool Harv Coll 43(4): 91–196.

Banse K & Hobson KD. 1974. Benthic errantiate polychaetes of British Columbia and Washington. Bull Fish Res Bd Can 185: 1–111.

Barnich R & Fiege D. 2003. The Aphroditoidea (Annelida: Polychaeta) of the Mediterranean Sea. Abh Sencken Nat Ges 559: 1–167.

Barnich R, Beuck L & Freiwald A. 2013. Scale worms (Polychaeta: Aphroditiformia) associated with cold-water corals in the eastern Gulf of Mexico. J Mar Biol 93(8): 2129–2143.

Beebe W. 1926. The Arcturus Oceanographic Expedition. Zoologica 8(1): 1–45.

Blake JA. 1995. Family Aphroditidae Malmgren 1867. In: Blake JA, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 2 vol. 5. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 99–104.

Böttgermann M. 2009. Polychaetes (Annelida) of the abyssal SE Atlantic. Org Divers Evol 9: 251–428.

Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the Albatross Tropical Pacific Expedition 1891-1905. Mem Mus Comp Zool Harvard Coll 48: 1–514.

Chambers SJ & Muir AI. 1997. Polychaetes: British Chrysopetaloidea, Pisonoidea and Aphroditoidea. In: RSK Barnes & JH Crothers (eds) Synopses of the British Fauna (new ser.) The Linnean Society of London 54: 1–202.

Creveiro N, Alves-Júnior FA & Rosa-Filho JS. 2019. New record of *Agrophenia alba* Kinberg, 1856 from Brazilian waters: a rare Aphroditidae species. Lat Am J Aquat Res 47(1): 175–178.

Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part I. Errantia. Brit Mus Nat Hist Publ London 458 pp.

Dean HK. 1996. Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev Biol Trop 3: 69–80.

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

- Díaz-Díaz O, Bone D & López A. 2013. First record of Aphroditidae (Annelida, Polychaeta) from Venezuela. *Pan-Amer J Aquat Sci* 8(3): 199–203.
- Ehlers E. 1887. Reports on the results of dredging, under the direction of L. F. Pourtalès, during the years 1868–1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877–78), and in the Caribbean Sea (1878–79), in the U.S. Coast Survey steamer "Blake", Lieut-Com. C. D. Sigsbee, U.S.N. and Commander J. R. Bartlett, U.S.N., commanding. XXXI. Report on the Annelids. *Mus Comp Zool Harv Coll.* 15: 335.
- Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 7: 1–575.
- Fauchald K. 1977a. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus Publ Sci Ser* 28: 1–188.
- Fauchald K. 1977b. Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. *Smith Contr Zool* 221: 1–81.
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 17: 193–284.
- Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. *Zool Scripta* 26(2): 71–138.
- Fauvel P. 1923. Polychètes Errantes. *Faune de France* 5: 1–488.
- Gathof JM. 1984. Family Aphroditidae Malmgren, 1867. *In: Uebelacker JM & PG Johnson(eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico.* Barry A. Vittor Mobile, 7 vols.
- Gonzalez BC, Martínez A, Borda E, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K. 2017. Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. *Cladistics* 34(3): 225–259.
- Hartman O. 1938. The types of the polychaete worms of the families Polynoidae and Polyodontidae in the United States National Museum and the description of a new genus. *Proc USNM* 86: 107–134.
- Hartman O. 1939. Polychaetous annelids Part I Aphroditidae to Pisionidae. *Allan Hancock Pac Exped* 7(1): 1–156.
- Hartman O. 1959. Catalogue of the polychaetous annelids of the world. *Allan Hancock Occ Pap* 23: 1–979.
- Hartman O. 1968. Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. *Allan Hancock Foundation*, 828 pp.
- Hernández-Moreno P. 2009. Aphroditidae Malmgren, 1867. *In: de León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo & V Solís-Weiss (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical.* Monterrey, Universidad Autónoma de Nuevo León, pp: 89–99.
- Horst R. 1916a. On a genus of Aphroditidae from the Netherlands East Indies. *Zool Medel Deel II, Leiden* 2: 63–64.
- Horst R. 1916b. Malayan species of the genera *Aphroditella*, *Hermione*, *Laetmonice* and *Aphrogenia*. *Zool Medel Deel II, Leiden* 2: 65–77.
- Horst R. 1917. Polychaeta Errantia of the Siboga-Expedition Part 2. Aphroditidae and Chrysopetalidae. *Siboga-Expeditie Uitkomsten Zool, Bon, Oceanogr Geol gebied verzameld Nederlandsch Oost-Indië 1899-1900*, 24b: 1–140.
- Hutchings PA. 2000. Family Aphroditidae. *In: Beasley PL, GB Ross & CJ Glasby (eds) Polychaetes and Allies: The Southern Synthesis.* Fauna of Australia. Vol. 4. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, pp: 158–162.
- Hutchings PA & McRae J. 1993. The Aphroditidae (Polychaeta) from Australia, together with a redescription of the Aphroditidae collected during the Siboga expedition. *Rec Austral Mus* 45: 279–363.
- Imajima M. 2003. Polychaetous Annelids from Sagami Bay and Sagami Sea Collected by the Emperor Showa of Japan and Deposited at the Showa Memorial Institute. *Nat Sci Mus Tokyo (II)*: 221 pp.
- Jirkov I. 2001. Polychaeta of the North Polar Basin. *Ynus-K* 36 (434): 1–630.
- Jimi N, Kimura T, Ogawa A & Kajihara H. 2021. Alien worm in worm: a new genus of endoparasitic polychaete (Phyllodocidae, Annelida) from scale worms (Aphroditidae and Polynoidae, Annelida). *Syst Biodivers* 19(1): 13–23.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Annu Rev Mar Sci* 7: 497–520.
- Kinberg JGH. 1856. Nya Stägten och Arter af Annelider I. Aphroditea. *Ofv Kongl Vetensk Akad Förh* 12: 381–388.
- Kudenov JD. 1975. Two new species of errant polychaetes from the Gulf of California, Mexico. *Bull South Calif Acad Sci* 74(2): 75–80.
- Laverde-Castillo JJA. 1986. Lista anotada de los poliquetos (Annelida) registrados para el Pacífico Colombiano, con notas preliminares sobre su zoogeografía. *Actualidades Biológicas* 15(58): 123–130.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Editio decima, reformata. Laurentius Salvius Holmiae: Estocolmo. 824 pp.
- Malmgren AJ. 1867. *Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Greonladiæ, Islandiæ et Scandinaviæ.* Hactenus cognita. Ex Officina Frenckelliana Helsingforslæ: Helsinki. 127 pp.
- Martin D & Britayev TA. 2018. Symbiotic polychaetes revised: an update of the known species and relationships (1998–2017). *Oceanogr Mar Biol an Annual Review* 56: 371–448.
- McIntosh WC. 1885. On the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. *Challenger Rep* 12: 1–554.

- McPhedran RC, Nicorovici NA, Mc Kenzie DR, Botten LC, Parker AR & Rouse GW. 2001. The sea mouse and the photonic crystal. *Austral J Chem* 54: 241–244.
- Méndez N. 2006. Deep-water polychaetes (Annelida) from the southeastern Gulf of California, Mexico. *Rev Biol Trop* 3: 773–785.
- Mettam C. 1980. On the feeding habits of *Aphrodita aculeata* and commensal polynoids. *J Mar Biol Ass UK* 60: 833–834.
- Micalletto G, Gambi MC & Piraino S. 2003. Observations on population structure and reproductive features of *Laetmonice producta* Grube (Polychaeta, Aphroditidae) in Antarctic waters. *Polar Biol* 26: 327–333.
- Monro CCA. 1933. The Polychaeta Errantia collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". *Proc Zool Soc Lond* 1933: 1–96.
- Moore JP. 1903. Polychaeta from the coastal slope of Japan and from Kamchatka and Bering Sea. *Proc Acad Nat Sci Phil* 55: 401–490.
- Moore JP. 1905. New species of Polychaeta from the North Pacific, chiefly from Alaskan waters. *Proc Acad Nat Sci Phil* 57: 525–554.
- Moore JP. 1910. The polychaetous annelids dredged by the USS "Albatross" off the coast of southern California in 1904. II. Polynoidae, Aphroditidae and Segaleonidae (*sic*). *Proc Acad Nat Sci Phil* 62: 328–402.
- Narchi W. 1969. On *Pseudopythina rugifera* (Carpenter, 1864) (Bivalvia). *The Veliger* 12(1): 43–52.
- Orensanz JM. 1972. Los anélidos poliquetos de la provincia biogeográfica Argentina. II. Aphroditidae. *Physis* 31(83): 503–518.
- Parapar J, Moreira J, Gambi MC & Caramelo C. 2013. Morphology and biology of *Laetmonice producta producta* Grube (Polychaeta: Aphroditidae) in the Bellingshausen Sea and Antarctic Peninsula (Southern Ocean, Antarctica). *Ital J Zool* 80: 255–272.
- Pettibone MH. 1953. Some scale-bearing polychaetes of Puget Sound and adjacent waters. University of Washington Press, Seattle, 89 pp.
- Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England region. 1: Aphroditidae through Trochochaetidae. *Bull US Natl Mus* 227(1): 1–356.
- Pettibone MH. 1966. *Heteraphrodita altoni*, a new genus and species of polychaete worm (Polychaeta, Aphroditidae) from deep water off Oregon, and a revision of the Aphroditid genera. *Proc Biol Soc Wash* 79: 95–108.
- Pettibone MH. 1982. Annelida. *In*: Parker SP (ed) *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, Nueva York, 2: 1–43.
- Piraino S & Montiel A. 2001. Polychaeta autumn diversity and reproductive biology. *In*: Arntz WE & Brey T (eds) *The expedition ANTARKTIS XVII/3 (EASIZ III) of RV "Polastern" in 2000*. *Berichte Polarforschung Meeresforschung* 402, Alemania, 98–103.
- Read G & Fauchald K. 2021. World Polychaeta database. Aphroditidae Malmgren, 1867. Consultado el 11 de enero de 2021 en: *World Register of Marine Species*: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=938>
- Rioja E. 1962. Estudios Anelidológicos XXVI: Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. *An Inst Biol UNAM* 33(1–2): 131–229.
- Roule L. 1898. Notice préliminaire sur les espèces d'annélides recueillies dans les explorations sous-marines du Travailleur et du Talisman. *Bull Mus Hist Nat Paris* 4(1): 190–195.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scripta* 26(2): 139–204.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press, Hong Kong, 354 pp.
- Rullier F. 1974. Quelques annélides polychètes de Cuba recueillies dans des éponges. *Trav Mus Hist Nat Grigori Antipa* 14: 9–77.
- Rullier F & Amoreux L. 1979. Campagne de la Calypso au large des Cotes Atlantiques de L'Amérique du Sud (1961-1962). I. Annelides Polychètes. *Ann Inst Oceanogr* 55: 146–218.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An Inst Biol UNAM, Ser Zool* 67(1): 11–50.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. *An Inst Biol UNAM* 75(1): 9–97.
- Sartí-Martínez AL & Solís-Weiss V. 1988. Estudio prospectivo de la distribución, abundancia y diversidad de los anélidos poliquetos de la zona norte del golfo de California. *Mem V Simp Biol Mar p*: 53–70.
- Savigny J-C. 1822. Système des annélides, principalement de celles des cotes de l'Égypte et de la Syrie, offrant les caractères tant distinctifs que naturels des Ordres, Familles et genres, avec la description des Espèces. *Description de l'Égypte ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'Expedition de l'Armée Française*, publié par les Ordres de sa Majesté l'Empereur Napoléon le Grand, *Histoire Naturelle, Paris* 1(3): 1–128.
- Suárez AM & Fraga R. 1978. Poliquetos bentónicos cubanos 1: Lista de poliquetos errantes. *Investigaciones Marinas (Havana)* 33: 1–60.
- Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic Expedition. *Zoologica* 8(8): 449–485.
- Treadwell AL. 1934. Reports on the collections obtained by the first Johnson– deep-sea expedition to the Puerto Rican deep. *New Polychaetous annelids*. *Smith Misc Collect* 91(8): 1–9.
- Watson Russell C. 1989. Revision of *Palmyra* Savigny (Polychaeta: Aphroditidae) and redescription of *Palmyra aurifera*. *Beagle, Rec North Terr Mus Arts Sci* 6: 35–53.

Capitellidae Grube, 1862

María Elena García-Garza

Universidad Autónoma de Nuevo León Facultad de Ciencias Biológicas
maria.garciagza@uanl.edu.mx; mgarcia97@hotmail.com

Introducción

Los capitélidos representan a uno de los grupos de poliquetos más antiguos para la ciencia Blake (2000), son habitantes típicos de fondos blandos y pueden llegar a ser muy numerosos; por su abundancia tienen importancia en la energética de esos ambientes. Su morfología es simple, tienen forma de lombriz de tierra, generalmente viven enterrados en la arena o el lodo, y se alimentan ingiriendo la materia orgánica adherida al sedimento. Su rango de distribución es desde la zona de entre mareas hasta el mar profundo y son a menudo dominantes de la infauna, especialmente en aquellos sedimentos enriquecidos orgánicamente.

Debido a esta diversidad de hábitat, no es sorprendente que los capitélidos presenten una gran variabilidad en tamaño; algunos ejemplares adultos pueden ser de unos milímetros *Capitella* Blainville, 1828, *Mediomastus* Hartman, 1944 hasta alrededor de treinta cm *Notomastus* Sars, 1851, *Dasybranchus* Grube, 1850. Son los que mejor reflejan el grado de contaminación orgánica, en particular *Capitella capitata* Fabricius, 1780 fue una de las primeras especies designadas como indicadora de contaminación, por tener la capacidad de reproducirse y establecerse en condiciones muy adversas, en sedimentos con alta concentración de materia orgánica Reish 1955, 1957, Grassle & Grassle 1974, Pearson & Rosenberg 1978.

Dada su importancia como bioindicadores, los capitélidos han sido sujetos de numerosos estudios ecológicos. Sin embargo, la falta de investigaciones taxonómicas, en las cuales se analicen sus variaciones, han provocado errores al nombrar especies que ahora se consideran de dudosa distribución.

Dentro de la familia se consideran 200 especies incluidas en 43 géneros a nivel mundial.

Magalhaes & Bailey-Brock (2017) y Silva & Amaral (2019) y para los litorales mexicanos se conocen 31 especies en el pacífico y 35 para las costas del golfo de México y caribe mexicano.

Sistemática

La familia Capitellidae, una de las más antiguas para el estudio de poliquetos ya que la especie *Capitella capitata* fue descrita por Fabricius, 1780 como *Lumbricus capitata*. En (1823) de Blainville, erigió el género *Capitella* y Grube (1862) establece el termino Capitellidae, e incluye los géneros *Capitella*, *Dasybranchus* Grube, 1850 y *Notomastus* Sars, 1851.

Eisig (1887) publicó una revisión monográfica de la familia aportando información sustancial sobre la morfología y anatomía, propuso siete géneros siendo este trabajo, uno de los más importantes hasta la fecha. Hartman (1947) hizo una contribución en la que definió once de los veintiún géneros conocidos y describió e ilustró dieciocho especies, incluyendo seis que fueron nuevas; posteriormente en 1969 la misma autora publicó el atlas de los poliquetos sedentarios de California, reportando veinticinco especies.

Fauchald (1977) reportó treinta y seis géneros, dieciséis de ellos monotípicos, incluyendo una tabla con los caracteres críticos de cada género, una clave y una breve diagnosis para cada uno de ellos. Desde 1977 se han descrito nueve géneros más; todos monotípicos, basados en el número de segmentos torácicos y la distribución setal: *Amastigos* Piltz, 1977, *Paraleiochrides* Zhang & Sun, 1977, *Dodecasetta* McCammon & Stull, 1978, *Neopseudocapitella* Rullier & Amoreux, 1979, *Nonatus* Amaral, 1987, *Octocapitella* Brown, 1987, *Paracapitella* Carrasco & Gallardo, 1987, *Pseudonotomastus* Warren & Parker, 1994 y *Dodecamastus* Blake, 2000. El género *Capitella* fue revisado por Warren (1976, 1991) y se ha demostrado que *C. capitata* constituye un complejo

de especies hermanas (Grassle & Grassle 1976). Warren et al. (1994) revisaron *Mediomastus* (Hartman, 1944) por presentar algunas dificultades, porque dos especies: *M. ambiseta* Hartman, 1947 y *M. californiensis* Hartman, 1947 habían sido reportadas como dominantes tanto para la costa este como para la costa oeste de América. *Notomastus* Sars, 1851, fue redefinido por Ewing (1982) no hay una revisión posterior a la monografía de Hartman (1947). Ewing (1984) enmendó la definición de *Mastobranthus* (Eisig, 1887) y *Peresiella* (Harmelin, 1968) y describió nuevas especies para ambos géneros del golfo de México. Green (2002) describió dieciséis nuevas especies y un género para el mar de Andaman, Tailandia.

En los últimos diez años se han realizado cambios en la sistemática de la familia Capitellidae, El género *Dodecastea* es sinonimizado a *Notodasus* (García-Garza et al., 2017); La especie *Notomastus americanus* Day, 1953 a *N. hemipodus* (García-Garza et al., 2012). Nueve especies se han descrito para el golfo de California: *Dasybranchetus pacifica* García-Garza et al., 2009; *Decamastus okuilin* Hernández-Alcántara et al., 2019; *Notomastus fuachaldi*, García-Garza et al., 2015, *N. landin* García-Garza et al., 2015, *N. lobulatus* García-Garza et al., 2015, *N. mazatlanensis* García-Garza et al., 2019; *Notodasus harrisae*, García-Garza et al., 2009; *N. hartmanae* García-Garza et al., 2009 y *N. salazari* García-Garza et al., 2009.

Morfología

Los caracteres morfológicos usados para la identificación de capitélidos han sido discutidos en detalle por Hartman (1947), Day (1967), Ewing (1984), Warren (1991) y Warren et al. (1994).

Región cefálica. El prostomio presenta poca variación. Puede ser redondeado, cónico, o elongado formando un palpo. La forma del palpo puede variar entre las especies; sin embargo, suele ser retráctil y se puede observar en distintas posiciones, por lo que no constituye un buen carácter diagnóstico. Las estructuras sensoriales incluyen un par de órganos nucales eversibles localizados cerca del borde posterior del prostomio y, ocasionalmente, ojos que tienden a ser pequeños, subdérmicos y a aparecer como manchas en pares simples o múltiples localizadas en la región dorso lateral de la parte posterior del prostomio. La

proboscis está invaginada a menudo, pero cuando está evertida varía de ser globosa en forma de saco a ligeramente lobulada. Su superficie es lisa o papilada, y la densidad de papilas puede variar entre las regiones distal y proximal. Se ha observado que varios géneros comparten características similares en la proboscis, sin embargo, cuando existe suficiente variación en la anatomía, se puede considerar como un carácter taxonómico adicional. El peristomio es un anillo completo que limita la región bucal, carece de setas y puede confundirse con el primer segmento cuando está retraído. Diversos autores, como Eisig (1887), Hartman (1947) o Fauchald (1977), lo han considerado un segmento más del tórax. Sin embargo, estudios sobre el desarrollo embrionario (Beesley et al. 2000) demuestran que el peristomio es derivado de un grupo de células distintas a las que originan el resto de los segmentos. Por esta razón, el peristomio no es un segmento torácico (Fig. 1A).

Tórax y abdomen. La transición de la región torácica y la abdominal puede o no ser visible siendo más evidente en organismos más grandes. El tórax se caracteriza por ser robusto y bien definido, con un número determinado de segmentos, seguido de la región abdominal, más frágil y formada por un número variable de segmentos. La separación entre tórax y abdomen en capitélidos se ha definido típicamente por el cambio en la forma y tamaño de los segmentos abdominales y la presencia de lóbulos parapodiales (Fig. 1A).

Poros Genitales. Los poros genitales pueden aparecer alineados entre los límites de los segmentos torácicos, pero siempre posteriores respecto a los órganos laterales. En el abdomen, los poros genitales aparecen en los límites anteriores de un segmento, alineados y posteriores a los órganos laterales del segmento precedente. Estas estructuras pueden no ser detectadas en todos los especímenes de una especie e inclusive en aquellos del mismo tamaño y de la misma colecta, lo que ha hecho pensar que solo aparecen en la madurez sexual de los individuos.

Órganos laterales. Los órganos laterales se localizan entre el notopodio y neuropodio, más cercanos al primero, y alineados sobre la pared del cuerpo. Aparecen desde el primer segmento con setas capilares, pero no se presentan en el

peristomio y en los segmentos abdominales se observan como pequeñas protuberancias (Fig. 1A). En especímenes con el primer segmento unirrámeo, aparecen ventrales respecto al notopodio y en línea con los órganos laterales de los segmentos subsecuentes. En algunos géneros son evidentes en el tórax y el abdomen, en otros solamente en el tórax y en algunos géneros o especímenes muy pequeños, son imperceptibles.

Lóbulos parapodiales. Los lóbulos parapodiales están reducidos en el tórax, con setas que emergen formando fascículos alineados a la pared del cuerpo. Algunas especies pueden presentar un lóbulo medio dorsal, ubicado entre los notopodios. Por el contrario, los parapodios abdominales pueden presentar lóbulos noto y neuropodiales bien desarrollados o muy reducidos. El desarrollo de lóbulos parapodiales ha sido considerado como un carácter propio de cada especie. En el género *Notomastus*, esta estructura aparece con una gran variabilidad interespecífica.

Branquias. Las branquias, localizadas en los segmentos abdominales posteriores, pueden ser ramificadas o simples protuberancias digitiformes, retractiles o no. En algunos casos, los lóbulos parapodiales se han descrito erróneamente como branquias. La localización y el aspecto de las branquias son diagnósticos a nivel de especie. Considero que la presencia de branquias como carácter a nivel genérico merece una evaluación adicional

Setas capilares. La apariencia y localización de las setas capilares en los segmentos torácicos ha sido la principal característica diagnóstica usada para definir los géneros. Aunque la mayoría de las diagnósticas a nivel género enfatizan la transición entre el tórax y el abdomen, la presencia de solo capilares y fascículos mezclados en los segmentos abdominales también es importante. La presencia de espinas especializadas ha sido considerada diagnóstica de algunos géneros; por ejemplo, las espinas genitales en *Capitella*, las espinas aciculares notopodiales en *Pulliella* (Fauvel, 1929) y las espinas en la placa anal de *Scyphoproctus* (Gravier, 1904).

Ganchos cubiertos. Los ganchos cubiertos presentan un mango recto, con un engrosamiento o nodo desde donde emerge la cubierta. La parte distal posee un colmillo principal coronado por

una serie de hileras de pequeños dientes (Fig. 1B) y una cubierta que la rodea; el tamaño y complejidad de todo el conjunto dependerá de la especie. La estructura y el número de ganchos por fascículo es distintivo a nivel específico. Los ganchos cubiertos pueden variar en apariencia y longitud entre el tórax y el abdomen, y entre el notopodio y el neuropodio. Green (2002) estudió la relación entre las proporciones de los ganchos y los describió como largos, moderados y cortos; los largos son aquellos en que la longitud del mango anterior excede sustancialmente a la longitud del hombro (Fig. 1C), en los moderados la longitud del mango anterior es similar a la distancia del hombro a la cresta y en los cortos la longitud del mango anterior es claramente menor que la longitud del hombro a la cresta.

Pigidio. El pigidio normalmente es simple, parte de un lóbulo formado por la fusión de segmentos terminales. Sin embargo, existen especies que presentan cirros caudales o anales, cuyos número y forma varían dependiendo del género (Fig. 1D). La mayoría de las descripciones de las especies se han basado en fragmentos anteriores, ya que estos organismos se autotomizan como una medida de protección y difícilmente se encuentran organismos completos. No obstante, el pigidio es indispensable para la determinación de algunos géneros, ya que aporta importantes características para diferenciar las especies, tal es el caso de *Scyphoproctus* y *Pulliella*, quienes presentan una placa anal distintiva en cada especie.

Consideraciones para este capítulo

Se recomienda enfáticamente antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

La tabla contiene los nombres de las especies registradas para América tropical hasta el primer trimestre de 2020, su localidad tipo (tan completa y específica como citada en la literatura original) y los registros de acuerdo con cada una de las ecorregiones: Costa occidental de Baja California (B), Pacífico oriental tropical (P), Golfo de México (G), Gran Caribe (C), (Q) indica un registro cuestionable

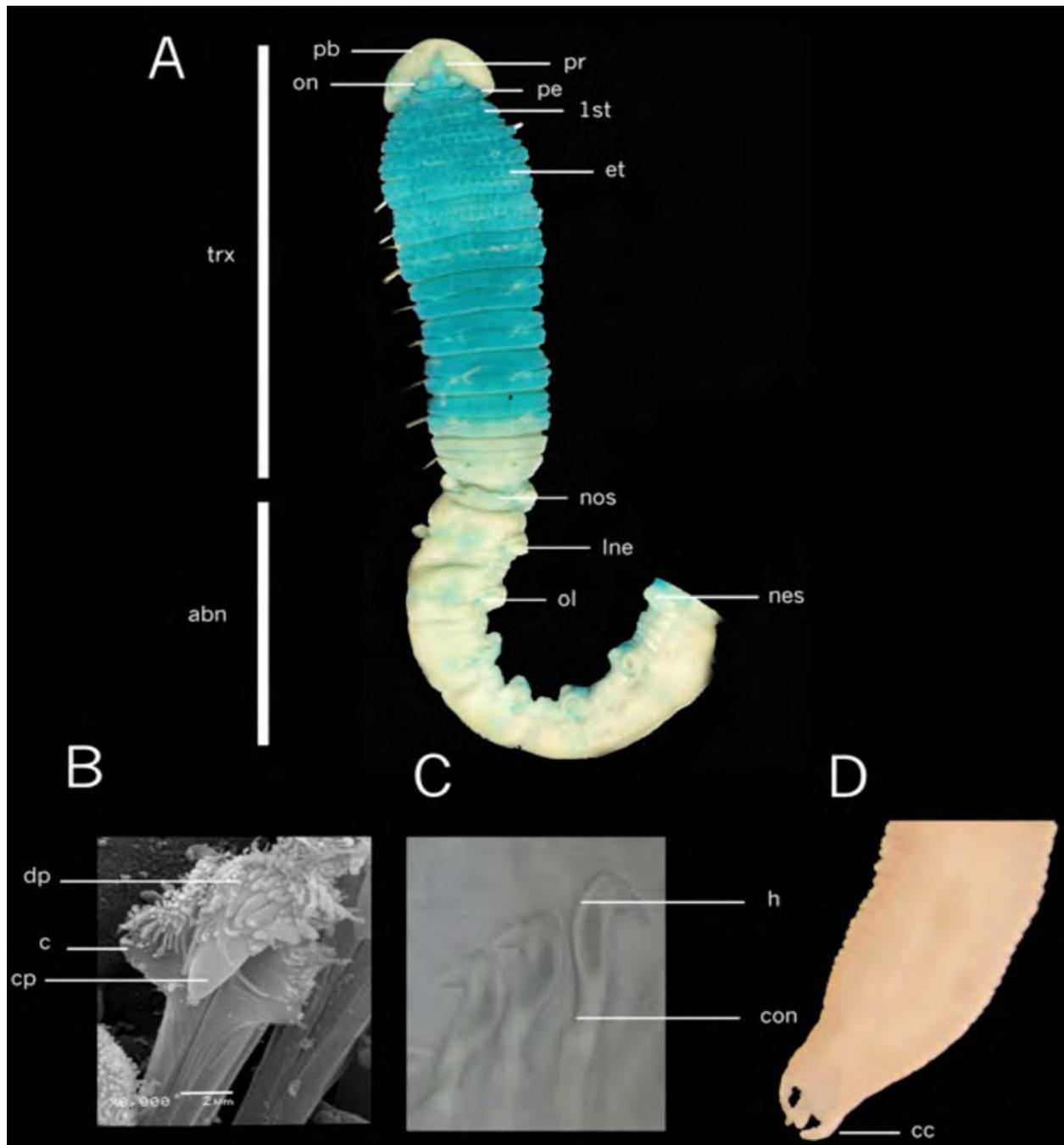


Figura 1. Caracteres morfológicos usados en la identificación de capitélidos A) Parte anterior *Notomastus landini* VD; B) detalle gancho con cubierta VF; C) ganchos con cubierta VL; D) pigdío. Abreviaturas: trx=tórax, abn= abdomen, pb=proboscide, pr=prostomio, on =órgano nual, pe=peristomio, 1 setígero, et=epitelio teselado, nos= notoseta, lne=lóbulo neuropodial, ol= órgano lateral, nes= neuroseta, dp=diente principal, c=cubierta, cp=colmillo principal, h=hombro, con= constricción, cc= cirro caudal. (fotos A-D MEG-G).

Claves para géneros y especies

- 1 Tórax con 8-9 segmentos con ganchos cubiertos; sin capilares (Fig. 2A)
 *Amastigos* Piltz, 1977, (G, P)
 – Tórax con 9 o más segmentos con capilares..... 2
- 2(1) Tórax con 9 segmentos, 1-9 con capilares, espinas genitales en los segmentos 8-9 (presente en los machos) (Fig. 2B)..... *Capitella* Fabricius, 1780 (G, P)
 – Tórax con 9 o más segmentos, con capilares..... 3
- 3(2) Tórax con 10 segmentos con setas capilares..... 4
 –Tórax con más de 10 segmentos con setas capilares..... 6
- 4(3) Segmentos torácicos solo con capilares (Fig. 2C)..... *Decamastus* Hartman, 1963(P)
 – Segmentos torácicos con mezcla de capilares y ganchos cubiertos..... 5
- 5(4) Primeros 4 segmentos con capilares solamente, segmentos 5-10 con ganchos cubiertos (Fig. 2D)
 *Mediomastus* Hartman, 1944 G, (P)
 –Primeros 6 segmentos con capilares, segmentos 7-10 con ganchos cubiertos (Fig. 2E).....
 *Neomediomastus glabrus* Hartman, 1960 (P)
- 6(3) Tórax con 11 segmentos con setas..... 7
 – Tórax con más de 11 segmentos con setas 13
- 7(6) Segmentos torácicos con mezcla de capilares y ganchos cubiertos 8
 –Segmentos torácicos solo con capilares 9
- 8(7) Segmentos torácicos 1-3 con capilares, segmentos 4-11 con setas modificadas en forma de espátula (Fig. 2F) *Peresiella spathulata* Ewing, 1984 (G)
 – Segmentos torácicos 1-5 con capilares, segmentos 6-11 con ganchos cubiertos, primer segmento birrámeo, branquias lobuladas (Fig. 2G) *Heteromastus filiformis* (Claparède, 1864) (G, P)
 – Segmentos torácicos 1-7 con capilares, segmentos 8 con mezcla de capilares y ganchos cubiertos, segmentos 9-11 con ganchos cubiertos (Fig. 3A).....
 *Neoheteromastus lineus* Hartman, 1960 (P)
- 9(7) Segmentos abdominales con notopodios..... 10
 – Segmentos abdominales sin notopodios (Fig. 3B) *Rasghua lobatus* (Hartman, 1947) (G, P)
- 10(9) Segmentos abdominales solo con ganchos cubiertos (juveniles pueden presentar mezcla de setas en los últimos segmentos torácicos) *Notomastus* Sars, 1850 (G, P)
 –Segmentos abdominales con capilares o mezcla de capilares y ganchos cubiertos) 11
- 11(10) Segmentos abdominales con lóbulos neuropodiales expandidos hacia la parte dorsal
 *Notodasus* Fauchald, 1972
 – Segmentos abdominales sin lóbulos neuropodiales expandidos 12
- 12(11) Segmentos abdominales 1-2 con mezcla de capilares en el notopodio y ganchos cubiertos en el neuropodio), primero segmento torácico birrámeo (Fig. 3C)
 *Mastobranchus variabilis* Ewing, 1984 (G)
 – Segmentos abdominales 1-2 con mezcla de capilares y ganchos cubiertos, primero segmento torácico unirrámeo (Fig. 3D) *Neonotomastus glabrus* Fauchald, 1972 (P)

– Segmentos abdominales 1-5 con mezcla de capilares y ganchos cubiertos, primer segmento torácico unirrámeo (Fig. E) *Neopseudocapitella brasiliensis* Rullier & Amoureux, 1979 (G)

13(6) Tórax con 12 segmentos con setas 14
 – Tórax con más de 12 segmentos con setas 15

14(13) Segmentos torácicos 1-12 con capilares, segmento 12 transicional puede presentar capilares en el notopodio y ganchos cubiertos en el neuropodio, sin espinas aciculares en los segmentos posteriores del abdomen (Fig. 3F) *Leiochrides hemipodus* Hartman, 1960 (P)
 – Segmentos torácicos 1-12 solo con capilares, notopodios abdominales posteriores con espinas aciculares, pigidio formando una placa anal fusionada provista de dos cirros caudales ventrales (Fig. 3G) *Scyphoproctus* Gravier, 1904 (G, P)

15(13) Tórax con 13 segmentos con setas 16
 – Tórax con más de 13 segmentos con setas 17

16(15) Segmentos torácicos solo con capilares, primer segmento birrámeo, segmentos abdominales solo con ganchos cubiertos *Dasybranchus* Grube, 1850 (G, P)
 – Segmentos torácicos con mezcla de setas, primer segmento unirrámeo (Fig. 3H)
 *Leiocapitella glabra* Hartman, 1947 (P)

17(15) Tórax con 15 segmentos con capilares (Fig. 3I)
 *Dasybranchethus pacifica* García-Garza & de León González, 2009 (P)
 – Tórax con 17-18 segmentos con capilares (Fig. 3J) *Anotomastus gordiodes* (Moore, 1909) (P)

Comentario

- 1) *Heteromastides bifidus* Augener, 1914 descrita para el sur de Australia, fue enlistada por Perkins & Savage (1975) se considera un registro cuestionable.

Claves para especies *Amastigos* Piltz, 1977

1 Tórax con 8 segmentos, primeros 2 segmentos cilíndricos y alargados (Fig. 2A)
 *A. acutus* Piltz, 1977 (P)
 – Tórax con 9 segmentos, todos los segmentos torácicos de igual tamaño
 *A. delicatus* López, Capa & Aguado, 2005 (P)

Capitella de Blainville, 1828

1 Segmentos torácicos 1-3, con capilares, espinas genitales presentes en machos y hembras (Fig. 4A) *C. jonesi* (Hartman, 1959) (G)
 – Más de tres segmentos torácicos con capilares 2

2(1) Segmentos torácicos 1-4 con capilares, espinas genitales presentes solo en machos (Fig. 4B) *C. capitata floridana* Hartman, 1959 (G)
 – Más de cuatro segmentos torácicos con capilares 3

3(2) Segmentos torácicos 1-5 con capilares, segmentos 5 a 7 con mezcla de capilares y ganchos torácicos y segmentos 8 y 9 con ganchos cubiertos, espinas genitales solo en machos (Fig. 4C) *C. ovincola* Hartman, 1947 (G, P)
 – Más de cinco segmentos torácicos con capilares 4

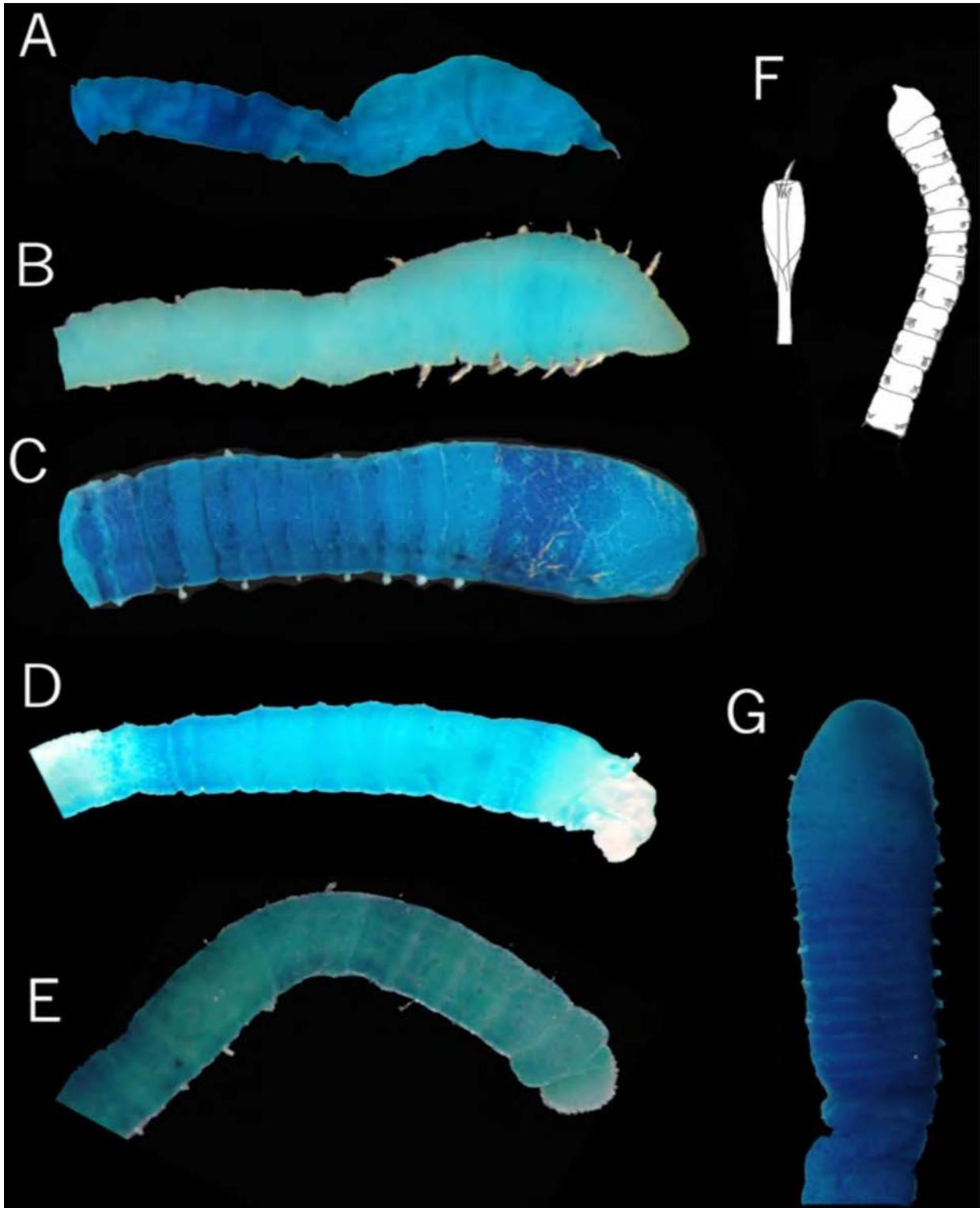


Figura 2. A) *Amastigos acutus* VL; B) *Capitella capitata* VL; C) *Decamastus gracilis* VD; D) *Mediomastus ambiseta* VL; E) *Neomediomastus glabrus* VL; F) *Peresiella spathula* VL detalle seta VF; G) *Heteromastus filiformis* VD. (fotos A-E, G MEG-G, F. Ilustración modificada de Ewing, 1984).

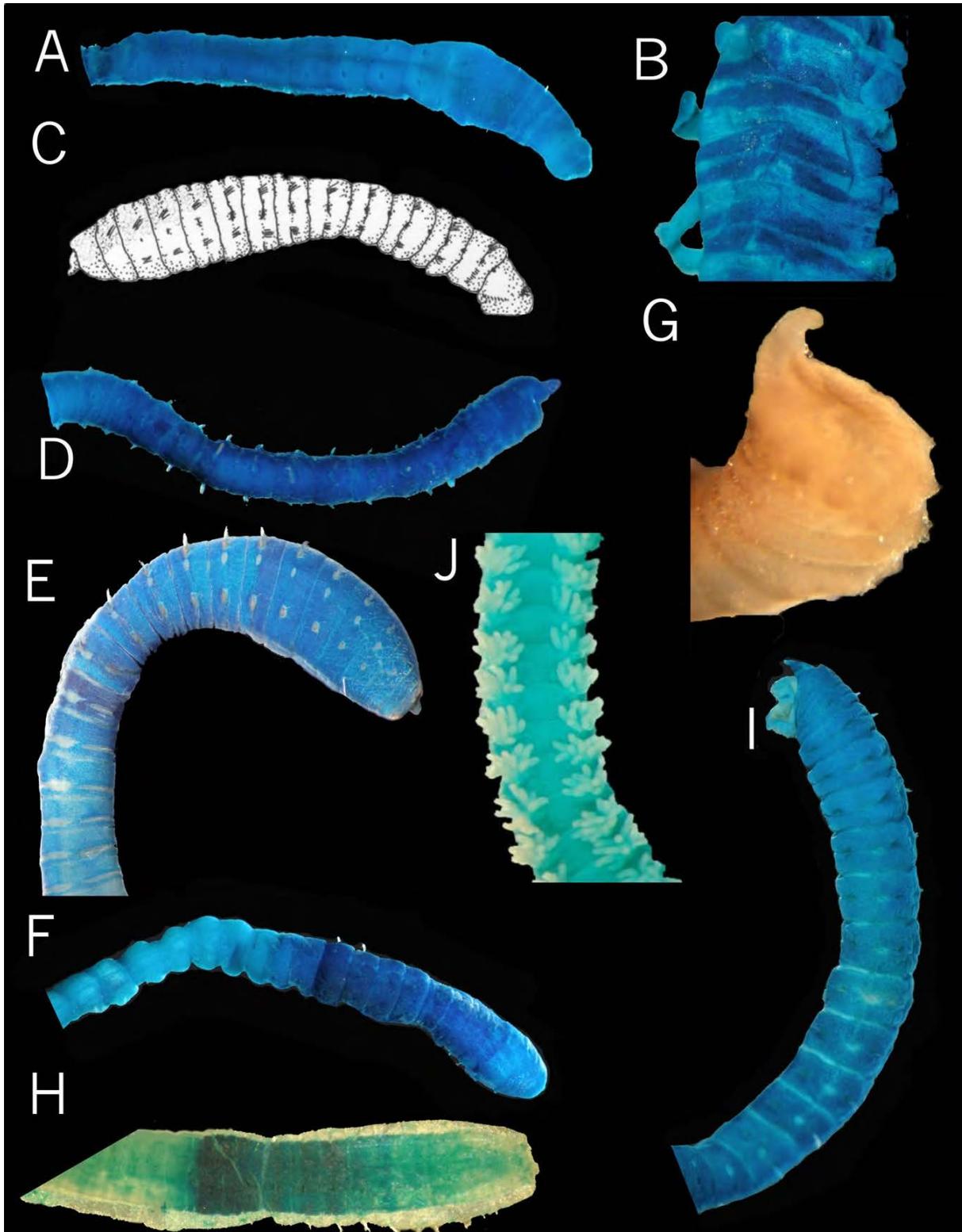


Figura 3. A) *Neoheteromatus lineus* VL; B) setigeros abdominales de *Rasghua lobatus* VD; C) *Mastobranchius variabilis* VL; D) *Neonotomastus glabrus* VL; E) *Neopseudocapitella brasiliensis* VL; F) *Leiochrides hemipodus* VD; G) Pigidio de *Scyphoproctus oculatus* VL; H) *Leiocapitella glabra* VL; I) *Dasybranchethus pacifica* VD; J) setigeros abdominales de *Anatomastus gordioides* VD. (fotos A-B, D-J, MEG-G, ilustración modificada C) Dean, 2002).

- 4(3) Segmentos torácicos 1-6 con capilares, segmentos 7 a 9 con ganchos cubiertos, espinas genitales en machos y hembras (Fig. 4D)..... *C. giardi* (Mesnil, 1897) (G)
 – Segmentos torácicos 1-6 con capilares, segmento 7 con mezcla de capilares y ganchos torácicos, 8 y 9 con ganchos cubiertos, espinas genitales en machos y hembras (Fig. 4E)
 *C. caribaeorum* Warren & George, 1986 (G)
 – Más de seis segmentos torácicos con capilares..... 5
- 5(4) Segmentos torácicos 1-7 con capilares, segmentos 8 y 9 con ganchos cubiertos (Fig. 4F)....
 *C. capitata* (Fabricius, 1780) (G, P)
 – Más de siete segmentos torácicos con capilares..... 6
- 6(5) Segmentos torácicos 1-8 con capilares, primeros dos segmentos torácicos con espinas aciculares, en machos espinas genitales segmentos 8 y 9, hembras solo en el segmento 9 (Fig.4 G) *C. aciculatus* (Hartman, 1959) (G, P)
 – Segmentos torácicos 1-8 con capilares, segmento 9 con ganchos cubiertos, espina genital presente en hembras en el segmento 9 (Fig. 4H) *C. teres* (Treadwell, 1939) (G, P)

Dasybranchus Grube, 1850

- 1 Branquias retractiles dendríticas con uno o pocos filamentos..... 2
 – Branquias retractiles dendríticas con un cúmulo de filamentos 3
- 2(1) Prostomio con dos manchas oculares, segmentos torácicos lisos.....
 *D. lunulatus* Ehlers, 1887 (G, P)
 – Prostomio sin manchas oculares, segmentos torácicos lisos, branquias con 2-3 lóbulos
 *D. glabrus* Moore, 1909 (P)
- 3(1) Lóbulos notopodiales muy próximos entre sí, casi formando una línea recta 4
 – Lóbulos notopodiales separados ampliamente 5
- 4(3) Ganchos cubiertos con un diente principal, uno medio y una hilera de 5 dientes pequeños (Fig. 5A)..... *D. parplatyceps* Kudenov, 1975(P)
 – Ganchos cubiertos con un diente principal y una hilera de 3 dientes pequeños.....
 *D. lumbricoides* (Grube, 1878) (G, P, Q)
- 5(3) Ganchos cubiertos con diente principal, uno medio y una hilera de 3 dientes pequeños (Fig. 5B) *D. platyceps* Hartman, 1947(P)
 – Ganchos cubiertos con diente principal y una hilera de 3 dientes pequeños
 *D. caducus* (Grube, 1864) (Q)¹

Comentario

¹ *Dasybranchus caducus* Grube, 1846, descrita para Sudáfrica, fue reportada por Fauvel (1943) para el golfo de California. Se considera cuestionable.

Decamastus Hartman, 1963

- 1 Primer setígero unirrámeo, epitelio liso, segmentos abdominales sin lóbulos dorsales
 *Decamastus okuilin* Hdz-Alcántara, Solís-Weiss & García-Garza, 2019. (P)
 - Primer setígero birrámeo, epitelio estriado, segmentos abdominales con lóbulos dorsales
 *Decamastus gracilis* Hartman, 1963. (P)

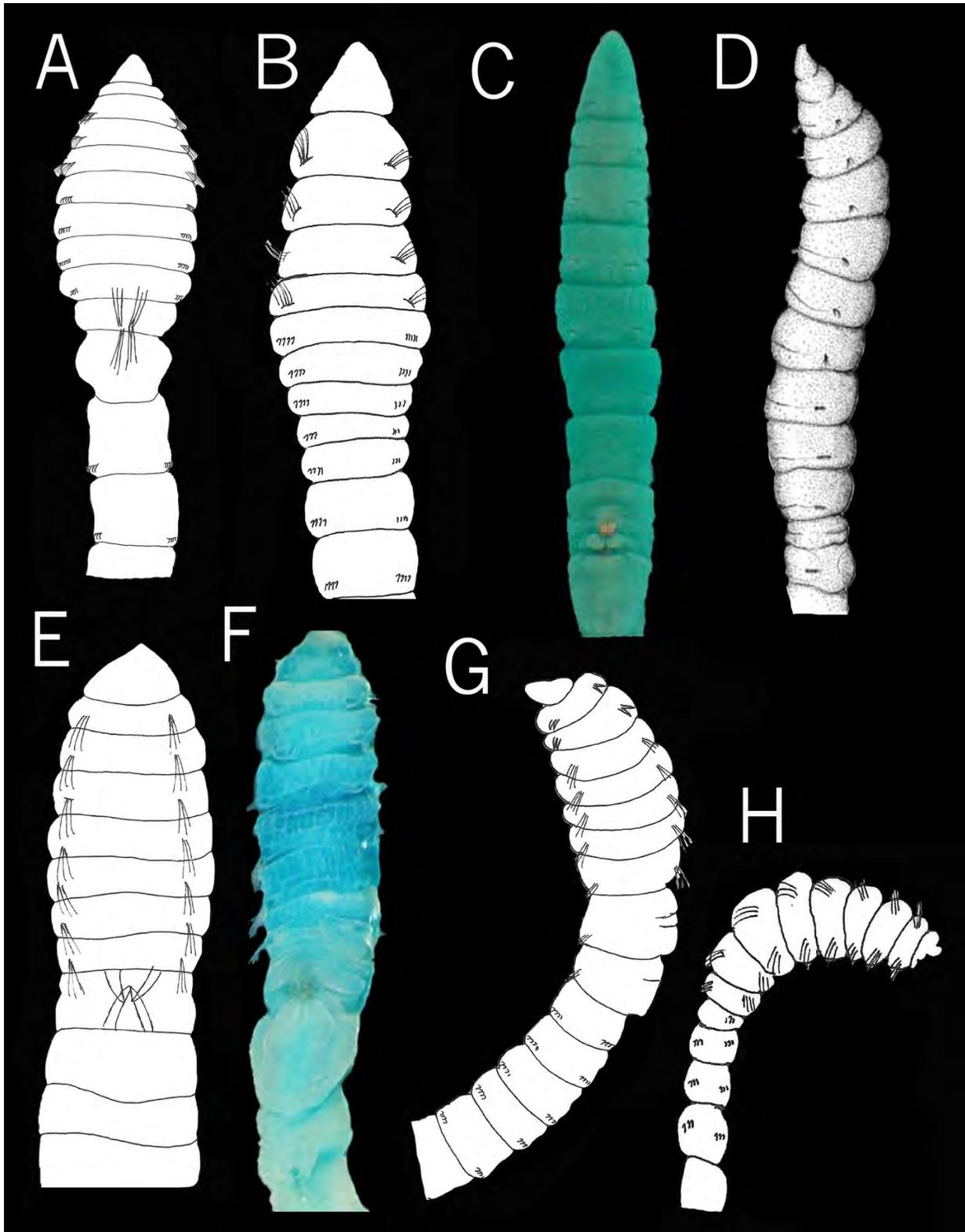


Figura 4. A) *Capitella jonesi* VD; B) *Capitella capitata floridana* VD; C) *Capitella ovincola* VD; D) *Capitella caribaeorum* VD; E) *Capitella capitata* VL; F) *Capitella aciculatus* VL; G) *Capitella teres* VL. (fotos C, E MEG-G, ilustraciones modificadas: A, B, G) Hartman 1959; D) Hartman Schöder 1996; E) Warren & George, 1984; H) Guillet, 1986.

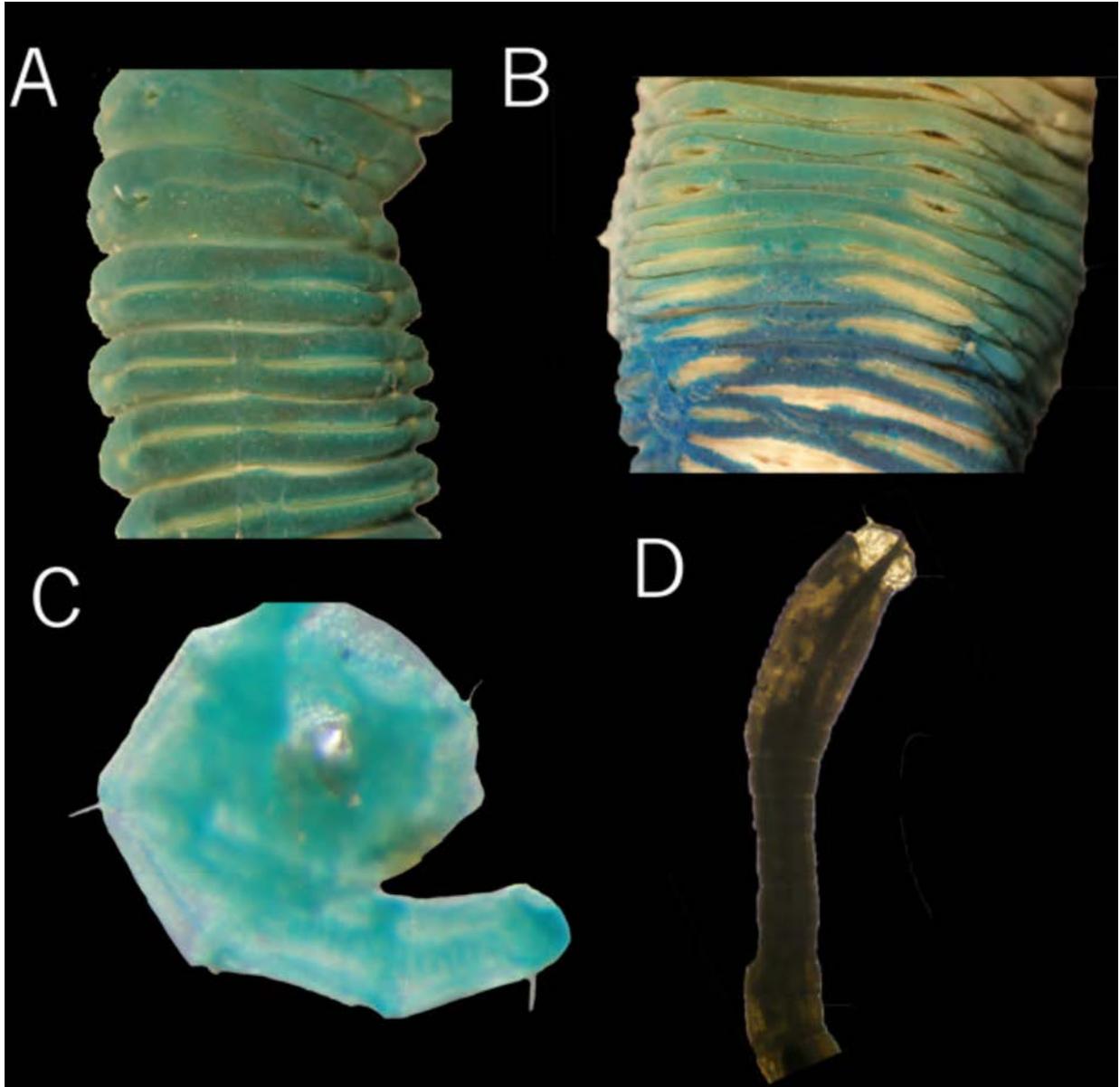


Figura 5. A) *Dasybranchus parpaltyceps* setíferos transición entre tórax y abdomen VD; B) *Dasybranchus platyceps* setíferos transición entre tórax y abdomen VD; C) *Mediomastus ambiseta* setíferos posteriores VL; D) *Mediomastus californiensis* VL (fotos A-D MEG-G).

Mediomastus Hartman, 1944

- 1 Notopodios abdominales posteriores con setas capilares.....2
- Notopodios abdominales posteriores sin setas capilares.....3

- 2(1) Ganchos torácicos largos, abdominales cortos, diente principal con 2 hileras de dientes pequeños, cubierta 2-5 veces más larga que ancha, segmentos abdominales medios con ganchos largos en forma de espina (Fig. 5C)..... *M. ambiseta* (Hartman, 1967) (P)
- Ganchos torácicos y abdominales largos, diente principal con 2 hileras de dientes pequeños, segmentos abdominales posteriores con setas largas *M. setosus* Hartmann-Schöder, 1959(G, P)

- 3(1) Ganchos torácicos y abdominales largos similares, diente principal con numerosas hileras de dientecillos, cubierta larga y estrecha (Fig. 5D) *M. californiensis* Hartman, 1944 (G, P)
 – Ganchos torácicos largos y abdominales cortos, diente principal con 2 hileras de dientecillos, cubierta, 3-5 veces más larga que ancha..... *M. fragilis* Rasmussen, 1973(G)

Comentarios

- 1 *M. setosus* Hartmann-Schöder, 1959. Warren et al, 1994 lo consideran un taxón inquirendum.
 2 *Mediomastus cirripes* Ben-Eliahu, 1976, descrita para el Mediterráneo, se considera un registro cuestionable debido a que Amoureux (1985) y Gillet (1986) la reportan como *Mediomastus cf. cirripes* para la Isla Guadalupe. Warren et al, 1994 lo considera un taxón inquirendum.

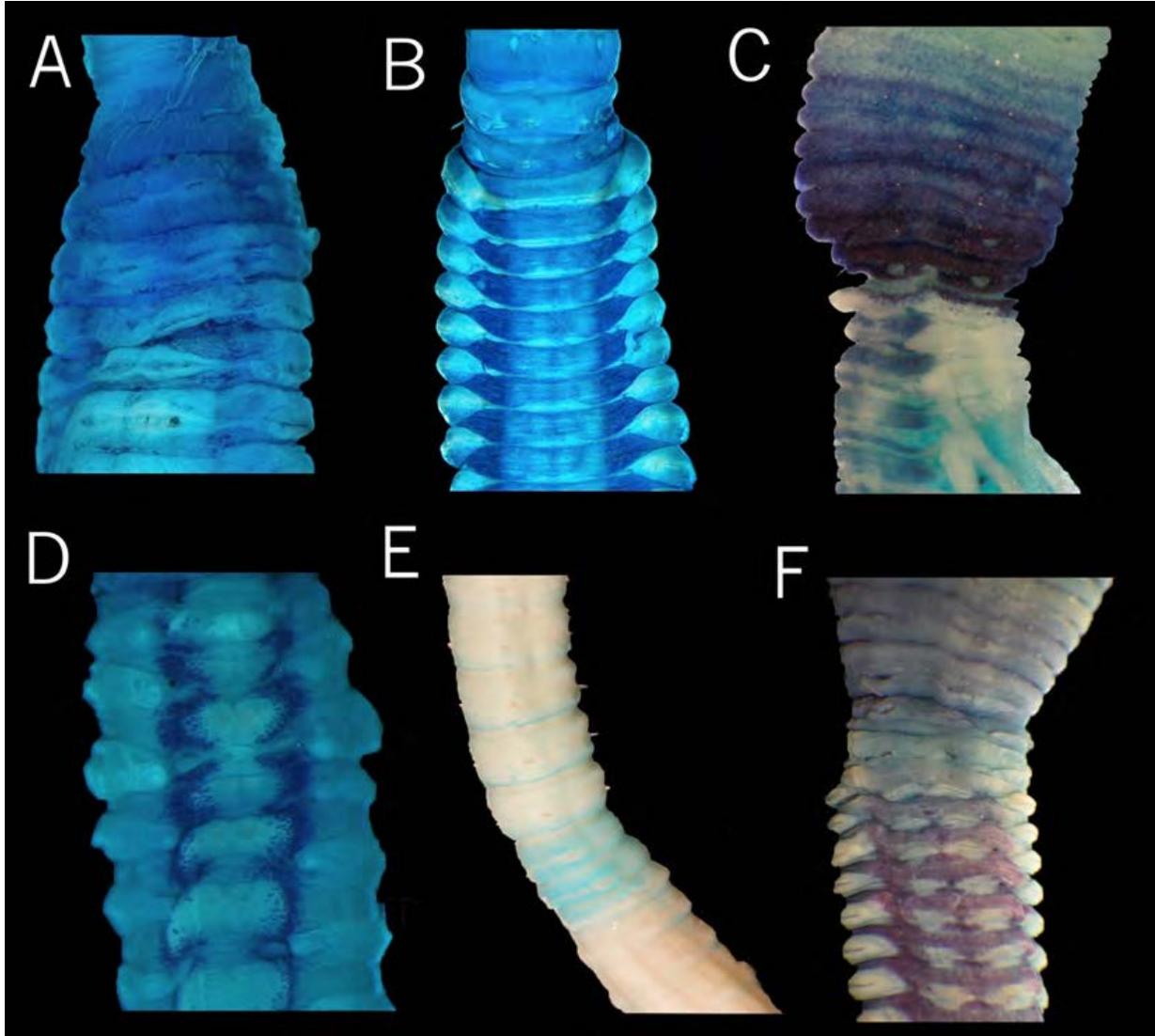


Figura 6. A) *Notodasus magnus* VD; B) *Notodasus harrisae* VD; C) *Notodasus oraria* VL; D) *Notodasus dexteriae* VD; E) *Notodasus salazari* VL; F) *Notodasus hartmanae* VD. (fotos A-F MEG-G).

Notodasus Fauchald, 1972

- 1 Epitelio torácico estriado longitudinalmente; sin ojos (Fig. 6A) *N. magnus* Fauchald, 1972(P)
 – Epitelio torácico teselado; con ojos.....2
- 2(1) Lóbulos notopodiales abdominales fusionados.....3
 – Lóbulos notopodiales abdominales, con una constricción media, lóbulos neuropodiales posteriores expandidos hasta la parte dorsolateral, separados medialmente (Fig. 6B).....
 *N. harrisae* García-Garza, Hdz-Valdez & de León-González, 2009(P)
 – Lóbulos notopodiales abdominales separados.....4
- 3(2) Ganchos notopodiales abdominales anteriores forman casi una línea continua; órganos laterales abdominales pequeños (Fig. 6C) *N. oraria* (Mc Cammon & Stull, 1978) (P)
 – Ganchos notopodiales abdominales ampliamente separados; órganos laterales abdominales mayores (Fig. 6D) *N. dexteræ* Fauchald, 1973(P)
- 4(3) Tinción con verde de metilo en los dos primeros segmentos abdominales intensa (Fig. 6E)
 *N. salazari* García-Garza, Hdz-Valdez & de León-González, 2009(P)
 – Tinción con verde de metilo en dos líneas longitudinales intensas en el dorso del abdomen (Fig. 6F) *N. hartmanæ* García-Garza, Hdz-Valdez & de León-González, 2009(P)

Notomastus Sars, 1850

- 1 Primer segmento unirrámeo.....2
 -Primer segmento birrámeo.....5
- 2 Segmentos torácicos con reborde medio dorsal3
 - Segmento torácico sin reborde medio dorsal.....4
- 3 Lóbulos neuropodiales expandidos, segmentos abdominales con lóbulos noto y neuropodiales, con terminación digitiforme (Fig. 7A) *N. polyodon* Gallardo, 1968. (P, G)
 - Sin lóbulos neuropodiales expandidos, segmentos abdominales sin lóbulos noto y neuropodiales, sin terminación digitiforme, branquias dorsales. (Fig. 7B)
 *N. mazatlanensis* García-Garza, de León-González & Tovar Hernández, 2019. (P)
- 4 Segmentos abdominales con lóbulos notopodiales reducidos y lóbulos neuropodiales expandidos, sin terminación digitiforme (Fig. 7C)..... *N. hemipodus* Hartman, 1960. (P, G)
- 5 Paquetes torácicos de setas insertados lateralmente.....6
 -Paquetes torácicos anteriores de setas insertados lateralmente, luego se insertan gradualmente hacia el dorso en los últimos segmentos posteriores8
- 6 Lóbulos notopodiales abdominales fusionados (Fig. 7D).....
 *N. angelicæ* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 1998. (P)
 - Lóbulos notopodiales abdominales separados.....7
- 7 Todos los segmentos torácicos teselados (Fig. 7E) *N. sonora* Kudenov, 1975. (P)
 - Algunos segmentos torácicos teselados (Fig. 7F)
 *N. landini* García-Garza & de León-González, 2015. (P)
- 8 Lóbulos notopodiales abdominales fusionados.....9
 - Lóbulos notopodiales abdominales separados (Fig. 7G)..... *N. abyssalis* Fauchald, 1972. (P)

- 9 Lóbulos notopodiales abdominales con terminaciones digitiformes; papilas dorsales dispersas en segmentos abdominales (Fig. 7H)
 *N. fauchaldi* García-Garza & de León-González, 2015. (P)
 - Lóbulos notopodiales abdominales sin terminaciones digitiformes; papilas dorsales ausentes 10
- 10 Todos los segmentos torácicos teselados (Fig. 8A) *N. magnus* Hartman, 1947. (P)
 - Algunos segmentos torácicos teselado 11
- 11 Lóbulos neuropodiales abdominales robustos, expandidos hacia el lado dorsal (Fig. 8B)
 *N. lobulatus* García-Garza & de León-González, 2015. (P)
 - Los lóbulos neuropodiales abdominales no se expanden dorsalmente 12
- 12 Noto y neuropodio formando una cresta alta alrededor de los segmentos abdominales (Fig. 8C)
 *N. cinctus* Fauchald, 1972. (P)
 - Noto y neuropodio sin crestas en segmentos abdominales 13
- 13 Últimos dos o tres segmentos torácicos con mezcla de capilares y ganchos en el neuropodio (Fig. 8D).....
 *N. precocis* Hartman, 1960. (P)
 - Último segmento torácico con mezcla de capilares y ganchos en el neuropodio (Fig. 8E)
 *N. daueri* Ewing, 1982. (G)

Comentarios

- 1) *Notomastus aberans* Day, 1957 descrita para Sudáfrica y reportada por de León-González (1994) para la costa oeste de la península de Baja California; tras su análisis se encontró que en realidad corresponde a *N. polyodon* Gallardo, 1968.
- 2) *Notomastus lineatus* Claparède, 1870, descrita para Nápoles y reportada por Bastida-Zavala (1993), para Baja California Sur, al examinar los especímenes se determinaron como *D. parplatyceps* Kudenov, 1975.
- 3) *Notomastus tenuis* Moore, 1909, descrita para California; Fauchald (1972) la reporta para Baja California, Baja California Sur, Nayarit y Jalisco, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (1991, 1999) para el golfo de California. Sin embargo al examinar el material se ha observado que corresponden a *N. hemipodus*.
- 4) *Notomastus latericeus* Sars, 1851 descrita para Noruega y reportada para el golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1993a, 1993b, 1998); al examinar el material, los ejemplares mexicanos corresponden a *N. magnus* Hartman, 1947

Scyphoproctus Gravier, 1904

- 1 Placa anal en forma de plato con 10 pares de grupos de setas aciculares en el margen, con un total de 21-27 acículas *S. guadalupensis* Gillet, 1986 (G)
 – Con más de 10 grupos de setas aciculares en el margen de la placa 2
- 2(1) Con ojos bien definidos; placa anal en forma de embudo con 5 o 6 grupos de setas aciculares en el margen *S. oculatus* Reish, 1959. (P)
 – Con manchas oculares; placa anal en forma de plato con 5-7 grupos de setas aciculares en el margen *S. platyproctus* Jones, 1961(G)

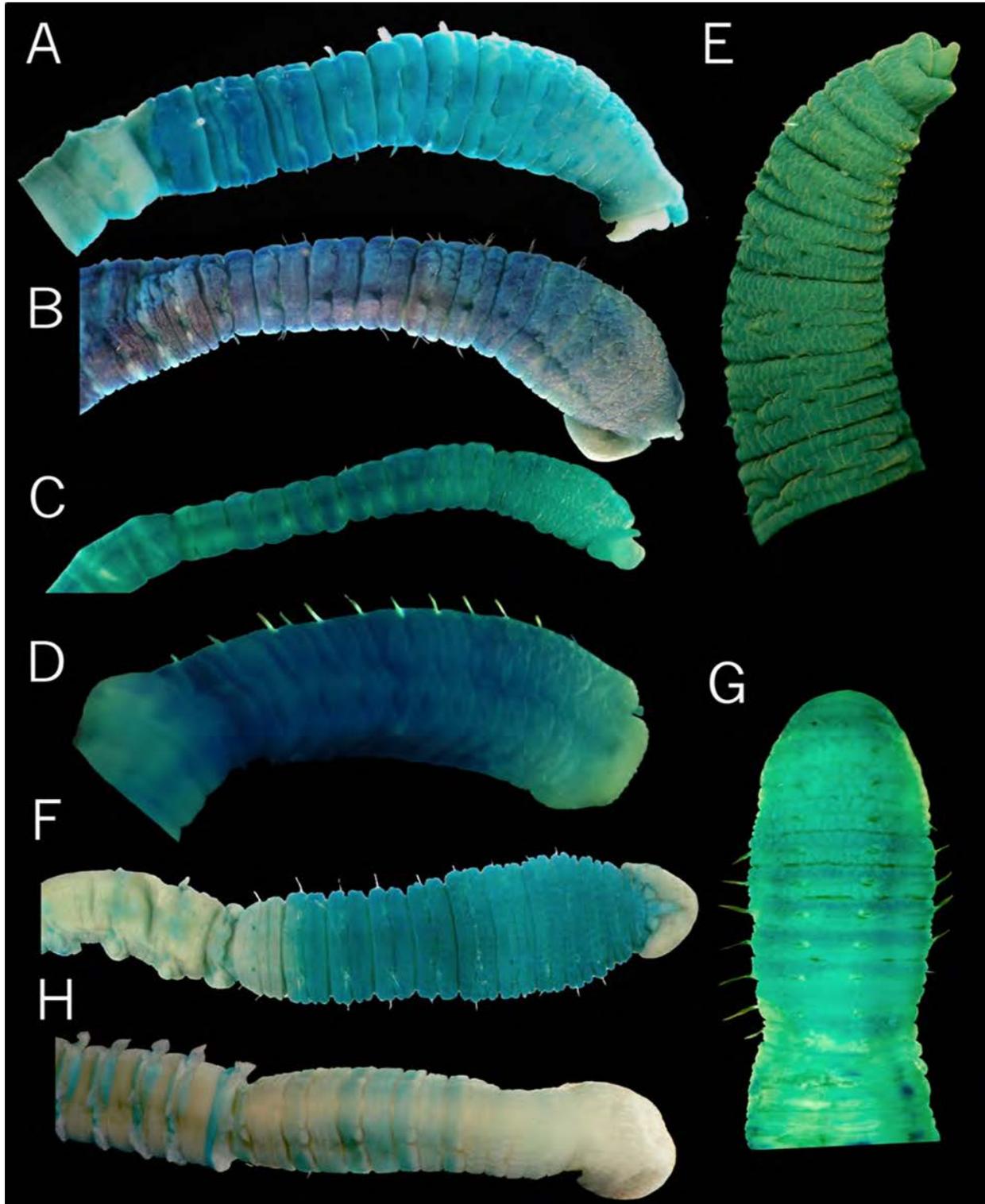


Figura 7. A) *Notomastus polyodon* VL; B) *Notomastus mazatlanensis* VD; C) *Notomastus hemipodus* VL; D) *Notomastus angelicae* VL; E) *Notomastus sonora* VL; F) *Notomastus landini* VD; G) *Notomastus abyssalis* VD; H) *Notomastus fauchaldi* VD (fotos A-G MEG-G).

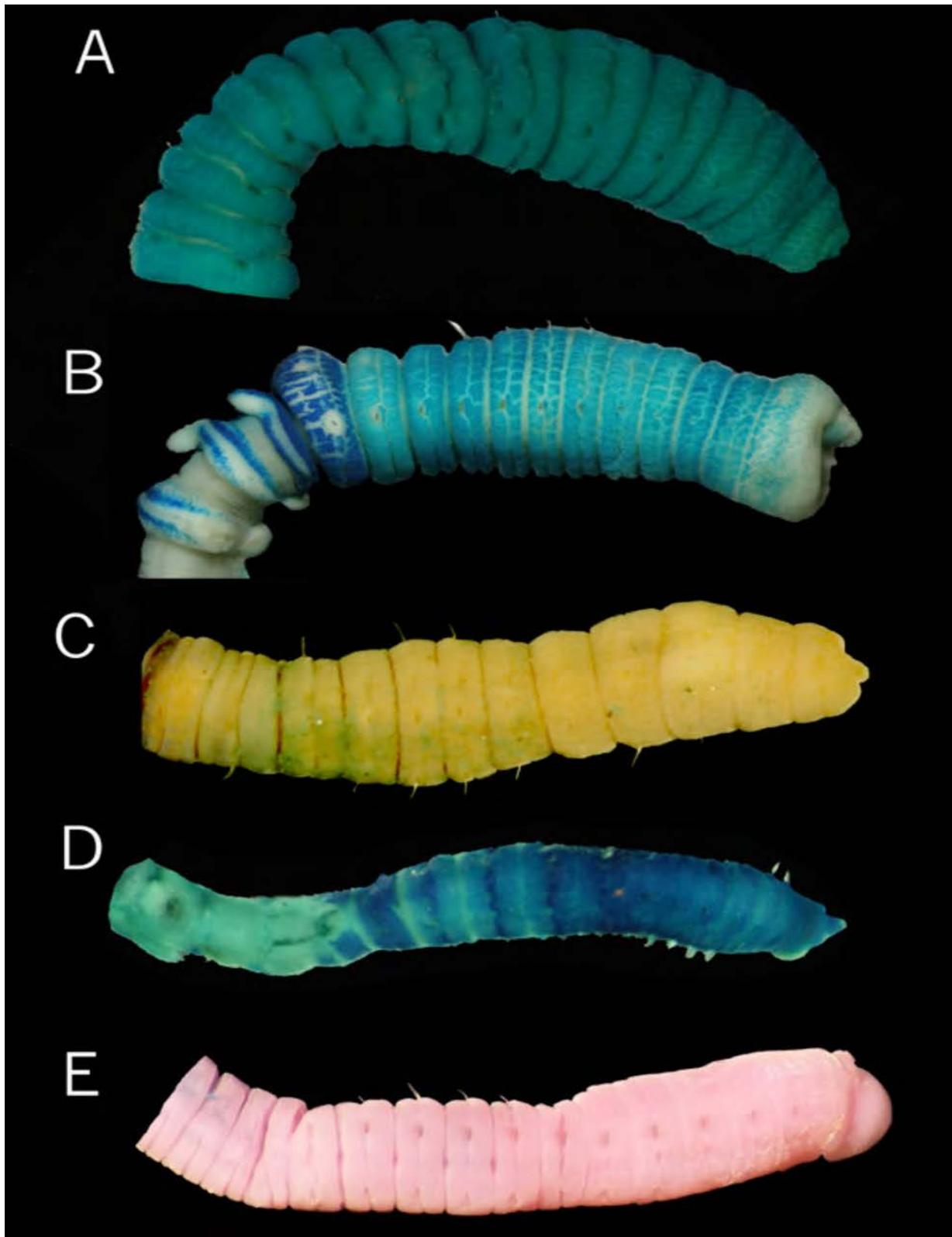


Figura 8. A) *Notomastus magnus* VL; B) *Notomastus lobulatus* VL; C) *Notomastus cinctus* VL; D) *Notomastus precocis* VD; E) *Notomastus daweri* VL. (fotos A-E MEG-G).

Agradecimientos

Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto “Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático” financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811). Agradezco las observaciones de Sergio Salazar Vallejo las cuales ayudaron a mejorar esta contribución.

Referencias

- Bastida-Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México Rev Invest Cient 4-1:11-39.
- Bastida-Zavala JR 1995 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, B.C.S., México Rev Zool 6:9-29.
- Blake JA 2000 Family Capitellidae Grube, 1862. In: Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Volumen 7 The Annelida Part 4. Polychaeta: Flabelligeridae to Sternaspidae (eds) J.A. Blake, B.Hilbig, P.H. Scott. Santa Barbara Museum of Natural History Santa Barbara California, pp 47-96.
- Eisig H 1887 Fauna and flora des Golfes von Neapel. Monogr Zool station Neapel. XVI. 16:831-835.
- Ewing RM 1982 A partial revision of the genus *Notomastus* (Polychaeta: Capitellidae) with a description of a new species from the Gulf of México. Proc Biol Soc Wash 95-2:232-237.
- Ewing RM 1984a Chapter 14 Capitellidae. In: Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Vol. 2:14-47 (eds) Uebelacker, JM, Johnson PG, Barry A. Vittor y Associates, Inc. Mobile, Alabama pp 47.
- Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7:1-155.
- Fauchald K 1977 The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28:1-190.
- Fauvel P 1943 Deux polychètes nouvelles. Bull Mus Hist Nat, Paris, 15:200-202.
- García-Garza ME 2009 Capitellidae Grube, 1862. In: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI, Sólis-Weiss (Eds) Poliquetos (Anelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 101-114.
- García-Garza ME, VD Hernández-Valdez & de León González JA 2009. Generic revision of *Notodasus* Fauchald, 1972 (Polychaeta: Capitellidae) with descriptions of four new species from the coasts of Mexico. Scientia Marina 73(4): 809-823. <https://doi.org/10.3989/sci-mar.2009.73n4809>
- García-Garza ME, & de León González JA 2009. *Dasybranchethus* (Annelida: Capitellidae) from Mexican Pacific, with a redescription of *Dasybranchethus fauveli* Journal of the Marine Biological Association of the UK. 89(7): 1437-1441. <https://dx.doi.org-10.1017-S0025315409000241>
- García-Garza, ME & de León-González, JA 2011 Review of the Capitellidae (Annelida, Polychaeta) from the Eastern Tropical Pacific region, with notes on selected species. ZooKeys, 151, 17-52. <https://doi.org/10.3897/zookeys.151.1964>
- García-Garza, ME, Harris, LH & de León-González, JA 2012 Redescription of *Notomastus hemipodus* Hartman 1945 and *N. tenuis* Moore, 1909 (Polychaeta: Capitellidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 125 (1), 1-11. <https://doi.org/10.2988/11-28.1>
- García-Garza, ME & de León-González, JA 2015 The genus *Notomastus* (Polychaeta: Capitellidae) in the Gulf of California, Mexico, with the description of three new species. Proceedings of the Biological Society of Washington, 128 (2), 176-189. <https://doi.org/10.2988/0006-324X-128.2.176>
- García-Garza, ME, de León-González, J.A. & Harris L.H. 2017 Relocation of *Dodecaseta McCammon & Stull, 1978* (Annelida, Capitellidae) in *Notodasus* Fauchald, 1972 Zookeys 715:93-101. Doi:10.3897-zookeys.715.13936.
- García-Garza ME, JA de León-González Tovar-Hernández MA 2019 Catalogue of *Notomastus* M. Sars, 1851 (Annelida, Capitellidae) and the description of a new species from the Gulf of California. Zootaxa 4577:249-273. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4577.2.2>
- Green KD 2002 Capitellidae (Polychaeta) from the Andaman Sea: Phuket Mar Biol Center Special Publ. 24: 249-343.
- Grassle JP & Grassle JF 1976 Sibling species in the marine pollution indicator Capitella (Polychaeta). Science 192:567-569.
- Hartman O 1947 Polychaetous annelids Part IV. Capitellidae. Allan Hancock Pac Exped, 10(4):391-481.
- Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Foundation. University of Southern California, Los Angeles, 812pp.

- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1993a New record of sedentary polychaetous annelids from the continental shelf of the Gulf of California. *Bull Mar Sci* 53:1027-1041.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1993b Distribución latitudinal y batimétrica de los anélidos poliquetos del orden Terebellomorpha de la plataforma continental del golfo de California, México. *Cuad Mex Zool* 1-2:65-72.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1998 Capitellids (Polychaeta:Capitellidae) from the continental shelf of the Gulf of California, with the description of a new species, *Notomastus angelicae*. *Proc Biol Soc Wash* 111:708-719.
- Hernández-Alcántara P., Solís-Weiss V. García Garza M.E. 2019 A new species of *Decamastus* Hartman, 1963 (Polychaeta: Capitellidae) from the Gulf of California, with remarks on its habitat. *Marine Biodiversity* 49:1123–1130. <https://doi.org/10.1007/s12526-018-0896-3>
- Pearson TH & R Rosenberg 1978 Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of marine environment. *Oceanography Mar Biol, Ann Rev* 16:229-311.
- Reish DJ 1955 The relationship of the polychaetous annelids to harbor pollution U.S. Public Health Rep 70:1168-1174.
- Reish DJ 1957 The relationship of the polychaetous annelid *Capitella capitata* (Fabricius) to waste discharges of biological origin U.S. Public Health Service, Biological Problems in Water Pollution. Cincinnati. Pp195-200
- Warren LM 1976 A review of the genus *Capitella* (Polychaeta: Capitellidae). *J Zool* 180:195-209.
- Warren LM. 1991 Problems in Capitellid Taxonomy. The Genera *Capitella*, *capitomastus* and *Capitellides* (Polychaeta). *Ophelia*, Supp 5:275-282.
- Warren LM PA Hutichings & S Doyle 1994 A revision of the genus *Mediomastus* Hartman, 1944 (Polychaeta: Capitellidae). *Rec Austra I Mus* 46:2

11. Chaetopteridae Audouin & Milne Edwards, 1833

Fernando Ruiz-Escobar¹, Andrea Glockner-Fagetti²
& J. Rolando Bastida-Zavala¹

¹Universidad del Mar, campus Puerto Ángel, Oaxaca
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)

²School of Biological Sciences, Victoria University of Wellington, Nueva Zelanda
rolando_bastida@yahoo.com.mx

Introducción

A nivel mundial la familia Chaetopteridae está conformada por 73 especies y tres subespecies válidas, agrupadas en cuatro géneros: *Chaetopterus* Cuvier, 1827, *Mesochaetopterus* Potts, 1914, *Phyllochaetopterus* Grube, 1863 y *Spiochaetopterus* Sars, 1853. Otros seis géneros fueron establecidos anteriormente: *Tricoelia* Renier, 1804, *Mesotrocha* J. Müller, 1846, *Telepsavus* Costa, 1861, *Ranzanides* Chamberlin, 1919, *Leptochaetopterus* Berkeley, 1927 y *Sasekumaria* Rullier, 1976, pero han sido sinonimizados, con alguno de los cuatro géneros actualmente válidos, por diversas causas (ver Moore *et al.* 2017: 1, para los detalles). La autoría de *Mesotrocha* es de acuerdo a Moore *et al.* (2017); sin embargo, Read & Fauchald (2020b) indican que la autoría es Leuckart & Pagenstecher *In*: Leuckart (1855), además de considerar que su especie tipo, *M. sexoculata* Leuckart & Pagenstecher *In*: Leuckart (1855), es una *species inquirenda*.

Todos los quetoptéridos son gusanos sedentarios tubícolas, con la excepción de *Chaetopterus pugaporcinus* Osborn, Rouse, Goffredi & Robison, 2007, que es mesopelágica (Osborn *et al.* 2007, Moore *et al.* 2017). Los quetoptéridos registrados en América tropical incluyen 25 especies registradas, pertenecientes a los cuatro géneros de la familia; 18 especies han sido registradas para el Pacífico oriental tropical, de las cuales ocho son registros cuestionables (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Nishi *et al.* 2009); dos quetoptéridos han sido registrados para la costa occidental de Baja California; para el golfo de México hay siete especies, seis de las cuales son cuestionables; mientras que para el Caribe se han

registrado cuatro especies, tres de ellas cuestionables (Perkins & Savage 1975, Salazar-Vallejo 1996, Perkins 1998) (Tabla 1).

El cuerpo de un quetoptérido es diferente al de cualquier otro poliqueto por poseer el cuerpo más heterómero, es decir, dividido en tres regiones (Figs. 1A, H–I, M, 2A), que se han denominado A, B y C, en orden anteroposterior (Crossland 1904), un par de palpos peristomiales acanalados y setas cortadoras robustas en el cuarto setífero de la región A (Britayev & Martin 2016, Moore *et al.* 2017).

Notablemente, *C. pugaporcinus* carece de setas cortadoras y su ubicación genérica fue resuelta con análisis moleculares, aunque se desconoce si se trata de ejemplares en estado adulto o larvas debido a que no se encontraron gametos (Osborn *et al.* 2007). Las setas cortadoras están presentes tanto en adultos como en etapas larvales (Bhaud 1983), y son utilizadas por los gusanos para cortar los tubos y/o para hacerles hoyos en algunas zonas. El cuerpo de algunas especies llega a medir hasta 60 cm de longitud total (Petersen & Fanta 1969), aunque muchos miden menos de 1 cm. En la mayoría de los quetoptéridos el cuerpo suele ser pálido en las regiones A y B y oscuro en la región C, que es donde llevan a cabo la digestión del alimento, observándose en organismos *in vivo* e incluso fijados (Fig. 2A, D).

Los tubos de los quetoptéridos pueden ser rectos, en forma de U (en *Chaetopterus*, Fig. 1N), en forma de L, J, o ramificados (Britayev & Martin 2016). Las especies de *Chaetopterus* y *Mesochaetopterus* construyen tubos con textura

apergaminada, opaca, mientras que los de las especies de *Phyllochaetopterus* y *Spiochaetopterus* son translúcidos (Rouse & Pleijel 2001). El cuerpo de los quetoptéridos puede ser frágil y en ocasiones puede romperse, por ello, hay que tratar de identificar ejemplares completos.

En cuanto a sus hábitos alimenticios, estos gusanos son conocidos por alimentarse de partículas en suspensión, propulsando agua a lo largo del cuerpo usando los notopodios o por contracción de los segmentos de la región B, y atrapando las partículas de alimento mediante los palpos y las bolsas de filtración, también llamadas bolsas de moco (Fig. 1N). El extremo posterior de las bolsas es atrapado por una cúpula ciliada que se ubica en el tercer anillo notopodial dorsal de la región B; los cilios de la cúpula se mueven hacia atrás y hacen una bola con el extremo recogido de la bolsa de moco; conforme se enrolla un extremo de la bolsa en la cúpula, se secreta una película mucosa adicional en la parte anterior (Barnes 1964, 1965).

Con respecto a su reproducción, Los quetoptéridos son gonocóricos, y se suele distinguir entre machos y hembras por la coloración, debido a la presencia de gametos, la parte posterior de los machos tiende a ser blanca y la de las hembras amarilla (Rouse & Pleijel 2001). Asimismo, Potts (1914) demostró que *Phyllochaetopterus prolifica* Potts, 1914 lleva a cabo la reproducción asexual, siendo una especie que forma masas de tubos que se entrelazan entre sí, hábito que comparte con al menos otras dos especies del género, que posiblemente también presentan reproducción asexual (Potts 1914).

Relacionado a lo anterior, los quetoptéridos exhiben procesos de regeneración muy desarrollados, no sólo con fines reproductivos, sino también como un mecanismo de defensa al autotomizar su cuerpo, provocado por un estímulo externo como un depredador o por estrés ambiental (Gravier 1909, Potts 1914). En *Chaetopterus*, el extremo anterior regenerará la parte posterior de manera normal siempre que la parte regeneradora, es decir, el extremo anterior, incluya no más de catorce segmentos; si el animal se corta detrás del decimocuarto segmento, la regeneración no sucede; incluso se ha observado que un sólo segmento de la región B que lleva parapodios aliformes (en forma de ala), puede

regenerar tanto la parte anterior como posterior de *Chaetopterus* (Brusca *et al.* 2016, Fig. 14.17A).

Las especies de Chaetopteridae se encuentran en todos los océanos, desde la zona litoral hasta profundidades abisales. Algunas especies construyen sus tubos en fondos lodosos y arenosos, mientras que otras los adhieren en sustrato rocosos (Nishi *et al.* 2009). Además de esto, se conoce una especie asociada a restos de ballenas a 2,892 m de profundidad (Nishi & Rouse 2014), y otra especie que al parecer es neoténica y holoplántica (Osborn *et al.* 2007).

Algunas especies son gregarias, como *Phyllochaetopterus pictus* Crossland, 1903, *P. prolifica* y *P. socialis* Claparède, 1869 (Potts 1914), pudiendo llegar a ser muy abundantes, formando densas acumulaciones de tubos en fondos litorales; estas agregaciones generalmente se forman en conjunto con colonias de anémonas zoántidas, formando un nicho habitado por especies de metazoarios de hasta 11 fila (Albano *et al.* 2006). Además, los tubos de los quetoptéridos sirven de refugio para otras especies de poliquetos, nudibranquios y cangrejos simbioses (Petersen & Britayev 1997, Britayev *et al.* 2017, Ekimova *et al.* 2019).

Morfología

La región cefálica está conformada por el prostomio y el peristomio; el primero es un pequeño lóbulo rodeado en gran medida por el peristomio, de tamaño mucho mayor, llegando a formar un collar que lo protege lateral y anteriormente. En ocasiones el prostomio tiene un par de ojos (Fig. 2E) y órganos nucleares. Todos los quetoptéridos poseen un par de palpos de longitud variable, algunos son cortos como los de *Chaetopterus*, y otros alcanzan la región media del cuerpo (Fig. 2A–B), como en *Phyllochaetopterus* o *Spiochaetopterus* (Rouse & Pleijel 2001).

La región anterior (A) es amplia, muscular y está compuesta por 9–18 segmentos cortos, anchos y aplanados (Fig. 2B). La mayoría de los parapodios son unirrámeos, es decir, sólo presentan notopodios. Las setas pueden ser lanceoladas (Fig. 1B), en forma de remo o aplanadas. En el notopodio del cuarto setífero de la región anterior (A4) los quetoptéridos (excepto *Chaetopterus pugaporcinus*) tienen desde una hasta 20 setas cortadoras gruesas (Fig. 1G, M) que sirven

para perforar el tubo, permitir que el agua fluya y, de ser necesario, salir del mismo. En *Phyllochaetopterus* existe un par de estructuras muy pequeñas en la base de los palpos que han recibido el nombre de cirros tentaculares o antenas; no obstante, al contar con una seta interna de soporte, su terminología correcta es la de notopodios peristomiales (Potts 1914, Bhaud *et al.* 1994, Wang & Li 2016). A lo largo del dorso de la región A hay un surco ciliado utilizado para transportar el alimento hacia la boca (Rouse & Pleijel 2001).

En la región media (B), donde se realiza la propulsión del agua, los setíferos suelen ser más amplios (Fig. 2C) en comparación con los de la región A. En *Chaetopterus*, el notopodio del segmento B1 (Fig. 1I) está extremadamente alargado por lo que recibe el nombre de aliforme, y posee setas internas envueltas en bolsas de moco especializadas para la alimentación. El segmento B2 tiene los notopodios fusionados de tal forma que semeja una estructura elaborada en forma de taza. Los segmentos B3–B5 tienen los notopodios fusionados en forma de remo para impulsar el agua a través del tubo. Los notopodios son relativamente simples y uniformes y a veces pueden ser multilobulados. Pueden tener, o no, setas internas que les proporcionan soporte. Los neuropodios tienden a ser bilobulados y llevan hileras de uncinos (Fig. 1C, J–K), con diferencias morfológicas útiles a nivel específico (Rouse & Pleijel 2001).

Es común en todos los quetoptéridos que la región posterior (C) esté compuesta por numerosos segmentos cortos con parapodios birrámeos (Fig. 1F), excepto en *Chaetopterus pugaporcinus*, que son unirrámeos. Los notopodios pueden ser digitados (Fig. 1I) o con lóbulos carnosos (Fig. 2D) y poseen setas internas, en tanto que los neuropodios presentan hileras de uncinos en forma de D. Los uncinos cuentan con hileras verticales de dientes (Fig. 1C, J–K). En todos los casos el pigidio es un lóbulo en donde se encuentra el ano terminalmente (Rouse & Pleijel 2001).

Sistemática

La primera especie de la familia Chaetopteridae, *Chaetopterus variopedatus* (Renier, 1804), fue descrita para el mar Adriático, como *Tricoelia*

variopedata, por Renier (1804). Posteriormente, Cuvier (1830) fue quien acuñó el nombre genérico *Chaetopterus*. Si bien, en algunos trabajos aparece Malmgren (1867) como el autor de la familia, la autoría correcta es de Audouin & Milne-Edwards (1833), quienes se refirieron a ella con anterioridad, aunque con el nombre no latinizado de Chètoptèriens.

Tradicionalmente, los quetoptéridos se han relacionado con los Spionidae Grube, 1850 y Cirratulidae Ryckholt, 1851, formando, junto con otras familias, el orden Spionida (Fauchald 1977b). Posteriormente, Rouse & Fauchald (1997, Fig. 73), a partir de análisis cladísticos usando caracteres morfológicos, sugieren que los quetoptéridos serían el grupo basal del clado Spionida, que a su vez se encuentra dentro del clado Canalipalpata. Asimismo, se ha demostrado con análisis moleculares que Chaetopteridae es un taxón monofilético, conteniendo dos clados, uno que incluye a *Mesochaetopterus* y *Chaetopterus*, y el segundo que contiene a *Phyllochaetopterus* y *Spiochaetopterus* (Osborn *et al.* 2007).

Otros análisis moleculares cambian drásticamente la ubicación de los Chaetopteridae entre los anélidos. Por ejemplo, Struck *et al.* (2011, Fig. 1), incluyendo sólo 34 taxones de anélidos, ubican a los quetoptéridos en la base del clado Annelida, incluso más abajo que los mizostómidos y sipúnculos. Más adelante, Weigert *et al.* (2014), usando un poco más de taxones de anélidos, confirma la posición basal de los quetoptéridos entre los anélidos, sólo con el clado Magelonidae-Oweniidae, por debajo de Chaetopteridae. Estas propuestas deberán tomarse con precaución, debido a que los análisis moleculares pueden cambiar sus conclusiones con respecto a las relaciones entre las familias de Annelida, si se incluyen más taxones y/o usan otros genes y proteínas (Harris *et al.* 2009).

Históricamente, se han atribuido distribuciones cosmopolitas a algunas especies de esta familia, especialmente *Chaetopterus variopedatus*, para la cual se han realizado numerosas sinonimias (Fauvel 1927, 1953, Hartman 1959). Sin embargo, estudios taxonómicos y filogenéticos en este siglo (Osborn *et al.* 2007, Martin *et al.* 2008, Nishi *et al.* 2009, Moore *et al.* 2017) han evidenciado la necesidad de una

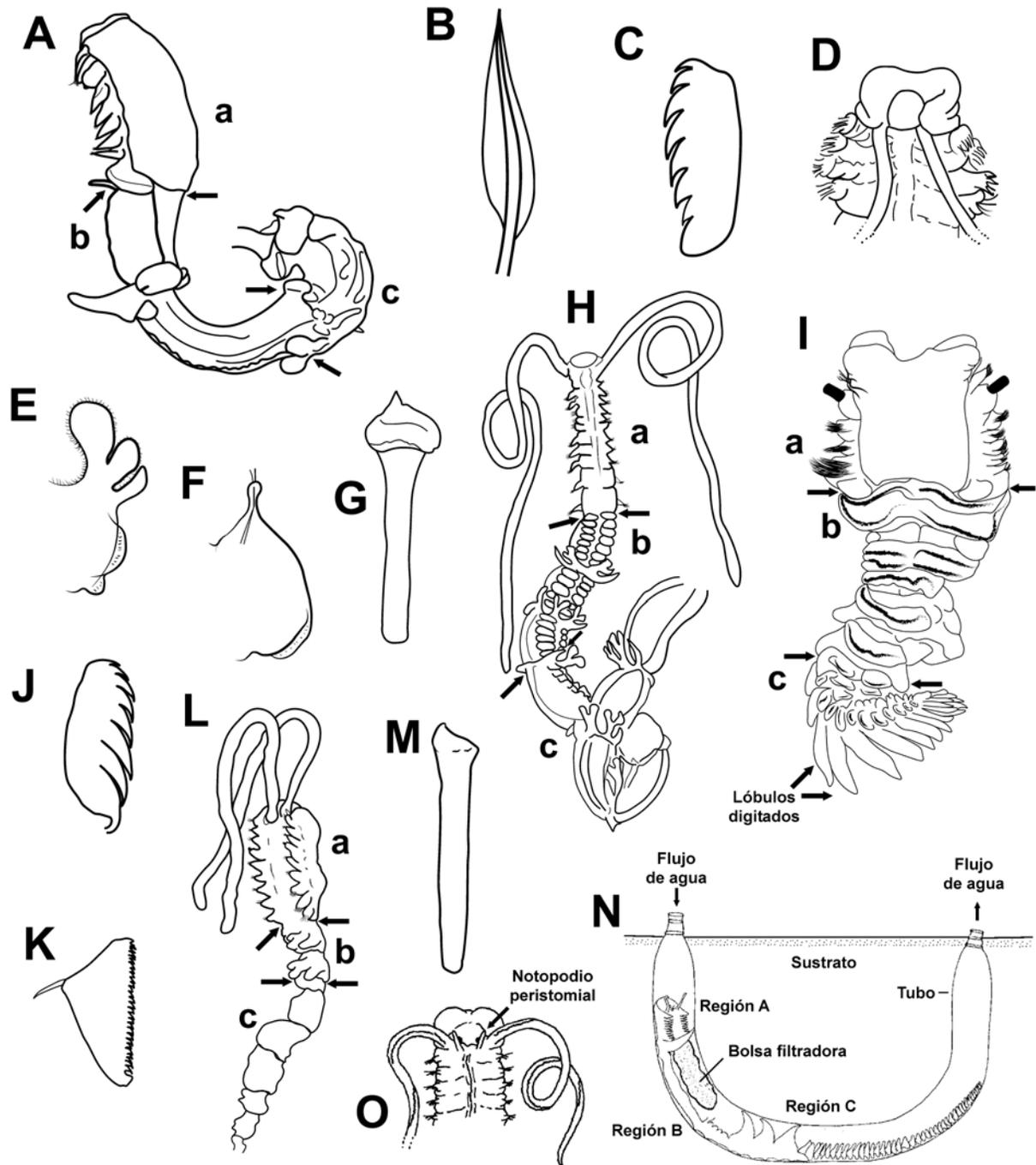


Figura 1. *Mesochaetopterus ecuadorica*: A) Cuerpo completo, vista dorsal (VD), B) notoseta de la región anterior, C) uncino neuropodial de la región media; *Spiochaetopterus monroi*: D) región anterior, VD, E) parapodio de región media, F) parapodio de región posterior, G) setas cortadoras del segmento A4, H) cuerpo completo, VD; *Chaetopterus charlesdarwinii*: I) cuerpo completo, VD, J) uncinos neuropodiales de la región media; *Phyllochaetopterus limicolus*: K) uncinos neuropodiales de la región media, L) cuerpo completo, vista ventral, M) setas cortadoras del segmento A4, N) *C. variopedatus* en posición de alimentación dentro de su tubo en U; *P. prolifica*: O) cabeza, VD. Clave A, H-I, L: a= región A, b= región B, c= región C; las flechas a ambos lados del cuerpo indican el final de una región. Modificadas de A-C, I-J: Nishi *et al.* (2009), D, K: Hartman (1969), E-F, O: Hobson & Banse (1981), G-H: Rouse & Pleijel (2001), N: Fauchald & Jumars (1979).

revisión profunda del género *Chaetopterus*, que actualmente cuenta con 18 especies válidas (Read & Fauchald 2020a), incluyendo a *Chaetopterus dewysee* Tilic & Rouse, 2020, descrita recientemente del sur de California.

Entre las obras que han estudiado a profundidad a la familia Chaetopteridae se encuentran los trabajos de Hobson & Banse (1981), Gilbert (1984) y Blake (1996). Por su parte, Bhaud (1977) realizó una revisión sobre *Phyllochaetopterus*, mientras que Gitay (1969) hizo la de *Spiochaetopterus*. Por otro lado, el análisis filogenético más reciente sobre la familia fue realizado por Moore *et al.* (2017), con base en morfología y secuencias de tres genes (COI, 28S y 18S) recuperando la monofilia de la familia, pero no la de los géneros, por lo que estos requieren una revisión formal. Los trabajos taxonómicos más relevantes para el Pacífico oriental tropical son los de Fauvel (1943), Hartman (1969), Kudenov (1975) y Nishi *et al.* (2009).

Claves de identificación

Las claves para especies de América tropical de este trabajo se basan principalmente en caracteres cuantificables (*e.g.*, número de setígeros, setas cortadoras), algunas características fueron obtenidas a partir de las descripciones originales, así como de las redescripciones y revisiones consultadas (McIntosh 1885, Monro 1928, Rioja 1931, Monro 1933, Berkeley & Berkeley 1941, Fauvel 1953, Hartmann-Schröder 1960, Gitay 1969, Kudenov 1975, Nishi *et al.* 2009, Tilic & Rouse 2020). Las localidades tipo de las especies registradas se obtuvieron a partir de las descripciones originales.

Después de cada especie se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en cuatro grandes regiones: Pacífico oriental tropical (**P**), el sur de California y costa occidental de Baja California (**B**), el golfo de México (**G**), el mar Caribe (**C**). Asimismo, cuando una especie es cuestionable en alguna de las regiones se indicó con la **Q**. Al final de cada clave puede haber comentarios particulares que son señalados con un exponente

Clave para géneros de quetoptéridos

- 1 Tubos traslúcidos, pueden estar cubiertos de arena y conchas pequeñas; un par de notopodios peristomiales pequeños (pueden ser inconspicuos) en la base de los palpos (Fig. 1O); generalmente gregarios *Phyllochaetopterus* Grube, 1863
- Tubos opacos, raramente traslúcidos; sin notopodios peristomiales; pueden ser gregarios o solitarios **2**

- 2(1)** Palpos más cortos que la región anterior; algunos notopodios de la región media fusionados dorsalmente *Chaetopterus* Cuvier, 1830
- Palpos más largos que la región anterior (Fig. 1H); notopodios de la región media no fusionados dorsalmente **3**

- 3(2)** Setígero A4 con numerosas setas cortadoras; notopodios de la región media unilobulados (excepto *M. mexicanus*); tubo opaco, no anillado, a veces cubierto por arena o conchas *Mesochaetopterus* Potts, 1914
- Setígero A4 con una (raramente dos) seta cortadora; notopodios de región media bi- o trilobulados (Fig. 1E); tubo semitransparente, anillado *Spiochaetopterus* Sars, 1853

Chaetopterus Cuvier, 1830

1 Región anterior (A) con 11 o más setíferos	2
– Región anterior (A) con 9–10 setíferos	3
2(1) Tubo en forma de J; región anterior (A) con 11–12 setíferos; con 12–14 pares de setas cortadoras en el setífero A4	<i>C. aduncus</i> Nishi, Hickman & Bailey-Brock, 2009 (P)
– Tubo en forma de U (Fig. 1N); región anterior (A) con 13–14 setíferos; con 13–15 pares de setas cortadoras en el setífero A4	<i>C. galapagensis</i> Nishi, Hickman & Bailey-Brock, 2009 (P)
3(1) Notopodios de la región anterior (A) no varían mucho en forma y tamaño	4
– Notopodios de la región anterior (A) varían notablemente en forma y tamaño (Fig. 1I)	5
4(3) Setas cortadoras con dientes	<i>C. variopedatus</i> (Renier, 1804) ¹ (P, Q; G, Q; C, Q)
– Setas cortadoras sin dientes	<i>C. dewysee</i> Tilic & Rouse, 2020 ² (B)
5(3) Tubo en forma de U; especies solitarias	6
– Tubo recto; especies de hábitos gregarios	7
6(5) Con palpos transparentes; setas cortadoras aplanadas apicalmente, asimétricas	<i>C. pergamentaceus</i> Cuvier, 1830 (C, G)
– Sin palpos transparentes; setas cortadoras no aplanadas apicalmente, simétricas	<i>C. macropus</i> Schmaroda, 1861 (P, Q)
7(5) Setífero A4 con 4–6 pares de setas cortadoras	<i>C. longipes</i> Crossland, 1904 (P, Q)
– Setífero A4 con 7–9 pares de setas cortadoras	<i>C. charlesdarwinii</i> Nishi, Hickman & Bailey-Brock, 2009 (P)

Comentarios

- 1) *Chaetopterus variopedatus*, descrita del Mediterráneo (Renier 1804), es, posiblemente, la especie de quetoptérico más frecuentemente registrada en los litorales de América tropical (ver Tabla 1), donde incluso se ha usado en estudios ecológicos y experimentales (e.g., Petersen 1984); sin embargo, es muy posible que en realidad se trate de otras especies, descritas en la región, que forman tubos en U, como *C. pergamentaceus* en el golfo de México y Caribe, y *C. galapagensis* en el Pacífico oriental tropical.
- 2) *Chaetopterus dewysee* fue descrita frente a San Diego, en fondos sublitorales someros (Tilic & Rouse 2020). Por su proximidad con México se incluye en la clave.

Mesochaetopterus Potts, 1914

1 Región media (B) con 2–3 setíferos	2
– Región media (B) con cuatro o más setíferos	8
2(1) Región media (B) con dos setíferos	3
– Región media (B) con tres setíferos	7
3(2) Setífero A4 con siete o menos pares de setas cortadoras	4
– Setífero A4 con más de siete pares de setas cortadoras	6
4(3) Región anterior (A) con 9–10 setíferos	<i>M. capensis</i> (McIntosh, 1885) (G, Q; C, Q)
– Región anterior (A) con 11 o más setíferos	5

- 5(4)** Región anterior (A) con 11–12 setíferos; setas cortadoras de color amarillo a pardo claro; peristomio bilobulado *M. sagittarius* (Claparède, 1870) (G, Q)
 – Región anterior (A) con 13 o más setíferos; setas cortadoras de color pardo oscuro a negro; peristomio unilobulado *M. minutus* Potts, 1914 (P, Q)
- 6(3)** Setífero A4 con 8–10 pares de setas cortadoras
 *M. ecuadorica* Nishi, Hickman & Bailey-Brock, 2009 (P)
 – Setífero A4 con 18 pares de setas cortadoras *M. laevis* Hartmann-Schröder, 1960 (P)
- 7(2)** Notopodio del segundo segmento de la región B modificado en dos alas amplias; sin borde dorsal en la región media *M. alipes* Monro, 1933 (P)
 – Notopodio del segundo segmento de la región media sin modificaciones; con un borde dorsal en la región media *M. taylori* (Potts, 1914) (G, Q)
- 8(1)** Región media (B) con 21 segmentos; notopodios unilobulados
 *M. rickettsii* Berkeley & Berkeley, 1941 (B)
 – Región media (B) con cuatro segmentos; notopodios bilobulados
 *M. mexicanus* Kudenov, 1975 (P)

Phyllochaetopterus Grube, 1863

- 1** Región anterior (A) con nueve setíferos (Fig. 1L) **2**
 – Región anterior (A) con más de nueve setíferos **3**
- 2(1)** Región media (B) con tres setíferos *P. claparedii* McIntosh, 1885 (C, Q)
 – Región media (B) con dos setíferos (Fig. 1L) *P. limicolus* Hartman, 1960¹ (P)
- 3(1)** Región anterior (A) con 12–15 setíferos; región media (B) con 18–26 setíferos; gregarios
 *P. socialis* Claparède, 1868¹ (P, Q)
 – Región anterior (A) con 12 setíferos; región media (B) con 4–12 setíferos; los tubos en ocasiones se entrelazan para formar grupos *P. prolifica* Potts, 1914 (P, Q)

Comentarios

- 1) *Phyllochaetopterus limicolus* fue descrita por Hartman (1960: 120) frente a California, desde la zona sublitoral a batial (76–1,248 m) y registrada en el Pacífico oriental tropical por Fauchald (1972: 201), a profundidades batiales del norte del golfo de California (320–1,248 m) y frente a Guatemala (3,615 m).

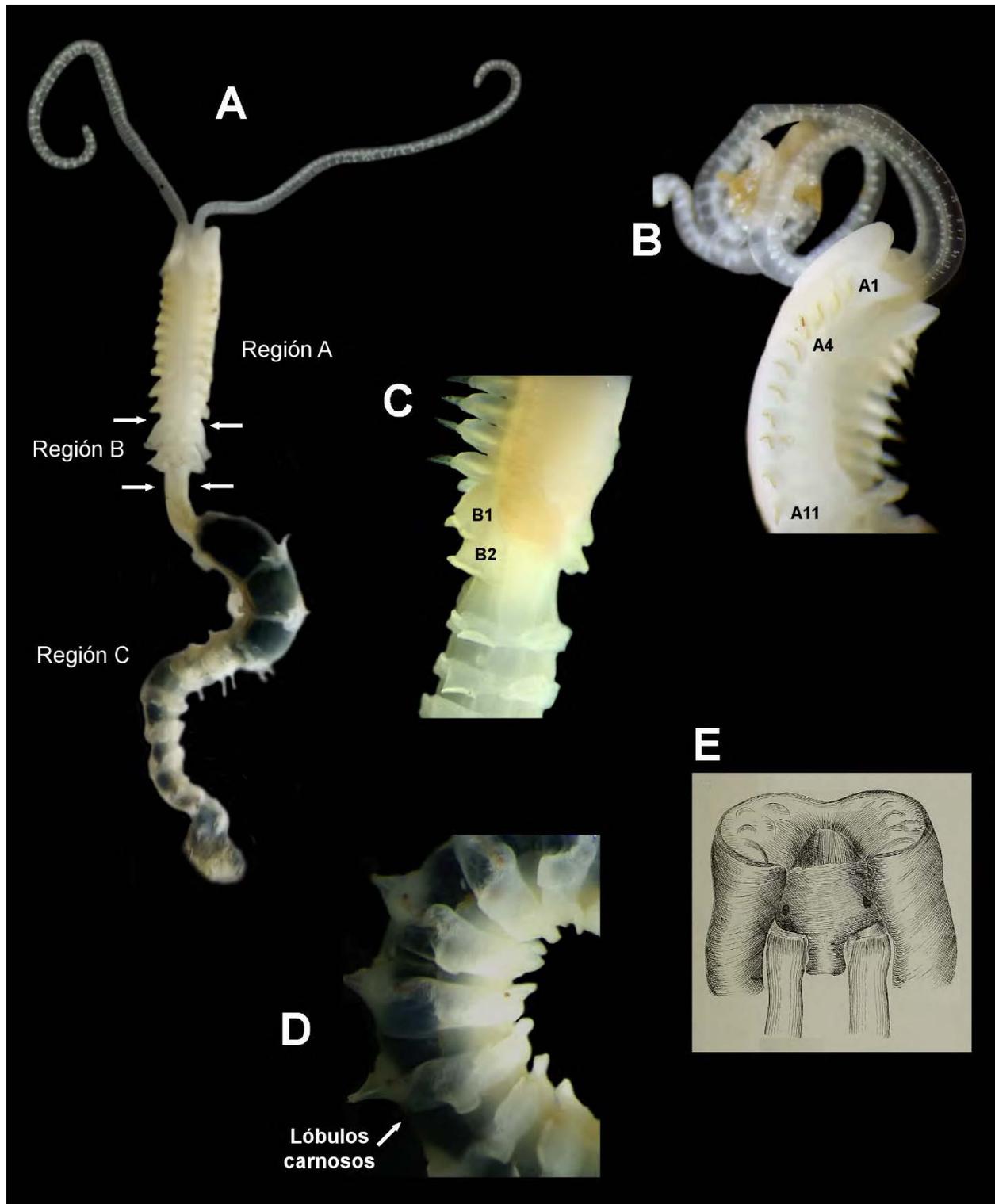


Figura 2. *Phyllochaetopterus* sp. A) cuerpo completo, vista dorsal (VD), con indicación de las tres regiones (A, B, C), B) detalle de la región anterior (A), vista lateral (VL), A1–A11 indican los segmentos de esta región, C) detalle de la región media (B), VL, B1–B2 indican los segmentos de esta región, D) detalle de la región posterior (C), VL, E) *Spiochaetopterus oculatus*, prostomio y ojos, VD. Modificada de E: Webster (1879). Fotos A–D: Fernando Ruiz-Escobar.

Spiochaetopterus Sars, 1856

- 1 Prostomio sin ojos (Fig. 1D) *S. monroi* Gitay, 1969¹ (P)
 – Prostomio con un par de ojos laterales (Fig. 2E) 2
- 2(1) Con más de 40 segmentos en la región B *S. pottsi* (Berkeley, 1927)² (P, Q)
 – Con menos de 40 segmentos en la región B 3
- 3(2) Una sola bolsa de filtración formada por el segundo segmento de la región B; glándula ventral oscura notable en setígero 6 o 7; glándula blanquecina en setígeros 7–9
 *S. costarum* (Claparède, 1868) (P, Q; G, Q)
 – Ocho o más bolsas de filtración formadas entre los segmentos dos y nueve de la región B; setígeros 5–6 o 7 con una glándula ventral oscura, seguida de una glándula blanquecina en los siguientes dos o tres setígeros *S. oculatus* Webster, 1879³ (G)

Comentarios

- 1) Monro (1933: 1052) registró para isla Gorgona, Colombia, a *Telepsavus costarum* Claparède, 1869, descrita del Mediterráneo. Posteriormente Gitay (1969: 16) revisó la caracterización de Monro y concluyó que sus ejemplares son diferentes a la especie nominal, debido a que tienen neuropodios no divididos en la región posterior y por no tener ojos, por lo que la propuso como una subespecie, *Spiochaetopterus costarum monroi* Gitay, 1969. Asimismo, Kudenov (1975) registró la subespecie para el norte del golfo de California. En este trabajo consideramos que, por sus características y la lejanía con respecto a la especie nominal, *S. monroi* es una especie válida.
- 2) Berkeley (1927) estableció con esta especie un nuevo género, *Leptochaetopterus* Berkeley, 1927, para una especie particularmente grande, de hasta 63 cm (Gitay 1969: 16). Posteriormente, Gitay (1969) consideró que debería considerarse como una subespecie en el género *Spiochaetopterus*, *S. costarum pottsi* (Berkeley, 1927), y en WoRMS se considera un sinónimo menor de *S. costarum* (Read & Fauchald 2020). No obstante, consideramos que hay suficientes caracteres morfológicos para separarlas como especies distintas, además de la lejanía entre las poblaciones (Mediterráneo versus Pacífico de Canadá).
- 3) Webster (1879) describió a *Spiochaetopterus oculatus* en Virginia, costa oriental de Estados Unidos. Gitay (1969: 15) consideró que, salvo los parapodios carnosos, los ejemplares de Estados Unidos son similares a *S. costarum*. Asimismo, Barnes (1965), apuntó que ambas especies tienen diferente mecanismo de alimentación, *S. costarum* usa una bolsa de filtración, mientras que *S. oculatus* emplea ocho o más bolsas de filtración. Por ello aquí consideramos a *S. oculatus* como una especie válida.

Agradecimientos

La crítica y cuidadosa revisión por parte de María Ana Tovar-Hernández (UANL) y Alexandra Rizzo (Universidade do Estado do Rio de Janeiro), mejoró la calidad del presente capítulo. Esta nueva versión del capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

Albano M, Seco Pon J & Obenat S 2006 Macrozoobentos asociado a los agregados de *Phyllochaetopterus socialis* Claparède, 1870 en el puerto de Mar del Plata, Argentina. *Inv Mar* 34(2): 197–203.

Audouin JV & Milne-Edwards H 1833 Classification des Annélides et description de celles qui habitent les côtes de la France. *Ann Sci Nat*, Paris, sér 1, 30: 411–425.

Barnes RD 1964 Tube-building and feeding in the chaetopterid polychaete, *Spiochaetopterus oculatus*. *Biol Bull* 127: 397–412.

Barnes RD 1965 Tube-building and feeding in the chaetopterid polychaetes. *Biol Bull* 129: 217–233.

Bastida-Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México. *Rev Inv Cient, UABCS* 4(1): 11–39.

Berkeley E 1927 A new genus of Chaetopteridae from the northeast Pacific with some remarks on allied genera. *Proc Zool Soc London* 97(2): 441–445.

Berkeley E & Berkeley C 1939 On a collection of Polychaeta, chiefly from the West Coast of Mexico. *Ann Mag Nat Hist Ser* 12(3): 321–346.

Berkeley E & Berkeley C 1941 On a collection of Polychaeta from Southern California. *Bull S Calif Acad Sci* 40(1): 16–60.

- Bhaud MR 1977 Note sur quelques représentants du genre *Phyllochaetopterus* (Annélides Polychètes) et observations au microscope à balayage des soies spécialisées. *Vie Milieu* 27: 11–33.
- Bhaud M 1983 Comparison of enlarged setae in larvae and adults of *Phyllochaetopterus verrilli* Treadwell (Polychaeta: Chaetopteridae). *Ophelia* 22(2): 257–263.
- Bhaud MR, Lastra MC & Petersen ME 1994 Redescription of *Spiochaetopterus solitarius* (Rioja, 1917), with notes on tube structure and comments on the generic status (Polychaeta; Chaetopteridae). *Ophelia* 40: 115–133.
- Blake JA 1996 Family Chaetopteridae Malmgren, 1867. *In*: Blake JA & Hilbig B (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 3, Santa Barbara Mus Nat Hist, California, 6: 233–251.
- Britayev TA & Martin D 2016 Chaetopteridae Audouin and Milne Edwards, 1833. *Handbook of Zoology Online*. De Gruyter. Consultado el 12 de septiembre de 2019 en: https://www.degruyter.com/view/Zoology/bp_029146-9_8
- Britayev TA, Mekhova E, Deart Y & Martin D 2017 Do syntopic host species harbour similar symbiotic communities? The case of *Chaetopterus* spp. (Annelida: Chaetopteridae). *PeerJ* 5: e2930.
- Brusca RC, Moore W & Shuster SM 2016 *Invertebrates*. 3a ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 1104 pp.
- Crossland C 1904 The Polychaeta of the Maldive Archipelago from the collections made by J. Stanley Gardiner in 1899. *Proc Zool Soc London* 74(1): 270–286.
- Cuvier G 1830 Le règne animal distingué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Déterville, Libr, Paris nouv éd 2, 3: 1–504.
- Dean HK 1996 Subtidal benthic polychaetes (Annelida) of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Rev Biol Trop* 44(3): 69–80.
- Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortés J 2012 Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. *Pac Sci* 66(3): 347–386.
- Ekimova I, Deart Y & Schepetov D 2019 Living with a giant parchment tube worm: a description of a new nudibranch species (Gastropoda: Heterobranchia) associated with the annelid *Chaetopterus*. *Mar Biodiv* 49(1): 289–300.
- Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. *Allan Hanc Monogr Mar Biol* (7): 1–575.
- Fauchald K 1977a Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. *Smith Contr Zool* 221: 1–81.
- Fauchald K 1977b The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser* 28: 1–188.
- Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 17: 193–284.
- Fauvel P 1927 Polychètes Sédentaires. *Faune de France* 16: 1–475.
- Fauvel P 1943 Annélides polychètes de Californie recueillies par L. Diguët. *Mem Mus Natl Hist Nat, nouv sér* 18(1): 1–32.
- Fauvel P 1953 The fauna of India including Pakistan, Ceylon, Burma and Malaya. *Annelida Polychaeta Allahabad Indian Press*, 507 pp.
- Ferrando A & Méndez N 2011. Effects of organic pollution in the distribution of annelid communities in the Estero de Urías coastal lagoon, Mexico. *Sci Mar* 75(2): 351–358.
- Gilbert KM 1984 Family Chaetopteridae Malmgren, 1867. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor Ass Mobile 7 vols, pp: 11.1–55.34.
- Gitay A 1969 A contribution to the revision of *Spiochaetopterus* (Chaetopteridae, Polychaeta). *Sarsia* 37: 9–20.
- Gobin J 1990 A checklist of marine polychaetous annelids (Polychaeta) from the Gulf of Paria, Trinidad, West Indies. *Caribb Mar Stud* 1: 37–47.
- Gravier C 1909 Contribution à l'étude de la régénération de la partie antérieure du corps chez les Annélides Polychètes. *Ann Sci Nat Zool* 9(9): 129–155.
- Harris LH, de León-González JA & Salazar-Vallejo SI 2009 Morfología, métodos, clave para familias y clasificación. *In*: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Hartman O 1939 The polychaetous annelids collected on the Presidential Cruise of 1938. *Smith Misc Coll* 98(13): 1–22.
- Hartman O 1959 Catalogue of the Polychaetous annelids of the world. *Occ Pap Allan Hancock Found* 23: 1–979.
- Hartman O 1960 Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins of Southern California. *In*: The benthic fauna of the deep basins off Southern California. *Allan Hanc Pac Exped* 22(2): 69–215.
- Hartman O 1969 Atlas of the Sedentary Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.
- Hartmann-Schröder G 1960 Zur Polychaeten-Fauna von Peru. *Beitr Neotropis Fauna* 2: 1–44.
- Hobson KD & Banse K 1981 Sedentary and archannelid polychaetes of British Columbia and Washington. *Can Bull Fish Aquat Sci* 209: 1–144.
- Kudenov JD 1975 Sedentary polychaetes from the Gulf of California. *J Nat Hist* 9: 205–31.

- Laverde-Castillo JJA & Rodríguez-Gómez H 1987 Lista de los poliquetos registrados para el Caribe colombiano, incluyendo comentarios sobre su zoogeografía. *An Inst Inv Mar Punta Betín* 17: 95–112.
- Leuckart R 1855 Ueber die Jugendzustände einiger Anneliden. *Arch Natur*, Berlin 21(1): 63–80.
- López-García E, San Martín Peral G, Caldera de Codina P & Capa Corrales M 1997 La fauna de anélidos poliquetos del Parque Nacional de Coiba (Panamá). In: Castroviejo S (ed) Flora y fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá): Inventario preliminar. DECI & Agencia Española Cooperación Internacional, pp: 57–73.
- Malmgren AJ 1867 Annulata Polychaeta Spetsbergiæ, Grœnlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslæ, 127 pp.
- Martin D, Gil J, Carreras-Carbonell J & Bhaud M 2008 Description of a new species of *Mesochaetopterus* (Annelida, Polychaeta, Chaetopteridae), with redescription of *Mesochaetopterus xerecus* and an approach to the phylogeny of the family. *Zool J Linn Soc* 152: 201–225.
- Maurer D & Vargas JA 1984 Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Mar Biol* 81: 97–106.
- McIntosh WC 1885 Report of the Annelida Polychaeta collected by HMS Challenger during the years 1873–76. Report on the Scientific Results of the Voyage of HSM Challenger during the years 1872–76, 12: 1–554.
- Monro CCA 1928 Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–16, 45. On the Polychaeta collected by Dr. Th. Mortensen off the coast of Panama. *Vidensk Medd Fra Dansk naturh Foren* 85: 75–103.
- Monro CCA 1933 The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". *Proc Zool Soc Lond* 1933: 1039–1092.
- Moore JM, Nishi E & Rouse GW 2017 Phylogenetic analyses of Chaetopteridae (Annelida). *Zool Scr* 46(5): 596–610.
- Nishi E. & Rouse GW 2014 First whale fall chaetopterid; a gigantic new species of *Phyllochaetopterus* (Chaetopteridae: Annelida) from the deep sea off California. *Proc Biol Soc Wash* 12(4): 287–298.
- Nishi E, Hickman CP & Bailey-Brock JH 2009 *Chaetopterus* and *Mesochaetopterus* (Polychaeta: Chaetopteridae) from the Galapagos Islands, with descriptions of four new species. *Proc Acad Nat Sci Phila* 158: 239–259.
- Osborn KJ, Rouse GW, Goffredi SK & Robinson BH 2007 Description and relationships of *Chaetopterus pugaporcinus*, an unusual pelagic polychaete (Annelida, Chaetopteridae). *Biol Bull* 212: 40–54.
- Perkins TH 1998 Checklists of selected shallow-water marine invertebrates of Florida. *Florida Mar Res Inst Tech Rep* 3: 79–122.
- Perkins TH & Savage T 1975 A bibliography and checklist of polychaetous annelids of Florida, the Gulf of México, and Caribbean Region. *Florida Mar Res Publ* (14): 1–62.
- Petersen JA & Fanta ES 1969 On two new species of *Mesochaetopterus* (Polychaeta) from the Brazilian coast. *Beitrage Neotrop Fauna* 6(2): 120–136.
- Petersen ME 1984 *Chaetopterus variopedatus* (Renier) (Annelida: Polychaeta: Chaetopteridae): a species complex. What species are being used at MBL? *Biol Bull* 167: 513.
- Petersen ME & Britayev TA 1997 A new genus and species of polynoid scaleworm commensal with *Chaetopterus appendiculatus* Grube from the Banda Sea (Annelida: Polychaeta), with a review of commensals of Chaetopteridae. *Bull Mar Sci* 60(2): 261–276.
- Potts FA 1914 Polychaeta from the N.E. Pacific: the Chaetopteridae, with an account of the phenomenon of asexual reproduction in *Phyllochaetopterus* and the description of two new species of Chaetopteridae from the Atlantic. *Proc Zool Soc London* 67: 955–994.
- Read G & Fauchald K (ed) 2020a World Polychaeta database. Chaetopteridae Audouin & Milne Edwards, 1833. Consultado el 13 de julio de 2020 en: World Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdet&ails&id=326189>.
- Read G & Fauchald K (ed) 2020b World Polychaeta database. *Mesotrocha sexoculata* Leuckart & Pagenstecher in Leuckart, 1855. Consultado el 29 de agosto de 2020 en: World Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdet&ails&id=336436> on 2020-08-29
- Reish DJ 1968 A biological survey of Bahía de Los Angeles, Gulf of California, Mexico, 2. Benthic polychaetous annelids. *Trans San Diego Soc Nat Hist* 15: 67–106.
- Renier SA 1804 Prospetto della Classe dei Vermi, nominati el ordinati secondo il Sistema de Bosc. XV-XXVIII, Padua.
- Rioja E 1931 Estudio de los poliquetos de la península Ibérica. *Mem Acad Cienc Ex Fis Nat, Madrid* 2: 1–471.
- Rioja E 1941 Estudios Anelidológicos III: Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. *An Inst Biol, UNAM* 12: 669–746.
- Rioja E 1948 Estudios Anelidológicos XVIII: Observaciones y datos sobre algunos anélidos poliquetos del Golfo de California y costas de Baja California. *An Inst Biol, UNAM* 18: 517–526.
- Rioja E 1963 Estudios Anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. *An Inst Biol, UNAM* 33(1–2): 131–229.
- Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. *Zool Scr* 26(2): 139–204.
- Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford University Press, New York, 354 pp.
- Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An Inst Biol, UNAM* 67(1): 11–50.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista comentada y bibliografía de poliquetos (Polychaeta)

- del Pacífico oriental tropical. *An Inst Biol, UNAM* 75(1): 9–97.
- Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S, Hosel C, Kube M, Lieb B, Meyer A, Tiedemann R, Purschke G & Bleidorn C 2011 Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471: 95–98.
- Tilic E & Rouse GW 2020 Hidden in plain sight, *Chaetopterus dewysee* sp. nov. (Chaetopteridae, Annelida) – A new species from Southern California. *Europ J Taxon* (643): 1–16.
- Treadwell AL 1901 The polychaetous annelids of Porto Rico. *Bull US Fish Comm* 1900, 20(2): 181–210.
- Von Prael H, Guhl F & Gröl M 1979 Poliquetos de Gorgona. *In: Von Prael H, Guhl F & Gröl M* (eds) *Gorgona*. Futura, Bogotá, pp: 131–140.
- Wang Y & Li X 2016 A new species of *Phyllochaetopterus* Grube, 1863 (Polychaeta: Chaetopteridae) from Hainan Island, South China Sea. *Chinese J Ocean Limnol* 2016: 1–7.
- Webster HE 1879 The Annelida Chaetopoda of the Virginian coast. *Trans Albany Inst* 9: 202–269.
- Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH 2014 Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. *Mol Biol Evol* 31: 1391–1401

Tabla 1. Registros cuestionables o erróneos de quetoptéridos en América tropical.

Taxón	Registros	Comentario
<i>Chaetopterus longipes</i> Crossland, 1904	Islas Galápagos (Nishi <i>et al.</i> 2009)	Localidad tipo: Maldivas (océano Índico). La localidad tipo está muy alejada de las islas Galápagos, por lo que se considera remoto que se trate de la misma especie.
<i>C. macropus</i> Schmarnda, 1861	Islas Galápagos (Nishi <i>et al.</i> 2009)	Localidad tipo: Illawara, sureste de Australia. Localidad tipo está muy alejada de las islas Galápagos, por lo que es muy dudoso que se trate de la misma especie.
<i>C. variopedatus</i> (Renier, 1804)	Pacífico oriental tropical: Galápagos, Ecuador, y Gorgona, Colombia (Monro 1933, Fauchald 1977a, von Prael <i>et al.</i> 1979); islas Taboga y Coiba, Panamá (Fauchald 1977a, López-García <i>et al.</i> 1997); golfo de California (Berkeley & Berkeley 1939, Fauvel 1943, Rioja 1948, Kudenov 1975, Bastida-Zavala 1993). Golfo de México: Florida (Perkins & Savage 1975); norte del golfo (Gilbert 1984). Caribe: Colombia (Laverde-Castillo & Rodríguez-Gómez 1987); Trinidad y Tobago (Gobin 1990)	Localidad tipo: Mar Mediterráneo. Los registros en América son cuestionables, considerando a la lejanía al Atlántico oriental; algunos trabajos consideran a esta especie como cosmopolita (<i>e.g.</i> , Hobson & Banse 1981); no obstante, Nishi <i>et al.</i> (2009) realizaron un intenso trabajo taxonómico que ha evidenciado la diversidad de especies de <i>Chaetopterus</i> en el Pacífico oriental tropical.
<i>Mesochaetopterus capensis</i> (McIntosh, 1855)	Golfo de México: Norte del golfo (Gilbert 1984). Caribe: Trinidad y Tobago (Gobin 1990)	Localidad tipo: Sudáfrica. Fue descrita de aguas frías, por lo que su registro en el golfo de México y Caribe es cuestionable.
<i>M. minutus</i> Potts, 1914	Islas Galápagos (Monro 1933); isla Clipperton (Hartman 1939); Acapulco, Guerrero (Rioja 1941)	Localidad tipo: Islas de Cabo Verde, África occidental. Es poco probable que los registros del Pacífico oriental tropical sean la misma especie del Atlántico oriental.
<i>M. sagittarius</i> (Claparède, 1870)	Florida (Perkins 1998)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Es muy dudoso que esta especie se encuentre en las costas de Florida, siendo que es una especie de aguas templado-frías.
<i>M. taylori</i> Potts, 1914	Norte del golfo de México (Gilbert 1984)	Localidad tipo: Departure Bay, Vancouver, Canadá. El registro de esta especie para el norte del golfo de México (Gilbert 1984: 11.11) es cuestionable por la lejanía de su área de distribución natural.

Taxón	Registros	Comentario
<i>Phyllochaetopterus claparedii</i> McIntosh, 1885	Puerto Rico (Treadwell 1901)	Localidad tipo: Japón. La localidad tipo está muy alejada de Puerto Rico y el mismo Treadwell (1901: 205), dudó que fuese la misma especie de McIntosh (1885).
<i>P. prolifica</i> Potts, 1914	La Paz, Baja California Sur (Rioja 1963), litoral	Localidad tipo: Nanaimo, Canadá. La localidad tipo es de aguas frías, además, de que Potts (1914) la describió para el sublitoral (10–109 m), y el registro en La Paz es litoral.
<i>P. socialis</i> Claparède, 1870	Acapulco, Guerrero (Rioja 1941); golfo de Nicoya, Costa Rica (Maurer & Vargas 1984, Dean 1996)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Es poco probable que los registros de <i>P. socialis</i> en el Pacífico oriental tropical, sean la misma especie.
<i>Spiochaetopterus costarum</i> (Claparède, 1869)	Pacífico oriental tropical: Isla Gorgona, Colombia (Monro 1933, Fauchald 1977a, von Prael <i>et al.</i> 1979); golfo de California (Rioja 1963, Reish 1968); isla del Coco, Costa Rica (Dean <i>et al.</i> 2012). Golfo de México: norte del golfo (Gilbert 1984)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Los registros de esta especie en el Pacífico oriental tropical son dudosos, posiblemente se trate de <i>S. monroi</i> , descrita por Gitay (1969) para el Pacífico de Panamá, u otra especie aún no descrita. En el golfo de México, los registros podrían ser de <i>S. oculatus</i> , descrita de Virginia (Webster 1879).
<i>S. oculatus</i> Webster, 1879	Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004)	Localidad tipo: Virginia, costa oriental de USA. La inclusión de esta especie en el POT fue un <i>lapsus calami</i> .
<i>S. pottsi</i> (Berkeley 1927)	Estero Urías, Sinaloa (Ferrando & Méndez 2011)	Localidad tipo: Nanaimo, Canadá. La localidad tipo es de aguas frías, muy alejada del Pacífico oriental tropical.

12. Chrysopetalidae Ehlers, 1864

Christopher Cruz-Gómez¹, Sergio I. Salazar-Vallejo¹
& Zyanya G. Mora-Vallín²

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

2) Instituto Mexicano de Estudios Pedagógicos y Posgrado (IMEPP), Aguascalientes

Introducción

El nombre Chrysopetalidae se deriva del género tipo de la familia: *Chrysopetalum* Ehlers, 1864 que significa "pétalos dorados", debido a que las notosetas que cubren el dorso son planas, como pétalos, y de color dorado (Rouse & Pleijel 2001). Los crisopetálidos adultos son generalmente pequeños y frágiles; los más pequeños miden menos de un milímetro de largo y tienen alrededor de 20 segmentos (*i.e.*, *Hyalopale* Perkins, 1985, *Dysponetus* Levinsen, 1879), mientras que los más grandes alcanzan 10 centímetros de largo y hasta 400 segmentos (*i.e.*, *Paleanotus purpurea*, *Shinkai longipedata*, *Bhawania* spp.) (Miura & Ohta 1991, Darbyshire & Brewin 2015, Cruz-Gómez, en rev.). La morfología de estos poliquetos es variada; sin embargo, son usualmente reconocidos porque la mayoría de las especies posee paleas (notosetas aplanadas) o espinas distintivas sobre el dorso, que bien pueden cubrirlo total o parcialmente (Watson Russell 2000a, Rouse & Pleijel 2001, Watson 2015, Watson & Faulwetter 2017). Con menor representación, algunas especies simbióticas o de aguas profundas carecen de espinas o paleas (Aguado *et al.* 2013).

Son gusanos poco abundantes; sin embargo, se pueden encontrar alrededor del mundo entre las latitudes de 65°N y 65°S (Watson Russell 2000a, Watson & Faulwetter 2017), predominando en el bentos de aguas tropicales (Watson Russell 2000a). Su distribución batimétrica va desde la zona intermareal hasta profundidades de 6,000 m (Watson & Faulwetter 2017). Aunque la mayoría de las especies de crisopetálidos son marinos; también se reconocen formas de aguas salobres (*i.e.*, *Vigtorniella zaikai*) (Kisseleva 1992, Watson *et al.* 2016).

Este grupo de poliquetos se puede hallar en una gran diversidad de hábitats, típicamente en sustratos bióticos, como epibiontes de esponjas, corales, hidrozooos, briozooos, conchas de verméticos y bivalvos, tubos de poliquetos sabeláridos y serpúlidos, tunicados, así como en pastos marinos y macroalgas (Hartman 1961, Watson Russell 2000a, Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018, Salazar-Vallejo, obs. pers.).

También hay crisopetálidos en simbiosis (Calamyzinae) con bivalvos de ventilas hidrotermales, volcanes submarinos, poliquetos anfarétidos, crustáceos y pulpos (Rouse & Pleijel 2001, Aguado *et al.* 2013, Faulwetter & Watson 2017, Jimi *et al.* 2019, Ravara *et al.* 2019). Se pueden encontrar en fondos anóxicos de bahías, troncos hundidos, emanaciones frías de metano, ventilas hidrotermales, cadáveres de ballenas, e incluso se han descrito especies provenientes de granjas piscícolas (Kisseleva 1992, Watson Russell 2000b, Aguado *et al.* 2013). Asimismo, los crisopetálidos son comunes, más no abundantes, en sustratos abióticos como rocas, arena y muelles, formando parte de la fauna incrustante (Watson Russell 2000a, Aguado *et al.* 2003, Watson 2015, Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018).

Se conocen 91 especies de crisopetálidos a nivel mundial, pertenecientes a 30 géneros (Watson *et al.* 2019). De acuerdo con Aguado *et al.* (2013), la familia ha sido agrupada en tres subfamilias: Dysponetinae Aguado, Nygren & Rouse, 2013, Calamyzinae Hartmann-Schröder, 1971 y Chrysopetalinae Ehlers, 1864. En el Pacífico tropical de América se han registrado 24 especies y 14 géneros (Cruz-Gómez, en rev.); y en el Atlántico tropical de América, 23 especies y 14 géneros (Watson *et al.* 2019).

Sistemática

Desde el descubrimiento de la familia Chrysopetalidae, su clasificación ha tenido cambios frecuentes. Los primeros autores relacionaban a los crisopetálidos con los gusanos escamosos (cf. Fauchald 1977), debido principalmente al género *Palmyra*, el cual fue incluido en Chrysopetalidae (Fauchald & Rouse 1997, Rouse & Pleijel 2001). Posteriormente, Watson Russell (1989) transfirió este género a la familia Aphroditidae, a pesar de que éste carece de escamas (Hutchings & McRae 1993).

Grube (1855) describió al primer crisopetálido, *Palmyra debilis*, que en un inicio fue colocado en la familia Palmyridae (=Aphroditidae Malmgren, 1867). Eventualmente se transfirió a la familia Chrysopetalidae, en el género tipo *Chrysopetalum*, ambos propuestos por Ehlers (1864). Previamente, Schmarda (1861) había establecido los géneros *Paleanotus* y *Bhawania*. Posterior al establecimiento de Chrysopetalidae, Levinsen (1879) agregó *Dysponetus*, el cuarto género de la familia hasta el siglo XIX. Ya en el siglo XX se establecieron 11 géneros más, dentro de estos se incluyeron a dos pertenecientes a las otrora familias Calamyzidae y Nautiliniellidae Miura & Laubier, 1990: *Calamyzas* Arwidsson, 1932 y *Nautilina* Miura & Laubier, 1989. Esta última presentó un problema de homonimia, por lo que fue necesario cambiar los nombres del género y de la familia propuesta, a *Nautiliniella* y Nautiliniellidae, respectivamente (Miura & Laubier 1990).

La familia Calamyzidae fue encontrada como un ectoparásito de poliquetos del género *Amphicteis* (Grube, 1850), y representada por una sola especie nominal, *Calamyzas amphictenicola* Arwidsson, 1932. Esta especie fue previamente relacionada con la familia Syllidae (Glasby 1993). Por otro lado, la familia Nautiliniellidae fue hallada en unos bivalvos vesicómidos (*Abyssogena phaseoliformis* (Métiver, Okutani & Ohta, 1986)). En esta última, los gusanos fueron reconocidos como miembros de un grupo único que fue propuesto como especie, género y familia nuevos (Miura & Laubier 1989).

Blake (1993) propuso cuatro géneros y redefinió a Nautiliniellidae al incluir a *Antonbruunia* Hartman & Boss, 1965, y al proponer

uno de sus nuevos géneros, *Santelma* Blake, 1993, para una especie descrita como pilárgido del Pacífico mexicano (*Pilargis mirasetis* Fauchald, 1972). Posteriormente, la familia fue restringida por Miura & Hashimoto (1996: 271), ya que rechazaron la inclusión de *P. mirasetis* porque "... tiene una antena media o sus restos y neuracícula anormalmente expuesta, mientras que carece de cirros parapodiales, ganchos neuropodiales, y una faringe muscular". No obstante, no hicieron comentario alguno sobre *Antonbruunia* ni lo enlistaron en la tabla de los géneros de la familia (Miura & Hashimoto 1996: 273). Dreyer *et al.* (2004) agregaron un género y una especie nuevos, enlistaron las especies conocidas y elaboraron una clave para todas las especies. No obstante, *Antonbruunia* no fue mencionado del todo y merece un comentario.

Durante la Expedición Internacional al océano Índico, a bordo del buque "Anton Bruun" se recolectaron especies de bivalvos lucínidos no conocidos, y al menos el 80% de estos contenían una pareja de poliquetos, también desconocidos. Los poliquetos fueron descritos como *Antonbruunia viridis* Hartman & Boss, 1965, dentro de Pilargidae. Hartman & Boss (1965: 181), consideraron que eran cercanos a los Pilargidae aunque presentaban diferencias en la forma de los parapodos, ausencia de ojos, presencia de antenas y dimorfismo sexual; esta última como la única diferencia notable. Sin embargo, este es un atributo que no se ha usado para distinguir entre familias, y no podría mantenerse como un carácter suficiente para separar al género en una familia independiente.

Más tarde, Fauchald (1977) pensó lo contrario y propuso una familia independiente, Antonbruunidae. Por otro lado, también se comentó que pertenece a los pilárgidos (Salazar-Vallejo 1987, Glasby 1993, Fauchald & Rouse 1997), o incluso a los nautiliniélidos como indicaron Martin & Britayev (1998: 246–247).

Recientemente Mackie *et al.* (2015) describieron a *Antonbruunia sociabilis*, y realizaron un análisis filogenético con marcadores moleculares mediante inferencia bayesiana, que ubicó a la familia (*A. sociabilis*) como un clado distinto a Chrysopetalidae, pero hermano a Pilargidae (*Ancistrotyllis* sp., *Sigambra* sp.). Esta última conclusión, permite mantener a Antonbruunidae como una familia independiente;

sin embargo, se sugieren futuras investigaciones que evidencien de forma clara al grupo hermano de la familia (Mackie *et al.* 2015, Aguado 2016). En cuanto a las afinidades morfológicas entre calamízinos (=nautiliniélidos) y antonbrúnididos, estas pueden ser atribuibles a que ambos grupos comparten una forma de vida simbiote con bivalvos de ventilas hidrotermales y emanaciones frías de metano (Aguado 2016).

Actualmente, el estudio integral de Aguado *et al.* (2013), quienes usaron datos moleculares y morfológicos, concluyeron que las otrora familias Calamyzidae y Nautiliniellidae se consideran clados derivados de los crisopetálidos, por lo que se incluyen dentro de la subfamilia Calamyzinae (Aguado *et al.* 2013, Watson & Faulwetter 2017, Ravara *et al.* 2019), modificación que adoptamos en esta nueva edición.

Con todos los cambios que ha presentado la sistemática de la familia, la que anteriormente se consideraba como la característica diagnóstica (presencia de setas doradas dorsales) ya no lo es. Actualmente se han considerado otras características que evidencian la monofilia del grupo: la presencia de un pliegue bucal y de un par de mandíbulas laterales (Watson & Faulwetter 2017). La familia se considera monofilética; no obstante, entre los géneros se han evidenciado parafilias. El género *Bhawania* Schmarda, 1861 es el ejemplo más ilustrativo. Este género fue establecido en tan sólo dos líneas (Schmarda 1861: 164), posteriormente Perkins (1985) lo redefinió, e indicó que es un género taxonómicamente inestable y problemático, principalmente por la caracterización tan amplia que se ha hecho de este y de sus especies. Lo anterior se demuestra con la propuesta de dos nuevos géneros a partir de especies de *Bhawania*, como *Paleaequor* Watson Russell, 1986 y *Arichlidon* Watson Russell, 1998.

A pesar de los cambios, aún se considera a la familia Chrysopetalidae como parte del orden Phyllococida (Watson *et al.* 2016).

Morfología

Con las adiciones en la composición de la familia Chrysopetalidae, los patrones morfológicos de la familia son contrastantes en las subfamilias (Fig. 1A–C). En este capítulo se abordará la descripción general de la morfología y de las estructuras de la familia, y se puntualizarán las particularidades de cada subfamilia con la intención de facilitar el entendimiento de las estructuras.

Los crisopetálidos poseen caracteres importantes tales como un pliegue bucal (Fig. 1E), una cabeza con apéndices complejos (Fig. 1D), neuro- y notosetas con cavidades múltiples o cameradas (Fig. 1H), y un par de mandíbulas como estiletos (Fig. 1F–G) (Watson & Faulwetter 2017, Watson 2020).

Cuerpo. El cuerpo en los calamízinos puede ser ligeramente deprimido, pero si los parápodos están muy desarrollados, entonces pueden parecer aplanados. El cuerpo en los disponétinos y crisopetálinos puede ser ligeramente deprimido y según parece en ejemplares maduros pueden verse cilíndricos. Por la presencia de los abanicos de paleas sobre la línea media dorsal, la superficie se percibe cóncava (*e.g.*, *Arichlidon*, *Chrysopetalum*), o como una superficie lisa, sin distinción entre los abanicos (*e.g.*, *Bhawania*).

Prostomio. El prostomio de los crisopetálidos puede ser reducido, redondeado o rectangular; puede o no presentar antena media y con un par de antenas laterales; tiene dos pares de ojos que pueden estar fusionados, o incluso faltar. Se ha mencionado que los calamízinos carecen de palpos y/o antenas, en cambio presentan apéndices homólogos a estas. La distinción definitiva de los apéndices sólo puede resolverse con estudios sobre la inervación, mediante histología o mediante microscopía láser confocal. Por la posición, hacia el margen anterior del prostomio, dichos apéndices podrían ser palpos y por eso en la sección siguiente se considerará que lo que faltan son las antenas.

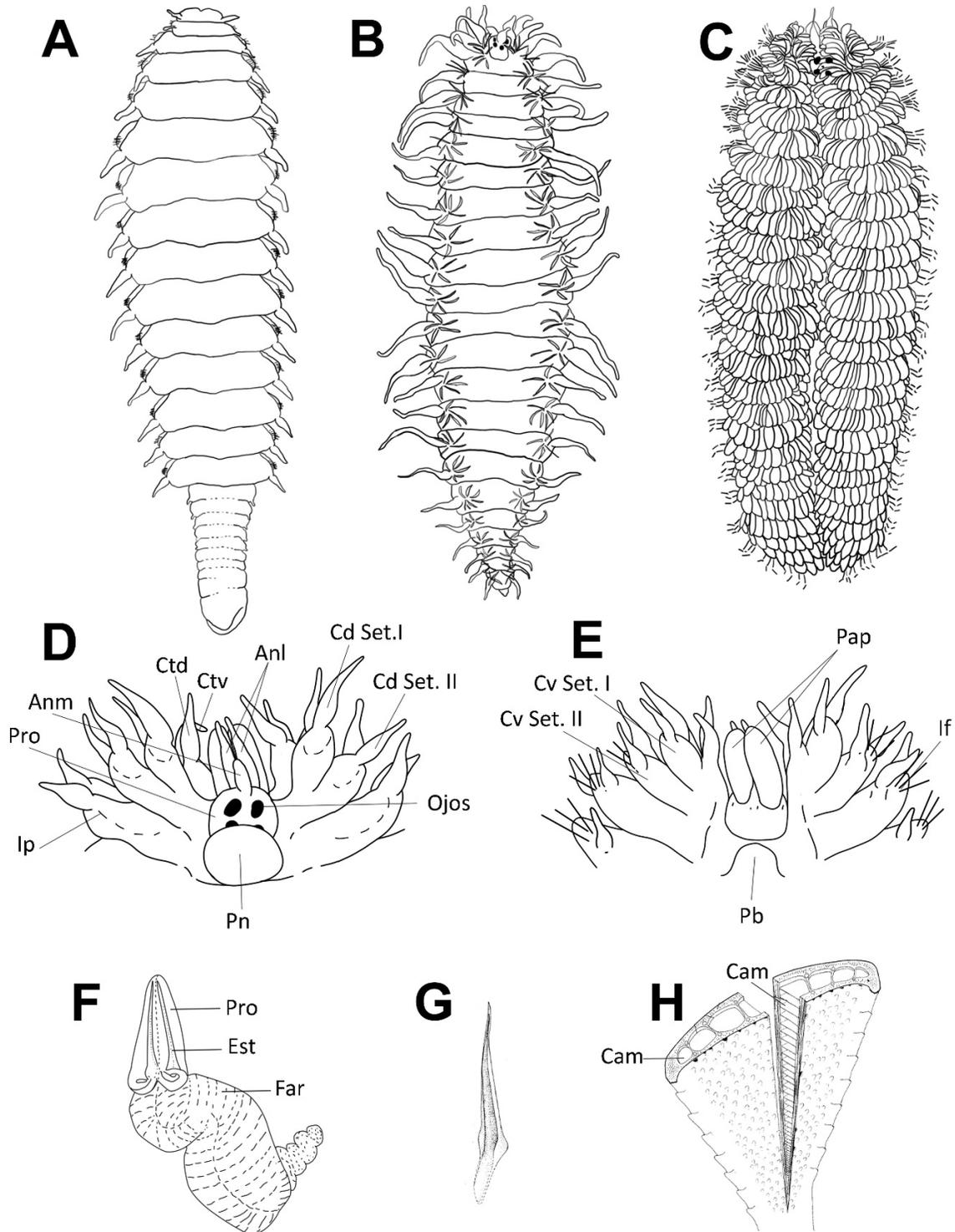


Figura 1. Características morfológicas de Chrysopetalidae. A) Calamyzinae, B) Dysponetinae, C) Chrysopetalinae, *Chrysopetalum* sp.: D) extremo anterior en vista dorsal (notosetas removidas), E) extremo anterior en vista ventral, H) palea con corte trasversal y sagital mostrando el canal medular camerado; *Paleaequor setula*: F) aparato bucal, G) estiléte. Abreviaturas: Anl= antena lateral, Anm= antena media, Cd= cirros dorsales, Cv= cirro ventral, Ctd= cirro tentacular dorsal, Ctv= cirro tentacular ventral, If= inserción del falcífero, Ip= inserción de la palea, Pb= pliegue bucal, Pn= papila nual, Pap= palpos, Set.= setífero. Modificadas de A: Miura & Laubier (1990), B: Darbyshire & Brewin (2015), C: Aguado *et al.* (2003), D, E: Cruz-Gómez (en rev.), F, G: Watson Russell (1986), H: Westheide & Watson Russell (1992).

Como una posible confirmación de esta perspectiva, en *Miura* Blake, 1993, los palpos están dirigidos ventralmente y separados medialmente, como ocurre en varios sílidos o pilárgidos.

En el resto de los crisopetálidos los palpos son anteriores a la boca (Fig. 1E). Con o sin papila nugal; cuando está presente puede ser glandular y fija, o ciliada y libre (Fig. 1D). En algunos calamízinos el peristomio parece reducirse al área periférica de la boca. Mientras que el segmento peristomial puede presentarse desarrollado con cirros tentaculares, como en *Flascarpia* Blake, 1993 (Fig. 3D) o en *Thyasiridicola* Miura & Hashimoto, 1996; puede estar reducido como en *Iheyomytilidicola* Miura & Hashimoto, 1996, *Laubierus* Blake, 1993 (Fig. 3A), *Miura*, *Petrecca* Blake, 1990 y *Vesicomycicola* Dreyer, Miura & van Dover, 2004 (Fig. 3G–H), o fusionado a los primeros parápodos como en *Bhawania* Schmarda, 1861 (Perkins 1985, Watson Russell 2000a); o faltar por completo con lo que el peristomio estaría reducido al área alrededor de la boca (*Mytilidiphila* Miura & Hashimoto, 1993, *Nautiliniella*, *Shinkai* Miura & Laubier, 1990 y *Natsushima* Miura & Laubier, 1990).

Parápodos. Los parápodos pueden ser sub-birrámeos (Fig. 3C, F, J), o birrámeos (Fig. 2A) por lo que pueden presentar o no notosetas. El cirro dorsal a menudo es folioso, digitiforme, corto o bien desarrollado. El neurópodo es un lóbulo ventral que puede ser folioso, cilíndrico o laminar con un número variable de setas.

En los crisopetálinos, el arreglo de los primeros tres parápodos anteriores permite reconocer dos grupos morfológicos. El grupo uno son gusanos con el segmento 1 aqueto, con cirros dorsal y ventral; el segmento 2 con noto- y neurosetas y solo cirros dorsales; y desde el segmento 3, con noto- y neurosetas, cirros dorsales y ventrales. Algunos géneros pertenecientes a este grupo son: *Bhawania*, *Paleaequor*, *Strepternos*, *Arichlidon*, *Treptopale*, *Paleanotus* y *Hyalopale*. El grupo 2 son gusanos con el segmento 1 aqueto, con cirros dorsales y ventrales; el segmento 2 con setas pequeñas (cuando están presentes), cirros dorsales y ventrales; y desde el segmento 3, con noto- y neurosetas, y cirros dorsales y ventrales. Algunos géneros pertenecientes a este grupo son: *Chrysopetalum*, *Thrausmatos*, *Acanthopale* (Perkins

1985, Watson Russell 1986, Watson & Faulwetter 2017, Watson 2020).

Setas. Watson Russell (2000a) destacó a las neuro- y notosetas como caracteres diagnósticos en la identificación de los crisopetálinos, principalmente en estos últimos, las paleas presentan caracteres taxonómicamente importantes tales como la extensión a lo largo del dorso, así como su color, forma, ornamentación (costillas internas y tubérculos) y patrón de esta (Watson Russell 2000a). La composición setal puede verse modificada con relación en la edad de los ejemplares; de este modo, crisopetálinos juveniles pueden presentar espinas dorsales remanentes de sus estadios larvales (Watson 2020). De acuerdo con la estandarización de caracteres de Watson Russell (1986, 1998, 2015), los fascículos setales se dividen en dos grandes grupos: el fascículo dorsal (notosetas) conformado por únicamente paleas y el fascículo ventral (neurosetas) conformado por falcíferos y/o espiníferos, mientras que en cada parápodo las notosetas (paleas) se dividen en tres grupos principales y dos subunidades (Fig. 2A):

Paleas laterales: Están ubicadas en los bordes laterales de los parápodos, por debajo o marginales a la notacícula; son paleas estrechas, asimétricas, puntiagudas, usualmente sin costillas internas gruesas, ni ornamentaciones.

Paleas principales: Están insertas en casi toda la extensión del dorso, entre el grupo lateral y medio; son grandes y anchas, simétricas o no, con un número determinado de costillas longitudinales internas y comúnmente con ornamentaciones; los ápices de este grupo de paleas pueden describirse como ganchudos, puntiagudos, parcialmente hialinos o completamente hialinos.

Paleas medias: Están ubicadas sobre la línea media del dorso, encontrándose con las medias en la línea mediodorsal del otro parápodo del segmento; es un grupo con pocas paleas, en su mayoría curvas y se van reduciendo de tamaño, de este modo las más distales son mayores y rectas, mientras que las más proximales son menores y curvas. Como las paleas principales, estas paleas también tienen costillas internas, así como márgenes dentados. El género *Hyalopale* carece de este grupo de paleas, en su lugar presentan espinas medias.

Palea subunidad 1: Consiste en 1–2 paleas estrechas ubicadas entre el grupo lateral y el grupo principal; comparten características con las paleas principales; sin embargo, son más pequeñas y con menor número de costillas internas.

Palea subunidad 2: Generalmente es una sola palea estrecha ubicada entre el grupo principal y el medio, es una palea delimitante entre estos dos grupos.

En disponéticos y crisopetalinos hay setas compuestas con un manubrio camerado y una lámina o apéndice, que dependiendo la forma y posición reciben su nombre. Las neurosetas superiores presentan los apéndices más largos, con dientes cortos, y con punta aguzada y son llamados espiníferos (Fig. 2B); por otro lado, si presentan un apéndice corto, con dientes largos y con punta bidentada y truncada son llamados falcíferos (Fig. 2C) (Watson Russell 2000a, Rouse & Pleijel 2001, Aguado *et al.* 2013).

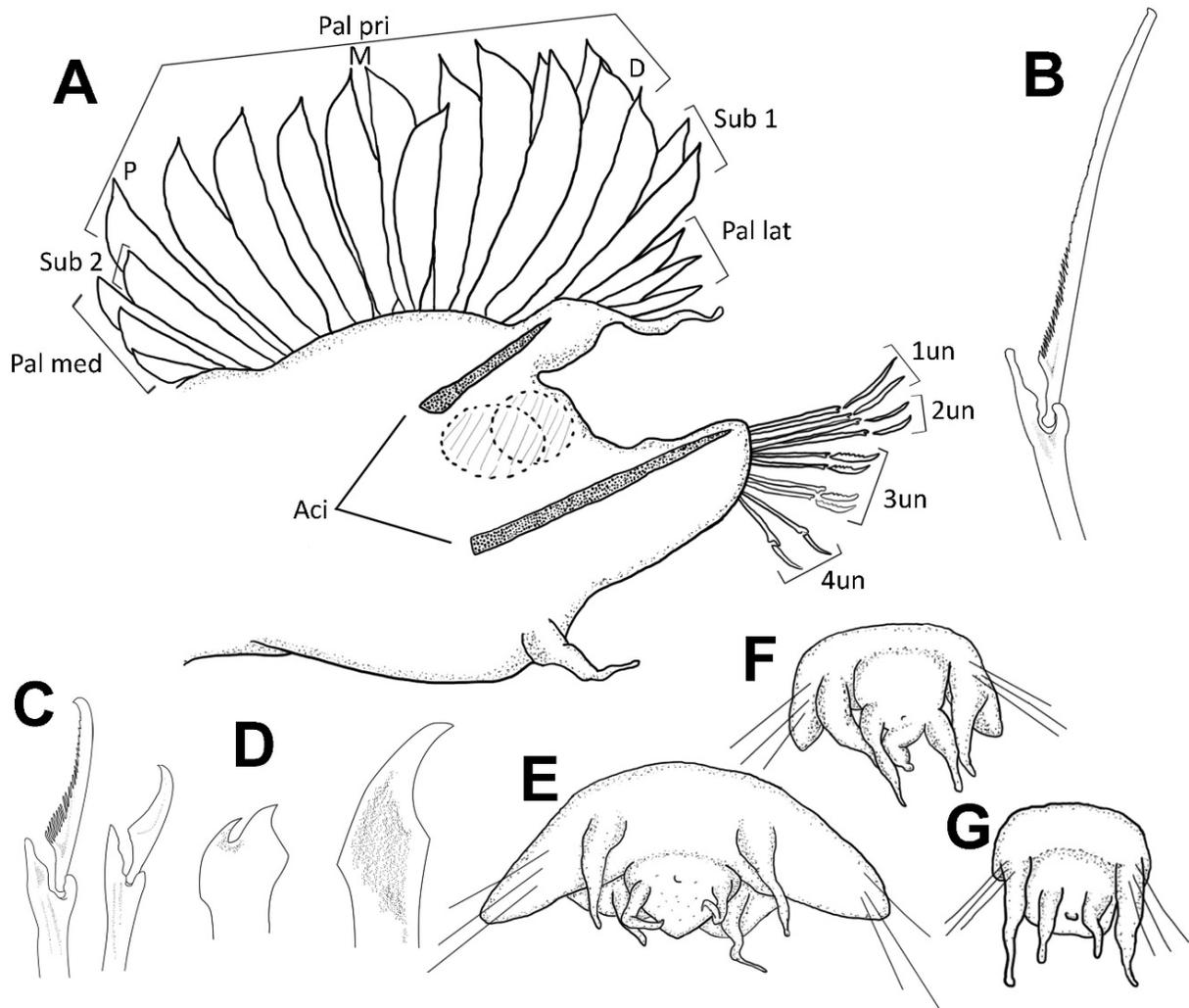


Figura 2. Características morfológicas de Chrysopetalidae. *Chrysopetalum* sp.: A) Parápodo, G) pigidio; *Arichlidon* sp.: B) Espinífero, C) falcíferos, E) pigidio; *Natsushima sashai*: D) Neurosetas; *Bhawania* sp.: F) Pigidio. Abreviaturas: Aci= acícula, D= distal, M= media, P= proximal, Pal lat= paleas laterales, Pal med= paleas medias, Pal pri= paleas principales, Sub= subunidad, Un= unidad. Modificadas de A: Cruz-Gómez & Bastida-Zavala (2018), D: dibujado desde la micrografía de Aguado & Rouse (2011), B–C, E–G) Cruz-Gómez (en rev.).

Así como las notosetas, las neurosetas son divididas de acuerdo con su posición (Watson Russell 1986):

Primera unidad: Compuesta por espiníferos con apéndices largos.

Segunda unidad: Compuesta por falcíferos medios superiores con apéndices largos y dentículos basales grandes.

Tercera unidad: Compuesta por falcíferos medios inferiores con apéndices medios y con dentículos basales medianos.

Cuarta unidad: Compuesta por espiníferos o falcíferos inferiores con apéndices cortos y basalmente lisos o con pocos dientes.

Subunidad 1: Son espiníferos cortos, adicionales o de repuesto, ubicados entre la primera y segunda unidad; esta subunidad está en segmentos posteriores de la mayoría de las especies.

Subunidad 2: Es un falcífero grueso y corto ubicado dentro de la cuarta unidad, sólo presente en algunas especies.

En los calamízinos endosimbiontes, las neurosetas son simples, y se distinguen por su tamaño relativo: pueden ser ganchos (Fig. 2D) o setas acompañantes (Fig. 3C) (Blake 1990, 1993). Los ganchos son falcados, con un diente distal aguzado, raramente redondeado y a veces con un diente accesorio; en algunos casos hay una serie de dentículos subdistales que semejan una seta anquilosada o trifurcada (Fig. 3I). Las setas acompañantes pueden faltar; cuando se presentan pueden ser bífidas como en *Natsushima*, o aristadas con el ápice curvo y el manubrio con un anillo de dentículos subdistales como en *Laubierus* (Fig. 3B).

Pigidio. El extremo posterior sufre una atenuación gradual y finaliza de forma redondeada. El pigidio puede ser redondo (Fig. 2G) o cónico (Fig. 2E), acompañado de 2 cirros anales, y a veces un cono ventral semejante a un tercer cirro (Fig. 2F). En los

calamízinos hay cirros anales sólo en especies de vida libre (Aguado & Ravara 2018).

Boca y tubo digestivo. La estructura bucal consiste en un pliegue bucal, una sección muscular y una sección eversible (faringe), esta última porta un par de estiletes que pueden ser curvos y cortos, o largos y rectos (Fig. 1F, G) (Watson & Faulwetter 2017).

En calamízinos, la presencia de una tumefacción muscular, parecida al proventrículo de los sílidos, pero menos desarrollada, se ha documentado en siete géneros (Fig. 3A, G–H). Falta por confirmar su presencia en *Flascarpia*, *Iheyomytilidicola*, *Petrecca* y *Thyasiridicola*. Además de los sílidos, los hesiónidos y los pilárgidos muestran un desarrollo parecido de la faringe. Otro atributo interesante, aunque menos documentado, es la presencia de ciegos entéricos laterales a lo largo del cuerpo. De estos grupos, sólo se presentan entre los pilárgidos que pertenecen a la subfamilia Pilarginae de Saint-Joseph, 1899 (Salazar-Vallejo & Harris 2006).

Claves de identificación

Las claves de identificación son para ambas costas tropicales de América, con base en las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Dean 2012, Cruz-Gómez, en rev.). Se tomó en cuenta las corrientes marinas dominantes y la dispersión larval de las especies, por lo que se incluyeron en la clave las especies registradas en aguas templadas de California.

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una letra entre paréntesis, la cual refiere la región en la que ha sido registrada: Costa occidental de la península de Baja California (**B**), mar Caribe hasta el norte de Brasil (**C**), golfo de México (**G**) y Pacífico oriental tropical (**P**), desde el golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular. Asimismo, las especies cuestionables, aquellas de distribución dudosa en una región, son indicadas con una **Q**. Al final de cada clave puede haber comentarios particulares que son señalados con un exponente.

Claves para subfamilias de Chrysopetalidae

- 1** Dorso sin paleas (Fig. 1A); si acaso sólo con espinas; con especies de aguas profundas y/o simbiontes Calamyzinae Hartmann-Schröder, 1971
 – Dorso cubierto por paleas anchas (Fig. 1C); especies de aguas someras y profundas Chrysopetalinae Ehlers, 1864 (*partim*)
 – Dorso cubierto por paleas estrechas o espinas (Fig. 1B); aguas someras y profundas **2**
- 2(1)** Papila nugal desarrollada y ciliada (Fig. 4A); presencia de costillas horizontales internas en las paleas (Fig. 4B) ... Chrysopetalinae (*partim*) ... *Acanthopale* San Martín, 1986
 *A. perkinsi* San Martín, 1986 (C)
 – Sin presencia de papila nugal; sin presencia de costillas horizontales internas en las paleas (Fig. 4C) ... Dysponetinae ... *Dysponetus* Levinsen, 1879
 *D. populonectens* Pleijel, Aguado & Rouse, 2012 (B)

Clave para géneros de la subfamilia Calamyzinae

- 1** Segmento tentacular bien desarrollado (Fig. 3D) **2**
 – Segmento tentacular reducido **3**
- 2(1)** Parápodos medianos con cirro dorsal menor que el lóbulo neurosetal (Fig. 3F); neurosetas falcadas, aguzadas, con dos dentículos redondeados subdistales (Fig. 3E)
 *Flascarpia alvinae* Blake, 1993 (C)
 – Parápodos medianos con cirro dorsal mayor que el lóbulo neurosetal: neurosetas falcadas, con un dentículo subdistal redondeado (Fig. 3T) *Santelma mirasetis* (Fauchald, 1972)¹ (P)
- 3(1)** Parápodos medianos con notacícula tan gruesa o más gruesa que la neuracícula (Fig. 3C); neurosetas simples como ganchos falcados y setas acompañantes aristadas, ambas con un anillo de dentículos subdistales (Fig. 3B) *Laubierus* Blake, 1993
 – Parápodos medianos con notacícula ausente o mucho más delgada que la neuracícula (Fig. 3J); neurosetas simples como ganchos falcados o simples (Fig. 3E, I, K, M), algunos con dentículos accesorios y una serie de dentículos subdistales **4**
 – Parápodos medianos con notacícula tan gruesa como la neuracícula; neurosetas compuestas (Fig. 3P, R) **5**
- 4(3)** Palpos visibles dorsalmente, sobresalen del margen prostomial **6**
 – Palpos ausentes o diminutos, ventrales, no visibles dorsalmente **7**
- 5(3)** Prostomio con antenas laterales largas (Fig. 3Q); neurosetas con los apéndices marcadamente dentados (Fig. 3R)
 *Micospina auribohorum* Watson, Carbajal, Sergeeva, Pleijel & Rouse, 2016 (P)
 – Prostomio con antenas laterales cortas (Fig. 3O); neurosetas con los apéndices ligeramente dentados y distalmente bifurcados (Fig. 3P)
 *Boudemos* Watson, Carbajal, Sergeeva, Pleijel & Rouse, 2016
- 6(4)** Parápodos posteriores con setas trifurcadas (Fig. 3I)
 *Vesicomycicola trifurcatus* Dreyer, Miura & van Dover, 2004 (C)
 – Parápodos posteriores con setas falcadas, sin dentículos accesorios (Fig. 3K)
 *Natsushima sashai* Aguado & Rouse, 2011 (P)
- 7(4)** Prostomio sólo con antenas laterales, neurosetas con ganchos subdistales (Fig. 3L)
 *Shinkai* Miura & Laubier, 1990
 – Prostomio sin antenas, neurosetas falcadas (Fig. 3M) *Miura spinosa* Blake, 1993 (P)

Comentario

- 1) El género *Santelma* Blake, 1993, propuesto para *Pilargis miraseta* (Fauchald, 1972), descrita para el Pacífico mexicano, parecía pertenecer al género *Otopsis* Ditlevsen, 1917, pero el estudio del material tipo permite mantenerlo en este grupo y no en los Pilargidae, como se indicó en la edición previa.

Claves para especies de calamizinos

Boudemos **Watson, Carbajal, Sergeeva, Pleijel & Rouse, 2016**

- 1 Notópodo largo y desarrollado (Fig. 3S) *B. flokati* (Dahlgren, Glover, Baco & Smith, 2004) (B)
 – Notópodo corto y poco desarrollado (Fig. 3N) *B. cf. flokati* Cruz-Gómez, en rev.¹ (B)

Comentario

- 1) Se diferencia de *Boudemos flokati* por el desarrollo del notópodo y de los cirros dorsales y ventrales.

Laubierus **Blake, 1993**

- 1 Setígero 10 corto ($\frac{1}{3}$ de la anchura corporal); parápodos medianos con lóbulo notacicular romo, notacículas emergentes *L. mucronatus* Blake, 1993 (C)
 – Setígero 10 largo ($\frac{1}{2}$ de la anchura corporal); parápodos medianos con lóbulo acicular aguzado, notacículas no emergentes *L. alvini* Aguado & Rouse, 2011 (P)

Shinkai **Miura & Laubier, 1990**

- 1 Setígeros anteriores (1–3) con hasta 10 ganchos **2**
 – Setígeros anteriores (1–3) con 15 ganchos; setígeros medianos y posteriores con 5–8 ganchos; notópodos cortos *S. semilonga* Miura & Hashimoto, 1996¹ (P, Q; C, Q)
 2(1) Setígeros medianos y posteriores con 3–5 ganchos falcados; cirros dorsales tres veces más largos que los neurópodos *S. fontefridae* Aguado & Rouse, 2011 (P)
 – Setígeros medianos y posteriores con 1–2 ganchos muy falcados; cirros dorsales más de cuatro veces más largos que los neurópodos
 *S. longipedata* Miura & Ohta, 1991² (P, Q; C, Q)

Comentarios

- 1) Registrado por Aguado & Rouse (2011: 122) para Costa Rica en la discusión de otra especie japonesa, *S. longipedata* Miura & Ohta, 1991.
 2) Aguado & Rouse (2011) indicaron que no hallaron diferencias entre los ejemplares del Pacífico oriental tropical y los japoneses, pero la comparación no fue entre ejemplares. Los ganchos muestran diferencias sutiles y aparentemente consistentes; el material tipo tiene el ápice del gancho más grueso y más corto (en ángulo mayor a 90°), así como una protuberancia subdistal menor, mientras que el material del Pacífico americano muestra el ápice más delgado (casi en ángulo recto con el manubrio), y la protuberancia subdistal es más prominente. Por ello, este registro también es considerado cuestionable.

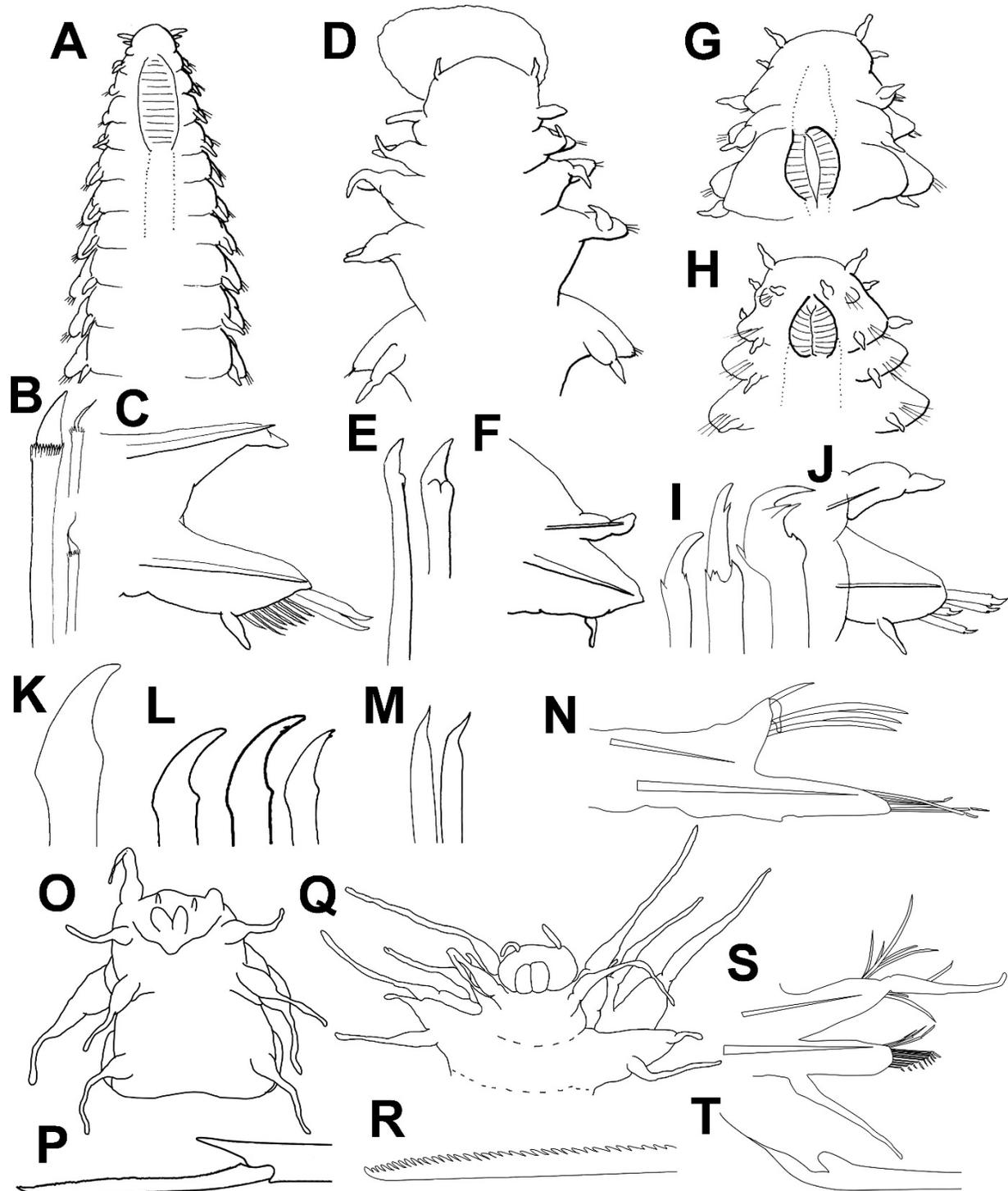


Figura 3. *Laubierops mucronatus*: A) Extremo anterior, B) setas acompañantes y ganchos, C) parápodo medio; *Flascarpia alvinae*: D) Extremo anterior, E) setas, F) parápodo medio; *Vesicomycicola trifurcatus*: G) Vista dorsal del extremo anterior, H) Vista ventral del extremo anterior, I) setas uni-, bi- y trifurcadas, J) Parápodo medio; *Natsushima sashai*: K) neurosetas; *Shinkai fontefribidae*: L) Neurosetas; *Miura spinosa*: M) Neurosetas; *Boudemos cf. flokati*: N) Parapodio, O) extremo anterior en vista ventral, P) neuroseta; *B. flokati*: S) Parapodio; *Micospina auribohorum*: Q) Extremo anterior en vista ventral, R) neuroseta; *Santelma mirasetis*: T) neuroseta. Modificadas de A–F, M: Blake (1993), G–J: Dreyer *et al.* (2004), K–L: Aguado & Rouse (2011), N–P: Cruz-Gómez (en rev.), Q–R: Watson *et al.* (2014), S: dibujado desde la micrografía de Dahlgren *et al.* (2004), T: Blake (1993).

Claves para géneros de la subfamilia Chrysopetalinae

- 1** Paleas principales de forma simétrica (Fig. 4K) **2**
 –Paleas principales de forma asimétrica (Fig. 5G) **5**
- 2(1)** Prostomio no visible entre los primeros segmentos (Fig. 4D), hasta 400 segmentos **3**
 – Prostomio visible entre los primeros segmentos (Fig. 4E), hasta 200 segmentos **6**
- 3(2)** Prostomio muy pequeño, sin ojos; dos fascículos de setas dorsales conformados por paleas estrechas (Fig. 4F) ... *Strepternos* Watson Russell, 1991
 *S. didymopyton* Watson Russell, 1991 (C)
 – Prostomio pequeño, con ojos; un sólo fascículo de setas dorsales conformado por paleas anchas (Fig. 4R–U) **4**
- 4(3)** Cirros dorsales desarrollados con cirrostilo retráctil (Fig. 4H); ápices de las paleas reticulados y frágiles (Fig. 4R) complejo *Bhawania goodei*
 – Cirros dorsales muy desarrollados con cirrostilo no retráctil (Fig. 4I); ápices de las paleas opacos y fuertes (Fig. 4S–U) complejo *Bhawania riveti*
- 5(1)** Paleas principales con tubérculos, ápices ganchudos (Fig. 5R–S, 6E–F); antena media anterior inserta entre el primer par de ojos **8**
 – Paleas principales sin tubérculos, ápices puntiagudos y/o aserrados (Fig. 5E–M); antena media inserta entre los dos pares de ojos *Chrysopetalum* Ehlers, 1864
- 6(2)** Paleas medias simétricas, ápices de las paleas hialinas (Fig. 6A)
 *Paleaequor* Watson Russell, 1986
 – Paleas medias asimétricas, ápices de las paleas no hialinas (Fig. 4G, J–K) **7**
- 7(6)** Paleas principales con muchos tubérculos (Fig. 4J–K); pares de ojos fusionados; cuerpo ancho y corto; pigidio con cono anal *Arichlidon* Watson Russell, 1998
 – Paleas principales con pocos tubérculos (Fig. 4G); pares de ojos no fusionados; cuerpo delgado y moderadamente largo; pigidio cuadrangular ... *Treptopale* Perkins, 1985
 *T. rudolphi* Perkins, 1985 (C)
- 8(5)** Notosetas laterales y medias como espinas (Fig. 5T); fibras musculares del estómago evidentes por transparencia *Hyalopale* Perkins, 1985
 – Notosetas laterales y medias como paleas (Fig. 6K); fibras musculares del estómago apenas visible por transparencia *Paleanotus* Schmarda (1861)

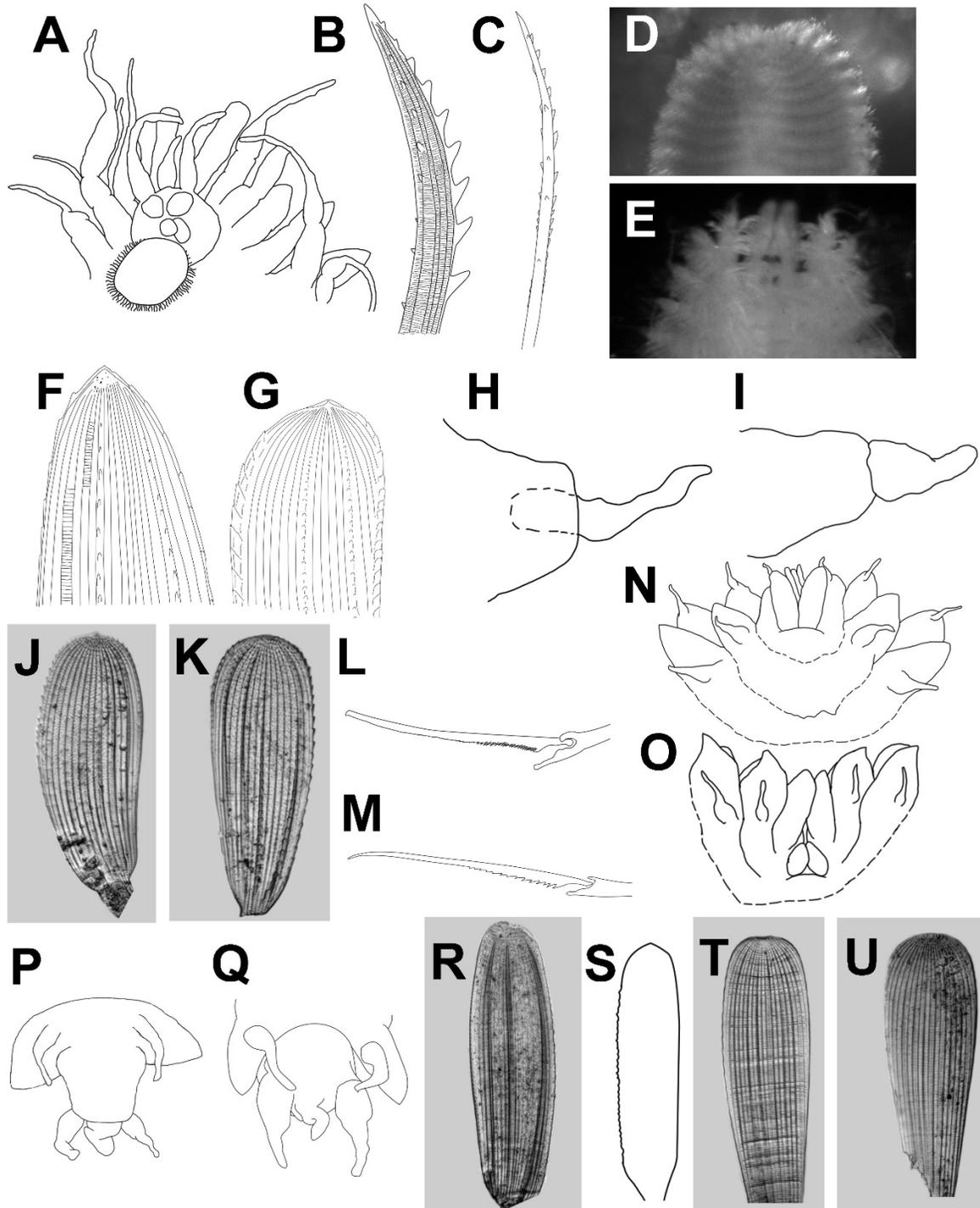


Figura 4. *Acanthopale perkinsi*: A) Extremo anterior, vista dorsal, B) notoseta; *Dysponetus populonectens*: C) notoseta; *Bhawania goodei*: Q) Extremo posterior, vista ventral; *Bhawania* sp. 1: D) Prostomio, H) cirro dorsal de segmentos medios, N) extremo anterior, vista ventral, R) palea principal; *Bhawania brunnea*: O) Extremo anterior, vista ventral, *B. riveti*: S) Palea principal; *Bhawania* sp. 2: U) Palea principal; E) *Chrysopetalum occidentale*: E) Extremo anterior, vista dorsal; *Strepternus didymopyton*: F) Sección distal de la palea principal; *Treptopale rudolphii*: G) Sección distal de la palea principal; *Paleanotus purpurea*: I) Cirro dorsal, T) palea principal; *Arichlidon* sp.: J) Palea principal; *A. watsonae*: K) Palea principal, L) unidad 1; *A. gathofi*: M) unidad 1. Modificadas de A–B: San Martín (1986), C: dibujado desde la micrografía de Pleijel *et al.* 2012, H–L, N, P, R, T–U: Cruz-Gómez (en rev.), F: Watson Russell (1991), G, Q: Perkins (1985), M: Watson Russell (2000b), S: Gravier (1910).

Claves para las especies de la subfamilia Chrysopetalinae

***Arichlidon* Watson Russell, 1998**

- 1 Ápices de las paleas principales sin proyección distal (Fig. 4K) 2
- Ápices de las paleas principales con una proyección distal puntiaguda (Fig. 4J)
..... *Arichlidon* sp. Cruz-Gómez, en rev.¹ (P)
- 2(1) Palpos cortos (tamaño similar al prostomio) y ovals; primera unidad con apéndice largo y recto (Fig. 4L) *A. watsonae* Cruz-Gómez & Bastida-Zavala, 2018² (P)
- Palpos largos (tamaño mayor al prostomio) y ovals; primera unidad con apéndice largo y falcado (Fig. 4M) *A. gathofi* Watson Russell, 2000b³ (C)

Comentarios

- 1) *Arichlidon* sp. se diferencia del resto de las especies del género por presentar sus paleas con un ápice puntiagudo.
- 2) *Arichlidon watsonae* fue reconocida originalmente como una especie dentro del género *Arichlidon* con base en las características de las notosetas (Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018); sin embargo, la inserción del grupo lateral, la forma de palpos y del pigidio indican que podría pertenecer a otro género (Watson Com. Pers. 2020). Una revisión fina de permitirá esclarecer su estatus genérico.
- 3) *Arichlidon gathofi* presenta cuatro formas del ápice de las paleas principales, que van desde redondeadas hasta cuadrangulares. Aparentemente, la forma está relacionada con una distribución específica dentro del Gran Caribe (Watson Russell 2000).

***Bhawania* Schmarda, 1861¹**

Complejo *Bhawania goodei*

- 1 Palpos largos, cilíndricos u ovalados (Fig. 4N); unidades neurosetales de segunda a cuarta con apéndices de tamaño similar 2
- Palpos cortos, ovalados (Fig. 4O); unidades neurosetales de segunda a cuarta con apéndices de tamaño progresivamente menores
..... *B. brunnea* Morgado & Amaral, 1981² (C)
- 2(1) Palpos cilíndricos, paleas principales regularmente con 16–19 costillas internas, pigidio redondo con dos cirros anales delgados y cortos (Fig. 4P)
..... *Bhawania* sp. 1 Cruz-Gómez, en rev.³ (P)
- Palpos ovalados, paleas principales regularmente con 18–20 costillas internas, pigidio redondo con dos cirros anales anchos y largos (Fig. 4Q) *B. goodei* Webster, 1884⁴ (C)

Comentarios

- 1) Grube (1868) describió a *Psectra oscura* (= *Bhawania oscura*) para las costas de Brasil, sin ser concreto y sin agregar ilustraciones. Grube mencionó que el ejemplar no poseía cirros dorsales, aunque es posible que no se haya percatado de su presencia. En esta clave se omitió esta especie debido a que no se encontraron caracteres de relevancia taxonómica que permitan una determinación.
- 2) Dentro de los comentarios de la descripción de *B. brunnea* se hizo énfasis en la reducción de tamaño de los apéndices de las neurosetas como carácter único; sin embargo, esto también se observa en otras especies del género. Los palpos cortos “de forma e tamaño semelhantes aos das antenas frontais” (Amaral & Nonato 1994), por ahora, se reconocen como un carácter único en esta especie. Se recomienda hacer la redescipción de la especie con el fin de encontrar caracteres que permitan diferenciarla del resto de las especies del género.
- 3) *Bhawania* sp. 1 se reconoce por presentar un bajo número de costillas internas en las paleas principales, además de tener el lóbulo neuropodial corto en segmentos medios.

- 4) Los registros de *B. goodii* en el Pacífico son cuestionables debido a la lejanía de la localidad tipo (Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018), es posible que las especies anteriormente referidas como tal pertenezcan a alguna otra especie.

Complejo *Bhawania riveti*

- 1** Ápices de las paleas con proyección distal aguzada muy marcada (Fig. 4S)
 *B. riveti* (Gravier, 1908)¹ (P; C, Q) **2**
 – Ápices de las paleas sin proyección distal, cuando está presente es reducida **2**
- 2(1)** Paleas principales de anchura uniforme a todo lo largo de la palea (Fig. 4T), paleas medias estrechas y curvas; cuerpo color violeta *Palaeanotus purpurea* Rioja, 1945² (P)
 – Paleas principales medialmente ensanchada (Fig. 4U, 5A), paleas medias anchas y ligeramente curvas; cuerpo color naranja pálido **3**
- 3(2)** Paleas medias curvas, ápices amplios (Fig. 5B).....
 *Bhawania* sp. 2 Cruz-Gómez, en rev.³ (P)
 – Paleas medias ligeramente curvas, ápices reducidos (Fig. 5D) **4**
- 4(3)** Paleas principales cortas, 2 veces más anchas que largas, con 12–14 costillas internas (Fig. 5A) *Bhawania* sp. 3 Cruz-Gómez, en rev.⁴ (P)
 – Paleas principales largas, 3–4 veces más anchas que largas, con 16–17 costillas internas (Fig. 5C) *Bhawania* sp. 4 Cruz-Gómez, en rev.⁵ (P)

Comentarios

- 1) La caracterización original de *Bhawania riveti* es muy breve y con pocas figuras, se recomienda la redescrición y propuesta de neotipo (Watson Com. Pers. 2017).
- 2) *Palaeanotus purpurea* tiene un estatus taxonómico complicado, ya que muestra caracteres morfológicos que la asemejan con *Bhawania* (Cruz-Gómez & Bastida-Zavala 2018). Previamente, Perkins (1985) indicó que esta especie no mostraba un emparejamiento morfológico con *Palaeanotus*, pero advirtió el parecido con las del género *Bhawania*.
- 3) *Bhawania* sp. 2 es similar a *Palaeanotus purpurea*; sin embargo, se diferencian en presentar paleas con la sección media ancha.
- 4) *Bhawania* sp. 3 se diferencia de resto de las especies de *Bhawania* en la forma de las paleas, las cuales son muy cortas y ensanchadas en la sección distal.
- 5) *Bhawania* sp. 4 se diferencia del resto de las especies de *Bhawania* en presentar las paleas más largas, casi dos veces más largas que el ancho del cuerpo.

Chrysopetalum Ehlers, 1864^{1, 2}

- 1** Paleas principales anchas simétricas o asimétricas (Fig. 5E–F); paleas altamente ornamentada con tubérculos o estrías transversales **2**
 –Paleas principales asimétricas, estrechas (Fig. 5J) o anchas (Fig. 5H); paleas ligeramente ornamentadas con tubérculos **4**
- 2(1)** Paleas principales simétricas y asimétricas, abanicos de paleas sólo con gránulos **3**
 –Paleas principales asimétricas y curvas, abanicos de paleas con estrías trasversas horizontales (Fig. 5E) *C. heteropalea* Perkins, 1985 (C)
- 3(2)** Paleas principales en forma de pétalo, con muchos tubérculos (Fig. 5F)
 *C. maculatum* (Aguado, Capa & San Martín, 2003) (P)
 – Paleas principales en forma de machete, con pocos tubérculos (Fig. 5G)
 *C. euryypalea* Perkins, 1985 (C)

- 4(1)** Todos los grupos de paleas anchas, con bordes ligeramente dentados y con ligera proyección distal puntiaguda (Fig. 5H) 5
 – Todos los grupos de paleas estrechas, con bordes fuertemente dentados y con una marcada proyección distal puntiaguda (Fig. 5J) 6
- 5(4)** Paleas sin capucha distal, antena media surge entre o delante de los dos pares de ojos; denticulos de los apéndices no alcanzan el borde falcado distal (Fig. 5H) *C. occidentale* Johnson, 1897^{3,4} (P)
 – Paleas con capucha distal, antena media surge entre los dos pares de ojos; denticulos de los apéndices llegan al borde falcado distal (Fig. 5I) *C. floridanum* Perkins, 1985 (C)
- 6(4)** Presencia de espinas pequeñas debajo de las paleas; áreas glandulares presentes solamente en los cirróforos dorsales y ventrales⁵ 7
 – Sin espinas debajo de las paleas; áreas glandulares presentes en cirróforos dorsales y ventrales y en el área interramal 8
- 7(6)** Paleas ligeramente anchas; apéndices de la primera unidad largos (dos veces el largo del apéndice de la segunda unidad) y curvos (Fig. 5Q) *C. hernancortezae* Perkins, 1985 (C)
 – Paleas ligeramente estrechas (Fig. 5J); apéndice de la primera unidad mediano (1.3 veces el largo del apéndice de la segunda unidad) y recto (Fig. 5P) *C. elegantoides* Aguado, Capa & San Martín, 2003 (P)
- 8(6)** Paleas principales con un sólo tipo: estrechas y largas (Fig. 5K, L) 9
 – Paleas principales con dos tipos: paleas estrechas y largas y por paleas anchas y cortas (Fig. 5M) *Chrysopetalum* sp. Cruz-Gómez, en rev⁶ (P)
- 9(8)** Todos los grupos de paleas de longitud similar, paleas muy estrechas (Fig. 5K) *C. elegans* Bush, 1900 (C)
 – Las paleas principales más centrales son más cortas que las laterales y medias, y paleas ligeramente más anchas (Fig. 5L) *C. cf. elegans* Cruz-Gómez, en rev.⁷ (P)

Comentarios

- 1) *Chrysopetalum elongatum*, fue descrita por Grube (1856) de Saint Croix, Islas Vírgenes, sin ilustraciones. De acuerdo con el seguimiento de Perkins (1985), no existe evidencia suficiente (no hay material tipo) que permita el esclarecimiento del estatus de la especie.
- 2) La descripción original de *Chrysopetalum macrophthalmum* Hartman-Schröder, 1959, de El Salvador, es ahora combinada dentro del género *Paleanotus* (Watson 2015).
- 3) De acuerdo con Perkins (1985), *C. paessleri* Augener, 1912 descrita del Pacífico de Nicaragua, es un sinónimo menor de *C. occidentale*. Sin embargo, él no revisó material del Pacífico oriental tropical por lo que se requiere una redescipción que esclarezca su estatus taxonómico.
- 4) El registro de *C. occidentale* de Gathof (1984), para el norte del golfo de México, se refiere a lo que posteriormente describió Perkins (1985) como *C. hernancortezae*.
- 5) El desarrollo de áreas glandulares en los cirróforos es un carácter que podría estar asociado al estado de madurez los individuos (Watson Com. Pers. 2020).
- 6) *Chrysopetalum* sp. se diferencia del resto de las especies del género en presentar gran variedad de formas en el grupo principal de las notosetas, y un cirróforo dorsal muy desarrollado.
- 7) *Chrysopetalum* cf. *elegans* requiere de una revisión minuciosa ya que puede tratarse de la especie hermana de *C. elegans*, o bien, de una especie no indígena en el Pacífico mexicano.

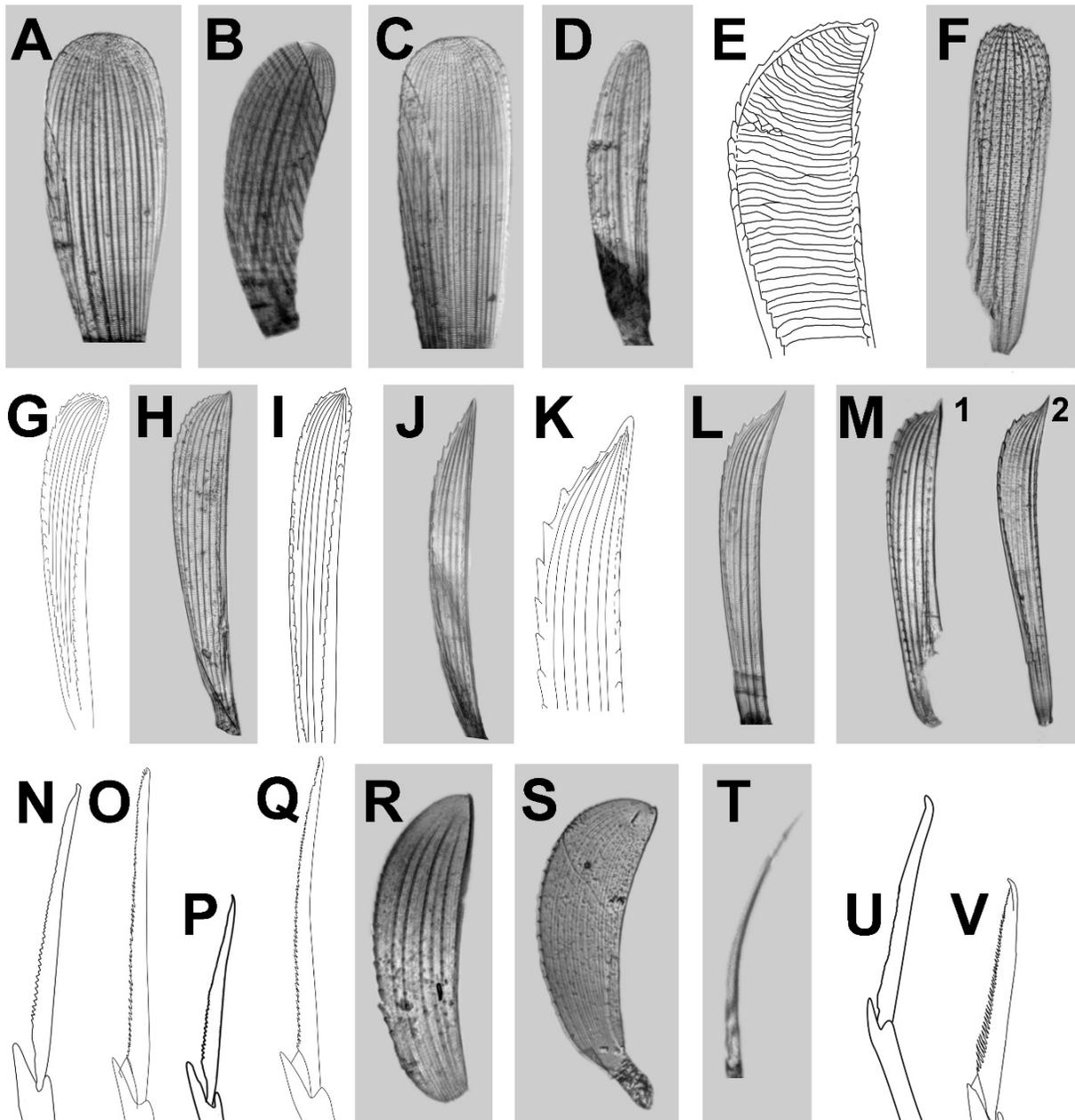


Figura 5. Paleas principales de: A) *Bhawania* sp. 3, C) *B.* sp. 4, E) *Chrysopetalum heteropalea*, F) *C. maculatum*, G) *C. eurypalea*, H) *C. occidentale*, I) *C. floridanum*, J) *C. elegantoides*, K) *C. elegans*, L) *C. cf. elegans*, M) *Chrysopetalum* sp., 1 proximal, 2 distal, R) *Hyalopale zerofskii*, S) *H.* sp.; paleas medias: B) *Bhawania* sp. 2, *B.* sp. 4; espinas medias: T) *Hyalopale* sp.; espinígeros: N) *C. occidentale*, O) *C. floridanum*, P) *C. elegantoides*, Q) *C. hernancortezae*, U) *H. lesliae*, V) *H. bispinosa*. Modificadas de E, G, I, K, O, Q, V: Perkins (1985), U: dibujado desde la micrografía de Watson *et al.* (2019), A–D, F, H, J, L–N, P, R–T: Cruz-Gómez (en rev.).

Hyalopale Perkins, 1985

Modificado de Watson *et al.* (2019)

- 1 Espinas en la línea media del cuerpo 2
 – Sin espinas en la línea media del cuerpo 3

- 2(1)** Paleas principales con 26 (máximo 29) costillas internas; apéndice de la primera unidad recta (Fig. 5V) *H. bispinosa* Perkins, 1985 (C)
 – Paleas principales con 21 (máximo 22) costillas internas; apéndice de la primera unidad ligeramente curva (Fig. 5U) *H. leslieae* Watson, Tilic & Rouse, 2019 (C)
- 3(2)** Apéndices neurosetales de tamaño similar en todas las unidades; paleas con márgenes muy dentados y muchos tubérculos (Fig. 5S) *Hyalopale* sp. Cruz-Gómez, en rev.¹ (P)
 – Apéndices neurosetales de tamaño decreciente en dirección ventral; paleas con márgenes ligeramente dentados y pocos tubérculos (Fig. 5R)
 *H. zerofskii* Watson, Tilic & Rouse, 2019 (P)

Comentario

1) *Hyalopale* sp. recuerda a *H. zerofskii*; sin embargo, se diferencia por tener apéndices neurosetales de tamaño similar en todas las unidades (Cruz-Gómez, en rev.).

Paleaequor **Watson Russell, 1986**

Modificado de Watson Russell (1986)

- 1** Paleas principales con 16–20 costillas internas, paleas medias distales con 16–20 costillas internas; todos los apéndices de las unidades neurosetales rectas (Fig. 6C)
 *P. nicoyensis* Watson Russell, 1986 (P)
 – Paleas principales con 16–20 costillas internas; apéndices de las unidades neurosetales curvas (Fig. 6B, D) **2**
- 2(1)** Apéndices neurosetales cortos y falcados (Fig. 6B)
 *P. psamathe* Watson Russell, 1986 (P)
 – Apéndices neurosetales largos y gruesos (Fig. 6D) *P. heteroseta* (Hartman, 1945) (C)

Paleanotus **Schmarda, 1861¹**

- 1** Cuerpo cilíndrico; paleas principales distalmente estrechas (Fig. 6E)
 *Paleanotus* sp. 2 Cruz-Gómez, en rev.² (P)
 – Cuerpo subcilíndrico; paleas principales distalmente anchas (Fig. 6J) **2**
- 2(1)** Ejemplares grandes de más de 10 mm, paleas distalmente aguzadas (Fig. 6G)
 *P. chrysolepis* Schmarda, 1861³ (P, Q; C, Q)
 –Ejemplares pequeños de menos de 10 mm, paleas distalmente ganchudas (Fig. 6F) **3**
- 3(2)** Paleas principales estrechas con bordes aserrados y denticulos sobre las costillas internas (Fig. 6F) *Paleanotus* sp. 1 Cruz-Gómez, en rev.⁴ (P)
 – Paleas principales anchas con bordes lisos y con denticulos ligeramente marcados sobre las costillas internas **4**
- 4(3)** Paleas medias pequeñas (1/3 del largo de las paleas principales); neurosetas con apéndices extremadamente cortos y rectos (Fig. 6H–I)
 *Paleanotus* sp. 3 Cruz-Gómez, en rev.⁵ (P)
 – Paleas medias pequeñas o de tamaño similar a las paleas principales; neurosetas con apéndices largos y curvos (Fig. 6L–M) *P. bellis* Johnson, 1897 (P)

Comentarios

1) Aunque *Paleanotus macrophthalmum* (Hartmann-Schröder, 1959) se reconozca como un miembro del género *Paleanotus* (Watson 2015), es necesario revisar material topotipo con el objetivo de reconocer sus caracteres discriminantes.

- 2) *Paleanotus* sp. 1 se diferencia del resto de las especies del género en presentar un número alto de costillas internas (14–16).
- 3) Los registros de *Paleanotus chrysolepis* en el Pacífico oriental tropical son cuestionables debido a que fue descrita para Sudáfrica; es poco probable que la especie se encuentre en el Pacífico americano.
- 4) *Paleanotus* sp. 2 se distingue del resto de las especies del género por presentar denticulos gruesos en la superficie de las paleas. Esta especie recuerda a *C. macrophthalmum* por la forma de sus paleas principales; se requiere la revisión de material tipo para esclarecer la situación (ver comentario 1).
- 5) *Paleanotus* sp. 3 se distingue del resto de las especies del género por presentar un cuerpo grueso.

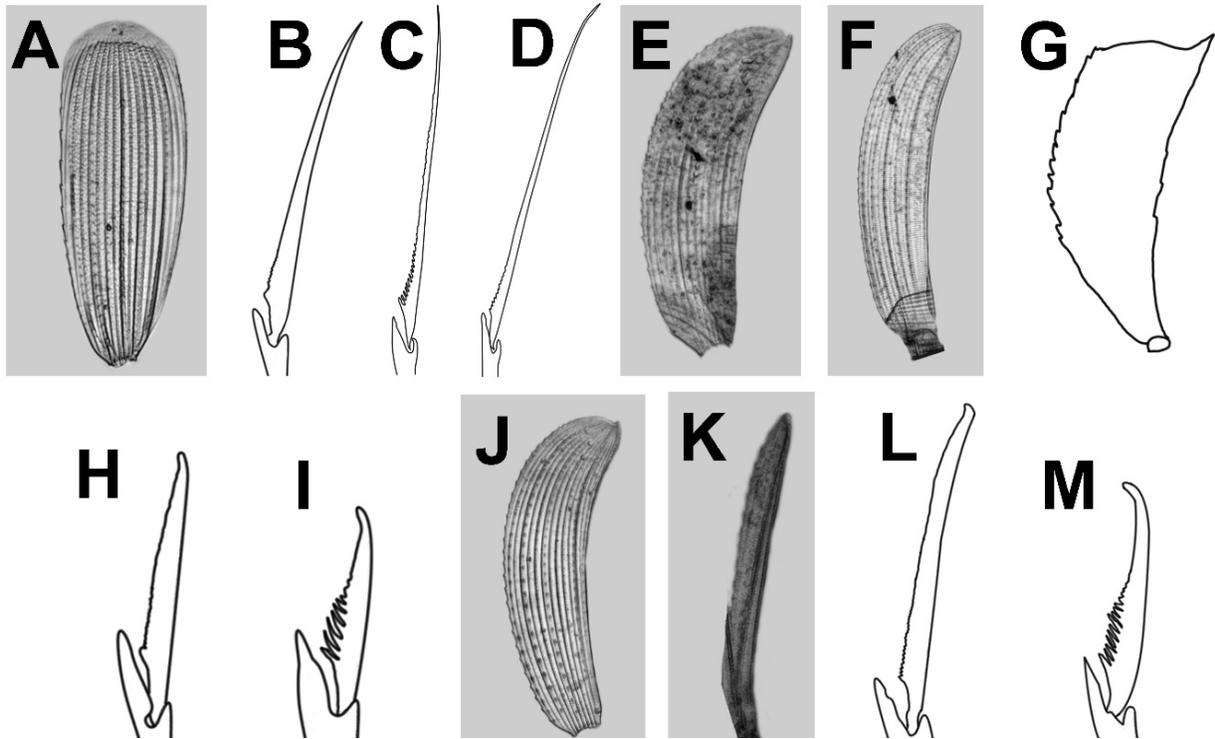


Figura 6. *Paleaquor psamathe*: A) Palea principal, B) espinígero; *P. nicoyensis*: C) espinígero; *P. heteroseta*: D) espinígero; *Paleanotus* sp. 2: E) Palea principal; *Paleanotus* sp. 1: F) Palea principal; *Paleanotus* sp. 3: H–I) Neurosetas; *P. bellis*: J) Palea principal, K) palea lateral, L–M) neurosetas. Modificadas de A–B, E–F, H–K: Cruz-Gómez (en rev.), C–D: Watson Russell (1986), G: Schmarda (1861).

Agradecimientos

Esta segunda versión fue alentada por la beca de maestría para el primer autor, financiado por el CONACYT (CV916456). Se agradece a M. Teresa Aguado (UAM), Diana L. Salcedo (UNAM) y Karla J. Humara-Gil (UDG) por sus comentarios y sugerencias que mejoraron la calidad y claridad del capítulo. A Charlotte Watson (MAGNT) por sus comentarios en un manuscrito previo, los cuales permitieron afinar detalles de este. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto “Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia

ante el cambio climático” financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Aguado MT 2016 Antonbruunidae Fauchald, 1977. In: Westheide W & Puschke G (eds) Handbook of zoology. A natural history of the Phyla of the Animal Kingdom. Annelida: Polychaetes. De Gruyter, pp: 1–3.
- Aguado MT & Ravara A 2018 Familia Chrysopetalidae Ehlers, 1864. In: Ramos *et al.* (eds), Annelida

- Polychaeta V. En Fauna Ibérica, vol. 45. Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC, pp: 109–120.
- Aguado MT & Rouse GW 2011 Nautiliniellidae (Annelida) from Costa Rican cold seeps and a western Pacific hydrothermal vent, with description of four new species. *Syst Biodiv* 9: 109–131.
- Aguado MT, Capa M & San Martín G 2003 The genus *Chrysopetalum* Ehlers, 1864 (Annelida: Chrysopetalidae) in the Pacific coast of Panama. *Proc Biol Soc Wash* 116: 82–95.
- Aguado MT, Nygren A & Rouse GW 2013 Two apparently unrelated groups of symbiotic annelids, Nautiliniellidae and Calamyzidae (Phyllodocida, Annelida), are a clade of derived chrysopetalid polychaetes. *Cladistics* 29: 610–628.
- Amaral AC & Nonato E 1994 Anélidos poliquetos da Costa Brasileira. 5. Pisionidae, Chrysopetalidae, Amphinomidae e Euphosinidae. *Rev Bras Zool* 11(2): 361–390.
- Blake JA 1993 New genera and species of deep-sea polychaetes of the family Nautiliniellidae from the Gulf of Mexico and the Eastern Pacific. *Proc Biol Soc Wash* 106: 147–157.
- Blake JA 1994 Family Nautiliniellidae Miura and Laubier, 1990. In: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol. 4. Oligochaeta and Polychaeta: Phyllodocida. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 295–299.
- Cruz-Gómez C En rev. A new genus and seven new species of chrysopetalids (Phyllodocida, Chrysopetalidae) from the Tropical Eastern Pacific. *Zootaxa*.
- Cruz-Gómez C & Bastida-Zavala JR 2018 Chrysopetalids (Phyllodocida: Chrysopetalidae) from the southern Mexican Pacific, including a new species. *Zootaxa* 4521: 61–88.
- Dahlgren TG, Glover AG, Baco A & Smith CR 2004 Fauna of whale falls: systematics and ecology of a new polychaete (Annelida: Chrysopetalidae) from the deep Pacific Ocean. *Deep-Sea Res* 51: 1873–1887.
- Darbyshire T & Brewin PE 2015 Three new species of *Dysponetus* Levinsen, 1879 (Polychaeta: Chrysopetalidae) from the South Atlantic and Southern Ocean, with a re-description of *Dysponetus bulbosus* Hartmann-Schröder, 1982. *Zootaxa* 4040: 359–370.
- Dreyer J, Miura T & van Dover CL 2004 *Vesicomycola trifurcatus*, a new genus and species of comensal polychaete (Annelida: Polychaeta: Nautiliniellidae) found in deep-sea clams from the Blake Ridge cold seep. *Proc Biol Soc Wash* 117: 106–113.
- Ehlers E 1864 Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda), nach Systematischen und Anatomischen Untersuchungen Dargestellt. Wilhelm Engelmann: Leipzig, 268 pp.
- Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol (7): 1–575.
- Fauchald K 1977 The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus LA Cty, Sci Ser* 28: 1–190.
- Fauchald K & Rouse G 1997 Polychaete systematics: Past and present. *Zool Scr* 26: 71–138.
- Gathof JM 1984 Family Chrysopetalidae Ehlers, 1864. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor, Mobile, 7 vols, pp: 26.1-26.10.
- Glasby CJ 1993 Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). *Invertebr Syst* 7: 1551–1573.
- Gravier MC 1910 Annélides polychètes recueillies à Payta (Pérou) par M. le Dr. Rivet, Membre de la Mission géodésique de l'Equator. In: Mission du Service Géographique de l'Armée pour la Mesure de Méridien Equatorial en Amérique du Sud sous le Contrôle Scientifique de l'Académie des Sciences 1899-1906. (Zoologie), Fascicule 3 (Mollusques, Annélides, Oligochètes). Gauthier-Villars, pp: 93–126
- Grube AE 1855 Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. *Arch Naturgesch* 21(1): 81–136.
- Hartman O 1961 Polychaetous annelids from California. *Allan Hancock Pac Exped* 25: 1–226.
- Hartman O & Boss KJ 1965 *Antonbruunia viridis*, a new inquiline annelid with dwarf males, inhabiting a new species of pelecypod, *Lucina fosteri*, in the Mozambique Channel. *Ann Mag Nat Hist, ser 13*, 8: 177–186.
- Hartmann-Schröder G 1971 Annelida. Borstenwürmer, Polychaeta. *Tierwelt Dtl* 58: 1–594.
- Hutchings P & McRae J 1993 The Aphroditidae (Polychaeta) from Australia, together with a redescription of the Aphroditidae collected during the Siboga Expedition. *Rec Aust Mus* 45: 279–363.
- Jimi N, Moritaki T & Kajihara H 2019 Polychaete meets octopus: symbiotic relationship between *Spathochaeta octopodis* gen. et sp. nov. (Annelida: Chrysopetalidae) and *Octopus* sp. (Mollusca: Octopodidae) *Syst Biodivers* 17: 80–85.
- Kisseleva MI 1992 New genus and species of the family Chrysopetalidae (Polychaeta) from the Black Sea. *Zool Zh* 71(11): 128–132.
- Laubier L, Ohta S & Sibuet M 1986 Découverte de communautés animales profondes durant la campagne franco-japonaise Kaiko de plongées dans les fosses de subduction autour du Japon. *CR Acad Sci Paris* 303, sér 3, 2: 25–29.
- Levinsen GMR 1879 Om to nye Slaegter af arctiske chaetopode Annelider. *Vidensk Medd Dansk Naturhist Foren København* 80: 9–18.
- Mackie ASY, Oliver PG & Nygren A 2015 *Antonbruunia sociabilis* sp. nov. (Annelida: Antonbruunidae) associated with the chemosynthetic deep-sea bivalve *Thyasira scotiae* Oliver & Drewery, 2014, and a re-

- examination of the systematics affinities of Antonbruunidae. *Zootaxa* 3995: 20–36.
- Martin D & Britayev TA 1998 Symbiotic polychaetes: review of known species. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 36: 217–340.
- Miura T 1997 (Nautiliniellidae). In: Desbruyères D & Segonzac M (eds) *Handbook of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna*. IFREMER, Brest, pp: 70–75.
- Miura T & Hashimoto J 1996 Nautiliniellid polychaetes living in the mantle cavity of bivalve mollusks from cold seeps and hydrothermal vents around Japan. *Publ Seto Mar Biol Lab* 37: 257–274.
- Miura T & Laubier L 1989 *Nautilina calyptogenicola*, a new genus and species of parasitic polychaete on a vesicomid bivalve from the Japan trench, representative of a new family Nautilinidae. *Zool Sci* 6: 387–390.
- Miura T & Laubier L 1990 Nautiliniellid polychaetes collected from the Hatsushima cold-seep site in Sagami Bay, with description of new genera and species. *Zool Sci* 7: 319–325.
- Miura T & Ohta S 1991 Two polychaete species from the deep-sea hydrothermal vent in the middle Okinawa Trough. *Zool Sci* 8: 383–387.
- Okoshi W, Okoshi K, Fujikura K & Fujiwara Y 2003 Polychaetes inhabiting the mantle cavity of deep-sea bivalves in the Ryukyu Region and the Japan Trench (preliminary report). *Jap J Benthol* 58: 70–76.
- Perkins TH 1985 *Chrysopetalum*, *Bhawania* and two new genera of Chrysopetalidae (Polychaeta) from Florida. *Proc Biol Soc Wash* 98: 856–915.
- Pleijel F, Aguado MT & Rouse GW 2012 New and lesser known species of Chrysopetalidae, Phyllodocidae and Syllidae from south California (Phyllodocida, Aciculata, Annelida). *Zootaxa* 3506: 1–25.
- Ravara A, Aguado MT, Rodrigues CF, Génio L & Cunha MR 2019 Description of a new genus and species of Chrysopetalidae (Annelida: Polychaeta) from the NE Atlantic, with some further records of related species. *Eur J Taxon* 539: 1–21.
- Rouse GW & Pleijel F 2001 *Polychaetes*. Oxford University Press: Hong Kong, 354 pp.
- Salazar-Vallejo SI 1987(1986) *Pilargidae* (Annelida: Polychaeta) de México: Lista de especies, nueva especie y bio(geo)grafía. *Cah Biol Mar* 27: 193–209.
- Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An Inst Biol, ser Zool, UNAM* 67: 11–50.
- Salazar-Vallejo SI & Harris LH 2006 Revision of *Pilargis* de Saint-Joseph, 1899 (Annelida, Polychaeta, Pilargidae). *J Nat Hist* 40: 119–159.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. *An Inst Biol, ser Zool, UNAM* 75: 9–97.
- San Martín G 1986 *Acanthopale perkinsi* gen, et sp. n. (Polychaeta, Chrysopetalidae) from Cuba and Florida. *Zool Scr* 15(4): 305–312.
- Schmarda LK 1861 Neue wirbellose thiere beobachtet und gesammelt auf einer reise um die erde 1853 Bis 1857. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden: Leipzig. 1: 1–164.
- Taylor JD & Glover EA 2006 Lucinidae (Bivalvia) – The most diverse group of chemosymbiotic mollusks. *Zool J Linn Soc* 148: 421–438.
- Watson Russell C 1986 *Paleaequor*, a new genus of polychaete worm (Chrysopetalidae). *Rec Aust Mus* 38: 153–174.
- Watson Russell C 1989 Revision of *Palmyra* Savigny (Polychaeta: Aphroditidae) and redescription of *Palmyra aurifera*. *Beagle: occ papers North Territ Mus Arts Sci* 6: 35–53.
- Watson Russell C 1991 *Strepternos didymopyton* Watson Russell in Bhaud & Cazaux 1987 (Polychaeta: Chrysopetalidae) from experimental wooden panels in deep waters of the Western North Atlantic. *Ophelia Suppl* 5: 283–294.
- Watson Russell C 2000a Family Chrysopetalidae. In: Beasley PL, Ross GB & Glasby CJ (eds) *Polychaetes and Allies: The Southern Synthesis*. Fauna of Australia. Vol. 4. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, pp: 121–125.
- Watson Russell C 2000b Description of a new species of *Arichlidon* (Chrysopetalidae: Polychaeta) from the west Atlantic and comparison with the east Atlantic species *Arichlidon reysi*. *Bull Mar Sci* 67: 465–477.
- Watson C 2015 Seven new species of *Paleanotus* (Annelida: Chrysopetalidae) described from Lizard Island, Great Barrier Reef, and coral reefs of northern Australia and the Indo-Pacific: two cryptic species pairs revealed between western Pacific Ocean and the eastern Indian Ocean. *Zootaxa* 4019: 707–732.
- Watson C 2020 Transformative notochaetae: larval development and metamorphosis in *Chrysopetalum* spp. (Chrysopetalinae: Chrysopetalidae: Annelida). *Zoosymposia* 19: 209–221.
- Watson C & Faulwetter S 2017 Stylet jaws of Chrysopetalidae. *J Nat Hist* 2017: 1–62.
- Watson C, Carvajal JI, Sergeeva NG, Pleijel F & Rouse GW 2016 Free-living calamyzin chrysopetalids (Annelida) from methane seeps, anoxic basins, and whale falls. *Zool J Linn Soc* 177: 700–719.
- Watson C, Tilic E & Rouse, GW 2019 Revision of *Hyalopale* (Chrysopetalidae; Phyllodocida; Annelida): an amphi-Atlantic *Hyalopale bispinosa* species complex and five new species from reefs of the Caribbean Sea and Indo-Pacific Oceans. *Zootaxa* 4671: 339–368.

13. Cirratulidae Ryckholt, 1851

Oscar Díaz-Díaz^{1,2} & Sergio I. Salazar-Vallejo³

1) FAUNAMAR Ltda. Consultorías Medio Ambientales e Investigación Marina, Santiago, Chile

2) Postgrado en Ciencias Marinas, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Venezuela

ofdiazd@gmail.com; poliuetoschile@gmail.com

3) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

El nombre de la familia ha sido erróneamente atribuido a Carus, 1863 ya que fue propuesto por Ryckholt, 1851. Cirratulidae deriva del género *Cirratulus* Lamarck, 1818 (fecha corregida según Salazar-Vallejo *et al.* 2008). Los poliquetos de la familia Cirratulidae constituyen un componente importante y común de las comunidades bénticas intermareales y submareales por su abundancia y frecuencia. En aguas profundas, *Aphelochaeta marioni* (de Saint-Joseph, 1894) es dominante y alcanza densidades de 100,000 ind·m⁻² (Gibbs 1971).

Es una de las familias mejor estudiadas en términos de biología, fisiología y dinámica poblacional, pero su taxonomía presenta muchos problemas (Rouse & Pleijel 2001, Dean & Blake 2007). Los cirratúlidos ocupan diversos hábitats, desde zonas intermareales hasta profundidades abisales, la mayoría habita en el sedimento, bajo rocas y conchas, asociadas a bancos de moluscos bivalvos, algas, praderas de fanerógamas marinas, y algunas especies como *Dodecaceria pacifica* (Fewkes, 1889), puede formar grandes colonias de organismos en un agregado de arena aglomerada por una substancia aún desconocida (Blake 1996, como *D. fewkesi* Berkeley & Berkeley, 1954). Por su parte, *D. concharum* Örsted, 1843 y *D. fimbriata* (Verrill, 1879) forman galerías en forma de U en substratos calcáreos, mientras que especies como *Kirkegaardia* (olim *Monticellina*) *tesselata* (Hartman, 1960) puede formar galerías muy complejas y elaboradas en el sedimento, con varias ramificaciones a través de las cuales extiende sus branquias (Hartman 1960). *Aphelochaeta* sp., de aguas profundas del norte de California, habita en galerías espiraladas (Blake 1996) y *Tharyx luticastella* (Jumars 1975), también de aguas

profundas, habita en bolas de fango (Jumars 1975).

Numerosos autores consideran a algunos cirratúlidos como indicadores de contaminación; y refieren que varias especies de esta familia, junto a otras de Capitellidae, y Spionidae se cuentan entre poliquetos oportunistas que muestran una gran capacidad de proliferar en fondos enriquecidos orgánicamente (Pearson & Rosenberg 1978; Glémarec & Hily 1981; Bellan, 1980; Bellan *et al.* 1988; Pocklington & Wells 1992; Rivero *et al.* 2005; Dean 2008; Díaz-Díaz & Rozbaczylo 2019; 2020). Hiscock *et al.* (2005) refieren algunas especies de cirratúlidos como tolerantes a muy tolerante en zonas alteradas, así por ejemplo señalan que *Chaetozone setosa* tiende incrementar su abundancia como resultado de enriquecimiento orgánico e incluso por hidrocarburos.

Los cirratúlidos tienden a ser, a menudo, muy numerosos en áreas con enriquecimiento orgánico, y también se ha demostrado que responden a las alteraciones físicas del sedimento. Croquer *et al.* (2016), evaluaron el efecto de la contaminación por hidrocarburos y metales pesados en la península de Paraguaná, Venezuela, a lo largo de 40 km de costa, durante 6 años consecutivos, y encontraron que la comunidad bentónica cercana a la refinería estaba dominada por poliquetos, especialmente de las familias Cirratulidae, Spionidae y Capitellidae. Varias especies pertenecientes a los géneros *Chaetozone* Malmgren, 1867 y *Timarete* Kinberg, 1866 son considerados oportunistas, capaces de colonizar fondos defaunados por dragado, eventos anóxicos o derrames petroleros (Blake 1996, Díaz-Díaz & Liñero-Arana 2004). Por su parte, Rivero *et al.* (2005), Elías *et al.* (2006) y Elías & Rivero (2008, 2009) han registrado varias especies de

cirratúlidos en Mar del Plata, Argentina, con elevados valores de densidad en áreas enriquecidas orgánicamente; entre ellas *Caulleriella bremsae* y *C. galeanoi*, como especies frecuentes y abundantes asociadas a los sedimentos retenidos en bancos del mitílido *Brachidontes rodriguezii* (D'Orbigny, 1846), que presentan un alto porcentaje de materia orgánica proveniente, en parte, de la descarga de aguas servidas, y a *Protocirrinieris angelicollatio* y *Aphelochaeta malefica*, también asociadas a sedimentos enriquecidos orgánicamente en la zona intermareal. Otros estudios determinaron la bioacumulación de toxinas y metales pesados sin un efecto tóxico aparente; así, *A. marioni* acumula arsénico (Gibbs *et al.* 1983) y *Cirriformia spirabanchia* (Moore, 1904) acumula cobre (Milanovich *et al.* 1976) en sus tejidos, y dicha acumulación no parece afectar a los organismos. Es posible que esta acumulación de metales los proteja de la depredación haciendo que estos poliquetos sean poco palatables (Judd en Blake 1996, Yoshiyama & Darling 1982).

El tamaño de los cirratúlidos puede ser de unos pocos milímetros (7 mm, *Dodecaceria* Örsted, 1843) hasta los 250 mm (*Cirriformia* Hartman, 1936), pero el promedio no supera los 50 mm. El número de segmentos puede llegar a 400. En vivo, la coloración puede ser oscura (negro, verde o pardo oscuros, *Dodecaceria*), brillante como el rojo o el naranja (*Cirriformia*) o amarillo fosforescente (*Caulleriella* Chamberlin, 1919). El cuerpo no está claramente regionalizado, aunque algunos autores señalan que puede estarlo; los segmentos posteriores suelen ser más largos que los anteriores.

Petersen (1999) revisó las estrategias reproductivas y desarrollo de los cirratúlidos. Presentan una gran variedad de procesos reproductivos, pero señala que la reproducción asexual es la más común. La reproducción asexual puede ser por arquitomía (*Cirratulus*, *Timarete* y algunas especies de *Dodecaceria*); consiste en la fisión o fragmentación del cuerpo sin cefalización previa y cada grupo de fragmentos regenerará la región faltante. En algunos casos, el fragmento conformado por segmentos de la región media podrá a su vez fragmentarse en segmentos simples capaces de regenerar un nuevo individuo (Gibson & Clark 1976).

Durante la reproducción sexual, en *Dodecaceria* los palpos se atrofian y desaparecen, mientras que en *Cirratulus*, las branquias desaparecen. En algunas especies de *Caulleriella* y *Chaetozone*, los epitocos sexualmente maduros se hacen bioluminiscentes (Petersen 1999). Los cirratúlidos producen larvas lecitotróficas y muestran desarrollo directo. Las hembras depositan sus huevos en masas gelatinosas adheridas al sedimento o a objetos (conchas y rocas). Una forma especializada de capullo de protección ha sido descrita para una especie de *Cirratulus* del Ártico.

Sistemática

La taxonomía de la familia es compleja; entre varios aspectos, Blake (1996) señaló la problemática surgida en torno a la identificación de juveniles de cirratúlidos multitentaculados, en los cuales se observa una tipología setal y distribución branquial diferente a la observada en adultos, lo que hace difícil precisar su identidad. Por ejemplo, según Blake (1975, 1996) los juveniles de *T. tentaculata* (Montagu, 1808) tienen ganchos bifidos, pero son unidentados en los adultos. Por otro lado, son pocos los caracteres taxonómicos empleados y muchas veces éstos son mal interpretados, llegando a designar varias especies y hasta géneros cuando realmente corresponde a una sola especie; así, la aparición de la primera espina acicular está relacionada o depende del crecimiento del animal, por lo que es común encontrar que una especie es conocida con varios nombres que fueron usados para distintas etapas del desarrollo. Adicionalmente, la visión europeísta instauró en el nuevo continente la existencia de muchas especies europeas que llevaron a creer en la existencia de especies cosmopolitas; tales desaciertos se han venido arrastrando desde finales del siglo XIX y que, en algunos casos constituyen problemas taxonómicos que deben ser resueltos y que son tratadas en este capítulo como especies de presencia cuestionable (Taboada *et al.* 2012; Magalhães *et al.* 2014; Saracho-Bottero *et al.* 2017; 2019; Elias *et al.* 2019a, b). Hutchings & Kupryanova (2018) señalaron que antes de la década de 1980 se consideraba que algunas especies tenían un rango de distribución muy amplio y se denominaron especies cosmopolitas, y que era algo bastante común entre

los poliquetos. Estas autoras informaron sobre el origen de tales asignaciones, así como la distribución de otras especies (introducidas) que han sido dispersadas por medios antropogénicos; también enfatizaron sobre el valor de las colecciones de referencias y que, en sinergia con estudios moleculares, ayudaría a cambiar el estado de las especies consideradas cosmopolitas.

Los cirratúlidos eran considerados polifiléticos, pero debido a la remoción de ciertas taxa (Ctenodrilidae, Acrocirridae, Cossuridae y Heterospionidae), ha surgido la posibilidad de que se trate de un grupo parafilético. Luego de esta separación, los géneros restantes fueron divididos en tres grandes grupos: multitentaculados, bitentaculados de substratos blandos y bitentaculados de substratos duros. Los cirratúlidos han sido considerados muy cercanos a los espiónidos, por la presencia de palpos surcados y con otros taxa que no poseen antenas y en los que las setas son todas simples. Sin embargo, análisis cladísticos han demostrado que están más emparentados con los Acrocirridae, Fauveliopsidae, Flabelligeridae y Poeobiidae en el clado de los terebelomorfos (Rouse & Fauchald 1997). Chamberlin (1919) reconoció dos subfamilias: la primera llevaría el género tipo de la familia y tomaría el autor y año del proponente de la familia según el principio de coordinación para el grupo familia del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Art. 36), Cirratulinae, mientras que la segunda que contiene los géneros provistos de un par de palpos, debe atribuirse al proponente: Dodecaceriinae Chamberlin, 1919. La distinción fue seguida por Fauchald (1977), aunque no indicó la separación ni su origen. Por su parte, Blake & Magalhães (2019) prefieren mantener la separación de multitentaculados y bitentaculados. Sin embargo, y gracias a varios estudios moleculares (Bleidorn *et al.* 2003, Struck & Purschke 2005, Rousset *et al.* 2007, Weidhase *et al.* 2015) se han incorporado Ctenodrilinae Kennel, 1882 y Raphidrilinae Hartmann-Schröder, 1971 como subfamilias de Cirratulidae. Estas incorporaciones fueron principalmente el resultado de la investigación de Weidhase *et al.* (2015) quienes analizaron la secuencia CO1 de *Ctenodrilus* cf. *serratus* y comparado con *Ctenodrilus serratus* de Helgoland (Alemania, Mar del Norte). Tales resultados evidencian la estrecha relación entre *C. serratus* y *Dodecaceria* y, además, que *Raricirrus beryli* Petersen & George, 1991

constituye un taxón hermano de los cirratúlidos multitentaculados de los géneros *Cirratulus*, *Cirriformia* y *Timarete*. Según Weidhase *et al.* (2015) los ctenodrilidos representan miembros progenéticos de Cirratulidae.

La familia, después de varios arreglos (Blake 1991, Petersen 1991, George & Petersen 1991, Petersen & George 1991, Blake 1996, Petersen 1999), está constituida por 12 géneros y unas 280 especies (Blake & Magalhães 2019), sin incluir a las especies de las dos subfamilias recientemente incluidas. Por su parte, Pamungkas *et al.* (2019) indicaron que son 21 géneros (incluyendo a los ctenodrilidos y los casos de *taxon inquierendum*, *nomen dubium*, etc) y poco más de 280 especies.

Blake (1996), como parte de la revisión de la familia, describió 46 cirratúlidos provenientes de la plataforma continental del Pacífico occidental y de las zonas intermareales, principalmente de California. De éstas, 20 especies resultaron ser nuevas para la ciencia, señalando además que pocas especies tienen amplia distribución. Los estudios de cirratúlidos de la Antártida y a lo largo de la plataforma norteamericana, revelan una fauna endémica y en gran parte conformada por cirratúlidos indescritos.

En los últimos años un importante número de nuevas especies han sido descritas, destacando los trabajos de Chambers (2000) y Chambers y Woodham (2003) para el noreste del Atlántico y Doner y Blake (2007) registraron tres nuevas especies de *Chaetozone* y una nueva de *Caulleriella* en aguas relativamente someras de Massachusetts; Elías & Rivero (2009) y Elías *et al.* (2019) describieron nuevas especies pertenecientes al género *Protocirrinieris* para Argentina y Sudáfrica respectivamente; Lezzi *et al.* (2015) y Lezzi (2017) describieron nuevas especies de los géneros *Kirkegaardia* y *Protocirrinieris*, y *Caulleriella* respectivamente, todas ellas para el Mar Mediterráneo; Dean y Blake (2007) describen ocho nuevas especies de los géneros *Chaetozone* (3) y *Caulleriella* (5) para las costas centroamericanas, y dos años más tarde, agregaron otras 8 especies (Dean y Blake 2009) para la misma región. Wolf (1984) registró 16 especies para el Golfo de México; Blake (2018) agregó un nuevo género para el Pacífico sudamericano y Magalhães & Bailey-Brock 2013 describieron una nueva especie de

Protocirrinieris para Hawaii; recientemente Blake & Dean (2019) describieron 13 nuevas especies de *Aphelochaeta* (1), *Chaetozone* (1) *Caulleriella* (6) *Dodecaceria* (2) y *Kirkegaardia* (3) para el Gran Caribe.

Morfología

Cuerpo. Éste es alargado y tiene numerosos segmentos. Blake (1996) señaló que el cuerpo puede estar diferenciado en tres regiones; una región torácica o anterior ensanchada, constituida por segmentos cortos con "hombros", una región abdominal o media delgada, con segmentos moniliformes y una región posterior o pre-pigidial con pocos segmentos que en algunas especies están expandidos (Fig. 1C).

Cabeza. El prostomio es, generalmente, cónico, a veces alargado (Figs. 2G, Q, Z₁, 5O, 6L), distalmente redondeado (Figs. 4Q, V, X, 5F, H, U), o truncado (Figs. 3T) sin apéndices; los juveniles de la mayoría de las especies poseen manchas oculares, mientras que en los adultos algunas especies presentan uno o más pares de pequeños ojos redondeados (Fig. 1H, J, R, 2L, 3D, R, W), y otras presentan agrupaciones de diminutas manchas oculares (Fig. 1L, 4X, T). Algunas especies de *Dodecaceria*, generan ojos durante la madurez sexual y epitoquia (Petersen, 1999). Presentan un par de órganos nucales en el extremo posterior del prostomio. El peristomio es un anillo que puede estar anulado (Figs. 1L, O, T, W, 2A, 3Q, R, T) o no (Fig. 4Q, S, V, X), pudiendo confundirse con el primer segmento asetífero o aqueto. Los palpos acanalados pueden faltar, como en *Aphropharynx* Wilfert, 1974, *Ctenodrilus* Claparède, 1863 (Fig. 4M), *Raphidrilus* Monticelli, 1910 y *Raricirrus* Hartman, 1961. En *Aphelochaeta* Blake, 1991 (Fig. 1A–G), *Caulleriella* (Figs. 1H–Y, 2A–H), *Chaetozone* (Figs. 2I–Z₃, 3A–P), algunas especies de *Dodecaceria* (Figs. 4O–Z, 5A–K), *Monticellina* (Fig. 5L–T) y *Tharyx* se observan un par de palpos acanalados que parten del margen posterior del peristomio. Sin embargo, en muchas especies de *Dodecaceria*, los palpos se insertan ventro-lateralmente en vez de dorsalmente, también están inervados desde la parte anterior del cerebro.

Por lo contrario, en *Cirratulus* (Figs. 3Q, R, T, W, 4A), *Cirriformia* (Fig. 4H, J), *Protocirrinieris* y *Timarete* (Fig. 6A, B, D, E, G, H, J, L), se observan grupos de palpos o filamentos tentaculares localizados en el borde posterior del peristomio o sobre uno o pocos setíferos posteriores a éste. Binard & Jeener (1929) señalaron que las estructuras peristomiales se desplazaron posteriormente, argumentando que en *T. tentaculata* tales tentáculos están inervados desde la parte anterior del cerebro.

Sin embargo, la presencia de un segmento aqueto sigue causando confusión. Blake (1996) señaló que debe haber por lo menos un aqueto en *Chaetozone lunula* Blake, 1996, *D. pacifica*, *K. serratiseta* (Banse & Hobson, 1968), *K. siblina* Blake, 1996 y *Tharyx kirkegaardii* Blake, 1991, mientras que otras especies como *Chaetozone senticosa* Blake, 1996, *Cirriformia spirabanchia* Moore, 1904 y *Protocirrinieris socialis* (Blake, 1996) no parecen tener aquetos. Sin embargo, Blake & Magalhães (2019), señalaron el segmento peristomial (que no es un segmento verdadero) aunque pueda tener varios anillos o anulaciones no significa que esté conformado por la fusión de varios segmentos aquetos, sino más bien que es uno solo con constricciones generalmente incompletas.

Parápodos y setas. Los parápodos están poco desarrollados y carecen de acículas; los lóbulos setales son pequeños y a veces, las setas parecen salir de la pared corporal (Figs. 1M, P, U, Y, 2B, J, M, R, W, Z, 3B, G, U, 4I, K, 5I, 6C, F, I). Las notosetas son capilares lisos (Figs. 2U, P, 3Z₁, 4T), pubescentes (Fig. 2E) o denticulados (Figs. 1F, G, 2U, 4B, C, 5M, R); las neurosetas incluyen espinas (Figs. 2Z₂, 3K, 4D), ganchos enteros (Figs. 2O, S, 4F), bífidos (Figs. 1I, K, 2D–F, H), multidentados (Fig. 1S; 4N), o con forma de cuchara (Figs. 4P, R, U, Z–Z'', 5C–E, G, K). La región anterior porta capilares en ambas ramas, y en la media o posterior hay capilares, espinas y ganchos. En algunas especies de *Chaetozone*, las espinas forman arcos dorsolaterales que casi llegan a formar un cinturón alrededor del segmento (Fig. 2J). En *Ctenodrilus* sólo hay pocos ganchos multidentados en ambas ramas parapodiales (Fig. 4M, N).

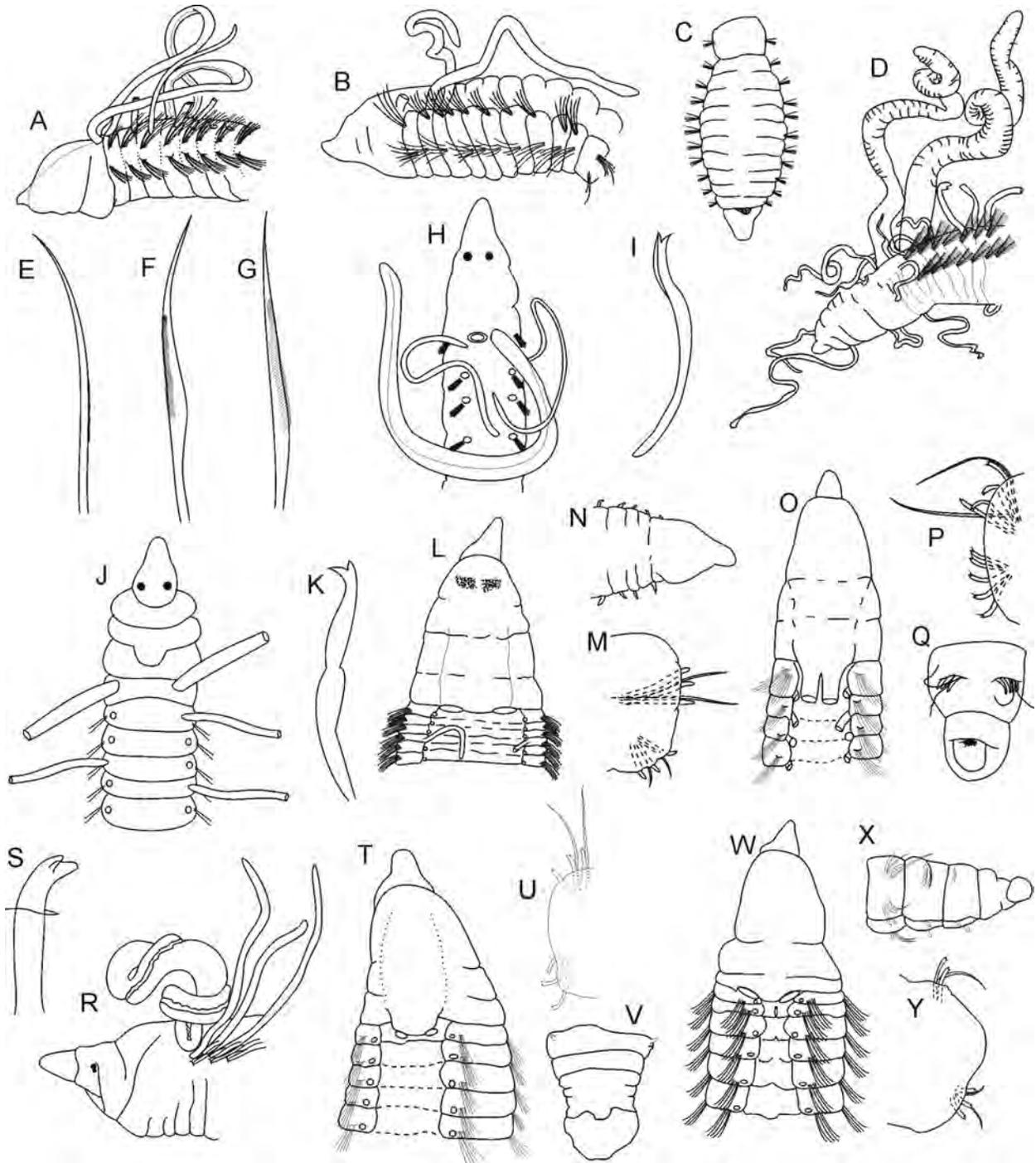


Figura 1. *Aphelochaeta caribbeanensis*: A) Extremo anterior, VL; *A. monilaris*: B) Extremo anterior, VL; C) Extremo posterior, VV; *A. multifilis*: D) Extremo anterior, VL; *A. secunda*: E) Seta capilar anterior; F) Neuroseta del setígero 43; *A. serratiseta*: G) Neuroseta de la región media; *Caulleriella alata*: H) Extremo anterior, VD; I) Gancho; *C. bioculata*: J) Extremo anterior, VD; K) Gancho; *C. cucula*: L) Extremo anterior, VD; M) Parápodo posterior; N) Extremo posterior, VL; *C. dulcensis*: O) Extremo anterior, VD; P) Setígero posterior; Q) Extremo posterior, VV; *C. hamata*: R) Extremo anterior, VL; S) Gancho; *C. minuta*: T) Extremo anterior, VD; U) Setígero posterior; V) Extremo posterior, VV; *C. moralesensis*: W) Extremo anterior, VD; X) Extremo posterior, VL; Y) Parápodo posterior.

Branquias. En los ctenodrílidos no hay branquias, mientras que en el resto de los géneros emergen dorsalmente y ligeramente detrás del lóbulo notosetal en la región anterior; generalmente son laterodorsales (Figs. 1H, J, O, T, 2T, 3R, T), pero pueden ser mediodorsales (Figs. 1W, 2Q, 3M), o cambiar su posición de la región anterior a la media (Figs. 5N, 6H), raramente son interramales en la región posterior. Las branquias pueden estar limitadas a pocos segmentos, como en *Dodecaceria*, o extendidas en la mayor parte del cuerpo como en *Cirratulus*, *Cirriformia* y *Timarete*. Las branquias pueden confundirse con los palpos cuando son numerosos (*Cirratulus*); sin embargo, no son acanaladas y presentan un par de vasos sanguíneos, mientras que los palpos sólo uno, difíciles de ver en material preservado. Además, las branquias son numerosas y largas y los

animales las mantienen extendidas fuera del sedimento, permitiendo así el intercambio gaseoso.

Pigidio. El pigidio es generalmente cónico, simple (Figs. 1C, 2K, X, 5T, 6E), aunque puede ser lobulado (Fig. 3P, 4E), abocinado (Figs. 1Q, V) o expandido distalmente (Fig. 3I).

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

Clave para géneros¹

(Modificada de Blake (1996) y Weidhase *et al.* (2016))

- 1 Con un par de palpos dorsales, largos 2
 – Con dos grupos o series de numerosos filamentos tentaculares (Figs. 3Q, R, T, W, 6F, H, J, L) 7
 – Sin palpos; setas modificadas con pocos dientes grandes, en una serie
Ctenodrilus Claparède, 1963 Una especie aparentemente cosmopolita
 *C. serratus* (Schmidt 1857) (P Q)
- 2(1) Setas todas lisas o capilares serradas; sin espinas aciculares modificadas o ganchos 3
 – Setas incluyen capilares y espinas aciculares modificadas, ganchos o setas con punta redondeada o con forma de puño 4
- 3(2) Capilares lisos, a veces con fina pubescencia en el margen del velo (Fig. 1E–G)
 *Aphelochaeta* Blake, 1991
 – Capilares incluyen lisos y algunas con velo ancho y denticulación, fina a gruesa, en el margen del velo (Fig. 5Q) *Kirkegaardia* Blake, 2016²
- 4(2) Branquias restringidas a pocos setíferos anteriores; setas modificadas con punta de cuchara (Figs. 4P, R, U, Z–Z', 5C–E, G, K), espatuladas (en vida, cuerpo verde oscuro o marrón; preservado gris a marrón) *Dodecaceria* Örsted, 1843
 – Branquias presentes en la región anterior y media del cuerpo, algunas veces hasta la posterior; seta modificada sin punta de cuchara (en vida, cuerpo a veces oscuro, preservado generalmente claro a marrón) 5
- 5(4) Setíferos posteriores con espinas en una hilera larga, forman una cintura alrededor del segmento (Fig. 2J, W, 3L); setas modificadas en espinas aciculares, a veces acompañadas por 1–2 espinas bidentadas *Chaetozone* Malmgren, 1867
 – Setíferos posteriores con espinas en haces cortos, no forman una cintura alrededor del segmento; setas modificadas con otra forma 6

- 6(5)** Setas modificadas en ganchos bidentados (Fig. 1K, S) *Caulleriella* Chamberlin, 1919
 – Setas modificadas con punta redondeada, con forma de puño *Tharyx* Webster & Benedict, 1887
 – Setas modificadas falcadas, lisas o denticuladas *Chaetocirratulus* Blake, 2018³
- 7(1)** Filamentos tentaculares surgen sólo en el setífero 1 **8**
 – Filamentos tentaculares surgen en dos o más setíferos **9**
- 8(7)** Parápodos con espinas gruesas, curvas; primer par de branquias ubicado en el primer segmento tentacular (Fig. 3Q, R, T, W) *Cirratulus* Lamarck, 1818
 – Parápodos con espinas delgadas, rectas *Fauvelicirratulus* Çinar & Petersen, 2011⁴
- 9(7)** Parápodos sólo con setas capilares; filamentos tentaculares forman series longitudinales (Fig. 5U) *Protocirrinieris* Czerniavsky, 1881
 – Parápodos con capilares y espinas **10**
- 10(9)** Branquias de posición variable, muy cerca de la base del notópodo en segmentos anteriores, ligeramente desplazadas dorsalmente en los setíferos medios (Fig. 6H) *Timarete* Kinberg, 1866
 – Branquias de posición estable, cerca de la base del notópodo en todos los segmentos *Cirriformia* Hartman, 1936
- 1) *Cirrinieris nesiotis* Chamberlin, 1919, fue caracterizado sin palpos ni cirros tentaculares. El género se considera indeterminable (Fauchald 1977) y la descripción no permite ubicar la especie en alguno de los géneros provistos con espinas en ambas ramas parapodiales.
 2) *Monticellina* Laubier, 1961 fue remplazado por *Kirkegaardia* Blake, 2016, porque ya había sido usado en otro grupo (Blake 2016).
 3) No registrado en la región, pero una especie fue descrita al sur de El Callao, Perú (Blake 2018).
 4) La única especie se ubica en el Mediterráneo (Çinar & Petersen 2011)

Claves para especies

Aphelochaeta Blake, 1991⁵

- 1** Región anterior y posterior con segmentos ensanchados (Fig. 1B, C), región media con segmentos alargados, algunas veces moniliformes (tinción con verde de metilo: prominente banda ventral en tórax, extendiéndose lateralmente hasta el margen anterior de los notópodos) *A. monilaris* (Hartman, 1960) (P)
 – Región anterior sin segmentos ensanchados, la posterior con o sin segmentos ensanchados, región media sin segmentos moniliformes (tinción con verde de metilo: sin patrón o no limitado al tórax) **2**
- 2(1)** Segmentos medios rugosos; neurosetas con margen serrado desde el setífero 30–40; extremo posterior ensanchado (Fig. 1E, F) *A. secunda* (Banse & Hobson, 1968) (P Q)
 – Segmentos medios lisos; neurosetas con margen liso, si serrado, posteriores al setífero 30; extremo posterior no ensanchado **3**
- 3(2)** Notosetas y neurosetas capilares lisos **4**
 – Neurosetas con margen serrado (Fig. 1G), presentes desde el setífero 100 *A. serratiseta* (Banse & Hobson, 1968) (P Q)

- 4(3) Peristomio anillado, primer par branquial y palpos en el mismo segmento, anterior al primer setífero (Fig. 1D) *A. multifilis* (Moore, 1909) (B, P)
 – Peristomio no anillado, palpos insertos en el margen posterior del peristomio
 *A. marioni* (de Saint-Joseph, 1894) (G, C Q)

5) *Aphelochaeta longisetosa* (Hartmann-Schröder, 1959) no está en Pacífico Oriental Tropical; fue descrita como *Tharyx longisetosa* con localidad tipo en Punta Tortuga, Canal Desertores, Chile.

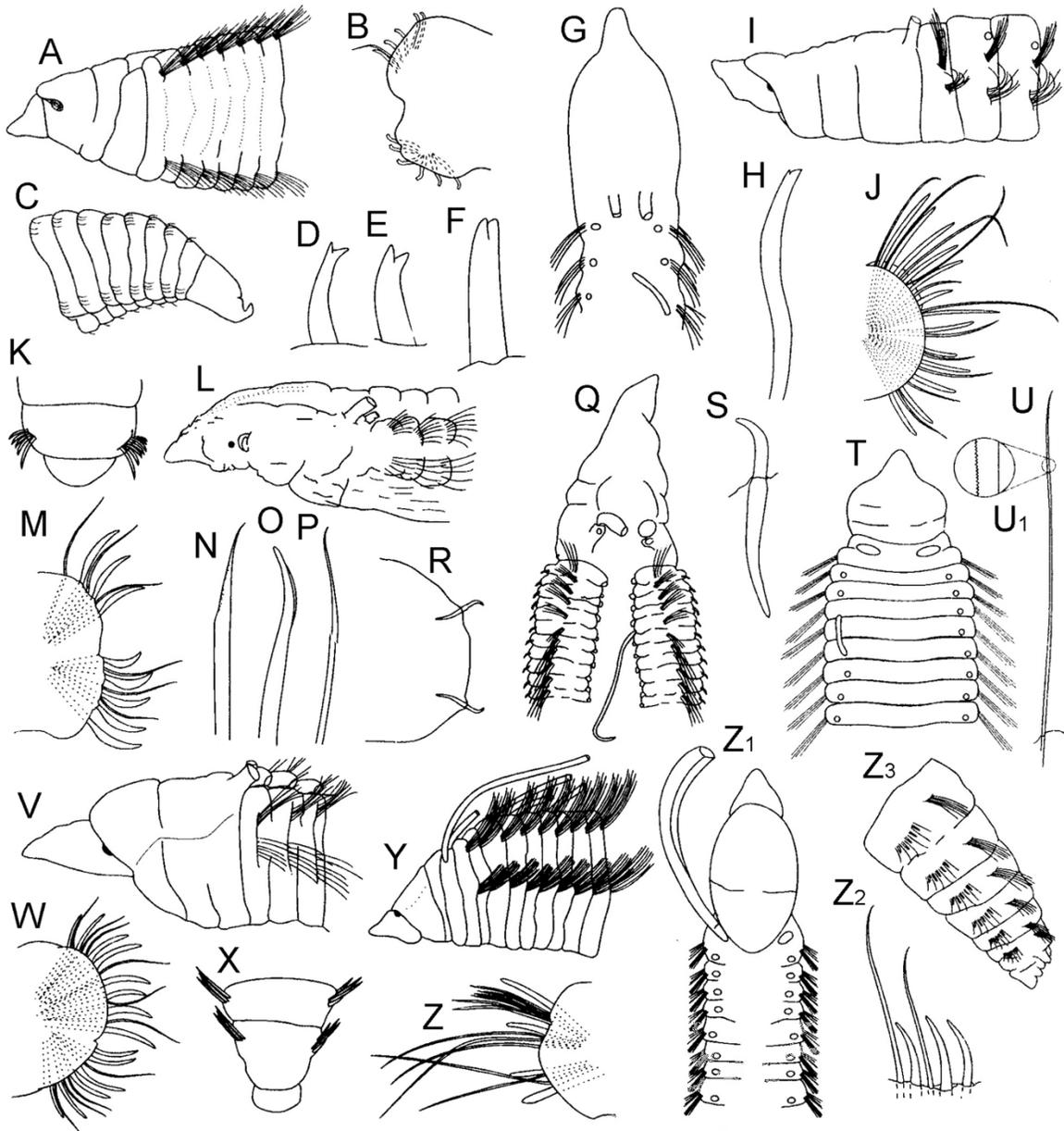


Figura 2. *Caulleriella murilloi*: A) Extremo anterior, VL; B) Parápodo posterior; C) Extremo posterior, VL; D) Espina notopodial; E-F) Espina neuropodial; *C. zetlandica*: G) Extremo anterior, VD; H) Gancho; *Chaetozone acuminata*: I) Extremo anterior, VL; J) Setífero posterior; K) Extremo posterior, VD; *C. acuta*: L) Extremo anterior, VL; M) Parápodo posterior; N) Notoseta capilar oblicua, de la región media; O) Gancho; P) Notoseta de setífero posterior; *C. armata*: Q) Extremo anterior, VD; R) Parápodo posterior; S) Gancho; *C. atlantica*: T) Extremo anterior, VD; U) Notoseta; *C. cimar*: V) Extremo anterior, VL; W) Parápodo posterior; X) Extremo posterior, VD; *C. corona*: Y) Extremo anterior, VL; Z) Parápodo posterior; *C. gracilis*: Z1) Extremo anterior, VD; Z2) Neuropodio posterior; Z3) Extremo posterior, VL.

Caulleriella Chamberlin, 1919

- 1 Con notoespinas aciculares 2
 – Sin notoespinas aciculares, ganchos ligeramente bidentados (Fig. 2H); prostomio y peristomio fusionados (Fig. 2G) *C. zetlandica* McIntosh, 1911 (G, Q)
- 2(1) Neurespinas aciculares desde el setífero 1 3
 – Neurespinas aciculares desde el setífero 4; base de los palpos un poco proyectada hacia atrás (Fig. 1T); pigidio abocinado (Fig. 1V) *C. minuta* Dean & Blake, 2007 (P)
 – Neurespinas aciculares desde el setífero 10; pigidio cónico, no abocinado
 *C. cabbsi* Pocklington & Coates, 2010 (G, C)
- 3(2) Espina bidentada con diente accesorio reducido 4
 – Espina bidentada con diente accesorio bien desarrollado 7
- 4(3) Prostomio corto, aguzado distalmente, palpos insertos en el tercer setífero (Fig. 2A); pigidio con cirro anal (Fig. 2C); sin capilares en los neurópodos posteriores
 *C. murilloi* Dean & Blake, 2007 (P)
 – Prostomio largo o corto, palpos insertos en el primer setífero, pigidio sin cirro anal 5
- 5(4) Neuroespinas desde el setífero 1 6
 – Neuroespinas desde el setífero 17 *C. hamata* (Hartman, 1948) (B, P, Q)
- 6(5) Notoespinas bidentadas desde el setífero 24 (17-26); pigidio en forma de copa con cuatro lóbulos *C. petersenae* Díaz-Díaz, Cárdenas-Oliva & Liñero-Arana, 2014 (G, C)
 – Notoespinas bidentadas desde el setífero 92 (43-88); pigidio cónico unilobulado
 *C. cucula* Dean & Blake, 2007 (P)
- 7(3) Neurópodos posteriores con capilares 8
 – Neurópodos posteriores sin capilares 9
- 8(7) Prostomio triangular, fusionado al peristomio, con un par de ojos, (Fig. 1H); notoespinas desde el setífero 20–21 *C. alata* (Southern, 1914) (P, G, C, Q en todas)
 – Prostomio corto, cónico, separado del peristomio (Fig. 1W), sin ojos; notoespinas desde el setífero 23 *C. moralesensis* Dean & Blake, 2007 (P)
- 9(7) Prostomio con ojos; base de palpos no proyectada (Fig. 1J); notoespinas desde el setífero 6–9; neuroespinas desde el setífero 3 *C. bioculata* (Keferstein, 1862) (G, C, Q)
 – Prostomio sin ojos; base de palpos proyectada posteriormente (Fig. 1O); notoespinas desde el setífero 12–23; neuroespinas desde el setífero 1 *C. dulcensis* Dean & Blake, 2007 (P)

Chaetozone Malmgren, 1867

- 1 Setíferos posteriores con notoespinas aciculares en una hilera 2
 – Setíferos posteriores con notoespinas aciculares en doble hilera (Fig. 3G)
 *C. nicoyana* Dean & Blake, 2007 (P)
- 2(1) Setas capilares con el margen ligeramente serrado (Fig. 2U, U₁)
 *C. atlantica* McIntosh, 1885 (G, C)
 – Setas capilares con margen liso 3

- 3(2)** Prostomio con una línea transversa de 5 ocelos a cada lado (Fig. 3D) *C. multioculata* Hartman, 1961 (B, P)
 – Prostomio sin ocelos, o si presentes, no más de un par ni en línea lateral transversa **4**
- 4(3)** Segmentos posteriores con espinas formando una cintura parcial o total alrededor del segmento **5**
 – Segmentos posteriores con número variable de espinas, sin formar una cintura alrededor del segmento **10**
- 5(4)** Segmentos posteriores con 10–12 espinas a cada lado **6**
 – Segmentos posteriores con 15 o más espinas de punta redonda a cada lado (Fig. 3L); palpos y primer par de branquias emergen antes del primer setífero (Fig. 3J) *C. setosa* Malmgren, 1867 (P Q)
- 6(5)** Peristomio con cresta medio-dorsal que alcanza los primeros setíferos; primer segmento aqueto y branquífero **7**
 – Peristomio sin cresta medio-dorsal media; primer segmento setífero y branquífero **8**
- 7(6)** Con un par de ojos laterales (Fig. 2Y); neuroespinas aciculares desde el setífero 1–2; cresta peristomial continua sobre el setífero 1 *C. corona* Berkeley & Berkeley, 1941⁶ (P)
 – Sin ojos laterales (Fig. 3A); neuroespinas aciculares desde setíferos de la región media, algunas con constricción media (Fig. 3C); cresta peristomial continua sobre el setífero 2 ... *C. hedgpethi* Blake, 1996 (B)
- 8(6)** Con ojos laterales (Fig. 2L); peristomio irregularmente bianulado, sin extensión anterior; notoespinas aciculares desde el setífero 55–60 *C. acuta* Banse & Hobson, 1968 (P Q)
 – Sin ojos laterales; peristomio centralmente trianulado, con una proyección anterior, dorsal, solapa la mitad del prostomio **9**
- 9(8)** Tercer anillo peristomial casi dos veces más largo que el segundo (Fig. 2I); notoespinas aciculares desde los setíferos 26–29; neuroespinas aciculares desde los setíferos 21–28 *C. acuminata* Dean & Blake, 2007 (P)
 – Tercer anillo peristomial tan largo como el segundo (Fig. 2V); notoespinas aciculares desde el setífero 62; neuroespinas aciculares desde el setífero 39 *C. cimar* Dean & Blake, 2007 (P)
- 10(4)** Prostomio y peristomio fusionados, formando una estructura anterior cordiforme (Fig. 3M) diferenciada del primer setífero, éste es de mayor longitud que los siguientes; palpos emergen entre la división del primer setífero y la estructura anterior cordiforme *C. spinosa* Moore, 1903 (B, P)
 – Prostomio y peristomio diferenciados; setíferos de similar longitud; espinas aciculares presentes desde segmentos posteriores **11**
- 11(10)** Palpos y branquias desplazados mediodorsalmente (Fig. 2Q); notoespinas presentes desde la región media del cuerpo; neuroespinas posteriores marcadamente falcadas (Fig. 2S) *C. armata* Hartman, 1963 (B, P)
 – Palpos y branquias laterales, no desplazados mediodorsalmente (Fig. 2Z₁); notoespinas restringidas a los setíferos terminales o prepigdiales; neuroespinas posteriores ligeramente falcadas (Fig. 2Z₂) *C. gracilis* (Moore, 1923) (B, P)

6) Exótica en el Atlántico nororiental (Le Garrec *et al.* 2017).

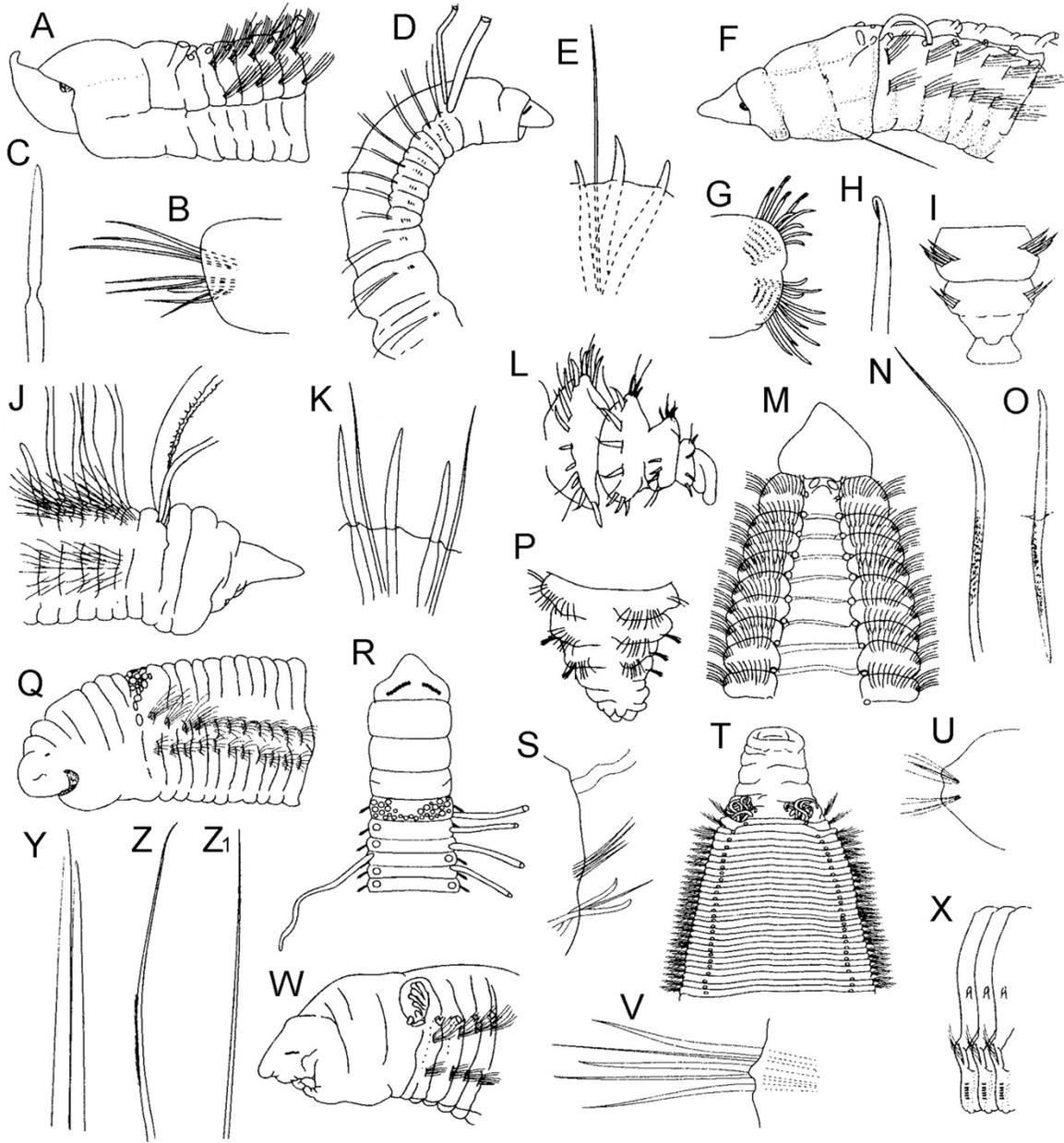


Figura 3. *Chaetozone hedgpethi*: A) Extremo anterior, VL; B) Parápodo posterior; C) Espina acicular; *C. multioculata*: D) Extremo anterior, VL; E) Neurópodo de la región media; *C. nicoyana*: F) Extremo anterior, VL; G) Setígero posterior; H) Espina; I) Extremo posterior, VD; *C. setosa*: J) Extremo anterior, VL; K) Espinas posteriores; L) Extremo posterior, VL; *C. spinosa*: M) Extremo anterior, VD; N) Notoseta de setígero anterior; O) Espina; P) Extremo posterior, VD; *Cirratulus cingulatus*: Q) Extremo anterior, VL; *C. cirratulus*: R) Extremo anterior, VD; S) Parápodo posterior; *C. hedgpethi*: T) Extremo anterior, VD; U) Parápodo posterior; V) Neurópodo de parápodo posterior, *C. robustus*: W) Extremo anterior, VL; X) Tres parápodos del tercio anterior del cuerpo; *C. sinicolens*: Y) Seta acicular; Z-Z₁) Notosetas.

Cirratulus Lamarck, 1818⁷

- | | |
|--|---|
| 1 Grupos de cirros tentaculares fusionados dorsalmente | 2 |
| – Grupos de cirros tentaculares separados medialmente | 4 |

- 2(1)** Neurospinas desde los setígeros 6–11; notoespinas desde los setígeros 10–15; ojos en hileras laterales, cada una con 5–8 ojos (Fig. 3R) *C. cirratus* (Müller, 1776) (P Q)
 – Neurospinas desde el setígero 30 o posteriores **3**
- 3(2)** Ojos en dos hileras laterales, cada una 5–6 ocelos; peristomio penta- o hexa-anillado (Fig. 3Q) *C. cingulatus* Johnson, 1901 (P Q)
 – Ojos en una hilera continua con 30–50 ocelos; peristomio tetra- o penta-anulado
 *C. revillagigedoensis* Rioja, 1960 (P)
- 4(1)** Prostomio con ojos **5**
 – Prostomio sin ojos **6**
- 5(4)** Neurospinas desde el setígero 19–20 (Figs. 3V, 4B–D); ojos en dos hileras laterales, cada una con 4–6 ocelos (Figs. 3W, 4A) *C. spectabilis* (Kinberg, 1866)⁸ (P Q)
 – Neurospinas desde el setígero 25; ojos en una hilera continua con unos 22 ocelos
 *C. exuberans* Chamberlin, 1919 (P)
- 6(4)** Peristomio con anulaciones bien definidas **7**
 – Peristomio con anulaciones mal definidas (Fig. 3T); setígeros posteriores con tres neurospinas (Fig. 3V) *C. hedgpethi* Hartman, 1951 (G, C)
- 7(6)** Peristomio con tres anulaciones; neurospinas desde el setígero 55; setígero 1 de la misma anchura que el peristomio *C. megalus* Chamberlin, 1919 (P)
 – Peristomio con 5–6 anulaciones; neurospinas desde setígeros posteriores (75) (Fig. 3Y); setígero 1 mucho más ancho que el peristomio *C. sinincolens* Chamberlin, 1919 (P)
- 7) McIntosh (1885) describió *C. assimilis* de Bermuda, con un fragmento anterior asociado a las setas de un afinómido. La descripción es incompleta y sólo ilustra las espinas neuropodiales y notosetas. El autor comenta que la especie es muy parecida a *C. borealis*, registrada por Petersen (1991) para el Gran Caribe, y que difiere por tener setas más cortas y diferente distribución de los ojos y pigmentación. Es posible que los ejemplares registrados como *C. borealis* se traten realmente de *C. assimilis*, pero ello amerita la revisión de ambos materiales.
- 8) Incluye *C. robustus* Johnson, 1901 según Hartman (1948:111).

Cirriformia Hartman 1936⁹

- 1** Cirros tentaculares en el setígero 2 (Fig. 4H) *C. afer* (Ehlers 1908) (P Q)
 – Cirros tentaculares surgen posteriores al setígero 2 **2**
- 2(1)** Neurospinas desde setígeros 2–8 **3**
 – Neurospinas desde los setígeros 10–25 **4**
 – Neurospinas desde los setígeros 34–40; notospinas desde el setígero 45; 20–25 tentáculos por lado **5**
- 3(2)** Tres cirros tentaculares por lado, en setígero 4; neurospinas desde el setígero 8, mayores que notospinas *C. capillaris* (Verrill, 1900) (G)
 – Muchos cirros tentaculares por lado, en setígero 4–5, o 6–8; neurospinas en el setígero 2–4, menores que notospinas *C. tortugaensis* (Augener, 1922) (epitoca) (G)
- 4(2)** Cirros tentaculares en setígeros 3–4, o 4–5; notospinas desde los setígeros 31–42
 *C. chicoi* Magalhães, Seixas, Paiva & Elías, 2014 (G)
 – Cirros tentaculares en setígeros 5–6; sin notospinas *C. pygidia* (Treadwell, 1936) (G)

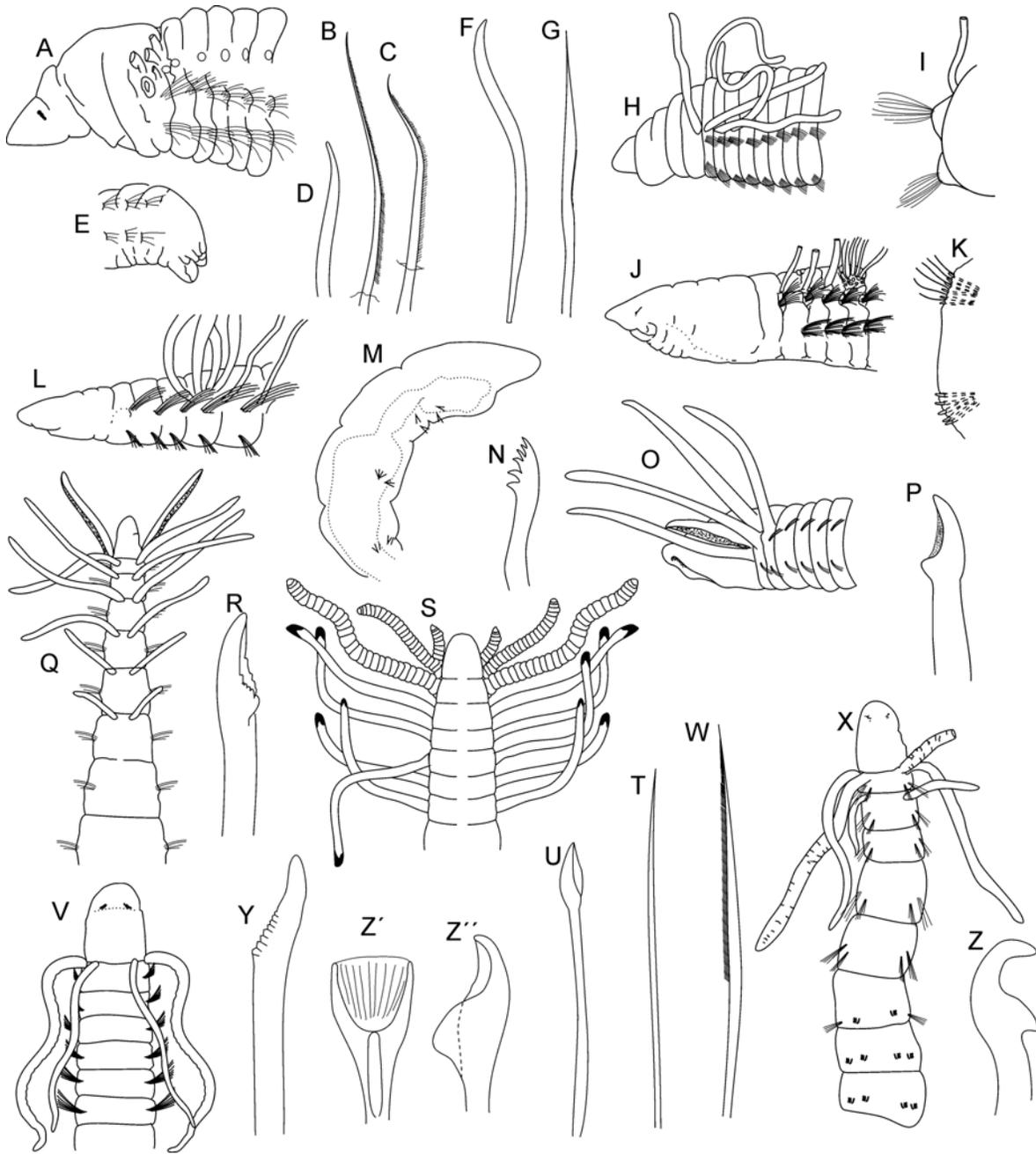


Figura 4. *Cirratulus spectabilis*: A) Extremo anterior, VL; B-C) Notosetas; D) Gancho; E) Extremo posterior, VL; *Cirrhineris nesiotis*: F) Gancho; G) Notoseta; *Cirriformia afer*: H) Extremo anterior, VL; I) Parápodo medio; *C. spirabranchia*: J) Extremo anterior, VL; K) Parápodo posterior; *C. violacea*: L) Extremo anterior, VL; *Ctenodrilus serratus* M) Extremo anterior, VL; N) gancho multidentado; *Dodecaceria capensis*: O) Extremo anterior, VD; P) Espina; *D. concharum*: Q) Extremo anterior, VL; R) Espina; *D. coralii*: S) Extremo anterior, VD; T) Notoseta; U) Espina; *D. diceria*: V) Extremo anterior, VD; W) Gancho; *D. laddi*: X) Extremo anterior, VD; Y) Notoseta; Z) Gancho anterior, VL; Z') Gancho anterior, VL; Z'') Gancho posterior.

- 5(2) Notospinas y neurospinas amarillas; cirros tentaculares en setíferos 5-6 o 6-7
 *C. capixabensis* Magalhães, Seixas, Paiva & Elías, 2014 (G)
 - Notospinas y neurospinas pardas; cirros tentaculares en setíferos 7-8, u 8-9
 *C. spirabranchia* (Moore, 1904) (B, P)

- 9) *Cirriformia polytricha* (Schmarda, 1861) fue registrada para el Golfo de California, pero su presencia en la región es cuestionable porque fue descrita del litoral central de Chile. *Cirriformia violacea* Westheide, 1981, descrita de Islas Galápagos, pertenece a *Protocirrinereis* Czerniavsky, 1881 porque carece de espinas en ambas ramas parapodiales y está en esa clave.

Dodecaceria Örsted, 1843

(Modificada de Aguilar-Camacho & Salazar-Vallejo 2011)

- 1 Con 1–2 pares de branquias 2
 – Con más de 4 pares de branquias 3
 2(1) Espinas con dientes subdistales (Fig. 4W); 1 par de branquias (Fig. 4V)
 *D. diceria* Hartman, 1951 (G, C)
 – Espinas con forma de pie en punta (Fig. 4Z); 2 pares de branquias (Fig. 4X)
 *D. laddi* Hartman, 1954 (P Q)
 3(2) Branquias de tamaño similar o progresivamente menores posteriormente 4
 – Branquias en dos tamaños diferentes, posteriores menores que las anteriores 8
 4(3) Primer segmento branquial con un par de branquias 5
 – Primer segmento branquial con dos pares de branquias (Fig. 4O); setígero 1 sin notosetas,
 notoganchos desde el setígero 10–13, neuroganchos desde el 8–11
 *D. capensis* Day, 1961 (P Q)
 5(4) Palpos laterales (bases no visibles dorsalmente) 6
 – Palpos dorsales (bases visibles dorsalmente); ganchos desde el setígero 7–8; con 4–8 pares
 de branquias; con capilares en todos los segmentos; branquias arregladas medio-
 dorsalmente (Fig. 4Q) *D. concharum* Örsted, 1843 (P, G, C Q en todas)
 6(5) Con 4 pares de branquias; notoganchos desde el setígero 11–12, neuroganchos desde el
 setígero 9–10, con punta de cuchara (Fig. 5K); branquias arregladas en forma de V
 invertida (Fig. 5H) *D. pulchra* Day, 1955 (G, C Q)
 – Con 7–9 pares de branquias (Fig. 4S) 7
 7(6) Con 7 pares de branquias; perfora en corales; *D. coralii* (Leidy, 1855) (G, C)
 – Con 9 pares de branquias (Fig. 5F); perfora en roca caliza *D. pacifica* (Fewkes, 1889) (B, P)
 8(3) Primer segmento branquial con un par de branquias; notoganchos desde el setígero 14–
 19, neuroganchos desde el setígero 13–18; con 12 pares de branquias
 *D. carolinae* Aguilar-Camacho & Salazar-Vallejo, 2011 (G, C)
 – Primer segmento branquial con dos pares de branquias; ganchos desde el setígero 8, con 7–
 14 pares de branquias (Fig. 5A) *D. opulens* Gravier, 1908 (P)

Kirkegaardia Blake, 2016

- 1 Prostomio corto 2
 – Prostomio largo 5
 2(1) Prostomio con punta aguzada (Fig. 5P), triangular; neurosetas capilares, finamente
 denticuladas desde el setígero 22 *K. cryptica* Blake, 1996 (B, P)
 – Prostomio con punta roma, cónico (Fig. 5N, O) 3

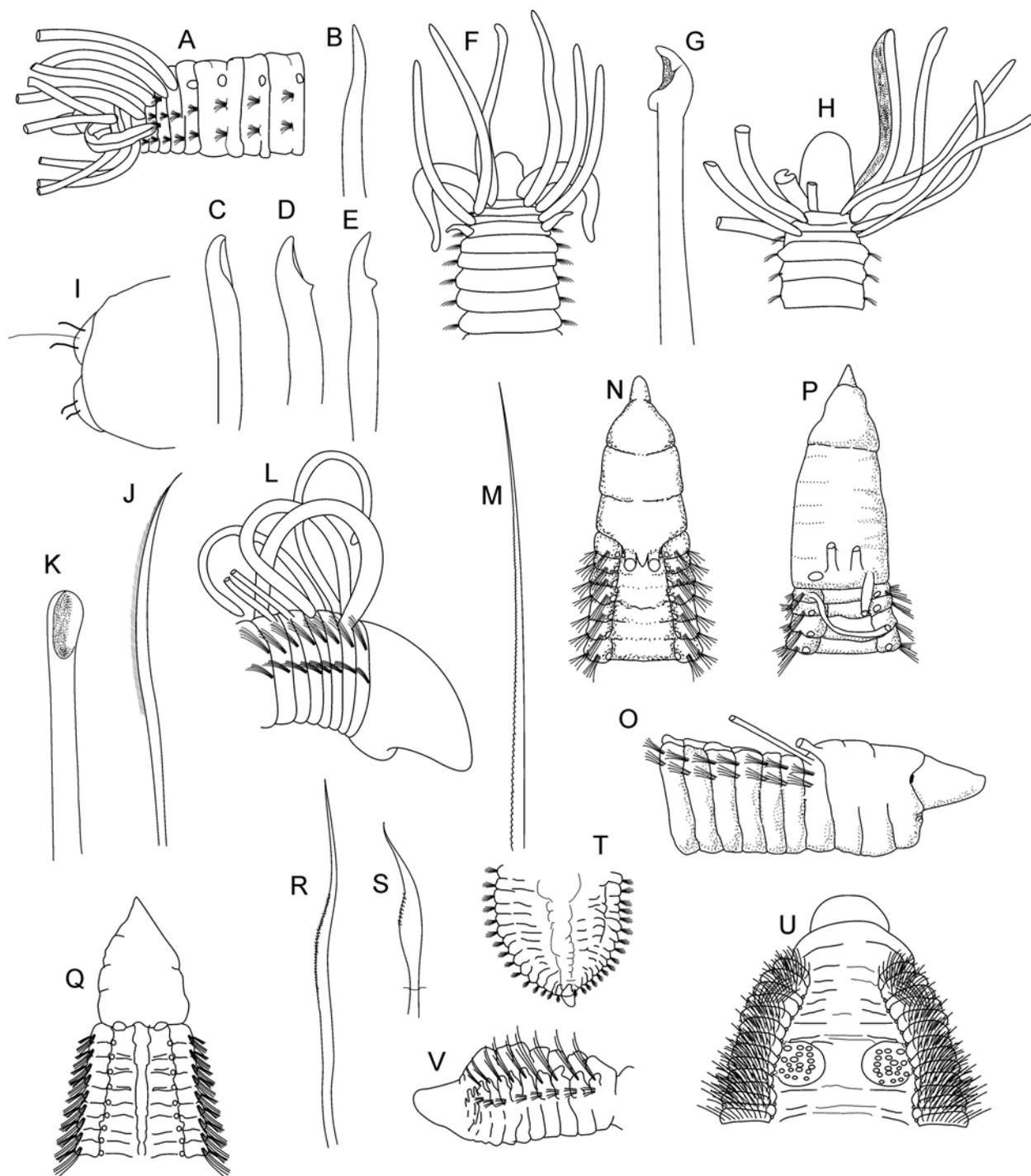


Figura 5. *Dodecaceria opulens*: A) Extremo anterior, VL; B) Notoespina del setígero 21; C) Neuroespina del setígero 21; D) Notoespina de setígero 64; E) Neuroespina del setígero 64; *D. pacifica*: F) Extremo anterior, VD; G) Gancho; *D. pulchra*: H) Extremo anterior VD; I) Parápodo medio; J) Notoseta; K) Espina; *Kirkegaardia annulosa*: L) Extremo anterior, VL; M) Notoseta serrada; *K. antelaxa*: N) Extremo anterior; *K. carrikeri*: O) Extremo anterior, VL; *K. cryptica*: P) Extremo anterior, VD; *K. tessellata*: Q) Extremo anterior, VD; R-S) Neurosetas denticuladas; T) Extremo posterior, VV; *Protocirrinis socialis*: U) Extremo anterior, VD; V) Extremo posterior, VL.

- 3(2)** Neurosetas pectinadas con dientes largos desde el setígero 34 *K. antelaxa* (Dean & Blake 2009) (P)
 *K. antelaxa* (Dean & Blake 2009) (P)
 – Neurosetas subdistalmente expandidas **4**
 – Neurosetas capilares finamente denticulados desde el setígero 90
 *K. setosa* (Dean & Blake, 2009) (P)
- 4(3)** Neurosetas con denticulos finos desde el setígero 14 ... *K. tessellata* (Hartman, 1960) (B, P)
 – Neurosetas con denticulos gruesos desde el setígero 50
 *K. annulosa* (Hartman, 1965)¹⁰ (G, C)
- 5(1)** Prostomio con punta aguzada, triangular **6**
 – Prostomio con punta roma, cónico; neurosetas subdistalmente expandidas con denticulos
 finos desde el setígero 31–33 *K. carrikeri* (Dean & Blake, 2009) (P)
- 6(5)** Tórax sin depresión ni rebordes dorsales **7**
 – Tórax con depresión dorsal y reborde dorsal; neurosetas capilares con denticulos gruesos
 desde los setígeros 22–33 *K. acunai* (Dean & Blake, 2009) (P)
- 7(6)** Neurosetas capilares con denticulos gruesos desde los setígeros 22–24
 *K. elongata* (Dean & Blake, 2009) (P)
 – Neurosetas capilares con denticulos finos desde el setígero 41
 *K. giribeti* (Dean & Blake, 2009) (P)
- 10) Según Blake (1991:24), sería sinónimo menor de *K. dorsobranchialis* (Kirkegaard, 1956), pero las
 consideró diferentes posteriormente (Blake 2016:14); *K. annulosa* (Hartman, 1965), descrita del Gran
 Caribe (ver la figura 5L–M) y registrada cuestionablemente para el litoral Pacífico de México.

Protocirrinereis Czerniavsky, 1881

- 1** Prostomio cónico o romo, tan largo como ancho; cirros tentaculares en setígeros 5–7, en 1–4
 series longitudinales; formas mayores *P. socialis* Blake, 1996 (P)
 – Prostomio cónico, dos veces más largo que ancho; cirros tentaculares en setígeros 3–4, en
 una serie; formas intersticiales *P. violacea* (Westheide, 1981) (P)

Tharyx Webster & Benedict, 1887

- 1** Setas capilares geniculadas y espinas con forma de hoz, presentes sólo en el neuropodio
 *T. acutus* Webster & Benedict, 1887 (G, C)
 – Setas capilares con la hoja expandida en la porción media, ganchos ligeramente inflados,
 presentes tanto en el noto como en el neuropodio
 *T. parvus* E. Berkeley, 1929 (P; G, C Q en todas)

Timarete Kinberg, 1866

- 1** Con 2–5 branquias por segmento (Fig. 6H) *T. perbranchiata* (Chamberlin, 1918) (P)
 – Con un par de branquia por segmento **2**
- 2(1)** Setígeros posteriores con espinas en ambas ramas **3**
 – Setígeros posteriores con espinas sólo en neuropodio **5**

- 3(2) Branquias laterales en la porción anterior del cuerpo (Fig. 6F), desplazadas más dorsalmente desde los setígeros 30–35 *T. luxuriosa* (Moore, 1904) (B, P)
 – Branquias no desplazadas, mantienen su posición a lo largo del cuerpo 4
- 4(3) Cuerpo de color uniforme (Fig. 6A), verde pálido; branquias de color uniforme
 *T. caribous* (Grube, 1856) (G, C)
 – Cuerpo con manchas negras (Fig. 6J); branquias con bandas oscuras
 *T. punctata* (Grube, 1859)¹¹ (G, C; P Q)

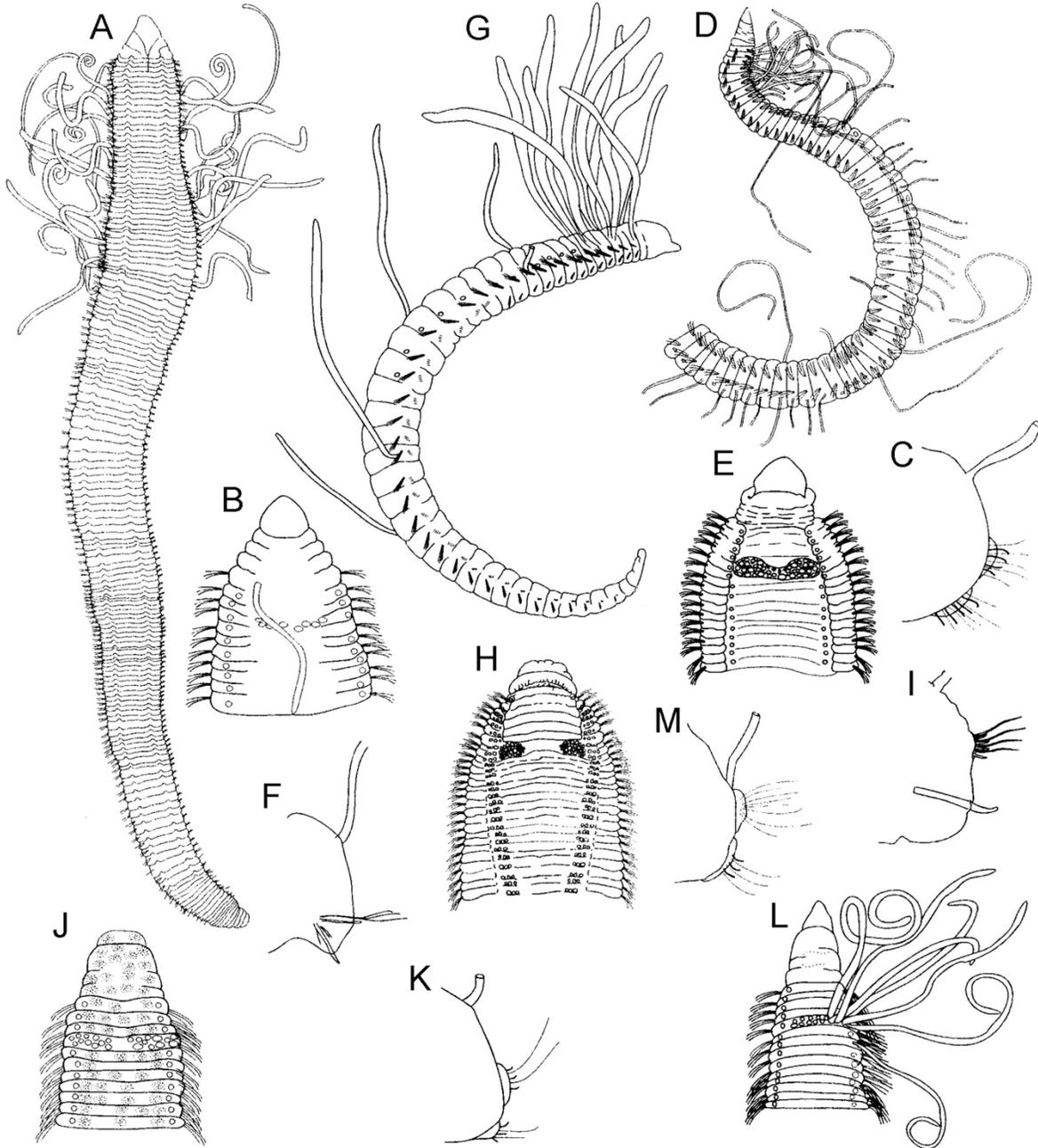


Figura 6. *Timarete caribous*: A) Ejemplar completo, VV; *T. filigera*: B) Extremo anterior, VD; C) Parápodo medio; *T. grandis*: D) Extremo anterior, VL; *T. juliana*: E) Ejemplar completo, VL; *T. luxuriosa*: F) Extremo anterior, VD; G) Parápodo medio; *T. perbranchiata*: H) Extremo anterior, VD; I) Parápodo medio; *T. punctata*: J) Extremo anterior, VD; K) Parápodo medio; *T. tentaculata*: L) Extremo anterior, VD; M) Parápodo medio.

- 5(2) Branquias muy delgadas 6
 – Branquias muy gruesas, surgen a menor distancia del notópodo que la distancia interamal (Fig. 6M) *T. tentaculata* (Montagu, 1808) (G, C, B, P Q en todas)
- 6(5) Cuerpo incoloro (Fig. 6E), pequeño; espinas desde el setífero 5 (ambientes salobres)
 *T. juliana* Wesenberg-Lund, 1958 (G, C)
 – Cuerpo verde amarillento, masivo; espinas después del primer tercio corporal en los adultos, en juveniles desde el notópodo 19, y neurópodo 35 (ambientes marinos)
 *T. grandis* (Verrill, 1873) (G, C)
 – Cuerpo oscuro, tamaño variable, espinas en el primer tercio corporal 7
- 7(6) Cuerpo pardo uniforme; cirros y branquias amarillos o naranja
 *T. filigera* (delle Chiaje, 1828) (G, C Q)
 – Cuerpo negro anteriormente, cirros y branquias de color negro, vientre incoloro
 *T. tortugaensis* (Augener, 1922) (G, C)
- 11) El nombre *Cirratulus niger* Hartman, 1939 fue basado en ejemplares de Isla Socorro, aunque en la distribución se colaron Panamá y otras localidades del Pacífico mexicano. Se consideró que era un sinónimo menor de *T. punctata* (Grube, 1859), descrito de las Antillas menores, por lo que la especie del Pacífico necesita ser descrita. Especialmente porque *C. niger* fue introducido como un nombre para reemplazar un homónimo menor (Hartman, 1939:17, 18), descrito de Puerto Rico por Treadwell, que sería sinónimo menor de *T. punctata*.

Estudios futuros

Durante la última década los estudios sobre el grupo se han intensificado, las extensas revisiones realizadas por Blake especialmente de sobre especies bitentaculadas se suman los trabajos de Lezzi, Elias, Rivero, Saracho-Botero, Cinar, Chambers, Magalhaes, entre otros, que han permitido conocer aún más sobre la diversidad, ecología y biología del grupo, y resolver algunos problemas taxonómicos. La familia es rica en géneros y especies, y también puede ser abundante en fondos mixtos o areno-fangosos, por lo que deviene atractivo para estudios finos sobre la ecología trófica, en relación con la mineralización de la materia orgánica, así como para estudiar su biología reproductiva. Entre las especies asociadas a sustratos calcáreos, merece evaluarse su papel como perforadores, asociadas a las especies de otras familias de poliquetos, porque destruyen las rocas costeras y podrían invadir también piedras coralinas, o como en el caso algunas especies de *Dodecaceria* que perfora las conchas de moluscos (Rozbaczylo *et al.*, 2007).

Agradecimientos

En la primera edición agradecemos al Dr. Ildefonso Liñero-Arana y a un revisor anónimo por sus observaciones para mejorar esta

contribución. El Sr. José Santos, bibliotecario de Ecosur-Chetumal, consiguió algunos artículos de difícil acceso. Esa contribución se realizó con respaldo parcial del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La nueva edición se mejoró por la revisión cuidadosa del Dr. Rodolfo Elías. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Bellan G. 1980. Relationship of pollution to rocky substratum polychaetes on the French Mediterranean coast. *Mar Poll Bull* 11: 318-321.
- Bellan G, Desrosiers G & Willsie A. 1988. Use of an annelid pollution index for monitoring a moderately polluted littoral zone. *Mar Poll Bull* 19: 662-665.
- Binard A & Jeener R. 1929. Morphologie du lobe préoral des polychètes. *Rec Inst Zool Torley-Rousseau* 2: 118-240.
- Blake JA. 1975. The larval development of Polychaeta from the Northern California coast, 1. *Cirriiformia spirabrancha* (Family Cirratulidae). *Trans Am Micr Soc* 94: 1798-188.

- Blake JA. 1991. Revision of some genera and species of Cirratulidae (Polychaeta) from the western North Atlantic. *Ophelia Suppl* 5: 17–30.
- Blake JA. 1996. Family Cirratulidae Ryckholdt (sic), 1851, including a revision of the genera and species from the Eastern North Pacific. *In: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds.), Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel*, 6. The Annelida, Part 3. Santa Barbara Mus Nat Hist, Santa Barbara, California, pp. 263–384.
- Blake JA. 2007 (2006). New species and records of deep-water Cirratulidae (Polychaeta) from off northern California. *Sci Mar* 70S3 (Suppl. 5): 45–57.
- Blake JA. 2016. *Kirkegaardia* (Polychaeta, Cirratulidae), new name for *Monticellina* Laubier, preoccupied in the Rhabdocoela, together with new records and descriptions of eight previously known and sixteen new species from the Atlantic, Pacific and Southern Oceans. *Zootaxa* 4166:1–93.
- Blake JA. 2018. Bitentaculate Cirratulidae (Annelida, Polychaeta) collected chiefly during cruises of the R/V Anton Bruun, USNS Eltanin, USCG Glacier, R/V Hero, RVIB Nathaniel B. Palmer, and R/V Polarstern from the Southern Ocean, Antarctica, and off Western South America. *Zootaxa* 4537:1–130.
- Blake JA & Magalhães W. 2019. Cirratulidae Ryckholt, 1851. *In: Zoology Online* (n.d.). Berlin.
- Bleidorn C, Vogt L & Bartolomaeus T. 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Mol Phyl Evol* 29:279–288
- Caullery M & Mesnil F. 1898. Les formes épitopes et l'évolution des cirratuliers. *Ann Univ Lyon* 39:1–200.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the *Albatross* Tropical Pacific Expedition, 1891–1905. *Mem Mus Comp Zool, Harv Univ* 48:1–514, 80 plates.
- Chambers SJ. 2000. A redescription of *Chaetozone setosa* Malmgren, 1867 including a definition of the genus, and a description of a new species of *Chaetozone* (Polychaeta: Cirratulidae) from the northeast Atlantic. *Bull Mar Sci* 67: 587–596.
- Chambers SJ & Woodham A. 2003. A new species of *Chaetozone* (Polychaeta: Cirratulidae) from deep water in the northeast Atlantic, with comments on the diversity of the genus in cold northern waters. *Hydrobiologia* 496: 41–48.
- Çinar ME & Petersen ME. 2011. Re-description of *Cirratulus dollfusi* (Polychaeta: Cirratulidae), and *Fauvelicirratulus* as a new genus. *J Mar Biol Ass UK* 91:415–418.
- Croquer A, Bone D, Bastidas C, Ramos R. & Garcia E. 2016. Monitoring coastal pollution associated with the largest oil refinery complex of Venezuela. *PeerJ* 4:e2171
- Dean HK. 2008. The use of polychaetes (Annelida) as indicator species of marine pollution: a review *Rev Biol Trop* 56 (4):11–38,
- Dean HK & Blake JA. 2007. *Chaetozone* and *Caulleriella* (Polychaeta: Cirratulidae) from the Pacific Coast of Costa Rica, with description of eight new species. *Zootaxa* 1451:41–68.
- Dean HK & Blake JA. 2009. *Monticellina* (Polychaeta: Cirratulidae) from the Pacific coast of Costa Rica with descriptions of six new species. *Zoosymposia* 2:105–126.
- Díaz-Díaz O & Liñero-Arana I. 2004. Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) de la región Oriental de Venezuela. *Bol Inst Oceanogr, Univ Oriente* 43: 3–10.
- Díaz-Díaz O & Rozbaczylo N. 2019. Familia Cirratulidae Ryckholt, 1851. 34–46; *In: Díaz-Díaz O & Rozbaczylo N (eds.). Poliquetos bentónicos en Chile y su relación con indicadores de estado ecológico*. Santiago, Chile, 131pp.
- Díaz-Díaz O & Rozbaczylo N. 2019. Familia Cirratulidae Ryckholt, 1851: 134–146; *In: Díaz-Díaz, O. & N. Rozbaczylo (eds.). Poliquetos bentónicos en Chile asociados a hábitats vulnerables*. Santiago, Chile, 204 pp.
- Díaz-Díaz O, Cárdenas-Oliva A & Liñero-Arana I. 2014. *Caulleriella petersenae* n. sp. and two new records of Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela *Bol Invest Mar Cost* 43:345–355.
- Doner SA & Blake JA. 2006. New species of Cirratulidae (Polychaeta) from the northeastern United States. *Sci Mar* 70(Suppl. 3):65–73.
- Elías R & Rivero MS. 2008. Two new species of *Caulleriella* (Polychaeta: Cirratulidae) from Argentina. *Iheringia Ser Zool* 98:225–230.
- Elías R & Rivero MS. 2009. Two new species of Cirratulidae (Polychaeta) from Argentine Sea (SW Atlantic). *Zoosymposia* 2:139–148.
- Elías R, Saracho-Bottero MA & Simon CA. 2019a. *Protocirrinieris* (Polychaeta: Cirratulidae) in South Africa and description of two new species. *Rev Biol Trop* 67(S5):70–80.
- Elías R, Saracho-Bottero M & Magalhães W. 2019b. Two new species of *Protocirrinieris* (Polychaeta: Cirratulidae) from Brazil. *Rev Biol Trop* 67. 81–91.
- Elías R, Palacios JR, Rivero MS & Vallarino EA. 2005. Short-term responses to sewage discharge and storms of subtidal sand-bottom macrozoobenthic assemblages off Mar del Plata City, Argentina (SW Atlantic). *J Sea Res* 53: 231–242.
- Elías R, Palacios JR, Rivero MS & Vallarino EA. 2006. Sewage-induced disturbance on polychaetes inhabiting intertidal mussel beds of *Brachidontes rodriguezii* off Mar del Plata (SW Atlantic, Argentina). *Sci Mar* 70S3:187–196.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus LA Cty, Sci Ser* 28:1–190.
- George JD & Petersen M. 1991. The validity of the Genus *Zeppelina* Vaillant (Polychaeta: Ctenodrilliidae). *Ophelia Suppl* 5:89–100.

- Gibbs PE. 1971. A comparative study of reproductive cycle in four polychaetes belonging to the family Cirratulidae. *J Mar Biol Ass UK* 51:745–769.
- Gibbs PE, Langston WJ, Burt GR & Pascoe PL. 1983. *Tharyx marioni* (Polychaeta): a remarkable accumulator of arsenic. *J Mar Biol Ass UK* 63:313–325.
- Gibson PH & Clark RB. 1976. Reproduction of *Dodecaceria caulleryi* (Polychaeta: Cirratulidae). *J Mar Bio Ass UK* 56:649–674.
- Glémarec M & Hily C. 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *Act Oecol Appl* 2:139–150.
- Hartman O. 1939. The polychaetous annelids collected on the Presidential Cruise of 1938. *Smithson Misc Coll* 98(13):1–22.
- Hartman O. 1948. The marine annelids erected by Kinberg with notes on some other types in the Swedish State Museum. *Ark Zool* 42A(1):1–156.
- Hartman O. 1960. Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins off southern California. *In: Hartman O & J L Barnard, The benthic fauna of the deep basins off southern California, 2. Allan Hancock Pac Exped* 22(2):69–215.
- Hiscock K, Langmead O, Warwick R & Smith A. 2005. Identification of seabed indicator species to support implementation of the EU Habitats and Water Framework Directives. Second edition. Marine Biological Association. JNCC Contract F90-01-705. 77 pp.
- Hutchings P & Kupriyanova E. 2018. Cosmopolitan polychaetes - fact or fiction? Personal and historical perspectives. *Invert Syst* 32:1–9.
- Jumars PA. 1975. Target species for deep-sea studies in ecology, genetics, and physiology. *Zool J Linn Soc* 57: 341–348.
- Le Garrec V, Grall J, Chevalier C, Guyonnet B, Jourde J, Lavesque N, Bonifácio P & Blake JA. 2017. *Chaetozone corona* (Polychaeta, Cirratulidae) in the Bay of Biscay: a new alien species for the North-east Atlantic waters? *J Mar Biol Ass UK* 97:433–445.
- Lezzi M. 2017. *Caulleriella mediterranea*, a new species of polychaete (Annelida: Cirratulidae) from the central Mediterranean Sea. *Eur Zool J* 84.
- Lezzi M, Çinar ME & Giangrande A. 2016 (2015). Two new species of Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) from the southern coast of Italy. *Mar Biodiver*. 46(3): 81–686.
- Magalhães WF & Bailey-Brock JH. 2013. A new species of *Protocirrinieris* (Polychaeta: Cirratulidae) from Hawaii including a redescription of the New Zealand *Protocirrinieris nuchalis*. *New Zeal J Zool* 40(3):196–204
- Magalhães WF, Seixas V, Paiva P & Elias R. 2014. The Multitentaculate Cirratulidae of the Genera *Cirriformia* and *Timarete* (Annelida: Polychaeta) from Shallow Waters of Brazil. *PLoS ONE*. 9:e112727.
- McIntosh WC. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by HMS Challenger during the years 1873–76. *Challenger Rep* 12:1–554.
- Milanovich FP, Spies R, Guram MS & Sykes EE. 1976. Uptake of copper by the polychaete *Cirriformia spirabrancha* in the presence of dissolved yellow organic matter of natural origin. *Est Coast Shelf Sci* 4:585–588.
- Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ. 2019. Progress and perspectives in the Discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. *Helgol Mar Res* 73: 4.
- Pearson TH & R Rosenberg. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 16:229–311.
- Petersen ME. 1991. A review of asexual reproduction in the Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) with redescription of *Cirratulus gayheadius* (Hartman, 1959), new combination, and emendation or reinstatement of some cirratulid genera. *Bull Mar Sci* 48: 592.
- Petersen ME. 1999. Reproduction and development in Cirratulidae (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia* 402:107–128.
- Petersen ME & George JD. 1991. A new species of *Raricirrus* from northern Europe, with notes on its biology and discussion of the affinities of the genus (Polychaeta: Ctenodrilidae). *Ophelia Suppl* 5:1–723
- Pocklington P & Wells PG. 1992. Polychaetes. Key taxa for marine environmental quality monitoring. *Mar Poll Bull* 24:593–598.
- Pocklington P & Coates KA. 2010. Three new species of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Bermuda. *Proc Biol Soc Wash* 123:220–233.
- Rivero MS, Elias R & Vallarino EA. 2005. First survey of macrofauna in the Mar del Plata Harbor (Argentina), and the use of polychaetes as pollution indicators. *Rev Biol Mar Oceanogr* 40:101–108.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scripta* 26 139–204.
- Rouse G & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press NY.
- Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME. 2007. A molecular phylogeny of annelids. *Cladistics* 23:41–63
- Rozbaczyllo N, Aviles F, Herve M & Godoy G. 2007. First report of *Dodecaceria* sp. (Polychaeta: Cirratulidae), in red abalone in Chile January 2009. *J Shellfish Res* (Sep 2007):855–857.
- Salazar-Vallejo SI, Carrera-Parra LF & Fauchald K. 2008. Phylogenetic affinities of the Flabelligeridae (Annelida: Polychaeta). *J Syst Zool Evol Res* 46(3):203–215.
- Saracho Bottero M, Elias, R & Magalhães W. 2017. Taxonomic revision of *Cirratulus* (Polychaeta: Cirratulidae) from the coasts of Argentina, with description of a new species. *J. Mar Biol Ass the UK*. 97. 889–896.
- Saracho Bottero M, Jaubet M, Garaffo G & Elias R. 2019. Revision of *Cirratulus* (Cirratulidae: Polychaeta) from Argentina, with the description of three new species

- and a key to identify all species of the area. *Rev Biol Trop* 67(S5):169-182.
- Struck TH & Purschke G. 2005. The sister group relationship of Aeolosomatidae and Potamodrilidae (Annelida: "Polychaeta") — a molecular phylogenetic approach based on 18S rDNA and cytochrome oxidase I. *Zool Anz* 243:281–293
- Taboada S, Doner S, Blake J & Avila C. 2012. A new species of *Cirratulus* (Annelida: Polychaeta) described from a shallow-water whale bone in Antarctica. *Zootaxa* 3340:59-68.
- Weidhase M, Bleidorn C & Simon CA. 2016. On the taxonomy and phylogeny of *Ctenodrilus* (Annelida: Cirratulidae) with a first report from South Africa. *Mar Biodiv* 46:243–252.
- Westheide W. 1981. Interstitielle fauna von Galapagos, 26. Questidae, Cirratulidae, Acrocirridae, Ctenodrilidae (Polychaeta). *Mikrofauna Meeresb* 82:57-79.
- Wolf PS. 1984. Family Cirratulidae Carus, 1863, pp. 12.1–12.12. *In*: Uebelacker JM & Johnson PJ (eds.), *Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. Vol. 2, Mobile, Alabama, Barry A. Vittor & Associates.
- Yoshiyama RM & Darling JDS. 1982. Grazing by the intertidal fish *Anoplarchus purpurescens* upon a distasteful polychaete worm. *Environ Biol Fish* 7:39–45.

14. Cossuridae Day, 1963

J. Rolando Bastida-Zavala & Aideé Egremy-Valdez

Universidad del Mar, campus Puerto Ángel
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)
rolando_bastida@yahoo.com.mx, egremy.va@gmail.com

Introducción

Las especies de esta familia de poliquetos son reconocidos por tener un aparato bucal particular pero, sobre todo, por la presencia de un filamento branquial (= tentáculo dorsal) en los segmentos anteriores (Fig. 1B, D–E, I), el cual puede ser casi tan largo como el cuerpo (Day 1963). Los cosúridos son todos pequeños, normalmente de un tamaño inferior a 10 mm de largo, ocasionalmente se han encontrado ejemplares de longitud superior a los 20 mm de largo, incluso incompletos; por lo general rebasan los 100 segmentos. Cuando están vivos estos poliquetos son translúcidos, con una coloración parda o parda pálido. El cuerpo se encuentra regionalizado en tórax y abdomen (Fig. 1A, I), regiones caracterizadas por el tipo de musculatura (Rouse 2001) y diferenciadas por un cambio abrupto en el tipo de setas (Fauchald 1972), o por un estrechamiento del cuerpo (Sousa *et al.* 2019).

Los cosúridos viven en algunos sedimentos poco profundos, aunque son más comunes en sedimentos arenosos y fangosos a mayor profundidad. Se han registrado en un ámbito batimétrico muy amplio, que va desde uno hasta 3,500 m de profundidad (Fauchald 1972, Rouse 2001).

Los cosúridos son excavadores activos y lo más probable es que sean alimentadores de depósito superficial o subsuperficial (Hilbig 1996). En ocasiones los cosúridos pueden ser dominantes en los fondos blandos, cuyas poblaciones pueden tener elevada densidad, como sucede con *Cossura chilensis* Hartmann-Schröder, 1965, que tuvo en promedio 897 individuos por metro cuadrado en la bahía de Valparaíso, Chile (Soto & Lemus 2016).

Hasta el momento se han descrito 29 especies de cosúridos, pertenecientes a dos géneros, *Cossura* Webster & Benedict, 1887 y

Cossurella Hartman, 1976. Nueve de las 17 especies de *Cossura* fueron descritos a partir de ejemplares incompletos; asimismo, más de la mitad de las especies de este género han sido descritas para el océano Pacífico (Read 2000, Rouse 2001).

Para las costas de América tropical se han registrado 13 especies, además de los dos géneros de cosúridos; ocho especies han sido registradas para el Pacífico oriental tropical (POT) y seis para el Gran Caribe; sin embargo, tres especies tienen registros cuestionables para el POT y dos para el Gran Caribe. Asimismo, se han registrado siete especies de cosúridos en los litorales mexicanos, algunos de ellos a profundidades batiales, como *Cossurella sima* c (ver Tabla 1).

Morfología

En los cosúridos el prostomio es cónico (Fig. 1B, E, I–J), aunque puede ser trapezoidal o redondeado (Fig. 1D), sin apéndices y sin ojos. Los órganos nucleares (Fig. 1K) se encuentran en el margen posterior del prostomio (Laubier 1963) o del peristomio (Sousa *et al.* 2019). El peristomio forma un sólo anillo completo (Fig. 1J), aunque dorsalmente pueda estar subdividido (Read 2000). Asimismo, poseen tentáculos bucales que les sirven para su alimentación; estos tentáculos están situados en la superficie dorsal de la cavidad bucal; cuando los cosúridos se alimentan los tentáculos son parcialmente proyectados de la cavidad bucal (Tzetzlin 1994). El número de tentáculos, también llamados lóbulos digitados, varía entre las especies, desde dos hasta 20, aunque en la mayoría de las especies se desconoce su número (Sousa *et al.* 2019). El filamento branquial (Fig. 1B, D–E, I), también conocido como tentáculo dorsal, no toma parte en la alimentación de los cosúridos; en cambio, aparentemente, este filamento impar tiene una función respiratoria (Tzetzlin 1994).

El cuerpo de los miembros de esta familia es filiforme (Fig. 1B, I) (Salazar-Vallejo & Donath-Hernández 1984), se divide en tres regiones: los primeros 30 segmentos forman una región anterior, o tórax (Fig. 1B, I), muscularizado y ligeramente aplanado; luego sigue una región cilíndrica abdominal frágil (Fig. 1B, I), que carece de músculos circulares; finalmente una región posterior con alrededor de 10 segmentos muy juntos entre sí (Fig. 1B), esta última región no es claramente distinguible en algunas especies (Rouse 2001). En ocasiones, la separación entre el tórax y el abdomen es evidenciado por un ligero estrechamiento (Fig. 1I) (Sousa *et al.* 2019).

La distribución de los parapodios unirrámeos y birrámeos a lo largo del cuerpo, había sido utilizada como carácter diagnóstico (Reish 1958); sin embargo, ahora se sabe que el primer setígero es unirrámeo, los que siguen a continuación son birrámeos; aunque algunas veces, debido a la cercanía entre las dos ramas, aparentan ser unirrámeos (Fournier & Petersen 1991).

Todas las setas son simples de las cuales hay varios tipos: lisas (Fig. 1H), limbadas (Fig. 1G), fimbriadas, pilosas, así como aplanadas y anchas; salen de la pared del cuerpo en dos fascículos. Inicialmente son lisas, tienden a fracturarse en un borde por lo que se observan hirsutas o cubiertas con proyecciones delgadas y superficiales (fimbriadas y pilosas). A pesar de que la distribución de diferentes tipos de setas a lo largo del cuerpo y entre los parapodios se considera de importancia para el diagnóstico a nivel de especie, es probable que esta consideración no tenga validez debido a los cambios estructurales de las setas individuales por el grado de desarrollo de los ejemplares, así como al crecimiento relativo de los arreglos de las setas. En los parapodios abdominales de algunas especies se encuentran espinas aciculares, a veces acompañadas de setas capilares (Fig. 1F) (Hilbig 1996).

No se conoce nada sobre los órganos segmentales, ni se han descrito órganos sensoriales con excepción de los órganos nucales (Rouse 2001) que en ocasiones pueden estar pareados (Fig. 1K) (Sousa *et al.* 2019). Fournier & Petersen (1991) revisaron numerosos ejemplares de Canadá y el norte de Europa y encontraron que en los setígeros medios (18–40) se hallaban huevos o esperma. En

ejemplares ovígeros estos setígeros se encontraban llenos de huevos vitelógenos de aproximadamente 75 μm de largo y 35 μm de ancho. En otros ejemplares, los mismos setígeros se encontraron llenos de un esperma de tipo primitivo con apariencia opaca y lechosa. Basados en la gran cantidad de material del estudio mencionado, los autores encontraron la evidencia necesaria para señalar que *Cossura longocirrata* (Webster & Benedict, 1887) puede presentar hermafroditismo simultáneo.

Sistemática

El primer cosúrido descrito fue *Cossura longocirrata* (Webster & Benedict, 1887) y colocado en la familia Cirratulidae. Permaneció así hasta que la familia Cossuridae fuera establecida por Day (1963). Los cosúridos eran encontrados, por lo general, siendo parte de un grupo junto con las familias Opheliidae, Orbiniidae, Paraonidae, Questidae y Scalibregmatidae en los análisis cladísticos de Rouse & Fauchald (1977). La monofilia del grupo está indicada por la presencia de un único filamento branquial que puede originarse dorsalmente desde el segundo hasta el quinto setígero (Rouse 2001).

Actualmente, los cosúridos son colocados en dos géneros, *Cossura* y *Cossurella*. Este último fue establecido por Hartman (1976), el cual se distingue de *Cossura* por la presencia de espinas aciculares en los setígeros abdominales (Ewing 1987, Rouse 2001). No obstante, Read (2000) consideró que *Cossurella* no es monofilético y que debería considerarse un sinónimo menor de *Cossura*. En este capítulo consideramos que la presencia o ausencia de estas espinas aciculares, en este grupo de poliquetos intersticiales, justifica la separación en dos géneros, toda vez que es un carácter que necesariamente proporciona algún tipo de soporte o movilidad diferencial a las especies que lo presentan.

Algunas de las características usadas para separar a las especies son: el setígero del cual surge el filamento branquial, la estructura y distribución de las setas, la presencia y número de órganos nucales y la estructura del pigidio (Fournier & Petersen 1991).

Claves de identificación

Las claves de identificación se basaron principalmente en la versión previa de este capítulo (Egremy-Valdez 2009), las cuales se han modificado con ayuda de algunas descripciones originales (Reish 1958, Hartmann-Schröder 1962, Laubier 1963, Fauchald 1972, Ewing 1987, Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2010, Sousa *et al.* 2019), así como revisiones de algunas especies de cosúridos (Hartman 1969, Hobson & Banse 1981, Ewing 1984,

Fournier & Petersen 1991, Hilbig 1996, Read 2000, Dean 2004).

Después de cada especie se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en tres grandes regiones: Gran Caribe (**C**), Pacífico oriental tropical (**P**), y el sur de California y costa occidental de Baja California (**B**). Cuando una especie es cuestionable en alguna de las regiones se indicó con la **Q**. Asimismo, al final de cada clave puede haber comentarios particulares que son señalados con un exponente.

Clave a géneros y especies de cosúridos de América tropical

- 1** Cuerpo separado en tórax y abdomen debido al cambio abrupto en el tipo de setas (Fig. 1A); setígeros medios con una espina gruesa, a veces con una seta capilar *Cossurella* Hartman, 1976
 – Cuerpo homómero, sin cambios abruptos en el tipo de setas a lo largo del cuerpo; setígeros medios con setas limbadas (Fig. 1G), o con dientes marginales (Fig. 1F), o lisas (Fig. 1H) *Cossura* Webster & Benedict, 1887

***Cossura* Webster & Benedict, 1887**

- 1** Tentáculo inserto en el segundo setígero (Fig. 1B) **2**
 – Tentáculo inserto en el tercer setígero (Fig. 1I) **4**
- 2(1)** Prostomio trapezoidal, aplanado dorso-ventralmente, con cuernos laterales bien desarrollados *C. ginesi* Liñero-Arana & Díaz-Díaz, 2010 (C)
 – Prostomio cónico (Fig. 1B), sin cuernos laterales **3**
- 3(2)** Con tres cirros anales largos y otros más cortos; prostomio subcónico (Fig. 1C) *C. pygodactylata* Jones, 1956 (P)
 – Con tres cirros anales filamentosos; prostomio cónico *C. soyeri* Laubier, 1963¹ (P, Q; C, Q)
- 4(1)** Prostomio tan largo como ancho, redondeado anteriormente (Fig. 1D) *C. rostrata* Fauchald, 1972 (P)
 – Prostomio cónico, más largo que ancho (Fig. 1E) **5**
- 5(4)** Con cuatro tipos de setas, dos en setígeros anteriores y otros dos en setígeros medios y posteriores *C. brunnea* Fauchald, 1972 (P)
 – Con dos tipos de setas a lo largo del cuerpo (Fig. 1F–G) **6**
- 6(5)** Parte posterior del prostomio con un anillo *C. candida* Hartman, 1955² (P)
 – Parte posterior del prostomio sin anillo (Fig. 1J) **7**
- 7(6)** Sin órganos nucales *C. longocirrata* Webster & Benedict, 1887¹ (C, Q)
 – Con órganos nucales (Fig. 1K) **8**

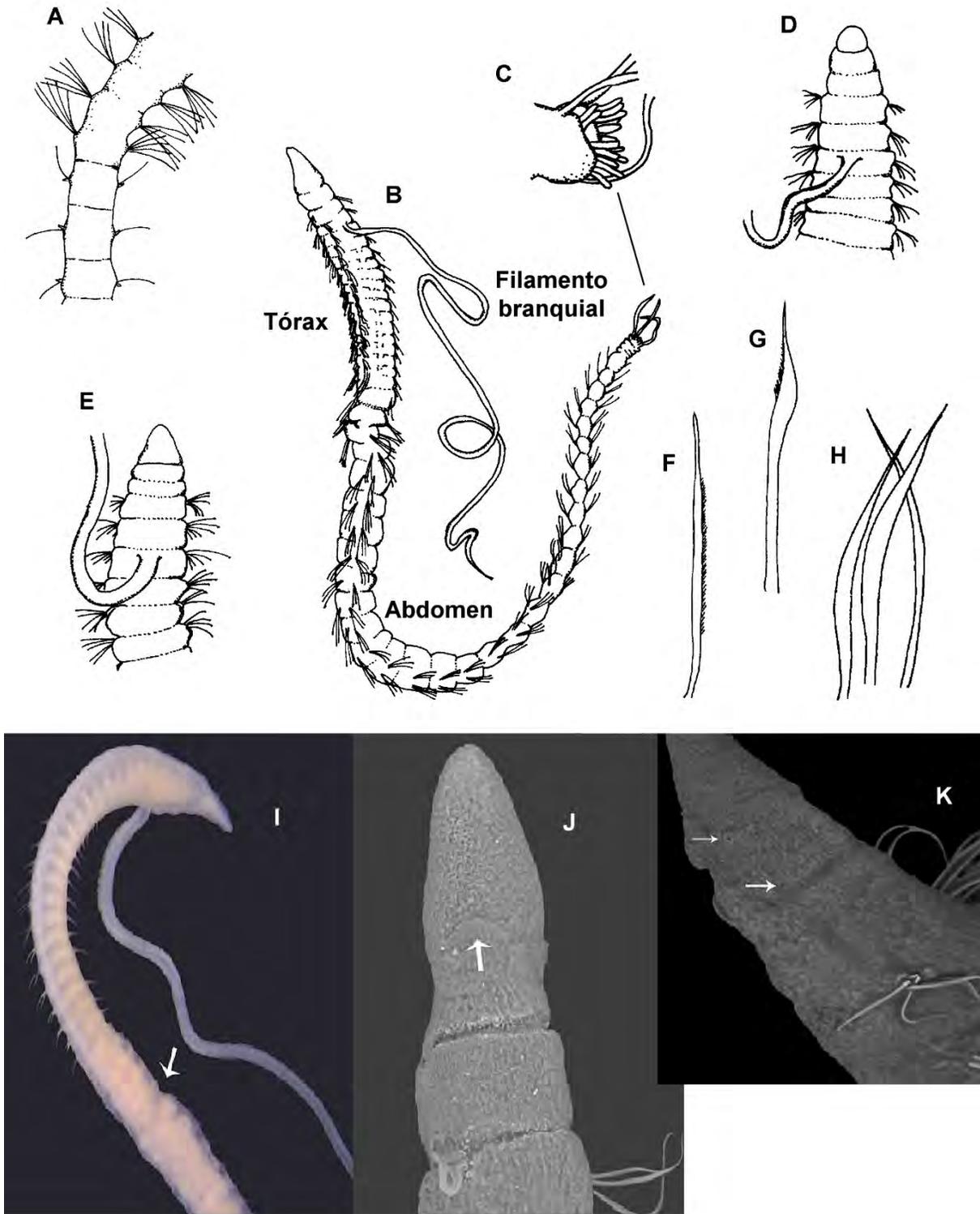


Figura 1. Cosúridos: A) *Cossurella sima*, cambios abruptos entre tórax y abdomen, B–C) *Cossura pygodactylata*: B) ejemplar mostrando el tentáculo insertado en el segundo setífero, C) detalle del pigidio, D) *Cossura rostrata*, prostomio tan largo como ancho, VD, E) *Cossura brunnea*, prostomio cónico, VD, F–G) *Cossura delta*: F) seta capilar, G) seta limbada, H) *Cossura laeviseta*, setas lisas, I–K) *Cossura yacy*: I) tórax y abdomen, mostrando el estrechamiento que divide ambas regiones, J) división entre prostomio y peristomio, VD, K) ubicación de dos órganos nucales laterales. Modificadas de A, D–E: Fauchald (1972), B–C: Hilbig (1996), F–G: Reish (1958); H: Hartmann-Schröder (1962), I–K): Sousa *et al.* (2019).

- 8(7)** Con dos pares de órganos nucales (Fig. 1K)
 *C. yacy* Sousa, Nogueira-Júnior, Cutrim & de Oliveira, 2019 (C)
 – Con un par de órganos nucales **9**
- 9(8)** Cirros anales largos; setas simples con denticulación fina (Fig. 1G)
 *C. delta* Reish, 1958^{1,3} (C; B, Q; P, Q)
 – Cirros anales cortos; setas simples lisas (Fig. 1H)
 *C. laeviseta* Hartmann-Schröder, 1962 (P)

Comentarios

- 1) Los registros de estas especies son consideradas cuestionables en América tropical, en el caso de *C. delta* es cuestionable sólo para el Pacífico oriental tropical (ver Tabla).
- 2) La parte posterior del prostomio algunas veces es separada como un anillo, en muchas ocasiones ha sido malinterpretado como el primer segmento de dos segmentos peristomiales (Hilbig 1996); sin embargo, este aparente primer segmento es en realidad parte del prostomio. La boca se encuentra localizada entre la fisura de estos dos "segmentos". La condición de tal situación depende en gran parte al estado de relajación en el que se encuentren los ejemplares cuando son fijados (Fournier & Petersen 1991).
- 3) Sousa *et al.* (2019: 6, Tabla 1) indicaron que *C. delta* tiene dos pares de órganos nucales y que el pigidio tiene 6–10 lóbulos digitados a cada lado del ano; sin embargo, en la descripción original, Reish (1958: 54) indicó que tiene dos órganos nucales y que todos sus ejemplares estaban incompletos, por lo que no se puede saber si tenían lóbulos digitados.

Cossurella Hartman, 1976 (clave modificada de Ewing 1987)

- 1** Tentáculo medio insertado entre los setíferos 2 y 3 **2**
 – Tentáculo medio insertado entre los setíferos 3 y 4 *C. pettiboneae* Ewing, 1987 (C)
- 2(1)** Prostomio más corto que ancho; cada rama de los parapodios abdominales llevan una espina acicular corta con punta redondeada, así como una seta capilar (Fig. 1A)
 *C. sima* (Fauchald, 1972) (P)
 – Prostomio más largo que ancho; cada rama de los parapodios abdominales llevan una espina acicular larga, plumosa, con punta aguzada, sin setas capilares
 *C. pseudakaina* Ewing, 1987 (C)

Agradecimientos

Uno de nosotros (JRBZ) agradece de manera especial a Emilia González y Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR, Chetumal), por su generosidad y hospitalidad durante su estancia de verano del 2019, parte de la cual usó para concluir este capítulo. Agradecemos a Lorena K.S. Sousa, Marco V.J. Cutrim (Universidade Federal do Maranhão) y a Verônica M. de Oliveira (Universidade Estadual do Maranhão) por la autorización para reproducir algunas fotos de *Cossura yacy*. A Jesús Ángel de León-González (UANL) por las correcciones realizadas al manuscrito. Esta nueva versión del capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo

Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Day JH 1963 The polychaeta fauna of South Africa. Part 8. New species and records from grab samples and dredgings. Bull British Mus (Nat Hist) Zool 10(7): 381–445.
- Dean HK 2004 Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). Rev Biol Trop 52(2): 131–181.
- Egremy-Valdez A 2009 Cossuridae Day, 1963. In: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical. Monterrey, Universidad Autónoma de Nuevo León, pp: 149–152.

- Ewing RM 1984 Family Cossuridae Day, 1963. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor Ass., Mobile, 7 vols, pp: 4.1-4.6.
- Ewing RM 1987 Review of the genus *Cossurella* (Polychaeta: Cossuridae) including descriptions of two new species and a key to the species of the world. Proc Biol Soc Wash (7): 3-10.
- Fauchald K 1972 Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7: 1-575.
- Fournier JA & Petersen ME 1991 *Cossura longocirrata*: Redescription and distribution, with notes on reproductive biology and a comparison of described species of *Cossura* (Polychaeta: Cossuridae). In: Petersen ME & Kirkegaard JB (eds) Proceedings of the Second International Polychaete Conference, Copenhagen, 1986. Ophelia 5: 63-80.
- Gardiner SL & Wilson WH 1979(1977) New records of polychaete annelids from North Carolina with the description of a new species of *Sphaerosyllis* (Syllidae). J Elisha Mitchell Scient Soc 93(4): 159-172.
- Gobin J 1990 A checklist of marine polychaetous annelids (Polychaeta) from the Gulf of Paria, Trinidad, West Indies. Caribb Mar Stud 1: 37-47.
- Hartman O 1965 Deep-Water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Allan Hancock Occ Pap (28): 1-378.
- Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.
- Hartman O 1976(1974) Polychaetous annelids of the Indian Ocean including an account of species collected by members of the International Indian Ocean Expeditions, 1963-'64, and a catalogue and bibliography of the species from India. Part II. J Mar Biol Ass India 16(2): 609-644.
- Hartmann-Schröder G 1962 Zweiter Beitrag zur polychaetenfauna von Peru. Kieler Meeresfor 18(1): 109-147.
- Hilbig B 1996 Family Cossuridae Day, 1963. In: JA Blake, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 2. Santa Barbara Mus Nat Hist, Santa Barbara, 6: 233-251.
- Hobson KD & Banse K 1981 Sedentariate and Archannelid Polychaetes of British Columbia and Washington. Can J Fish Aquat Sci 209: 1-144.
- Laubier L 1963 Découverte du genre *Cossura* (Polychète, Cossuridae) en Méditerranée: *Cossura soyeri* sp. n. Vie Milieu 14(4): 833-842.
- Liñero-Arana I & Díaz-Díaz O 2010 A new species of Cossuridae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. Interciencia 35(10): 789-792.
- Prado-Navarro A, Díaz-Castañeda V, Leija-Tristán A & de León-González JA 2016 Composición y estructura de las comunidades de poliquetos (Annelida) asociadas a fondos blandos de la costa occidental de la península de Baja California, México. Rev Mex Biodiv 87: 74-85.
- Read GB 2000 Taxonomy and distribution of a new *Cossura* species (Annelida: Polychaeta: Cossuridae) from New Zealand. Proc Biol Soc Wash 113: 1096-1110.
- Reish DJ 1958 Description of a new species of *Cossura* (Annelida: Polychaeta) from the Mississippi delta. J Wash Acad Sci 48(2): 53-55.
- Reish DJ 1968 A biological survey of Bahía de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II. Benthic polychaetous annelids. San Diego Soc Nat Hist Trans 15(7): 67-106.
- Rouse GW 2001 Cossuridae Day, 1963. In: Rouse GW & Pleijel F (ed) Polychaetes. Oxford University Press, Nueva York, 354 pp.
- Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes Zool Scripta 26(2): 139-204.
- Salazar-Vallejo SI & Donath-Hernández FE 1984 Primer registro para México y extensión de rango de *Cossura soyeri* Laubier, 1964 (Annelida: Polychaeta). Cienc Mar 10: 61-67.
- Sartí-Martínez AL & Solís-Weiss V 1987 Estudio prospectivo de la distribución, abundancia y diversidad de los anélidos poliquetos de la zona norte del Golfo de California. Mem V Simp Biol Mar, 1987: 53-70.
- Soto EH & Lemus D 2016 Nueva descripción de *Cossura chilensis* Hartmann-Schröder, 1965 (Polychaeta: Cossuridae), de la bahía de Valparaíso, Chile central con notas de su ecología. Rev Biol Mar Oceanogr 51(3): 609-620.
- Sousa LKS, Nogueira-Júnior M, Cutrim MVJ & de Oliveira VM 2019 *Cossura yacy* sp. nov. (Cossuridae, Annelida) from a tropical Brazilian estuary. Iheringia, Sér Zool 109: 1-9.
- Tzetlin AB 1994 Fine morphology of the feeding apparatus of *Cossura* sp. (Polychaeta, Cossuridae) from the White Sea. In: Dauvin JC, Laubier L & Reish D (eds) Actes de la 4ème Conférence Internationale des Polychètes. Mém Mus Natn Hist Nat Paris 162: 137-143.
- Webster HE & Benedict JE 1887 The Annelida Chaetopoda, from Eastport, Maine. U.S. Commission of Fish & Fisheries. Rep US Comm Fish 1885, part 13, II. Appendix Rep Comm, D.22: 707-758.

Tabla 1. Registros cuestionables de cosúridos en los litorales de América tropical.

Taxón	Registros	Comentario
<i>C. delta</i> Reish, 1958	Bahía de Los Ángeles, golfo de California (Reish 1968)	Localidad tipo: Delta del río Misisipi, norte del golfo de México. Es poco probable que la misma especie del norte del golfo de México se encuentre también en el golfo de California. Por ello, este registro es considerado cuestionable.
<i>C. longocirrata</i> Webster & Benedict, 1887	Florida (Hartman 1965)	Localidad tipo: Eastport, Maine, costa nororiental de Estados Unidos. Esta especie fue descrita en fondos sublitorales (11–22 m) de aguas frías (Webster & Benedict 1887: 743), por lo que es poco probable que se encuentre en las aguas tropicales y subtropicales del Gran Caribe. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>C. pygodactylata</i> Jones, 1956	Norte del golfo de California (Sartí-Martínez & Solís-Weiss 1987)	Localidad tipo: Bahía de San Francisco, California. Es poco probable que el taxón del golfo de California sea la misma especie de San Francisco. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>C. soyeri</i> Laubier, 1963	<p>Gran Caribe: Carolina del Norte (Gardiner & Wilson 1979); norte del golfo de México (Ewing 1984), 21-189 m; Trinidad y Tobago (Gobin 1990).</p> <p>Pacífico oriental tropical: golfo de California (Salazar-Vallejo & Donath-Hernández 1984); costa occidental de la península de Baja California (Prado-Navarro <i>et al.</i> 2016)</p>	Localidad tipo: Mediterráneo francés. Los registros en el Gran Caribe (Ewing 1984, Gobin 1990), incluso en la costa oriental de Estados Unidos (Gardiner & Wilson 1979), así como los registros del Pacífico oriental (Salazar-Vallejo & Donath-Hernández 1984, Prado-Navarro <i>et al.</i> 2016), son cuestionables, toda vez que esta especie fue descrita en aguas templadas del Mediterráneo (Laubier 1963). Se mantiene en la clave por precaución.

15. Dorvilleidae Chamberlin, 1919

Luis F. Carrera-Parra

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
lcarrera@ecosur.mx, carrera_parra@yahoo.com.mx

Introducción

El nombre de la familia se deriva del género tipo *Dorvillea* Parfitt, 1866, el cual fue nombrado en honor a Henry D'Orville, quien le proporcionó a Parfitt un manuscrito no publicado del coronel George Montagu. Dicho manuscrito incluía una especie identificada como *Nereis pennata*, la cual sirvió de base para la descripción del género y especie de Parfitt, *Dorvillea lobata* Parfitt, 1866. (Salazar-Vallejo & Carrera-Parra 2020).

Dorvilleidae incluye a algunos de los poliquetos más pequeños que se conocen, desde unos cientos de micrómetros con muy pocos segmentos, hasta ejemplares de talla mediana con varios centímetros de largo y un gran número de segmentos (Paxton 2000, Pleijel 2001) (Fig. 1A, E, G). Son comunes tanto en la zona intermareal como a grandes profundidades; pueden ser de vida libre, comensales o parásitos de otros invertebrados como algunas especies de *Ophryotrocha* Claparède & Mecznirow, 1869 e *Iphitime* Merenzeller, 1902. Recientemente, han sido encontrados habitando huesos de ballenas depositados en el fondo del mar (Wiklund *et al.* 2009, 2012).

Muchas especies de Dorvilleidae son consideradas oportunistas y proliferan en ambientes enriquecidos con materia orgánica o áreas altamente contaminadas (Hilbig 1995, Wiklund *et al.* 2009, Paxton & Åkesson 2010). Por sus hábitos alimenticios, algunas especies de este grupo han sido consideradas como carnívoras (*v. gr.*, *Schistomeringos neglecta* (Fauvel, 1923), *Protodorvillea kefersteini* (McIntosh, 1869)), o herbívoras como algunas especies de *Ophryotrocha* (Fauchald & Jumars 1979, Paxton 2000). Con base en datos de isótopos estables, principalmente en organismos de ventilas o emanaciones, se ha indicado que los dorvilleidos tienen una dieta rica en bacterias quimiosintéticas (Jumars *et al.* 2015).

La reproducción de los dorvilleidos es muy variada, usualmente tienen sexos separados, aunque es común el hermafroditismo. Carecen de dimorfismo sexual evidente, excepto en algunas especies, como por ejemplo *Ophryotrocha labronica* Bacci & La Greca, 1961, donde el desarrollo del aparato maxilar entre hembras y machos ocurre en tiempos distintos para cada sexo, así como en el número de glándulas en segmentos posteriores, siendo mayores en los machos que en las hembras (Pfannenstiel 1984). Además, se sabe que en *O. puerilis* Claparède & Mecznirow, 1869 y *O. eutrophila* Wiklund, Glover & Dahlgren, 2009 las hembras son mucho más grandes que los machos y tienen un aparato maxilar "Tipo P", mientras que los machos tienen un aparato maxilar "Tipo K" (Paxton & Åkesson 2007, Wiklund *et al.* 2009). También se ha reportado reproducción asexual en algunas especies de *Dorvillea* (Åkesson & Rice 1992).

Sistemática

La primer especie de Dorvilleidae fue descrita por delle Chiaje en 1828 como *Nereis rudolphi* (actualmente *Dorvillea rudolphi*). En la actualidad, se considera que el grupo está constituido por 34 géneros con alrededor de 120 especies reconocidas como válidas.

El uso del nombre de la familia estaría amenazado porque *Dorvillea* Parfitt, 1866 es homónimo menor de *Dorvillea* Leach, 1852 (molusco). Por lo que, si *Dorvillea* se considerara inválido, *Stauronereis* Verrill, 1900 (sinónimo menor de *Dorvillea*) sería el género válido, y Stauronereididae Verrill, 1900, podría usarse en lugar de Dorvilleidae. Sin embargo, con la finalidad de promover la estabilidad nomenclatural, dado que *Dorvillea* y Dorvilleidae

han sido ampliamente utilizados, contrario a *Dorvillea* Leach, 1852 que no ha sido utilizado como un nombre válido después de 1899, *Dorvillea* Parfitt, 1866 fue declarado *nomem protectum*, mientras que *Dorvillea* Leach, 1852 como *nomen oblitum*. Como consecuencia, *Dorvillea* Parfitt, 1866 y Dorvilleidae Chamberlin, 1919 son nombres válidos (Salazar-Vallejo & Carrera-Parra 2020).

La delimitación de la familia ha variado mucho entre diferentes autores y depende en gran medida de la inclusión o exclusión de los taxa con las formas más pequeñas, algunos de los cuales han sido considerados como parte de otras familias como Dinophilidae e Iphitimidae. Con base en estudios filogenéticos, se ha argumentado a favor de una serie de reducciones morfológicas en el grupo, dando como resultado que estas familias sean incluidas dentro de Dorvilleidae para evitar que el grupo sea parafilético (Eibye-Jacobsen & Kristensen 1994). Sin embargo, estudios recientes con base en datos moleculares no dan soporte a la idea de incluir Dinophilidae dentro de Dorvilleidae, así como una especie originalmente descrita en Dorvilleidae (*Pettiboneia urciensis* Campoy & San Martín, 1980) dando como resultado que Dorvilleidae, tal y como fue delimitada por Eibye-Jacobsen & Kristensen (1994), sea considerado un grupo parafilético (Struck *et al.* 2005, 2006, Rousset *et al.* 2007).

Recientemente, Wiklund *et al.* (2009) consideraron que la monofilia de *Ophryotrocha* dependía de la inclusión de los géneros *Iphitime*, *Palpiphitime* Orensanz, 1990, y *Exallopus* Jumars, 1974 dentro de este grupo. Sin embargo, su análisis filogenético, basado en datos moleculares, está soportado por un árbol no resuelto que presenta una tricotomía en la cual quedan incluidos estos otros géneros juntos con el grupo de especies de *Ophryotrocha*. Los autores reconocen, por ejemplo, que para reconocer *Palpiphitime* como género, deberían de haber propuesto un nuevo género para el grupo basal de su árbol constituido por especies de *Ophryotrocha*; prefiriendo considerar todo como un solo grupo monofilético. Debido a la poca resolución e incertidumbre que aun persiste, en este trabajo se mantiene por separado a estos géneros en espera de nueva evidencia.

Morfología

Morfológicamente este es un grupo muy heterogéneo, los ejemplares más grandes son típicamente vermiforme, con varios apéndices prostomiales, parápodos bien desarrollados y un aparato maxilar complejo; pero también existe una gran variedad de organismos neoténicos que tiene apariencia larval, carecen de parápodos, setas, y aparato maxilar.

El estudio de este grupo de poliquetos requiere de una cuidadosa observación del aparato maxilar, debido a que su taxonomía está basada principalmente en las diferencias de este. Por lo cual, será necesario realizar un corte anterodorsal para extraer el aparato maxilar, el cual deberá de ser estudiado bajo el microscopio para poder precisar el número de dientes por cada placa maxilar. En ejemplares muy pequeños, la observación del aparato maxilar se puede realizar transparentando el organismo con la ayuda de glicerina o hidróxido de potasio (KOH) al 10%.

Además del aparato maxilar, existen caracteres externos importantes en la taxonomía de este grupo. Para los caracteres externos, es de suma importancia revisar la variación de la forma y desarrollo de los parápodos a lo largo del cuerpo, ya que se ha observado que ocurren diferencias, tanto en forma como en tamaño, a lo largo del cuerpo. También será necesario examinar la distribución de los diferentes tipos de setas a lo largo del cuerpo con relación a la talla del ejemplar; por tanto, es recomendable, revisar el ejemplar completo bajo el microscopio, y por lo menos realizar cortes de tres parápodos en diferentes regiones corporales (anterior, media y posterior).

Prostomio y peristomio. El prostomio es frontalmente redondeado, típicamente presenta un par de antenas dorsales lisas o articuladas, así como un par de palpos ventrales no articulados o biarticulados. Cuando son articulados, el palpo se diferencia en palpóforo (base del palpo) y palpostilo (parte distal del palpo) (Fig. 1A-D, F). Tanto los palpos como las antenas pueden estar ausentes (Fig. 1E, G). Pueden tener uno o dos pares de ojos o carecer de ellos.

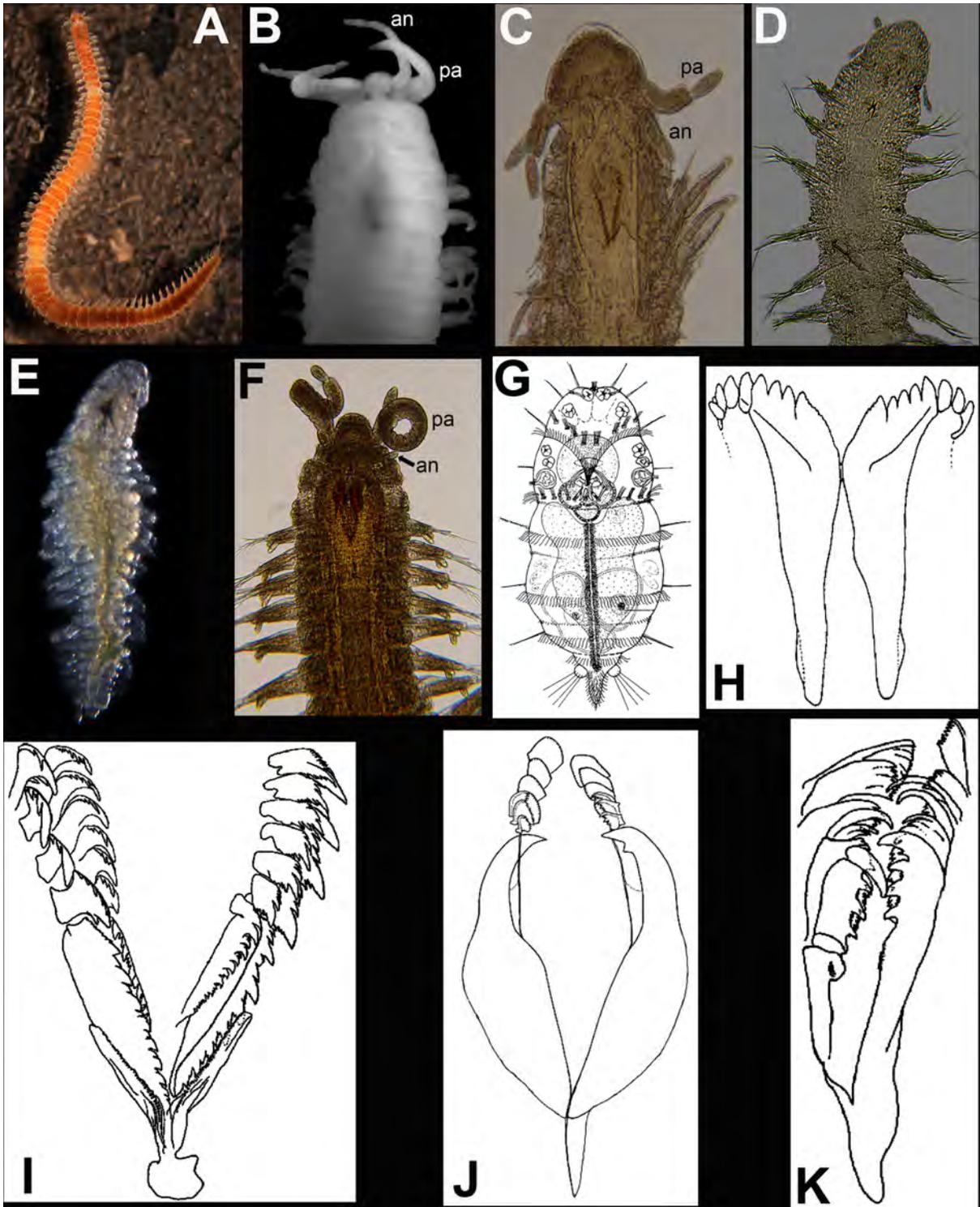


Figura 1. A) *Dorvillea* sp. ejemplar completo, en vida VD; B) *Dorvillea* sp. extremo anterior, preservado VD; C) *Pettiboneia duoforca* Wolf, 1987 extremo anterior, preservado VD; D) *Eliberidens forceps* Wolf, 1986 extremo anterior, preservado VD; E) *Ophryotrocha* sp. ejemplar completo, en vida VD; F) *Protodorvillea* sp. extremo anterior, preservado VD; G) *N. sterreri* Eibye-Jacobsen & Kristensen, 1994 ejemplar completo VD; H) Mandíbulas, *Protodorvillea bifida* Perkins, 1979; I) Aparato maxilar *Schistomerings* VD; J) Aparato maxilar "Tipo K" *Dorvillea*, VD; K) Aparato maxilar "Tipo-P" *Dorvillea*, VD. (VD= vista dorsal; an= antena; pa= palpo) (Fotos: A-D, F © L.F. Carrera-Parra, E © H. Bahena). Figuras modificadas de: G Eibye-Jacobsen & Kristensen (1994); H Perkins (1979); I, K Wolf (1984); J Paxton (2004).

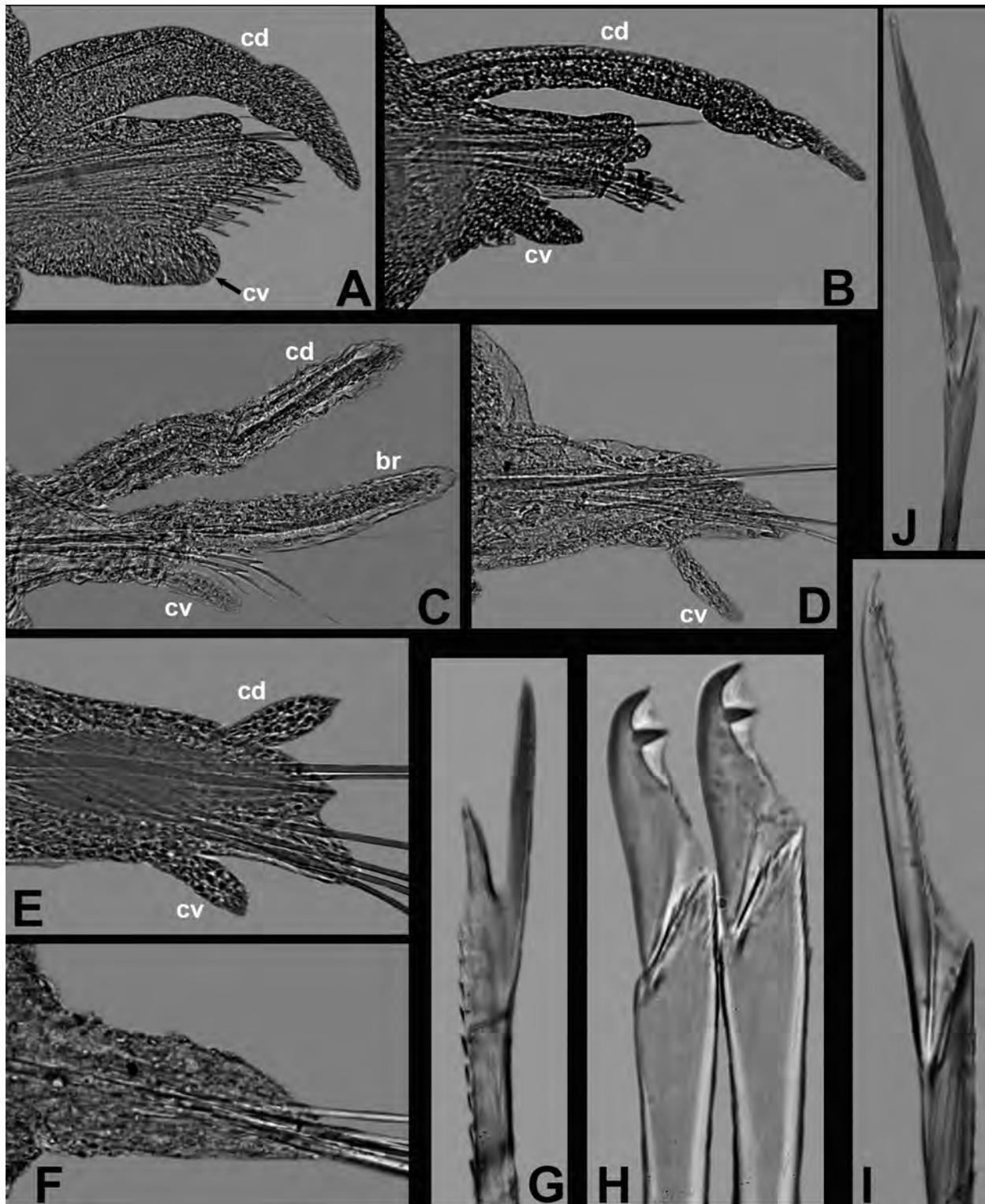


Figura 2. A) *Dorvillea* sp. parápodo anterior; B) *Dorvillea* sp. parápodo posterior; C) *Pettiboneia duoforca* Wolf, 1987 parápodo anterior; D) *P. duoforca* parápodo posterior; E) *Protodorvillea* sp. parápodo posterior; F) *Eliberidens forceps* Wolf, 1986 parápodo anterior; G) Seta furcada, *Protodorvillea* sp.; H) Falcígeros compuesto con hoja corta, *Dorvillea vittata* (Grube, 1856); I) Falcígero compuesto bidentado con hoja larga, *Schistomerings pectinata* Perkins, 1979; J) Falcígero compuesto unidentado, *P. duoforca*. (cd= cirro dorsal; cv= cirro ventral; br= branquia), (Fotos © L.F. Carrera-Parra).

El peristomio está bien desarrollado, consta de dos anillos y carece de cirros peristomiales. Muchos dorvilleidos, sobre todo las especies más pequeñas, presentan varias bandas de cilios tanto en el prostomio-peristomio, como en el resto de los segmentos corporales (Paxton 2000).

Parápodos y branquias. Los parápodos son típicamente subbirrameos, el notópodo está representado por el cirro dorsal el cual puede ser liso o articulado y presentar o carecer de notoacículas; en algunos taxa el cirro dorsal puede estar ausente en el primer parápodo. El neurópodo está constituido por los lóbulos setales, así como por el cirro ventral, el cual puede estar ausente en algunos taxa (Figs. 2A-F). Como una modificación secundaria, algunos taxa tienen parápodos unirrameos o pueden carecer de estos (Fig. 1G).

Las branquias pueden estar presentes en algunos taxa y se pueden desarrollar tanto en la región notopodial como en *Iphitime*, o en la región neuropodial como en *Diaphorosoma* Wolf, 1986 y *Eliberidens* Wolf, 1986 (Fig. 2C).

Setas. Las setas supraculares consisten de setas limbadas simples y setas furcadas (Fig. 2G); mientras que las setas subaculares consisten de espiníferos compuestos y falcíferos compuestos, los cuales pueden ser uni- o bidentados (Fig. 2H-J); en algunos casos en donde las setas compuestas están ausentes, las setas simples limbadas pueden llegar a estar incluso en posición subacicular. Algunos taxa como *Apodotrocha* Westheide & Riser, 1983 y *Neotenotrocha* Eibye-Jacobsen & Kristensen, 1994 carecen de acículas y/o setas.

Pigidio. El pigidio puede tener de uno a dos pares de cirros anales (Fig. 1A, E), carecer de cirros anales, o puede incluir un estílogo pigidial (Fig. 1G) como por ejemplo en los géneros *Neotenotrocha*, *Ougia* Wolf, 1986 y *Paraugia* Wolf, 1986.

Aparato maxilar y mandíbulas. El aparato maxilar es de tipo ctenognato y típicamente está constituido por 4 hileras de placas maxilares o denticulos libres y un par de portadores maxilares (Fig. 1I-K). La reducción de las maxilas se ha considerado una condición derivada, como por ejemplo en *Ikosipodus* Westheide, 1982 y *Meiodorvillea* Jumars, 1974; mientras que la presencia de hileras extras de placas denticuladas una condición apomórfica como en *Pettiboneia* (Orensanz 1990).

La variación del desarrollo y la arquitectura del aparato maxilar en Dorvilleidae es muy grande; por ejemplo, algunos taxa como *Diaphorosoma* y *Pettiboneia* carecen de portadores maxilares; o en los casos más extremos carecer de aparato maxilar como en *Apodotrocha*, y *Ikosipodoides* Westheide, 2000.

El aparato maxilar puede cambiar durante la ontogénia, pasando del aparato maxilar "Tipo P" (juvenil) (Fig. 1K) al "Tipo K" (Maxila I en forma de pinza de hielo) (Fig. 1J). Sin embargo, en algunos taxa el adulto retiene la forma juvenil; incluso, en algunas especies se puede apreciar dimorfismo sexual donde machos y hembras difieren en el tipo de aparato maxilar que presentan (ver arriba). Las mandíbulas de Dorvilleidae no están fusionadas y normalmente son distalmente denticuladas (Fig. 1H), aunque algunos taxa tienen mandíbulas muy reducidas o carecen de estas debido a una reducción secundaria.

Claves

La clave a géneros incluye todos los géneros considerados como válidos para la familia a pesar de no haber sido registrados aún en la América Tropical. Está basada parcialmente en la propuesta de clasificación de Eibye-Jacobsen & Kristensen (1994), pues se han excluido los géneros pertenecientes a Dinophilidae, los cuales se ha demostrado que no pertenecen a Dorvilleidae; además, a pesar de la consideración de Wiklund *et al.* (2009) se mantienen en la clave los géneros *Exallopus*, *Iphitime*, y *Palpipitime* (ver sección sistemática). Las claves a especies incluyen las especies registradas en América Tropical y se basan en la primera edición (Carrera-Parra 2009), así como en otros trabajos posteriores a esta publicación con registros de especies de dorvilleidos.

La distribución de las especies se indica con una **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México, y **C** para la región del Caribe, incluyendo hasta el litoral central de Brasil. Una **Q** indica un registro cuestionable, dichos registros han sido considerados cuestionables principalmente por las diferencias geográficas y ecológicas existentes entre el área de estudio con la localidad tipo de la especie; en caso de existir otro dato adicional se señalará

como una nota al final de la clave. El * señala los géneros no registrados en el área de estudio.

Se recomienda enfáticamente antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves

solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

Clave para géneros.

- 1 Cirro dorsal con notoacículas 2
 – Sin cirro dorsal, si se presenta, nunca con notoacícula 8
- 2(1) Cirro dorsal presente en la mayoría de los parápodos; branquia neuropodial ausente ... 3
 – Cirro dorsal sólo en parápodos anteriores; branquia neuropodial usualmente presente 6
- 3(2) Sin diente mandibular accesorio antero-lateral; pigidio con 2 cirros anales, con estílogo pigidial 4
 – Con diente mandibular accesorio antero-lateral; pigidio con 4 cirros anales, sin estílogo pigidial 5
- 4(3) Con portadores maxilares; lóbulo setal neuropodial ventral ausente
 *Ougia* Wolf, 1986 Aparato maxilar con el denticulo libre inferior más anterior con proceso como arista, largo y delgado; mandíbulas con tres lóbulos anteriores; seta furcada (cuando presentes) pseudocompuestas *O. tenuidentis* Wolf, 1986 (G)
 – Sin portadores maxilares; lóbulo setal neuropodial ventral presente *Paraougia* Wolf, 1986
- 5(3) Con setas furcadas *Schistomeringos* Jumars, 1974
 – Sin setas furcadas *Dorvillea* Parfitt, 1866
- 6(2) Portadores maxilares y placa basal superior presentes
 *Westheideia* Wolf, 1986 Sin ojos; antenas lisas; palpos biarticulados; lóbulo branquial presente del parápodo 5 al 28; falcíferos compuestos unidentados *W. minutimala* Wolf, 1986 (G)
 – Portadores maxilares y placa basal superior ausentes 7
- 7(6) Antena simple; denticulos libres inferiores ausentes; seta furcada presente
 *Pettiboneia* Orensanz, 1973
 – Antena articulada; denticulos libres inferiores presentes; seta furcada ausente
 *Diaphorosoma* Wolf, 1986 Sin ojos; palpos biarticulados; cirro dorsal del parápodo 2 al 20 más largos que el ancho del cuerpo, marcadamente vascularizado; branquias presentes del parápodo 4 al 20; falcíferos compuestos bidentados; aparato maxilar arreglado en dos pares de hileras de placas dentadas *D. magnavena* Wolf, 1986 (G)
- 8(1) Con seta furcada 9
 – Sin seta furcada 14
- 9(8) Aparato maxilar con más de 8 denticulos libres superiores; pigidio con 4 cirros anales 10
 10
 – Aparato maxilar con 8 o menos denticulos libres superiores o ausentes; pigidio con 2 cirros anales 12

- 10(9)** Palpos articulados; mandíbulas con dientes accesorios **11**
 – Palpos no articulados; mandíbulas sin dientes accesorios
 *Meiodorvillea* Jumars, 1974 Antenas cortas;
 cirro ventral presente en parápodos 2 al 14, ausente en posteriores; falcígeros compuestos
 heterogonfos unidentados *M. apalpata* Jumars, 1974 (B)
- 11(10)** Aparato maxilar con portadores maxilares; mandíbulas con dientes antero-laterales
 libres *Protodorvillea* Pettibone, 1961
 – Aparato maxilar sin portadores maxilares; mandíbulas con dientes redondeados a lo largo
 del borde interno *Marycarmenia* Nuñez, 1998*
- 12(9)** Antenas articuladas; palpos articulados; con estíloido pigidial
 *Coralliotrocha* Westheide & von Nordheim, 1985*
 – Antenas simples o ausentes; palpos no articulados o ausentes; sin estíloido pigidial **13**
- 13(12)** Antenas y palpos presentes; dentículos libres ausentes; neurópodo sin lóbulo setal
 neuropodial ventral o neuroacícula suplementaria; setas más ventrales compuestas
 *Eliberidens* Wolf, 1986 Sin ojos; antenas
 y palpos no articulados; falcígeros compuestos unidentados con hojas cortas y largas;
 aparato maxilar en dos pares de hileras, mandíbulas poco desarrolladas
 *E. forceps* Wolf, 1986 (G)
 – Antenas y palpos ausentes; dentículos libres presentes; neurópodo con lóbulo setal
 neuropodial ventral y neuroacícula suplementaria; setas más ventrales simples
 *Gymnodorvillea* Wainright & Perkins, 1982 Sin
 ojos; cirro ventral cónico, emergiendo a la mitad del parápodo; falcígeros compuestos
 unidentados con hojas largas y cortas; aparato maxilar con una sola hilera de maxilas;
 maxilas 6–8 como placas redondeadas, cubiertas por finos dentículos
 *G. floridana* Wainright & Perkins, 1982 (C)
- 14(8)** Adultos con más de 20 segmentos entre el peristomio y el pigidio; setas presentes **15**
 – Adultos con 20 o menos segmentos entre el peristomio y pigidio; setas presentes o ausentes
 **23**
- 15(14)** Sin setas compuestas; sin cirros anales **16**
 – Con setas compuestas; con cirros anales **17**
- 16(15)** Con antenas; con dentículos maxilares libres; neurópodo con una acícula; especies de
 vida libre *Parophryotrocha* Hartmann-Schröder, 1971*
 – Sin antenas; sin dentículos maxilares libres; neurópodo con más de una acícula;
 endoparásitos de poliquetos de la familia Aphroditidae
 *Veneriserva* Rossi, 1984 Prostomio irregularmente
 redondeado; sin ojos; dos acículas por setígero; setas ligeramente curvas, subdistalmente
 infladas, distalmente con pequeñas espinas, terminando en una punta digitada;
 endoparásito de *Aphrodita longipalpa* Essenberg, 1917 *V. pygoclava* Rossi, 1984 (B)
- 17(15)** Aparato maxilar reducido a 5 o 6 filamentos delgados no esclerotizado
 *Pseudophryotrocha* Hilbig & Blake, 1991*
 – Aparato maxilar esclerotizado, incluyendo al menos elementos posteriores grandes y
 dentículos libres **18**

- 18(17)** Cambio de setación abrupto, uno o pocos setíferos anteriores con setas diferentes a los siguientes setíferos; antenas usualmente articuladas **19**
 – Cambio de setación de los setíferos anteriores con los siguientes, si existe, gradual; antenas simples **20**
- 19(18)** Setas ventrales compuestas; cirro ventral elongado, extendiéndose más allá del neurópodo; todos los dentículos libres elongados, falcados
 *Anchidorvillea* Hilbig & Blake, 1991*
 – Setas ventrales usualmente simple; cirro ventral corto, no excede el neurópodo; dentículos libres incluyen elementos en forma de placa *Exallopus* Jumars, 1974 Primer setífero modificado; antenas articuladas; setífero modificado con dos tipos de setas simples, delgadas con el borde denticulado, y robustas con un diente secundario
 *E. jumarsi* Blake, 1985 (P)
- 20(18)** Palpos articulados *Palpiphitime* Orensanz, 1990*
 – Palpos no articulados o ausentes **21**
- 21(20)** Lóbulo setal neuropodial ventral ausente; especies comensales en branquias de cangrejos braquiuros *Iphitime* Marenzeller, 1902
 – Lóbulo setal neuropodial ventral ausente o presente; especies de vida libre **22**
- 22(21)** Neurópodo con acícula accesoria; segmentos posteriores con lóbulos dorso-laterales prominentes *Mammiphitime* Orensanz, 1990*
 – Neurópodo sin acícula accesoria; segmentos posteriores sin lóbulos dorso-laterales
 *Ophryotrocha* Claparède & Meczniow, 1869
- 23(14)** Lóbulo setal neuropodial ventral presente *Pinniphitime* Orensanz, 1990*
 – Lóbulo setal neuropodial ventral ausente **24**
- 24(23)** Con setas simples y compuestas **25**
 – Setas, si presenta, o todas simples o todas compuestas **28**
- 25(24)** Antenas presentes **26**
 – Antenas ausentes **27**
- 26(25)** Palpos biarticulados *Microdorvillea* Westheide & von Nordheim, 1985*
 – Palpos no articulado *Arenotrocha* Westheide & von Nordheim, 1985*
- 27(25)** Estíloido pigidial presente *Petrocha* Westheide, 1987*
 – Estíloido pigidial ausente *Pusillotrocha* Westheide & von Nordheim, 1985*
- 28(24)** Setas presentes **29**
 – Setas ausentes **31**
- 29(28)** Todas las setas compuestas; con 7 o 10 setíferos **30**
 – Todas las setas simples; con 4 setíferos *Parapodrilus* Westheide, 1965*
- 30(29)** Con 10 setíferos; aparato maxilar presente *Ikosipodus* Westheide, 1982*
 – Con 7 setíferos; aparato maxilar ausente *Ikosipodoides* Westheide, 2000*

- 31(28)** Aparato maxilar presente; cuerpo con 3 segmentos
 *Neotenotrocha* Eibye-Jacobsen & Kristensen, 1994 Con 6
 anillos ciliares principales; aparato maxilar formado por un par anterior (dentículos libres)
 y uno posterior (placas basales) de dentículos
 *N. sterreri* Eibye-Jacobsen & Kristensen, 1994 (G)
 – Aparato maxilar ausente; cuerpo con por lo menos 4 segmentos
 *Apodotrocha* Westheide & Riser, 1983*

Claves para especies

Dorvillea Parfitt, 1866¹

- 1** Con papila nugal **2**
 – Sin papila nugal **3**
- 2(1)** Aparato maxilar con tres pares de hileras de dentículos
 *D. moniloceras* (Moore, 1909) (P) (G, Q)
 – Aparato maxilar con dos pares de hileras de dentículos
 *D. rubra* (Grube & Ørsted in Grube, 1857) (C)
- 3(1)** Antenas no articuladas *D. rubrovittata* (Grube, 1856) (C, Q)
 – Antenas articuladas **4**
- 4(3)** Parápodos anteriores con cirro dorsal inflado, con una punta digitada
 *D. clavata* Wolf, 1986 (G, C)
 – Parápodos anteriores con cirro dorsal de otra forma **5**
- 5(4)** Palpos biarticulados **6**
 – Palpos no articulados **8**
- 6(5)** Palpos más largos que las antenas *D. bacescui* Rullier, 1974 (C)
 – Palpos iguales o más cortos que las antenas **7**
- 7(6)** Aparato maxilar con maxila I de la hilera superior, muy recurvada, diente principal
 dirigido posteriormente *D. largidentis* Wolf, 1986 (G, C)
 – Aparato maxilar con maxila I de la hilera superior de otra forma, diente principal dirigido
 lateralmente *D. cerasina* (Ehlers, 1901) (B, P) (C, Q)
- 8(5)** Palpos más largos que las antenas
 *D. vittata* (Grube & Ørsted in Grube, 1857) (P) (C, Q)
 – Palpos iguales o más cortos que las antenas *D. sociabilis* (Webster, 1879) (C)

Comentarios

- 1) *Dorvillea angolana* (Augener, 1918), descrita de África, fue reportada por Rullier (1974) para Cuba, la descripción de su ejemplar es muy breve y dicho ejemplar pudiera ser asignado a varias de las especies descritas del Caribe; por lo tanto, dicho registro no es considerado y la especie no es incluida en la clave. El reporte de *D. pseudorubrovittata* Berkeley, 1927 por Rioja (1962) es cuestionable ya que los ejemplares de Rioja tiene los palpos más largos que las antenas, mientras que la especie fue descrita con antenas más largas que los palpos; por lo cual el registro se considera dudoso y no es incluido en la clave.

Iphitime Marenzeller, 1902¹

- 1 Con un anillo peristomial; con tres pares de maxilas; setas simples mucho más abundantes que compuestas (29:5–7); simbiote del cangrejo *Cancer antennarius* Stimpson, 1856 *I. holobranchiata* Pilger, 1971 (B)
 – Con dos anillos peristomiales; con dos pares de maxilas; setas simples ligeramente más abundantes que las compuestas (26:20); simbiote del cangrejo *Loxorhynchus grandis* Stimpson, 1857 *I. loxorhynchi* Hartman, 1952 (B)

Comentario

- 1) *Iphitime holobranchiata* e *I. loxorhynchi* fueron descritas del sur de California. A pesar de que no han sido formalmente registradas en México, se incluyen en la clave debido a que la distribución de sus hospederos incluye la costa Occidental de Baja California Norte, por lo que su presencia en esta región es muy probable.

Ophryotrocha Claparède & Meczniow, 1869¹

- 1 Con branquias ventrales desde el setígero 3 y dorsales desde el setígero 14, ventrales más largas que las dorsales *O. platycephale* Blake, 1985 (P)
 – Sin branquias 2
- 2(1) Con cirro dorsal y cirro ventral; con palpos *O. akessoni* Blake, 1985 (P)
 – Sin cirro dorsal y cirro ventral; sin palpos 3
- 3(2) Con 4–5 setas simples supraculares, 4–5 falcíferos heterogonfos subaculares; parte distal de la seta simple y la hoja del espinígero finamente denticuladas *O. macrovifera* Paxton & Åkesson, 2010 (C)
 – Con 2–3 setas simples supraculares, 3–4 falcíferos heterogonfos subaculares; parte distal de la seta simple y la hoja del espinígero con denticulación gruesa 4
- 4(3) Mandíbulas con proyecciones laterales esclerotizadas muy grandes en adultos *O. permanae* Paxton & Åkesson, 2010 (C)
 – Mandíbulas sin proyecciones esclerotizadas *O. costlowi* Paxton & Åkesson, 2010 (C)

Comentario

- 1) Augener (1936) reportó *O. puerilis* Claparède & Metschnikow, 1869 (Italia) para Curaçao sin dar muchos detalles sobre la morfología del ejemplar examinado, excepto que este era mucho más pequeño que los ejemplares europeos a pesar de ser una hembra grávida. Paxton & Åkesson (2007) redescubrieron la especie, restringiendo su distribución al mar Mediterráneo, considerando dudosos los registros de la especie fuera de esa región geográfica. Por tal motivo, la especie no es incluida en la clave.

Paraougia Wolf, 1986

- 1 Palpos con palpóforo por lo menos dos veces más grande que el palpostilo; antenas articuladas mucho más largas que los palpos; denticulos libres anteriores con dientes pequeños *P. bermudensis* (Åkesson & Rice, 1992)¹ (C)
 – Palpos con palpóforo mucho más corto que el palpostilo; antenas no articuladas, ligeramente más largas que los palpos; denticulos libres anteriores con diente distal curvo prominente seguido de dientes pequeños *P. batia* Jumars, 1974 (B)

Comentario

- 1) *Paraougia bermudensis* fue descrita como *Dorvillea bermudensis*, ya que Åkesson & Rice (1992) consideraron a *Dorvillea* como un supergénero que incluía a *Paraougia* y *Schistomeringos*. Eiby-Jacobsen & Kristensen (1994) consideraron válido al género *Paraougia*, ya que en ninguno de sus árboles filogenéticos *Paraougia* y *Dorvillea* resultan como grupos hermanos, lo cual pudiera dar base a que la idea de Åkesson & Rice (1992) pudiera ser correcta; además, los caracteres que distinguen a *Paraougia* están basados principalmente en el aparato maxilar, el cual ha sido hasta el momento de gran utilidad para separar géneros.

Pettiboneia Orensanz, 1973

- 1 Aparato maxilar con hilera superior más corta que la hilera inferior; denticulos de las maxilas más anchos que largos, maxilas con numerosos dientes pequeños *P. duofurca* Wolf, 1987 (G, C) (P, Q)
 – Aparato maxilar con ambas hileras de similar longitud; denticulos de las maxilas más largos que anchos; maxilas con pocos dientes prominentes *P. blakei* Wolf, 1987 (G, C)

Protodorvillea Pettibone, 1961

- 1 Falcígeros compuestos unidentados; branquias presentes del setígero 2 al 9 *P. parva* Rullier, 1974 (C)
 – Falcígeros compuestos bidentados; sin branquias 2
 2(1) Setas furcadas con uno de los extremos bifidos *P. bifida* Perkins, 1979 (C)
 – Setas furcadas con ambos extremos enteros 3
 3(2) Palpos biarticulados; falcígeros compuestos con el diente proximal muy pequeño *P. kefersteini* (McIntosh, 1869) (C, Q)
 – Palpos multiarticulados, con 10–18 artejos; falcígeros compuestos con ambos dientes de similar tamaño *P. gracilis* (Hartman, 1938) (B, P)

Schistomeringos Jumars, 1974

- 1 Mandíbulas con el margen liso y con líneas festonadas *S. perkinsi* Wolf, 1986 (G, C)
 – Mandíbulas con borde denticulado y sin líneas festonadas 2
 2(1) Parápodos 1 al 20 dorsalmente con una proyección inflada en forma de papila en posición subdistal *S. mediofurca* Jumars, 1974 (B, P)
 – Parápodos sin proyección inflada dorsal 3
 3(2) Falcígeros compuestos con hojas largas *S. polydonta* (Verrill, 1900) (C)
 – Falcígeros compuestos con hojas largas y cortas 4
 4(3) Aparato maxilar con denticulos libres anteriores de las hileras inferiores anchos, pectinados 5
 – Aparato maxilar con denticulos libres anteriores de las hileras inferiores no pectinados 7
 5(4) Setas furcadas con dientes de similar tamaño *S. rogeri* Pocklington & Coates, 2010 (C)
 – Setas furcadas con dientes de diferente tamaño 6

- 6(5)** Con ojos; setíferos posteriores sin setas supraciculares simples bidentadas *S. pectinata* (Perkins, 1979) (G, C)
 – Sin ojos; setíferos posteriores con setas supraciculares simples bidentadas *S. pacifica* Westheide 1977 (P)
- 7(4)** Con branquias desde setíferos 5–7 *S. cf. rudolphi* (sensu Wolf, 1984) (G)
 – Sin branquias 8
- 8(7)** Cirro dorsal con cirróforo tan largo como el cirrostilo; setas furcadas con el diente más cortos de la mitad de la longitud del diente más largo *S. annulata* (Moore, 1906) (B, P) (C, Q)
 – Cirro dorsal con cirróforo mucho más largo que el cirrostilo; setas furcadas con el diente más cortos un tercio de la longitud del diente más largo *S. longicornis* (Ehlers, 1901) (B, P, Q en ambas)

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por Juan Moreira (Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid) ayudó a mejorar la claridad del texto. Comentarios de Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR) sirvieron para esclarecer detalles nomenclaturales del grupo. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Augener H. 1936. Zoologische Ergebnisse einer Reise nach Bonaire, Curaçao und Aruba im Jahre 1930. Polychaeten aus den marinen Salinen von Bonaire und Curaçao. Zool Jahrb Abt Syst Ökol Geog Tiere 67: 337–352.
- Åkesson B & Rice SA. 1992. Two new *Dorvillea* species (Polychaeta, Dorvilleidae) with obligate asexual reproduction. Zool Scr 21: 351–362.
- Carrera-Parra LF. 2009. Dorvilleidae Chamberlin, 1919. In: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp. 153–163.
- Eibye-Jacobsen D & Kristensen RM. 1994. A new genus and species of Dorvilleidae (Annelida, Polychaeta) from Bermuda, with a phylogenetic analysis of Dorvilleidae, Iphitimidae and Dinophilidae. Zool Scr 23: 107–131.
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanog Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.
- Hilbig B. 1995. Family Dorvilleidae Chamberlin, 1919. In: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara channel. The Annelida Part 2 vol 5. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp. 341–364.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.
- Orensanz JM. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With addenda to the Eunicemorphs of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. Antarctic Res Ser 52: 1–183.
- Paxton H. 2000. Family Dorvilleidae Chamberlin, 1919. In: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) Polychaetes and allies: the southern synthesis, fauna of Australia. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula, vol 4A. CSIRO Publishing Melbourne, pp. 91–94.
- Paxton H. 2004. Jaw growth and replacement in *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta, Dorvilleidae). Zoomorphology 123: 147–154.
- Paxton H & Åkesson B. 2007. Redescription of *Ophryotrocha puerilis* and *O. labronica* (Annelida, Dorvilleidae). Mar Biol Res 3: 3–19.
- Paxton H & Åkesson B. 2010. The *Ophryotrocha labronica* group (Annelida: Dorvilleidae) — with the description of seven new species. Zootaxa 2713: 1–24.
- Perkins TH. 1979. Lumbrineridae, Arabellidae, and Dorvilleidae (Polychaeta), principally from Florida, with descriptions of six new species. Proc Biol Soc Wash 92: 415–465.
- Pfannenstiel HD. 1984. Sex determination and intersexuality in polychaetes. Fortsch Zool 29: 81–98.

- Pleijel F. 2001. Dorvilleidae Chamberlin, 1919. *In*: Rouse GW & Pleijel F (eds) Polychaetes Oxford University Press, Oxford, pp. 151–154.
- Rioja E. 1962. Estudios anelidológicos 26. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. *An Inst Biol México* 33: 131–229.
- Rousset V, Pleijel F, Rouse G, Erséus C & Siddall M. 2007. A molecular phylogeny of annelids. *Cladistic* 23: 41–63.
- Rullier F. 1974. Quelques annelides polychètes de Cuba recueillies dans des éponges. *Trav Mus Hist Nat Grigore Antipa* 14: 9–77.
- Salazar-Vallejo SI & Carrera-Parra, LF. 2020. Reversal of precedence for *Dorvillea* Parfitt, 1866 (Annelida, Errantia) over its senior homonym *Dorvillea* Leach, 1852 (Mollusca, Bivalvia): maintenance of prevailing usage for *Dorvillea* Parfitt, 1866 and Dorvilleidae Chamberlin, 1919. *Bull Zool Nomencl.* 77:105–111.
- Struck T, Halanych KM & Purschke G. 2005. Dinophilidae (Annelida) is most likely not a progenetic Eunicida: Evidence from 18S and 28S r DNA. *Mol Phyl Evol* 37: 619–623.
- Struck T, Purschke G & Halanych K. 2006. Phylogeny of Eunicida (Annelida) and exploring data congruence using a Partition Addition Bootstrap Alteration (PABA) approach. *Syst Biol* 55: 1–20.
- Wiklund H, Glover AG & Dahlgren TG. 2009. Three new species of *Ophryotrocha* (Annelida: Dorvilleidae) from a whale-fall in the North-East Atlantic. *Zootaxa* 2228: 43–56.
- Wiklund H, Altamira IV, Glover AG, Smith CR, Baco AR & Dahlgren TG. 2012. Systematics and biodiversity of *Ophryotrocha* (Annelida, Dorvilleidae) with descriptions of six new species from deep-sea whale-fall and woodfall habitats in the north-east Pacific. *Syst Biodivers* 10: 243–259.
- Wolf PS. 1984. Family Dorvilleidae Chamberlin, 1919b. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Mobile, Alabama: Barry A. Vittor & Associates, Inc., pp: 44.1-44.37.

16. Eulepethidae Chamberlin, 1919

Patricia Salazar-Silva

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

Introducción

Los Eulepétidos constituyen una familia relativamente pequeña, actualmente con unas 24 especies en el mundo y unos seis géneros (Woolley & Wilson 2011, Zhang *et al.* 2018), son organismos relativamente grandes con hasta 70 segmentos y longitud máxima de 75 mm, aunque la mayoría miden entre 10 y 30 mm, su cuerpo es robusto, no son frágiles y generalmente no se fragmentan como los organismos de las otras familias de gusanos escamosos. Los Eulepétidos llevan élitros que cubren su dorso, se distinguen de los demás gusanos escamosos por presentar los primeros cuatro pares de élitros alternados con un cirro dorsal y los restantes alternados con una o dos branquias; todos llevan setas simples, no compuestas. La familia se identifica por su neuroacícula distalmente expandida en forma de "cabeza de martillo" denominada en la literatura "hammer-head".

Los Eulepétidos habitan aguas tropicales, en profundidades intermareales, submareales y hasta profundidades entre 400 y 800 m (Rouse & Pleijel 2001, Woolley & Wilson 2011). La mayoría de las especies son de vida libre, excavadores y habitan en fondos de arena, arcillas y fangos (Pettibone 1969); sin embargo otras se han reportado asociadas a otros gusanos escamosos o a tubos de quetopteridos vacíos (Nishi 2001).

El nombre original del género tipo de la familia fue *Eulepis* Grube, 1875, pero Chamberlin (1919) lo reemplazo por ser un nombre previamente usado para un género de Lepidopteros (Insecta) y también para reptiles (Nomenclator zoologicus), así la especie tipo *Eulepis hamifera* fue renombrada por Chamberlin (1919) como *Eulepethus hamifer* (Grube 1875) una especie con localidad tipo en Filipinas. El trabajo de Pettibone (1969) contiene un resumen de los

cambios en el status de la nomenclatura para la familia, los géneros y especies. Para México la primera especie descrita de Eulepétido fue *Grubeulepis mexicana* (Berkeley & Berkeley, 1939) con localidad tipo en la Isla Ángel de la Guarda, Baja California, el primer género lo describió Rioja (1962): *Mexieulepis* para *M. elongata*, una especie de Veracruz, del Golfo de México como localidad tipo y actualmente considerada como sinónimo menor de *M. weberi* (Horst, 1922) descrita para las Antillas (Curazao). Para la región del Caribe, McIntosh (1885) describió al primer Eulepétido con el nombre de *Eulepis challengeriae*, (actualmente *Proeulepethus challengeriae*), recolectado en St. Thomas, Islas Vírgenes, no obstante tener varios registros, Woolley & Wilson (2011) consideran que es un Eulepethidae *incertae* por ser un ejemplar incompleto.

Los Eulepétidos son muy poco conocidos, en los muestreos del bentos su abundancia es baja y poco frecuente; para América Tropical el conocimiento de los Eulepétidos está compilado en las listas de especies disponibles: Salazar-Vallejo (1996) compila 10 especies correspondientes a cinco géneros para el Caribe (desde Carolina del Norte al Norte de Brasil); Fauchald *et al.* (2009) para el Golfo de México enlistó siete especies de tres géneros; Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa (2004) seis especies de tres géneros para el Pacífico Oriental Tropical. En varias de las listas locales el registro de Eulepétidos es nulo o escaso (1-2 especies) (Laverde-Castillo 1987, Dean 2004, Sibaja-Cordero *et al.* 2012, Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, Morales de Anda *et al.* 2013).

Los principales trabajos de revisión o monográficos para Eulepethidae son pocos y no recientes; Pettibone (1969) re-describió a las especies hasta entonces conocidas, reexaminó registros y homogeneizó la terminología para describir la morfología. Pettibone (1986)

proporcionó claves para separar a seis géneros y sus especies. Uebelacker (1984) describió especies para el Golfo de México, algunas de ellas re-examinadas por Pettibone (1986). Descripción de nuevas especies las de Woolley & Wilson (2011) para Australia, la de Zhang *et al.* (2017) para China y la de Cutrim *et al.* (2018) para Brasil.

En el presente se incluye una clave taxonómica para las especies registradas en América Tropical con comentarios y una tabla (1) donde se indica la localidad tipo, registros en la Región y referencias bibliográficas para la especie. Para la clave taxonómica se usaron los trabajos de Pettibone (1969), Pettibone (1986), Woolley & Wilson (2011) y Cutrim *et al.* (2018). En la clave la distribución de las especies se indica como Golfo de México (G), Caribe (C) que comprende al Gran Caribe y Pacífico Oriental Tropical (P). Si alguno de los registros se marca como cuestionable (Q) es porque su distribución en la región es dudosa de acuerdo a la localidad tipo de la especie. El estatus de los nombres fue revisado de acuerdo a trabajos taxonómicos recientes así como en WoRMS.

Sistemática

Los Eulepétidos fueron colocados por Fauchald (1977) y por Pettibone (1982) en el orden Phyllodocida y la superfamilia Aphroditacea. En el análisis cladístico de Rouse & Fauchald (1997) para las relaciones dentro de los Aphroditoideos no encontraron evidencia de monofilia para los Eulepétidos y aparecen junto con los polynoidos formando una polytomia (Rouse & Pliejeil 2001). En la filogenia de Wiklund *et al.* (2005) no se incluyeron secuencias moleculares y la posición de los Eulepétidos se mantiene incierta como una tricotomía con Polynoidae y Acoetidae. Para Norlinder (2012) los Eulepethidae forman un clado bien soportado y junto con los Aphroditidae son el grupo más basal dentro de Aphroditiformia y consideraron que si Eulepethidae fuera la rama más basal, los élitros serían una sinapomorfia para Aphroditiformia y si Aphroditidae fuera la rama basal entonces los élitros serían un carácter que se ha presentado dos veces.

En el análisis filogenético de González *et al.* (2018) fue fuertemente soportada la monofilia de Eulepethidae y a Aphroditidae como el grupo hermano de Eulepethidae. En este último análisis filogenético Eulepethidae fue soportado por los

siguientes caracteres apomórficos: presencia de cirro dorsal en los segmentos tres y seis, notosetas subespatuladas y las neurosetas limbadas y por los siguientes caracteres homoplásicos como la ausencia de tubérculos dorsales, la presencia de branquias, las notosetas geniculadas y la falta de serraciones en las neurosetas. Para Zhang *et al.* (2018) así como para González *et al.* (2018) los Eulepétidos son un clado monofilético y fuertemente soportado como grupo hermano de las demás familias de escamosos y pudieran estar más relacionados entre sí que con las otras familias.

Morfología

En esta sección se utiliza la terminología propuesta por Pettibone (1969, 1986) y en trabajo recientes donde se describen especies (Zhang *et al.* 2017 y Cutrim *et al.* 2018).

Prostomio pequeño, globular, retraído en el primer segmento, rodeado lateralmente por los parápodos hacia el frente, visible cuando el primer par de élitros son removidos. Ojos, cuando presentes como pequeñas manchas oculares, ocultas por el segmento II. De acuerdo con Pettibone (1986) el número de ojos es un carácter con alta variación intraespecífica.

Antenas atenuadas o globulares sin ceratóforos, la media anterodorsal, las laterales insertada anteroventralmente sobre el prostomio. Palpos ventrales al prostomio. Faringe eversible con papilas en la parte distal y dos pares de maxilas.

Segmento tentacular (I) pequeño, forma un par de lóbulos laterales al prostomio, cada uno con dos acículas, un par de cirros tentaculares, cirros ventrales y dos haces de setas capilares.

Segmento III no visible mediodorsalmente. Cirros dorsales solo en los segmentos III y en el VI, son cortos sin cirróforo.

Élitros cubren el dorso excepto en algunos segmentos posteriores; insertados en los segmentos 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21 y 24; superficie de los élitros generalmente lisa, en ocasiones con microtubérculos; borde con un flequillo de procesos laterales (Fig. 1A-B), bi o triarticulados. De acuerdo a Cutrim (2018) el número de procesos laterales y articulaciones en

los élitros puede ser variable; el borde también puede ser entero sin procesos laterales (Fig. 1C) y con una o varias muescas o sin muescas.

Elitróforos grandes. Las branquias desde el segmento ocho (Fig. 2B) y alternadas con los élitros. En segmentos posteriores las branquias pueden ser sustituidas por lamelas foliáceas (Fig. 2C) y el número del segmento donde inician puede variar.

Parápodos birrameos, con acícula. Notópodo corto soportado por una acícula con la punta en gancho. El neurópodo grueso, soportado por una acícula larga, distalmente con una placa denominada "Hammer shape" (Fig. 2A, C).

Notosetas pueden ser de varios tipos: delgadas o gruesas, capilares, algunas lisas y otras aserradas,

empiezan desde el segmento III, incluyen algunas gruesas con punta fina, roma o espatulada (Fig. 3A-B), spoon tip según Pettibone (1986). Las neurosetas son de varios tipos: pectinadas (Fig. 3C), capilares bilimbadas o unilimbadas; capilares no limbadas; capilares cortas no limbadas. Neurosetas aciculares desde el segmento III (Fig. 3D).

Pigidio con un ano dorsal y un cirro filiforme en el lado derecho.

Claves la distribución geográfica se indica con las siguientes abreviaturas: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. La **Q** indica registros cuestionables, por la localidad tipo de la especie.

Claves para géneros y especies

- 1 Más de 12 pares de élitros, sin lamelas dorsales, los primeros 12 pares anteriores con borde fimbriado..... *Mexieulepis* Rioja 1962 élitros anteriores con numerosos procesos laterales, neuroseta acicular desde el segmento 3, parápodos posteriores con neurosetas gruesas, curvadas y acicular *M. weberi* (Horst, 1922)¹ (G, C)
- Sólo con 12 pares de élitros, con lamelas dorsales..... **2**
- 2(1) Con lamelas ventrales en la región media *Lamelleulepethus* Pettibone 1986 microtubérculos en todos los élitros excepto en el primer par, margen de élitros con proceso lateles no articulados, neuroseta acicular en parápodo 3
..... *L. biminiensis* Pettibone, 1986² (G, C)
- Sin lamelas ventrales **3**
- 3(2) Élitros con borde entero **4**
- Élitros con procesos laterales..... *Grubeulepis* Pettibone 1969
- 4(3) Élitros con borde sin muescas o papilas.....*Proeulepethus* Pettibone, 1986superficie sin microtubérculos, notosetas curvadas con punta roma *P. clarki* Pettibone, 1986³ (C)
- Élitros con borde con muesca.....*Pareulepis* Darboux, 1900 ... neurosetas de diferentes tipos: pectinadas, limbadas con puntas largas, similar las de la región anterior y posterior *P. wyvillei* McIntosh 1885⁴ (G, C)

Comentarios

- 1 *Mexieulepis weberi* fue descrita de Curazao como *Eulepis weberi* y sinonimizada por Pettibone 1969 con *Mexieulepis elongata* Rioja 1962 con localidad tipo la Isla de En medio, Veracruz, no obstante Rioja (1962) señaló varias diferencias con respecto *M. weberi*, por lo que la sinonimia es dudosa.
- 2 *Lamelleulepethus biminiensis* LT. Isla Bimini, Bahamas, registrada por Uebelacker, 1984 para Florida como *Grubeulepis* sp. A.
- 3 *Proeulepethus clarki* LT: Islas Vírgenes, es la especie tipo de *Proeulepethus* un género con tres especies hasta el momento.

4 *Pareulepis wyvillei* LT: Bermudas, originalmente descrita como *Eulepis wyvillei*, posteriormente sinonimizada por Hartman (1942) con *Eulepis splendida* Treadwell, 1901, ésta con localidad tipo Mayagüez Harbor, Puerto Rico.

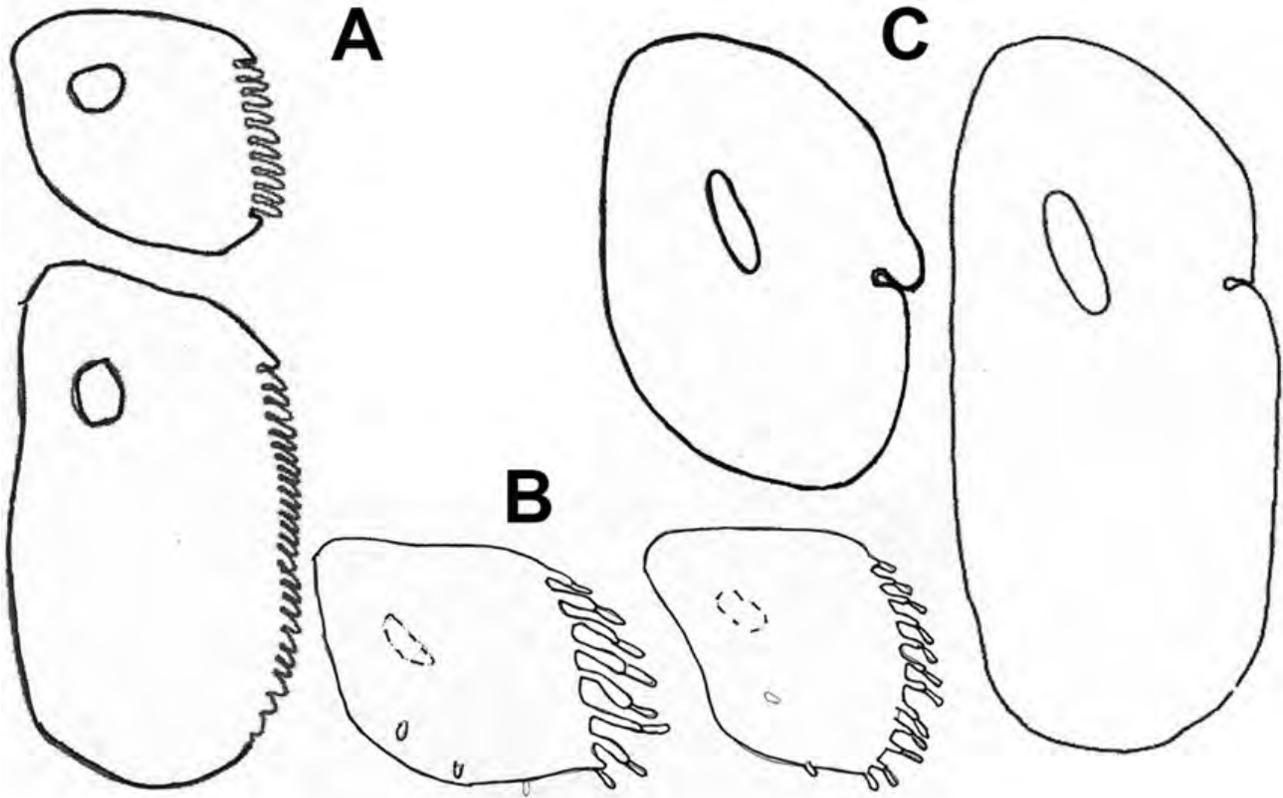


Figura 1. Borde de los élitros: A, con procesos laterales; B, con procesos laterales biarticulados, C sin procesos laterales, con una muesca. Modificado de Pettibone (1986).

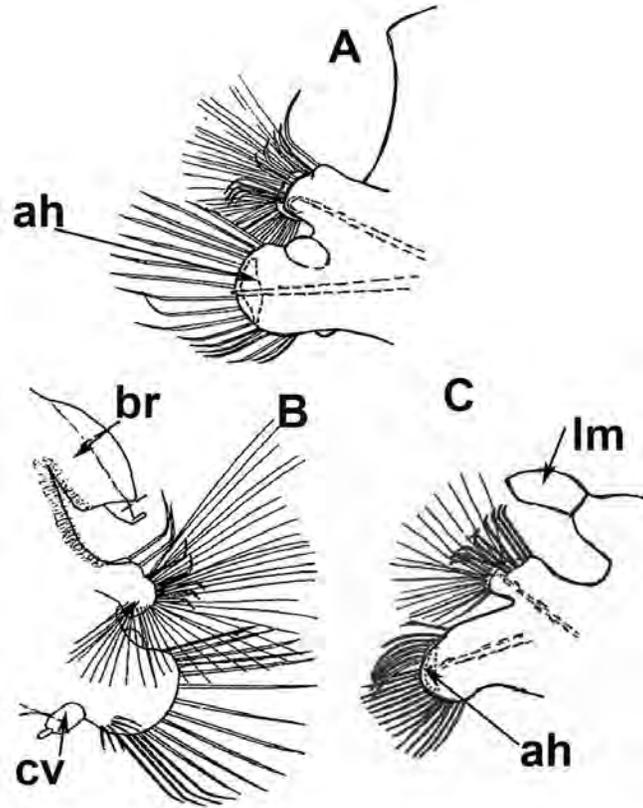


Figura 2. Parápodo: A, con neuroacícula expandida, ah (hamer head); B, con branquia, br y cirro ventral, cv; C, con lamelas dorsales, lm. Modificado de Pettibone (1986).

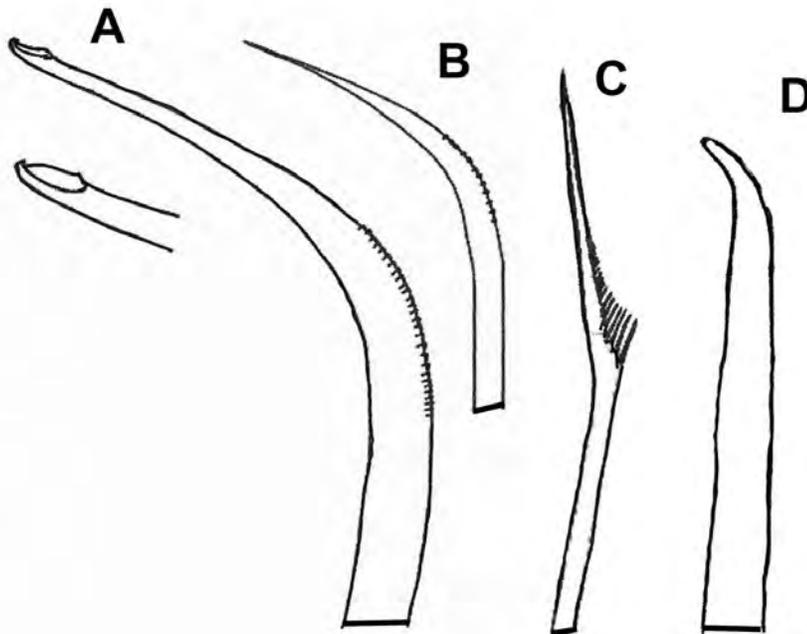


Figura 3. A, Notosetas con punta roma o de "cuchara"; B, Notosetas con punta finas; C, Neuroseta pectinada, D, Acícula del neuropodio. Modificado de Pettibone (1986).

Claves para las especies

Grubeulepis

- 1 Primer par de élitros con series de siete o más papilas en el borde, élitros restantes con procesos biarticulados **2**
 - Primer par de élitros sin series de siete o más papilas en el borde, élitros restantes con procesos laterales no articulados, digitiforme **4**
- 2(1)** Sin neuroseta acicular en el parápodo del segmento III **3**
 - Con neuroseta acicular en el parápodo del segmento III, neuroseta supraacicular de segmentos posteriores con prominentes dentículos (serrulada) y punta roma
 *G. mexicana* (Berkeley & Berkeley, 1939)⁵ (G, C, P)
- 3 (2)** Con notosetas en segmentos anteriores en forma de cuchara, cuerpo con 13 pares de branquias, neurosetas posteriores con punta fina *G. augeneri* Pettibone 1969⁶ (G, Q)
 - Con notosetas en segmentos anteriores con forma espatuladas, cuerpo con 10 pares de branquias, neurosetas posteriores con punta en forma de cuchara
 *G. sulcatisetis* (Jones, 1962)⁷ (C)
- 4(1)** Sin neuroseta acicular en segmentos anteriores, notosetas anteriores algunas con punta en forma de cuchara y neurosetas de segmentos posteriores con punta fina
 *G. fimbriata* (Treadwell, 1901)⁸ (G, C). No articulado
 -Con neuroseta acicular en el segmento III **5**
- 5(4)** Con neuroseta acicular en el segmento 8, notosetas anteriores no espinulosas
 *G. ecuadorensis* Pettibone 1969⁹ (G, Q, P)
 -Sin neuroseta acicular en el segmento 8, notosetas anteriores espinulosa
 *G. westoni* Pettibone 1986¹⁰ (G, C)

Comentarios

- 5 *Grubeulepis mexicana* (Berkeley & Berkeley, 1939). LT: Bahía Isla Grande actualmente Isla Ángel de la Guarda. Descrita originalmente como *Eulepethus mexicanus*, referida por Rioja (1962) a *Mexieulepis mexicanus*, por Pettibone (1969) a su nuevo género *Grubeulepis*.
- 6 *Grubeulepis augeneri* Pettibone 1969. LT: Congo y Togo (África Central), registrada por Uebelacker (1984 para el Golfo de México (EU), Pettibone (1986) indica diferencias respecto a los especímenes tipo pero corrobora la identidad por ello su distribución es cuestionable.
- 7 *Grubeulepis sulcatisetis* (Jones, 1962) LT: Jamaica. Descrita originalmente como *Pareulepis sulcatisetis*.
- 8 *Grubeulepis fimbriata* (Treadwell, 1901). LT: Mayaguez (Puerto Rico). Originalmente descrita como *Eulepis fimbriata* y referida por Pettibone (1969) a su nuevo género *Grubeulepis*.
- 9 *Grubeulepis ecuadorensis* Pettibone 1969. LT: cabo de San Francisco, Ecuador (Pacífico Central), la especie fue previamente asignada por Hartman (1939) a *Pareulepis fimbriata*.
- 10 *Grubeulepis westoni* Pettibone 1986. LT: Carolina del Norte, los especímenes tipo fueron previamente identificados en Uebelacker como *Grubeulepis cf. ecuadorensis*, registro amplio en el Golfo de México y Caribe.

Agradecimientos

Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Agradezco al Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas del Tecnológico Nacional de México, por el tiempo otorgado para la realización de este trabajo y a los editores por invitarme a participar en el libro con este nuevo capítulo.

Referencias

- Báez DP & Ardila NE 2003. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del mar Caribe Colombiano. *Biota Colombiana*, 4(1):89-109.
- Berkeley E & Berkeley C. 1939. On a collection of Polychaeta, chiefly from the west coast of México. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 11, 3 (15): 321-346.
- Cutrim AST, Praseres EF, ConceiÇÃO JMVS, De Almeida ZDS, Júnior MN & De Oliveira VM. 2018. New species of *Grubeulepis* Pettibone, 1969 (Eulepethidae, Annelida) from northern Brazil. *Zootaxa*, 4441(2): 379-389.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta (Albatross Expeditions). *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 48: 1-514.
- Dean HK. 2004. Literature review of the Polychaeta of the Caribbean sea. *Zootaxa* 3596: 1-86.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms, definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County: Los Angeles, CA (USA)*, Science Series. 28:1-188.
- Fauchald K & Rouse GW. 1997. Polychaete systematics: Past and present. *Zoological Scripta*, 26:71-138.
- Fauchald K, Granados-Barba A y Solís-Weiss V. 2009. Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico, In: D.L. Felder and D.K. Camp (eds.). *Gulf of Mexico. Origin, Waters, and Biota. Volume 1, Biodiversity*. Texas A&M University Press, College Station, Texas. pp. 751-788.
- González BC, Martínez A, Borda E, Illiffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K. 2018. Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. *Cladistics* 34:225-259.
- Hartman O. 1939. Polychaetous Annelids. Part I. Aphroditidae to Pisionidae. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 7 (1): 1-56.
- Hartman O. 1942. Report on the Scientific Results of the Atlantic expeditions to the West Indies under the Joint Auspices of the University of Havana and Harvard University. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural* 16(2): 89-104.
- Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC. & Solís-Weiss V. 2003. Commented Checklist of the Polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Areas Adjacent to Islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 102(1):1-16.
- Laverde-Castillo JJA & Rodríguez-Gómez H. 1987. Lista de los poliquetos registrados para el caribe Colombiano, incluyendo comentarios sobre su zoogeografía. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín*, 17:95-112.
- Laverde-Castillo JJA. 1992. Occurrence of *Grubeulepis westoni* Pettibone (Annelida: Polychaeta: Eulepethidae) in the Colombian Caribbean. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín*. 21: 131-134
- Morales-de Anda D, Villalobos-Guerrero T y Salazar-Silva P. 2013. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la costa sur de Jalisco y Colima In: *Biodiversidad de la Costa Sur de Jalisco y Colima*. Franco-Gordo C. (ed.). Volumen 1. Editorial Universidad de Guadalajara. pp: 101-135.
- Nishi E. 2001. A new species of scaleworm, *Grubeulepis malayensis* (Annelida: Polychaeta: Eulepethidae), from Morib Beach, Malaysia, living in chaetopterid tubes. *Species Diversity*, 6(1): 1-9.
- Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F. 2012. Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28SrRNA, 16SrRNA, mitochondrial cytochrome oxidase subunit (COI), and morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65:490-500.
- Pettibone MH. 1969. Revision of the aphroditoid polychaetes of the family Eulepethidae Chamberlin (=Eulepedinae Darboux; =Pareulepidae Hartman). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 41, 1-44.
- Pettibone MH. 1986 Additions to the family Eulepethidae Chamberlin (Polychaeta-Aphroditacea). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 441, 1-51.
- Read G & Fauchald K. 2019. World Polychaeta database. *Fabriciidae Rioja, 1923*. Consultado el 4 agosto 2019 en: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&yid=942>
- Rioja E. 1962. Estudios anelidológicos. XXV. Un nuevo género de la familia Pareulepidae, del Golfo de México. *Anales del Instituto de Biología, México*. 32(1/2): 235-249.
- Rivera C. & Romero-de Rivera MY. 2008. Checklist of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from El Salvador, Eastern Pacific. *Check List* 4(1):18-30.
- Rouse G. & Fauchald K. 1997. Cladistics and Polychaetes. *Zoological Scripta*. 26:139-204
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press: Oxford, UK. 354 pp.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An Inst Biol UNAM*, ser Zool 67(1): 11-50.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. *An Inst Biol UNAM*, ser Zool 75:9-97.
- Sibaja-Cordero, Jeffrey A, Cortés J & Dean HK. 2012. Depth diversity profile of polychaete worms in Bahía Chatham, Isla del Coco National Park, Costa Rica Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 60(Suppl. 3):293-301.
- Sheffield AN. (ed). *Nomenclator Zoologicus*. Zoological Society of London. <http://ubio.org/NomenclatorZoologicus>
- Uebelacker JM. 1984. Family Eulepethidae Chamberlin, 1919b. In: Uebelacker, JM y Johnson PG. (Eds.), *Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*. Barry A. Vittor y Associates, Inc., Mobile, Alabama, pp: 1-13.
- Villalobos-Guerrero TF & Molina Acevedo I. 2014. Lista de especies y estado de conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de Sinaloa, Golfo de California. *Bol Inst Oceanogr Venezuela* 53(1):79-109.
- Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2005. Phylogeny of Aphroditiformia (Polychaeta) based on molecular and morphological data. *Mol Phylog Evol* 37:494-502.

Woolley S, y Wilson RS. 2011. Two new species of Eulepethidae (Polychaeta) from Australian seas. *Zootaxa* 2839: 47-66.

Zhang J. Zhang Y, Osborn K & Qiu JW. 2017. Description of a new species of *Eulepethus* (Annelida, Eulepethidae) from the northern South China Sea, and comments on the phylogeny of the family. *Zootaxa* 4226(4): 581-593.

Zhang Y. Sun J, Rouse GW, Wiklund H, Pleijel F, Hiromi K., Watanabe HK, Chen C, Qian PY & Qiu JW. 2018. Phylogeny, evolution and mitochondrial gene order rearrangement in scale worms (Aphroditiformia, Annelida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 125: 220-231.

TABLA. Localidad tipo y registros para las especies de Eulepethidae de América Tropical

ESPECIE	LOCALIDAD TIPO (LT) Y REGISTROS	REFERENCIAS
<i>Grubeulepis augeneri</i> Pettibone, 1969	LT: Congo Frances, actualmente República del Congo Golfo de México: Florida	Pettibone 1969, 1986 Uebelacker 1984 Fauchald <i>et al.</i> 2009 Cutrim <i>et al.</i> 2018 Woolley & Wilson 2011
<i>Grubeulepis ecuadorensis</i> Pettibone, 1969	LT: Cabo San Francisco, Ecuador Golfo de México: Florida Pacífico: Ecuador	Uebelacker 1984 Pettibone 1986 Fauchald <i>et al.</i> 2009 Cutrim <i>et al.</i> 2018
<i>Grubeulepis fimbriata</i> (Treadwell, 1901)	LT: Puerto de Mayagüez, Puerto Rico Golfo de México Florida: Bahía Miramar, Bahía Apalachicola, Pensacola, Saint George Sound Alabama: Bahía de Mobile, Caribe: Panamá: Bahía Caledonia	Uebelacker 1984 Pettibone 1986 Fauchald <i>et al.</i> 2009 Cutrim <i>et al.</i> 2018 Woolley & Wilson 2011
<i>Grubeulepis mexicana</i> (Berkeley and Berkeley, 1939)	LT: Golfo de California: Bahía Isla Grande (Isla Ángel de la Guarda) Golfo de México: Florida: Bahía Sarasota Alabama Texas: Matagorda Mississippi Caribe Venezuela: Cumaná Isla Margarita Golfo de California: Bahía de los Ángeles, Baja California Isla Cerralvo, Baja California Sur Isla Tiburón, Sonora Isla del Carmen, Baja California Sur Isla Socorro, Colima Isla María Madre, Nayarit Pacífico: Panamá:	Pettibone 1969, 1986 Uebelacker 1984 Hernández-Alcántara <i>et al.</i> 2003 Rivera y Romero 2008 Fauchald <i>et al.</i> 2009 Woolley & Wilson 2011 Zhang <i>et al.</i> 2017 Cutrim <i>et al.</i> 2018

	Golfo de Panamá, Bahía de Panamá Isla Naos Guatemala El Salvador	
<i>Grubeulepis sulcatisetis</i> (Jones, 1962)	LT: Green Bay, Jamaica Caribe: Colombia: Tayrona	Pettibone 1969, 1986 Báez & Ardila 2003 Woolley & Wilson 2011 Cutrim <i>et al.</i> 2018
<i>Grubeulepis westoni</i> Pettibone, 1986	LT: Cabo Hatteras, Carolina del Norte Golfo de México: Texas: Rio Grande Florida Mississippi Alabama: Tuscaloosa Louisiana Caribe: Belice: Dangriga Honduras Puerto Rico: Palmas Altas Barceloneta y Arrecife Laurel. Colombia: Bahía de Santa Martha y Bahía Portete	Pettibone 1986 Laverde-Castillo 1992 Fauchald <i>et al.</i> 2009 Woolley & Wilson 2011 Cutrim <i>et al.</i> 2018
<i>Lamelleulepethus biminiensis</i> Pettibone, 1986	LT: Bahamas (Isla Bimini) Atlántico Norte Georgia Golfo de México: Florida	Uebelacker 1984 Pettibone 1986 Fauchald 2009
<i>Mexieulepis weberi</i> (Horst, 1922)	LT: Curazao Atlántico Norte: Georgia Carolina del Norte: Cabo Lookout Golfo de México Florida: Cayo Hueso Veracruz Caribe: Belice: Cayo Carrie Bow Panamá: Fort Sherman Puerto rico Venezuela: Turpialito	Pettibone 1969, 1986 Uebelacker 1984. Woolley & Wilson 2011 Zhang <i>et al.</i> 2017
<i>Pareulepis wyvillei</i> (McIntosh, 1885)	LT: Bermudas Golfo de México: Florida Caribe: Puerto Rico: Mayagüez Harbor Grenada	Pettibone 1969, 1986 Zhang <i>et al.</i> 2017

Proeulepethus clarki Pettibone,
1986

LT: Islas Vírgenes

Caribe:

Puerto Rico: San Juan Puerto, Ponce.

Pettibone, 1986

Woolley & Wilson 2011

Zhang *et al.* 2017

17. Eunicidae Berthold, 1827

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

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
* lcarrera@ecosur.mx, carrera_parra@yahoo.com.mx

Introducción

El nombre de la familia se deriva del género tipo *Eunice* Cuvier, 1817, el cual corresponde al nombre de una de las nereidas o ninfas del mar (Milne-Edwards 1836). Eunicidae es una de las familias con mayor riqueza de especie, además de tener uno de los intervalos de talla más grandes con ejemplares de unos cuantos milímetros a ejemplares de hasta seis metros de longitud, los cuales pueden rebasar el millar de segmentos (Carrera-Parra 2006) (Fig. 1A-B). Su registro fósil más antiguo se remonta al Carbonífero Superior (Thompson & Johnson 1977).

Este grupo tiene una distribución mundial, siendo más comunes y abundantes en las regiones tropical y subtropical. Su distribución batimétrica va desde la zona intermareal hasta la zona abisal. Los eunícidos pueden ser encontrados en todo tipo de substrato, siendo más comunes en substrato duro; algunas especies han sido reportadas como simbioses de otros invertebrados, principalmente esponjas y corales blandos (Carrera-Parra & Salazar-Vallejo 1998, Hartmann-Schröder & Zibrowius 1998); mientras que algunas especies de *Eunice* construyen tubos rígidos ramificados con apertura alternantes (Fig. 1C). Por sus hábitos alimenticios han sido considerados como carnívoros de otros invertebrados; herbívoros de macroalgas y angiospermas, carroñeros o incluso sedimentívoros (Fauchald & Jumars 1979, Winsnes 1989, Jumar *et al* 2015).

Tienen sexos separados, sin presentar dimorfismo sexual. Pueden presentar diferentes modos de reproducción, pero los más documentados son el desarrollo de una forma epitoca, en la cual los ojos se hipertrofian y normalmente la porción medio-posterior se transforma internamente para albergar los gametos que serán liberados cuando el ejemplar completo sale a nadar a la columna de agua. Existe

una segunda forma, en donde los ejemplares se dividen y solo la mitad medio-posterior del cuerpo emerge a la columna de agua para liberar los gametos. Para el caso de algunas especies de *Marphysa* de Quatrefages, 1865, se ha documentado que los gametos son depositados dentro de una masa gelatinosa adherida a la boca de la madriguera; dentro de la cual se desarrollan los primeros estadios para salir como una larva béntica (Borradaile 1902, Pillai 1958, Pettibone 1963, Malathi 2011).

Jamieson & Rouse (1989) describieron, para *Marphysa sanguinea* (Montagu, 1813), la presencia de espermatozoides del tipo "ect-aquasperm", típicos de organismos liberadores de gametos para la fecundación externa. Este mismo tipo de espermatozoide ha sido reportado para dos especies de *Lysidice* Savigny in Larmarck, 1818 y una de *Nematoneis* Schmarcka, 1861 en el Mar Mediterráneo (Gambi & Cigliano 2006); así como en dos especies de *Lysidice* del Caribe (Carrera-Parra *et al.* 2011). El tamaño de los oocitos en los eunícidos es relativamente grande, se ha reportado que pueden variar entre 100 y 300 μm (Allen 1957, Pillai 1958, Prevedelli *et al.* 2007, Carrera-Parra *et al.* 2011, El Barhoumi *et al.* 2013.).

Especies de esta familia han sido aprovechadas por el hombre, ejemplares de *Eunice* y *Marphysa* son comúnmente utilizados como carnada para pesca (Gambi *et al.* 1994, Olive 1994, Zanol & Bettoso 2006, Carrera-Parra *et al.* 2008, Salazar-Vallejo *et al.* 2011, Lavesque *et al.* 2017), mientras que algunas especies de *Palola* Gray in Stair, 1847 y *Lysidice*, durante su periodo reproductivo, son capturadas para ser consumidas por nativos de algunas islas del Pacífico como Fiyi y Samoa (Carrera-Parra 2006). Se ha demostrado que estos organismos son nutritivos al ser ricos en proteína cruda y bajos en grasa (Pamungkas 2015), así como una excelente fuente de yodo, mineral esencial en el

crecimiento y desarrollo del feto hasta la niñez, así como para las madres embarazadas y lactantes (Latumahina & Mailloa 2016).

También, se ha observado que ejemplares grandes de *Marphysa* mejoran significativamente la calidad del sedimento al disminuir los niveles de materia orgánica, azufre y hierro, además de mejorar el nivel de pH a una forma más básica sin comprometer su supervivencia. Por lo cual, son recomendados para ser utilizados como biorremediadores de sedimentos en estanques de acuicultura enriquecidos orgánicamente (Mandario *et al.* 2019).

Sistemática

Las primeras especies de eunícidos fueron descritas como *Nereis*, siendo la primera especie *Nereis norvegica* Linné, 1767. Algunos autores acreditaban la autoría de la familia a Savigny, 1822, pero la primera

mención válida del nombre fue realizada por Berthold (1827).

La sistemática de este grupo ha sido muy cambiante, antiguamente algunos autores consideraban dentro de Eunicidae, otras familias de poliquetos eunicemorfos como subfamilias; esta idea ha sido actualmente abandonada y cada uno de estos grupos son considerados como familias independientes. Fauchald (1992a) realizó una síntesis extensa sobre la historia de la sistemática de Eunicidae.

Han existido diversas hipótesis con respecto a las relaciones filogenéticas de Eunicidae con el resto de los poliquetos eunicemorfos. Los primeros estudios apuntaban a una estrecha relación entre las familias Eunicidae y Onuphidae, incluso en algunos casos considerados como familias altamente derivadas dentro de Eunicida (Kielan-Jaworowska 1966, Kozur 1970, Orensanz 1990, Fauchald 1992a).



Figura 1. A) *Eunice sebastiani*, ejemplar casi completo; B) *Fauchaldius cyrtauloni*, ejemplar completo; C) Tubo de *Eunice*, flecha negra señala un ejemplar en una de las aberturas. (Fotos: A © H. Bahena; B-C © L.F. Carrera-Parra).

Rouse & Fauchald (1997) presentaron una idea diferente en donde se muestra una relación de grupo hermano entre Eunicidae con Lumbrineridae y Dorvilleidae, quedando Onuphidae como grupo hermano de dicho clado. Estudios más recientes y con base en datos moleculares han mostrado resultados contrapuestos; en algunos análisis Eunicidae y Onuphidae son considerados como grupos hermanos (Zanol *et al.* 2014, Budaeva *et al.* 2016), mientras que, en otros, los miembros de Onuphidae quedan anidados dentro de la familia Eunicidae, y la familia Dorvilleidae como su grupo hermano (Struck *et al.* 2006, Rousset *et al.* 2007).

El primer estudio para tratar de explicar las relaciones filogenéticas dentro de uno de los géneros de Eunicidae, mostró que *Eunice* no constituye un grupo monofilético, el cual podría ser dividido al menos en dos grupos monofiléticos (Zanol *et al.* 2007); cabe señalar que dicho trabajo solo incluyó un pequeño grupo de especies de este género, por lo cual será necesario realizar un estudio que incluya, si no a todas, a la mayoría de las especies para poder tener un resultado más concluyente. Posteriormente, Zanol *et al.* (2014) realizaron otro estudio filogenético con base en datos moleculares y morfológicos incluyendo algunas especies de la mayoría de los géneros de Eunicidae. En este estudio, ellos reestablecen los géneros *Nicidion* Kinberg, 1865 y *Leodice* Savigny in Lamarck, 1818; y consideran *Eunice* nuevamente como un grupo polifilético; además, propusieron *Nematonereis* como sinónimo de *Lysidice*.

Recientemente, Molina-Acevedo & Carrera-Parra (2017) propusieron el género *Treadwellphysa*, el cual incluye algunas especies que previamente habían sido descritas dentro de *Marphysa*. Asimismo, ellos propusieron una diagnosis restringida para los géneros *Marphysa* y *Nicidion* con base en caracteres del aparato maxilar, los cuales son consistentes durante su desarrollo ontogenético. Además, consideraron que existen evidencias morfológicas para poder reconocer a *Nematonereis* como independiente de *Lysidice*. El último género propuesto dentro de la familia es *Paucibranchia* Molina-Acevedo, 2018 el cual también incluye varias especies previamente consideradas como *Marphysa*, pero que presentaban características morfológicas muy particulares; por ejemplo, la presencia de branquias restringidas a una corta región anterior del cuerpo (Molina-Acevedo 2018).

Morfología

La taxonomía de este grupo depende de una cuidadosa observación y evaluación de caracteres externos e internos. En el caso de los caracteres externos, es importante revisar la variación de la forma y desarrollo de los lóbulos setales, los cirros parapodiales (dorsal y ventral), así como las branquias a lo largo del cuerpo. Además, se debe considerar la distribución de los diferentes tipos de setas a lo largo del cuerpo; y la evaluación de caracteres que se ha demostrado son dependientes de la talla de los ejemplares, tales como el inicio de las branquias, el número de filamentos branquiales, el inicio de los ganchos subaculares, y el inicio y término del cirro ventral con la base expandida. Por lo que es recomendable revisar el ejemplar completo bajo el microscopio, y por lo menos realizar cortes de tres parapodos en las regiones anterior, media y posterior.

Para los caracteres internos, será necesario realizar un corte anterodorsal para extraer el aparato maxilar, el cual deberá de ser estudiado bajo el microscopio para poder observar con precisión la forma de las placas maxilares, particularmente las maxilas I y II; así como el número de dientes por cada placa maxilar, considerando solo como un diente verdadero aquel que presente una cavidad pulpar.

Prostomio y peristomio. En este grupo de poliquetos, el prostomio puede ser redondeado (Fig. 2E, G), semibilobulado (Fig. 2D) o claramente bilobulado (Fig. 2B, C, F). Algunas especies de *Eunice* se caracterizan por tener un prostomio dividido oblicuamente dando la apariencia de ser bilobulado (Fig. 2H).

Los eunícidos se caracterizan por la presencia de 1 a 5 apéndices sensoriales en el prostomio y estos han sido tradicionalmente utilizados para la separación de los géneros. *Nematonereis* es el único género que presenta una sola antena y carece de palpos (Fig. 2G); *Lysidice* tiene tres antenas y carece de palpos (Fig. 2F); mientras que el resto de los géneros (*Aciculomarphysa* Hartmann-Schröder in Hartmann-Schröder & Zibrowius, 1998, *Eunice*, *Euniphysa* Wesenberg-Lund, 1949, *Fauchaldius* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998, *Leodice*, *Marphysa*, *Nicidion*, *Palola*, *Paucibranchia*, y *Treadwellphysa*) presentan tres antenas y un par de palpos laterales a las antenas (Fig. 2A-E).

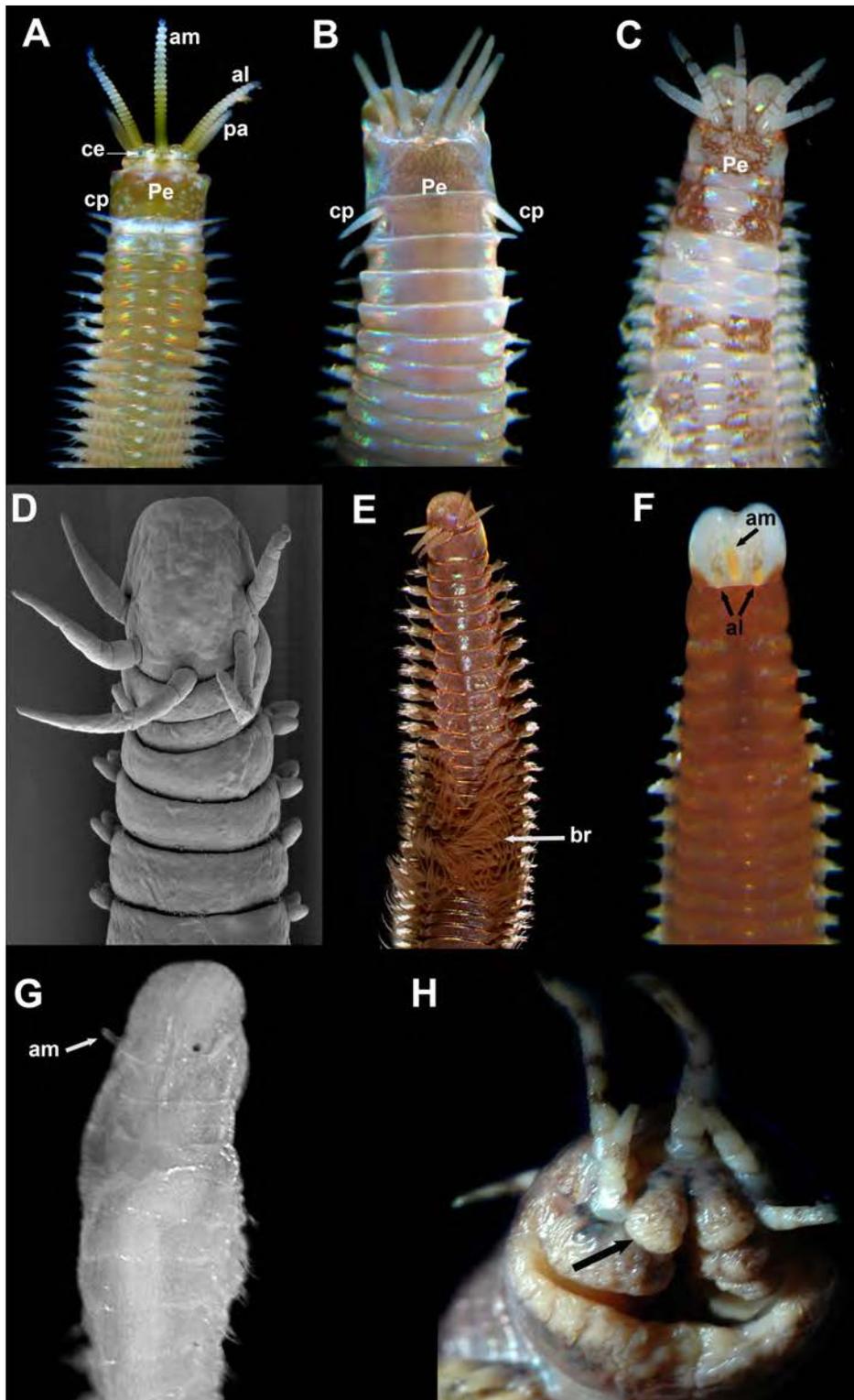


Figura 2. A) *Eunice* extremo anterior VD; B) *Palola* extremo anterior VD; C) *Marphysa* extremo anterior VD; D) *Fauchaldius* extremo anterior VD; E) *Paucibranchia* extremo anterior VD; F) *Lysidice* extremo anterior VD; G) *Nematonereis* extremo anterior VD; H) *Eunice riojai* prostomio, VF, flecha señala la división oblicua del prostomio. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; VF= vista frontal; am= antena media; al= antena lateral; pa= palpo; ce= ceratóforo; Pe= Peristomio; cp= cirro peristomial; br= branquias) (Fotos: A, B, C, F, H © H. Bahena; E © I.C. Molina-Acevedo; D, G © L.F. Carrera-Parra).

Sin embargo, es necesario tener en cuenta que los apéndices prostomiales aparecen de forma gradual en los diferentes estadios durante la ontogenia. El primer apéndice en aparecer es la antena media, por lo cual esta etapa fue denominada como estadio "Nematonereis" haciendo referencia al género que presenta solo la antena media. Los siguientes apéndices que aparecen son las antenas laterales, por lo que en esta etapa se les denomina como estadio "Lysidice", y por último aparecen los palpos, completando el desarrollo de los cinco apéndices prostomiales.

Debido a estos cambios progresivos, puede ocurrir que algunos ejemplares que no se han desarrollado por completo puedan ser asignados a un género incorrecto. Para evitar tal tipo de confusión, la mandíbula es una característica clave ya que todos los géneros con cinco apéndices prostomiales (excepto *Palola*) tienen las mandíbulas planas a diferencia de *Nematonereis* y *Lysidice* que las tienen en forma de cucharón; por lo tanto, un ejemplar que tenga solo una o tres antenas, pero las mandíbulas planas corresponde a un ejemplar en desarrollo de cualquiera de los géneros con cinco apéndices prostomiales. En el caso de *Palola*, que al igual que *Nematonereis* y *Lysidice* tiene las mandíbulas en forma de cucharón, es fácil de reconocer sus estadios porque carece tanto de gancho subacicular como de pectinas, caracteres presentes en los otros géneros.

Tanto las antenas como los palpos están constituidos por un ceratóforo y palpóforo (base de los apéndices prostomiales, ver Fig. 2A), y el ceratostilo y palpostilo (proyección distal, ver Fig. 2A) respectivamente. Los ceratóforos y palpóforos están formados por un anillo comúnmente corto o inconspicuo, pero en ocasiones pueden ser largos, nunca articulados. Los ceratostilos y palpostilos pueden ser no articulados (Figs. 2B-F) o articulados (Fig. 2A).

Presentan un par de ojos, aunque algunas especies de *Eunice*, *Marphysa*, *Nicidion*, *Palola*, y *Paucibranchia* carecen de ojos. Durante el desarrollo ontogenético, los estadios larvales presentan un par de ojos que se mantienen por lo menos hasta el estadio "Lysidice", por lo que además de tener el par de ojos posteriores que tendrán de adultos, aún mantienen los ojos larvales en la parte frontal del prostomio.

El peristomio (Fig. 2A-C) es ápodo y está constituido por dos anillos; en los géneros *Aciculomarphysa*, *Eunice*, *Euniphysa*, *Fauchaldius*, *Leodice*, *Nicidion*, y *Palola* se presenta un par de cirros peristomiales en el segundo anillo, el cual puede ser articulado (Fig. 2A) o no articulado (Fig. 2B), el resto de los géneros carecen de dichos apéndices. En los eunícidos, de todos los apéndices dorsales de la región anterior del cuerpo, los cirros peristomiales son los últimos en aparecer; por lo cual es muy probable que las pocas especies de *Nicidion* que se supone carecen de cirros peristomiales fueron descritas con base en ejemplares juveniles que aún no los han desarrollado.

Aparato maxilar y mandíbulas. El aparato maxilar de los eunícidos es del tipo labidognato y puede estar constituido por 5 o 6 pares de maxilas (Fig. 3A), donde la maxila III es impar y solo está presente en el lado izquierdo, excepto en *Fauchaldius* (ver abajo). Es una de las estructuras morfológicas más importante para identificar a nivel de género.

La maxila I tiene el arco falcado extendido (Fig. 3B, D, E, H, I) en *Lysidice*, *Marphysa*, *Palola*, *Paucibranchia*, y *Treadwellphysa*; mientras que este arco no está desarrollado en el resto de los géneros. Además, hay una curvatura en el borde interno de la base de la maxila I (Fig. 3F-G) típica de *Leodice*, *Nicidion*, y *Treadwellphysa*. En este último género, la maxila II tiene una protuberancia (Fig. 3C) en la base que encaja en el borde interno de la base de la maxila I. La maxila III es impar y está presente del lado izquierdo, excepto en *Fauchaldius* donde esta maxila es par. La posición de la maxila III puede variar de ser larga y plana ubicada por detrás de la maxila II, o corta y arqueada ubicada formando parte del arco distal.

Las mandíbulas pueden ser de dos formas básicas, en forma de cucharón como en *Lysidice*, *Nematonereis* y *Palola* (Fig. 3K), o planas como en el resto de los géneros (Fig. 3J). La forma de las mandíbulas es de mucha utilidad para reconocer formas juveniles en los géneros que poseen cinco apéndices prostomiales (ver explicación arriba).

Parápodos y branquias. Todos los parápodos son similares en forma, no existe un cambio radical en la forma de estos. Son subbirrameos, donde el notópodo está reducido al cirro dorsal, y carece de lóbulos y setas emergentes. El cirro dorsal

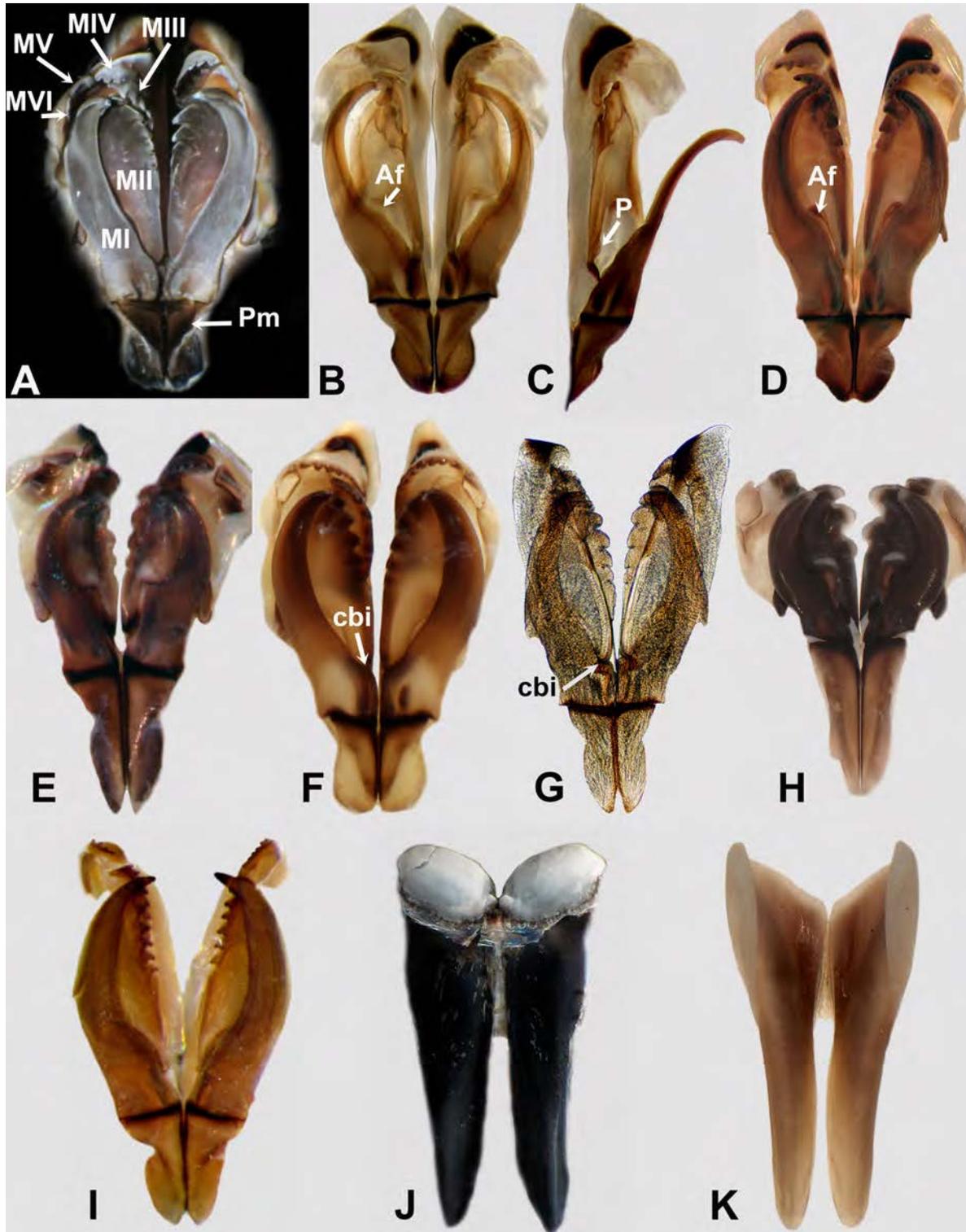


Figura 3. Aparatos maxilares (A-I) y mandíbulas (J-K): A) *Eunice*, VD; B) *Treadwellphysa*, VD; C) *Treadwellphysa*, placas maxilares del lado derecho, MI desplazada a la derecha para dejar descubierta la base de la MIII, VD; D) *Marphysa*, VD; E) *Lysidice*, VD; F) *Leodice*, VD; G) *Nicidion*, VD; H) *Palola*, VD; I) *Paucibranchia*, VD; J) *Eunice*, mandíbulas, VV; K) *Palola*, mandíbulas, VD. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; VV= vista ventral; Af= arco falcado; P= protuberancia; Pm= portador maxilar; cbi= curvatura base interna; M= maxila, el número romano corresponde a la posición de las maxilas desde una vista dorsal) (Fotos: A, I, J © L.F. Carrera-Parra; B-H, K © I.C. Molina-Acevedo).

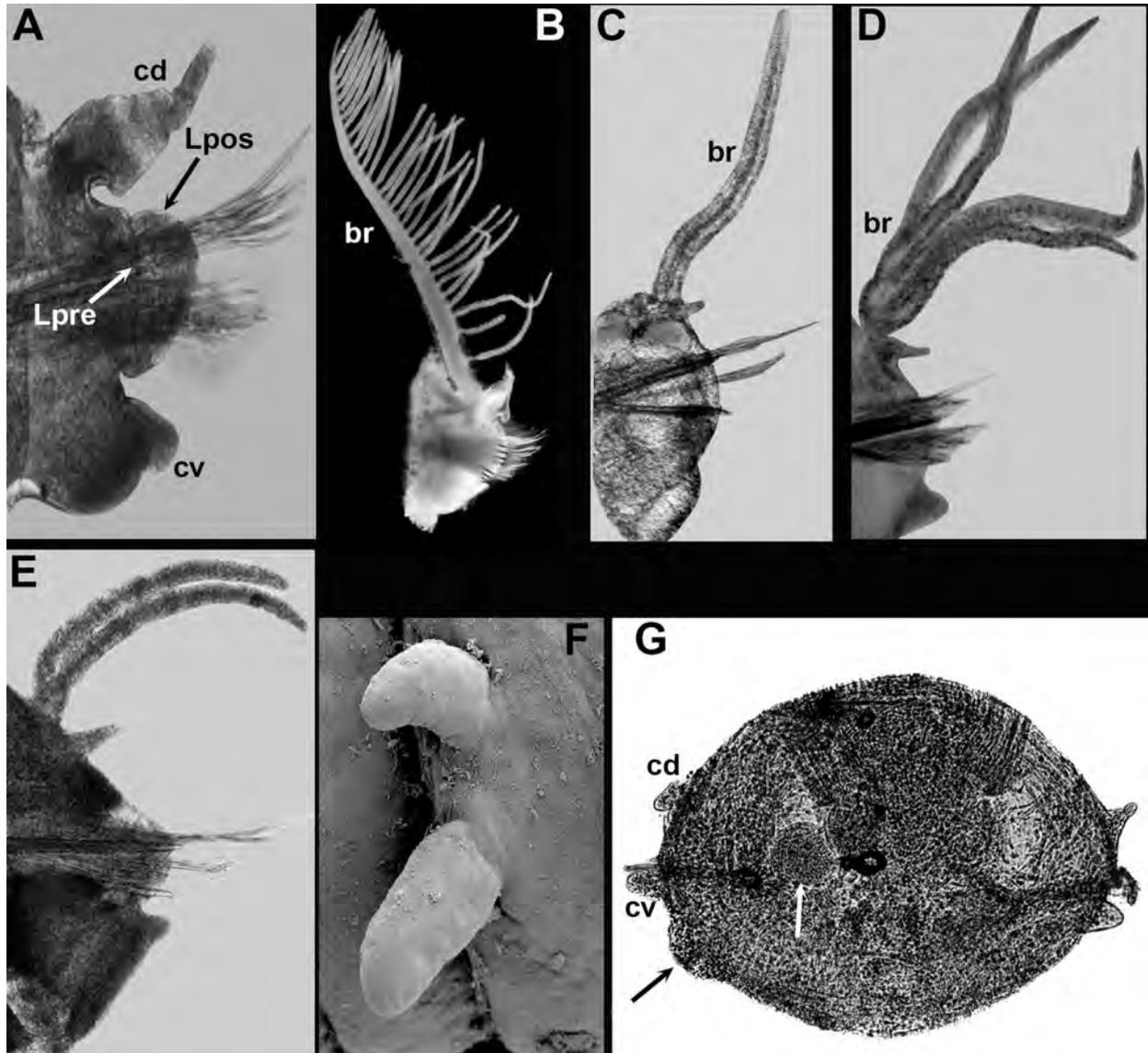


Figura 4. A) *Marphysa regalis* parápodo 10; B) *Eunicie riojai* parápodo 25; C) *M. regalis* parápodo 80; D) *Marphysa* sp. parápodo 74; E) *Treadwellphysa yacatanensis* parápodo 84; F) *Fauchaldius cyrtauloni* parápodo 1 asetífero; G) *F. cyrtauloni* corte transversales del segmento parapodial 17, flecha negra señala la posición del nefridioporo, flecha blanca señala un oocisto. (Abreviaturas: cd= cirro dorsal; cv= cirro ventral; Lpre= lóbulo presetal; Lpos= lóbulo postsetal; br= branquias) (Fotos: A, C-G © L.F. Carrera-Parra; B © H. Bahena).

generalmente es de forma cónica o digitiforme; sin embargo, en algunas especies de *Marphysa* este puede llegar a ser bifurcado.

El neurópodo está constituido por los lóbulos presetal, setal y postsetal, y el cirro ventral (ver Fig. 4A). Los lóbulos presentan su mayor desarrollo en la región anterior del cuerpo, donde varían tanto en forma como en tamaño. El cirro ventral típicamente tiene una base expandida con una punta digitiforme que comienza en los primeros

setíferos del cuerpo, pero varía de género a género e incluso entre especies la región corporal donde termina la presencia de la base expandida; por ejemplo, en las especies de *Nicidion* la base expandida termina pocos setíferos después del inicio del gancho subacicular en la región anterior; mientras que en las especies de *Eunicie* puede llegar hasta los segmentos medio-posteriores. Posterior a esta región, los cirros ventrales son cónicos o digitiformes, mucho más cortos que en los parápodos anteriores (Fig. 4A-E). *Aciculomarphysa* y

Fauchaldius son los únicos géneros que presentan el primer parápodo aseptífero (Fig. 4F).

Las branquias están ausentes en *Nematonereis*, *Lysidice*, *Aciculomarphysa*, y *Fauchaldius*, así como en algunas especies de *Nicidion* y *Palola*. Sin embargo, la ausencia de las branquias en especies de *Nicidion* y *Palola* podría explicarse debido a que los organismos aún están en una etapa juvenil y no las han desarrollado, o porque fueron descritas con ejemplares incompletos; en ambos géneros, las branquias inician en parápodos muy posteriores.

Por otra parte, las branquias pueden estar presentes, ya sea en una corta región del cuerpo o a lo largo de este. Por ejemplo, las especies de *Paucibranchia* tienen branquias solo en una corta porción de la región anterior; mientras que algunas especies de *Leodice* tienen las branquias restringidas a la primera mitad del cuerpo, y algunas especies de *Eunice* las presentan a lo largo de todo el cuerpo.

Típicamente, las branquias pueden ser de tres tipos, palmadas, pectinadas, o como un solo filamento (Fig. 4B-E). Siempre están situadas en la porción más dorsal del parápodo. Tanto su forma, tamaño, número de filamentos branquiales y su distribución a lo largo del cuerpo han sido muy utilizados en la taxonomía de este grupo. No obstante, tanto el número de filamentos branquiales como su distribución varían durante el desarrollo ontogenético, por lo cual se debe de tener mucho cuidado, ya que se podría asignar más de un nombre a ejemplares de una misma especie, pero de diferente talla.

En el género *Fauchaldius*, se observa el desarrollo de nefridioporos, presentes en no más de cinco parápodos medios en uno de los costados, ubicados en posición ventral al cirro ventral (Fig. 4G).

Setas. Las setas se dividen en dos grupos según su posición en el lóbulo setal. El primer grupo está constituido por las setas supraculares, que incluyen a las limbadas y pectinadas. El único género que carece de estas setas es *Fauchaldius*, mientras que *Palola* carece de setas pectinadas.

Las setas pectinadas se clasifican según el largo de los dientes laterales con relación a los dientes internos en: anodontas (todos los dientes de similar tamaño)(Fig. 5F), heterodontas (un diente

lateral más largo que el resto de los dientes) (Fig. 5E), e isodontas (ambos dientes laterales más largos que los internos) (Fig. 5D). Además, se toma en consideración el tamaño de la hoja y de los dientes internos; por lo cual, una pectina es considerada ancha cuando su hoja es $\geq 30 \mu\text{m}$ y estrecha cuando sea menor a este valor. Los dientes internos de las pectinas son largos cuando son $\geq 12 \mu\text{m}$ y cortos cuando el número no alcanza este valor. Por último, los dientes internos son considerados gruesos cuando son $\geq 2 \mu\text{m}$ y delgados cuando son menores a este valor. De tal forma que la caracterización detallada de las pectinas podría quedar como en el siguiente ejemplo, "*Pectina isodonta estrecha con dientes cortos y delgados*". Con esta combinación de información se ha logrado una clasificación más precisa de este tipo de seta que ha sido de mucha utilidad para reconocer especies.

El segundo grupo de setas son las subaculares que incluye típicamente a los falcíferos compuestos, espiníferos compuestos, espinofalcíferos compuestos, y gancho subacicular. Las setas compuestas están ausentes en *Fauchaldius* y *Aciculomarphysa*, y en pocas especies de *Marphysa*.

Los falcíferos compuestos están presentes en los géneros *Eunice*, *Euniphysa*, *Leodice*, *Lysidice*, *Marphysa*, *Nematonereis*, *Nicidion*, *Palola*, *Paucibranchia* y *Treadwellphysa*; los cuales pueden ser bidentados o tridentados (Fig. 5A-B), y tener hojas de diferentes tamaños incluso en un mismo parápodo. En muchas especies, el desarrollo de los dientes de los falcíferos, puede ser muy diferente en setas de setíferos anteriores y posteriores; además, puede existir un cambio en la distribución y forma de los falcíferos con relación al desarrollo ontogenético; en algunas especies como *Leodice rubra* (Grube & Ørsted in Grube, 1857) y *Eunice chikasi* de León-González, Rivera & Romero, 2004 se observa que durante los primeros estadios del desarrollo, la primera mitad del cuerpo tiene falcíferos bidentados y el resto falcíferos tridentados; conforme el ejemplar crece, los falcíferos tridentados van quedando restringidos a los últimos 15 o 20 setíferos (Carrera-Parra 2009); esto puede tener como consecuencia que algunas especies que han sido descritas con falcíferos bidentados y tridentados, puedan ser los juveniles de alguna especie previamente descrita. Igualmente, algunas especies de *Paucibranchia* y *Marphysa* presentan falcíferos en estadios juveniles y adultos, pero a medida que crecen los falcíferos van desapareciendo.

Los espiníferos compuestos (Fig. 5C) están presentes en *Euniphysa*, *Marphysa*, *Paucibranchia*, y *Treadwellphysa*, así como en unas pocas especies de *Eunice*. Este tipo de setas pueden estar restringidos a

una corta región del cuerpo o están presente en todos los setíferos. Al igual que los falcíferos, los espiníferos pueden tener hojas de diferentes tamaños de en un mismo parápodo.

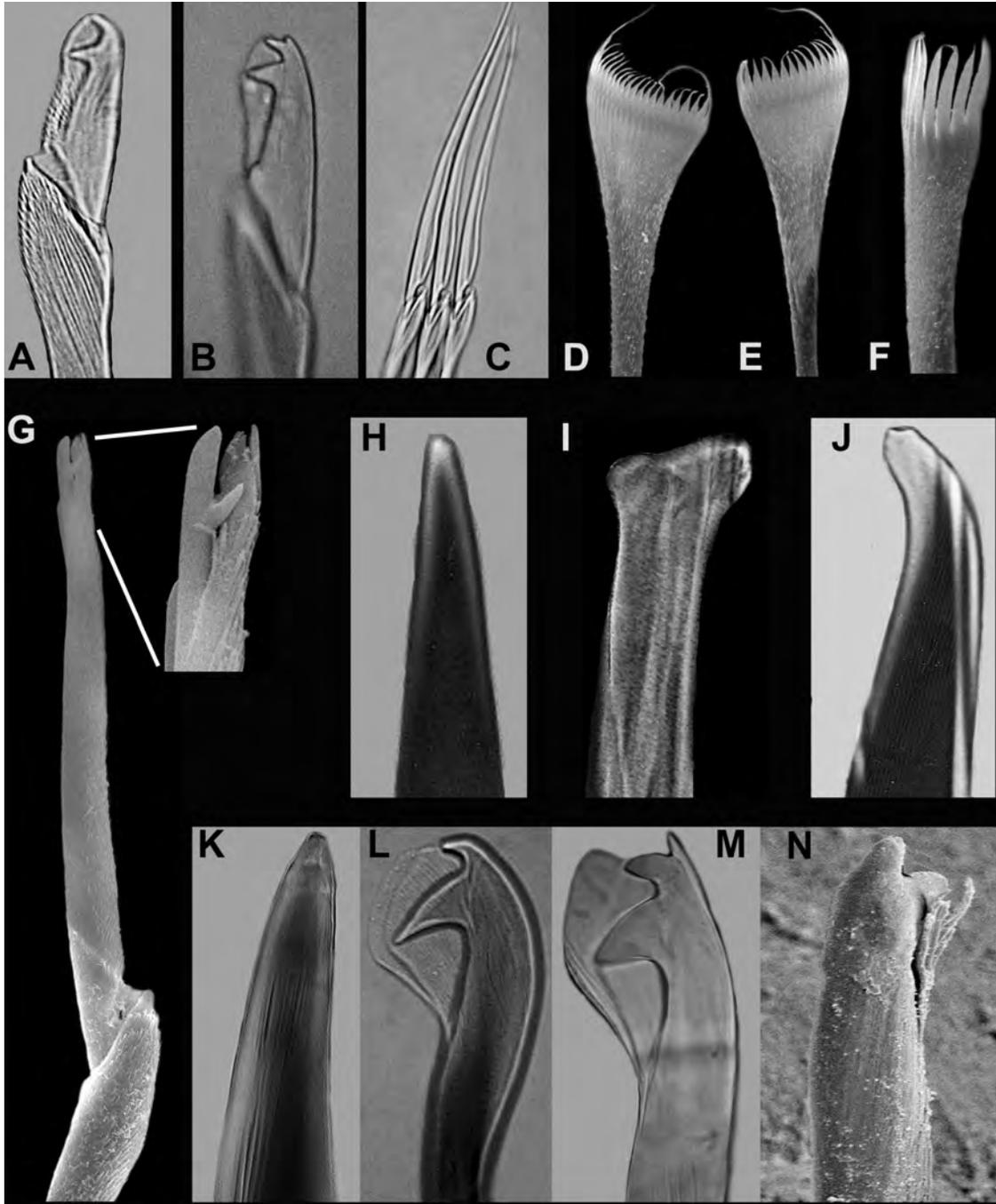


Figura 5. A) Falcífero bidentado, *Eunice unifrons*; B) Falcífero tridentado, *Leodice rubra*; C) Espiníferos compuestos, *Marphysa orensanzi*; D) Pectina isodonta, *Marphysa* sp.; E) Pectina heterodonta, *Marphysa* sp.; F) Pectina anodonta, *Marphysa* sp.; G) Espinofalcífero, *Treadwellphysa yucatanensis*; inserto, acercamiento al extremo distal con la hoja bidentada; H) Acícula roma, *E. donathi*; I) Acícula forma de "T", *E. denticulata*; J) Acícula distalmente curva, *E. hernandezi*; K) Gancho subacicular unidentado, *E. riojai*; L) Gancho subacicular bidentado, *E. filamentosa*; M) Gancho subacicular tridentado, *L. rubra*; N) Gancho subacicular, *F. cyrtauloni* (Fotos © L.F. Carrera-Parra).

Otro tipo de seta subacicular son los espinofalcígeros compuestos que están presente solo en especies de *Treadwellphysa*. Este tipo de seta tienen una hoja larga similar a un espinígeros, la cual incluye en el extremo distal una hoja pequeña bidentada similar a los falcígeros, pero a diferencia de estos, no está cubierta por un doble capuchón (Fig. 5G).

Existe un pequeño grupo de especies de *Marphysa* que presentan setas limbadas subaciculares. La presencia de estas setas en esta posición es muy probable que se deba a la pérdida progresiva de las setas compuestas conforme el ejemplar va creciendo (*v. gr.*, *M. brevitentaculata*, ver Salazar-Vallejo & Carrera-Parra 1998 y Molina-Acevedo & Carrera-Parra 2017).

Los ganchos subaciculares, ausentes solo en *Palola*, pueden ser unidentados, bidentados o tridentados (Fig. 5K-M). Típicamente, los ganchos bi- y tridentados tienen un par de valvas que cubran y protegen los dientes, con excepción de *Fauchauldus* donde los ganchos a pesar de ser bidentados carecen de capuchón y están armados con espinas largas cubriendo frontalmente al diente proximal (Fig. 5N); hay que resaltar que, en microscopia de luz transmitida, dichos ganchos pueden dar la apariencia de ser encapuchados. Se ha documentado que en algunas especies de *Paucibranchia* y *Marphysa* los ganchos bidentados presentan un desgaste del diente proximal, dando la impresión de que el gancho es unidentado; una manera de distinguir cuál es la forma verdadera es observar los ganchos en la región más posterior del cuerpo o la zona de crecimiento; o también observar si los ganchos que se aprecian unidentados están acompañados de valvas (capuchón), lo cual indicaría que originalmente eran bidentados.

Además, los ganchos pueden ser de color oscuro, ámbar o translucidos. En algunas especies, el color oscuro está a lo largo de todo el gancho, o se encuentra solo en uno de sus extremos, mientras el resto del gancho es translucido o ámbar. También puede existir un cambio en la coloración del gancho a lo largo del cuerpo, por lo cual, una especie puede presentar ganchos oscuros en su inicio y cambiar progresivamente a translucidos hacia la región posterior, como por ejemplo en especies de *Lysidice*. Al igual que los falcígeros compuestos, los ganchos

subaciculares pueden variar de forma durante el desarrollo ontogenético (ver Carrera-Parra *et al.* 2008).

Las acículas pueden presentar una gran variedad de forma desde muy aguzadas hasta expandidas distalmente (Fig. 5H-J). Al igual que los ganchos subaciculares, estas han sido clasificadas con base en su coloración en oscuras, ámbar o translucidas. En algunas especies tanto la forma como el color pueden variar de los parápodos anteriores a los posteriores.

Pigidio. El pigidio presenta dos pares de cirros anales ubicados en posición ventral al ano. Estos cirros pueden ser articulados o no articulados.

Claves

La clave a géneros incluye todos los géneros considerados como válidos para la familia a pesar de no haber sido registrados aún en la América Tropical. Las claves a especies incluyen las especies registradas en América Tropical y se basan en lo publicado previamente en la primera edición (Carrera-Parra 2009), así como en trabajos posteriores a esta publicación con registros de especies de eunícidos.

La distribución de las especies se indica con una **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México, y **C** para la región del Caribe, incluyendo hasta el litoral central de Brasil. Una **Q** indica un registro cuestionable, dichos registros han sido considerados cuestionables principalmente por las diferencias geográficas y ecológicas existentes entre el área de estudio con la localidad tipo de la especie; en caso de existir otro dato adicional se señalará como una nota al final de la clave. El * señala los géneros no registrados en el área de estudio.

Se recomienda enfáticamente que antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

Clave para géneros

- 1 Mandíbulas planas (Fig. 3G)..... 2
 – Mandíbulas en forma de cucharón (Fig. 3K) 10
- 2(1) Con setas compuestas 3
 – Sin setas compuestas 9
- 3(2) Maxilas III-V con diente distal largo en forma de colmillo
 *Euniphysa* Wesenberg-Lund, 1949
 – Maxilas con todos los dientes romos, de similar tamaño 4
- 4(3) Apéndices prostomiales con articulación moniliforme; ganchos subacicular tridentado (Fig. 5M), translucido; acícula en forma de "T" desde parápodos medios (Fig. 5I)
 *Leodice* Savigny in Lamarck, 1818
 – Apéndices prostomiales sin articulación o con articulación cilíndrica; ganchos subaciculares uni- bi- o tridentados; si es tridentado, las acículas nunca en forma de "T" 5
- 5(4) Maxila I con arco falcado extendido (Fig. 3B, D, I) 6
 – Maxila I con el arco falcado no extendido (Fig. 3A, F, G) 8
- 6(5) Branquias restringidas a la región anterior del cuerpo.... *Paucibranchia* Molina-Acevedo, 2018
 – Branquias presentes a lo largo del cuerpo 7
- 7(6) Base de la maxila II con una protuberancia redondeada, pequeña, la cual se inserta en el borde basal interno de la maxila I (Fig. 3C); cirro ventral con base expandida en forma de un cojinete transversal con punta digitiforme corta (Fig. 4E); con o sin espinofalcíferos (Fig. 5G).....
 *Treadwellphysa* Molina-Acevedo & Carrera-Parra, 2017
 – Base de la maxila II sin protuberancia; cirro ventral con la base expandida en forma oval con punta digitiforme (ver Fig. 4A); sin espinofalcíferos *Marphysa* de Quatrefages, 1865
- 8(5) Maxila I con curvatura en el borde basal interno en la cual se inserta la base de la maxila II (Fig. 3G); ganchos subaciculares oscuros, principalmente en la parte distal
 *Nicidion* Kinberg, 1865
 – Maxila I sin curvatura en el borde basal interno (Fig. 3A); ganchos subaciculares translucidos u oscuros, si son oscuros, el color está presente en todo el gancho *Eunice* Cuvier, 1817¹
- 9(2) Aparato maxilar simétrico, maxila III presente en ambos lados; parápodos solo con ganchos subaciculares; con cirros peristomiales
 *Fauchaldius* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 Prostomio con surco medio dorsal somero, apéndices prostomiales y cirros peristomiales no articulados, sin branquias, acículas amarillas *F. cyrtauloni* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
 – Aparato maxilar asimétrico, maxila III solo en el lado izquierdo; parápodos con setas limbadas y ganchos subaciculares; sin cirros peristomiales
 *Aciculomarphysa* Hartmann-Schröder in Hartmann-Schröder & Zibrowius, 1998*
- 10(1) Con setas pectinadas y ganchos subaciculares; aparato maxilar con maxila III bien desarrollada 11
 – Sin setas pectinadas y ganchos subaciculares; aparato maxilar con maxila III pobremente desarrollada *Palola* Gray in Stair, 1847

- 11(10)** Con placa conectora esclerotizada entre las maxilas I y II; con tres apéndices prostomiales (dos antenas laterales y una antena media) *Lysidice* Savigny in Lamarck, 1818
 – Sin placa conectora esclerotizada entre las maxilas I y II; con un solo apéndice prostomial (antena media) *Nematonereis* Schmarda, 1861

Comentario

- 1) Con los cambios existentes en la sistemática del grupo, algunas de las especies incluidas en la clave a especies de *Eunice* es muy probable que pertenezcan a otros géneros, principalmente a *Nicidion*. Sin embargo, se mantienen en dicha clave debido a la falta de información del aparato maxilar para poder asignarlas al género correspondiente.

Claves para especies

Eunice Cuvier, 1817¹

- 1** Ganchos subaciculares ambar o translucidos **2**
 – Ganchos subaciculares negros u oscuros **24**
- 2(1)** Ganchos subaciculares bidentados **3**
 – Ganchos subaciculares tridentados **14**
- 3(2)** Con múltiples ganchos subaciculares en línea vertical por parápodo **4**
 – Con 1 o 2 ganchos subaciculares por parápodo **5**
- 4(3)** Con hasta 5-6 ganchos subaciculares por parápodo; maxila III larga, plana, ubicada detrás de la maxila II; pectinas anodontas; acículas posteriores aguzadas; en tubos con forma de zig-zag *E. tibiana* (Pourtalès, 1867) (C)
 – Con máximo 3 ganchos subaciculares por parápodo; maxila III corta, curva, formando parte del arco distal; pectinas isodontas; acículas posteriores distalmente expandidas *E. mexicana* Fauchald, 1970 (B, P)
- 5(3)** Cirros peristomiales articulados **6**
 – Cirros peristomiales no articulados **11**
- 6(5)** Cirros peristomiales cortos, no rebasan el peristomio **7**
 – Cirros peristomiales largos, rebasan el peristomio o prostomio **8**
- 7(6)** Ceratostilos distalmente articulados *E. biannulata* Moore, 1904 (B, P)
 – Ceratostilos totalmente articulados
 *E. salvadorensis* de León-González, Rivera & Romero, 2004 (P)
- 8(6)** Branquias más cortas o iguales que el cirro dorsal **9**
 – Branquias marcadamente más largas que el cirro dorsal **10**
- 9(8)** Branquias restringidas a la región anterior del cuerpo, más cortas que el cirro dorsal; cirro dorsal de parápodos anteriores con hasta 5 articulaciones; pectinas isodontas
 *E. antillensis* Ehlers, 1887¹ (G, C)
 – Branquias presentes a lo largo del cuerpo, tan largas como el cirro dorsal en la región con el mayor desarrollo; cirro dorsal de parápodos anteriores con hasta 13 articulaciones; pectinas heterodontas *E. stigmatura* (Verrill, 1900) (*partim*) (C)
- 10(8)** Cirro dorsal articulado en todos los parápodos *E. websteri* Fauchald, 1969 (G, C) (P, Q)
 – Cirro dorsal articulado en parápodos anteriores, no articulados en posteriores
 *E. segregata* (Chamberlin, 1919) (B, P)

11(5) Apéndices prostomiales articulados	12
Apéndices prostomiales no articulados	13
12(11) Cirros peristomiales cortos, no alcanzan el margen anterior del peristomio	
..... <i>E. semisegregata</i> Fauchald, 1969 (P)	
– Cirros peristomiales largos, alcanzan el margen anterior del prostomio	
..... <i>E. tridentata</i> Ehlers, 1905 (P, C, Q en ambas)	
13(11) Cirros peristomiales cortos, alcanzan el margen anterior del peristomio; gancho subacicular con el diente proximal dirigido lateralmente	
..... <i>E. hawaiiensis</i> Treadwell, 1906 (P, Q)	
– Cirros peristomiales largos, alcanzan el margen anterior del prostomio; gancho subacicular con ambos dientes dirigidos distalmente	
..... <i>E. megabranchia</i> Fauchald, 1970 (<i>partim</i>) (P)	
14(2) Apéndices prostomiales no articulados	
..... <i>E. hartmanae</i> Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)	
– Apéndices prostomiales articulados	15
15(14) Cirros peristomiales articulados	16
– Cirros peristomiales no articulados	23
16(15) Falcígero compuesto con mucrón	<i>E. atlantica</i> Kinberg, 1865 (C)
– Falcígero compuesto sin mucrón	17
17(16) Cirro dorsal no articulado	18
– Cirro dorsal articulado (por lo menos en región anterior)	19
18(17) Un solo gancho subacicular por parápodo; antena media corta, no rebasa el setígero 1	
..... <i>E. rubrivittata</i> (Treadwell, 1921) (C)	
– Múltiples ganchos subaciculares por parápodo; antena media larga, alcanza el setígero 8	
..... <i>E. vittata</i> (delle Chiaje, 1829) (P, C, Q en ambas)	
19(17) Branquias mucho más cortas que el cirro dorsal	
..... <i>E. edwinlinkae</i> Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)	
– Branquias tan largas o mucho más largas que el cirro dorsal	20
20(19) Branquias restringidas a la región anterior del cuerpo	21
– Branquias presentes a lo largo del cuerpo; cirros peristomiales largos, alcanzan o rebasan la parte anterior del prostomio	22
21(20) Cirros peristomiales cortos, no alcanzan el margen anterior del peristomio	
..... <i>E. unifrons</i> (Verrill, 1900) (C)	
– Cirros peristomiales largos, alcanzan la mitad del prostomio	
..... <i>E. wui</i> Lu & Fauchald, 1998 (G)	
22(20) Branquias casi tan largas como el cirro dorsal; cirro dorsal con hasta 13 articulaciones; antenas laterales y media de similar grosor	<i>E. stigmatura</i> (Verrill, 1900) (<i>partim</i>) (C)
– Branquias mucho más largas que el cirro dorsal; cirro dorsal con hasta 4 articulaciones; antenas laterales claramente más robustas que la antena media	<i>E. vittatopsis</i> Fauchald, 1970 (P)
23(15) Apéndices prostomiales en línea recta; con dos pares de ojos	
..... <i>E. americana</i> Hartman, 1944 ² (B, P)	
– Apéndices prostomiales en herradura; con un par de ojos	<i>E. cedroensis</i> Fauchald, 1970 (B, P)

24(1) Ganchos subaciculares unidentados	25
– Ganchos subaciculares bidentados	28
– Ganchos subaciculares tridentados	65
25(24) Prostomio dividido oblicuamente dando la apariencia de ser biarticulados (Fig. 2H)	
..... <i>E. riojai</i> de León-González, 1988 (<i>partim</i>) (G)	
– Prostomio no dividido oblicuamente	26
26(25) Branquias desde el parápodo 5	<i>E. fucata</i> Ehlers, 1887 (G, C)
– Branquias desde parápodos posteriores al 21	27
27(26) Ceratóforos largos; branquias pectinadas	<i>E. sonora</i> Fauchald, 1970 (P)
– Ceratóforos cortos; branquias palmadas	<i>E. donathi</i> Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
28(24) Prostomio dividido oblicuamente dando la apariencia de ser biarticulados (Fig. 2H)	29
– Prostomio no dividido oblicuamente	30
29(28) Cirro dorsal con expansión basal; pectinas heterodontas	
..... <i>E. riojai</i> de León-González, 1988 (<i>partim</i>) (G)	
– Cirro dorsal sin expansión basal; pectinas anodontas	
..... <i>E. aphroditois</i> (Pallas, 1788) (P, G, C, Q en todas)	
30(28) Apéndices prostomiales y cirros peristomiales no articulados	31
– Apéndices prostomiales articulados; cirros peristomiales no articulados	48
– Apéndices prostomiales y cirros peristomiales articulados	56
31(30) Cirro dorsal articulado	<i>E. megabranchia</i> Fauchald, 1970 (<i>partim</i>) (P)
– Cirro dorsal no articulado	32
32(31) Cirros peristomiales cortos, no alcanzan el margen anterior del peristomio	33
– Cirros peristomiales largos, alcanzan o rebasan el margen anterior del peristomio	44
33(32) Sin branquias	34
– Con branquias	36
34(33) Ganchos subacicularres desde el parápodo 50	<i>E. imogena</i> (Monro, 1924) (C)
– Ganchos subaciculares desde parápodos 23 al 38	35
35(34) Ganchos subaciculares con diente proximal ligeramente más largo que el distal, diente distal dirigido hacia arriba	<i>E. goodei</i> Fauchald, 1992 (G, C) (P, Q)
– GSA con diente proximal mucho más grande que el distal, diente distal curvo dirigido hacia el frente	<i>E. gagzoi</i> Augener, 1922 ³ (<i>partim</i>) (G, C) (P, Q)
36(33) Branquias inician antes del parápodo 29, con más de un filamento branquial	37
– Branquias desde parápodos posteriores al 75	43
37(36) Acículas expandidas distalmente	38
– Acículas aguzadas, rectas o ligeramente curvas	41
38(37) Cirro ventral con la base expandida en forma oval	
..... <i>E. spongicola</i> (Treadwell, 1921) (C) (P, Q)	
– Cirro ventral con base expandida en forma de un cojinete transversal	39

- 39(38)** Maxila III y la maxila IV del lado derecho con dientes romos; ceratóforos y palpóforos cortos en todos los apéndices prostomiales; branquias con el mayor desarrollo en el último tercio del cuerpo, siempre más largas que el cirro dorsal **40**
 – Maxila III y la maxila IV del lado derecho con dientes curvos; ceratóforos y palpóforos largos en todos los apéndices prostomiales; branquias con el mayor desarrollo en la región media del cuerpo, en región posterior más cortas que el cirro dorsal *E. denticulada* Webster, 1884 (C)
- 40(39)** Acícula y ganchos subaciculares ámbar; lóbulo setal auricular, siempre más largo que el lóbulo postsetal *E. filamentosa* Grube & Ørsted in Grube, 1857 (G, C)
 – Acículas y ganchos subaciculares negros; lóbulo setal redondeado, más corto que el lóbulo postsetal en la mayoría de los parápodos *E. tovarae* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 2011 (P)
- 41(37)** Gancho subacicular con diente proximal grande, dirigido lateralmente **42**
 – Gancho subacicular con diente proximal corto, dirigido distalmente *E. bucciensis* (Treadwell, 1921) (C)
- 42(41)** Apéndices prostomiales situados en línea recta *E. mutilatoides* Augener, 1922 (C)
 – Apéndices prostomiales situados en herradura *E. collini* Augener, 1906 (C)
- 43(36)** Branquias presentes en el último tercio del ejemplar, con un solo filamento branquial; pectinas isodontas; ganchos subaciculares desde parápodos previos al 40 *E. gagzoi* Augener, 1922³ (*partim*) (G, C) (P, Q)
 – Branquias en una región corporal grande, en más del 65 % del cuerpo; pectinas anodontas; ganchos subaciculares desde parápodos posteriores al 120 ... *E. tenuis* (Treadwell, 1921) (G, C)
- 44(32)** Branquias inician desde el parápodo 6 **45**
 – Branquias inician desde parápodos posteriores al 14 **46**
- 45(44)** Branquias más cortas que el cirro dorsal, con hasta 19 filamentos branquiales *E. contingens* (Chamberlin, 1919) (P)
 – Branquias tan largas como el cirro dorsal, con hasta 4 filamentos branquiales *E. barviciensis* McIntosh, 1885 (C)
- 46(44)** Acícula distalmente curva **47**
 – Acícula recta *E. mikeli* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998⁴ (C)
- 47(46)** Branquias con un solo filamento branquial, más corto que el cirro dorsal; ganchos subaciculares desde parápodos 47–59 *E. ibarزابالae* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
 – Branquias con hasta tres filamentos branquiales, más largos que el cirro dorsal; ganchos subaciculares desde parápodos 26–32 *E. hernandezii* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
- 48(30)** Cirro dorsal articulado (al menos en región pre- y branquífera) **49**
 – Cirro dorsal no articulado **50**
- 49(48)** Falcíferos bidentados con diente proximal mucho más pequeño que el diente distal; branquias pectinadas desde el parápodo 4, con hasta 21 filamentos branquiales *E. reducta* Fauchald, 1970 (P)
 – Falcíferos bidentados con diente proximal más grande que el diente distal; branquias palmadas desde parápodos 78–79, con hasta 3 filamentos branquiales .. *E. excariboea* Fauchald, 1992 (C)

50(48) Con branquias	51
– Sin branquias	<i>E. brevis</i> (Ehlers, 1887) (C)
51(50) Branquias tan largas o más largas que el cirro dorsal	52
– Branquias más cortas que el cirro dorsal	55
52(51) Pectinas heterodontas; branquias desde los parápodos 4–8	53
– Pectinas isodontas; branquias posteriores al parápodo 15	54
53(52) Cirro ventral en parápodos posteriores triangular, casi en forma de cuchara; acículas aplanadas	<i>E. colombia</i> Ardila, Fauchald & Lattig, 2005 (C)
– Cirro ventral en parápodos posteriores digitiformes; acículas redondeadas	<i>E. guildingi</i> Baird, 1869 (C)
54(52) Branquias pectinadas, con hasta 6 filamentos branquiales	<i>E. afra</i> Peters, 1854 (P, C, Q en ambas)
– Branquias palmadas, con hasta 2 filamentos branquiales	<i>E. guanica</i> (Treadwell, 1921) (C)
55(51) Apéndices prostomiales totalmente articulados; branquias pectinadas, con hasta 5 filamentos branquiales	<i>E. pauroneurata</i> (Chamberlin, 1919) (P)
– Apéndices prostomiales con articulación solo desde la parte media a la distal, basalmente no articulados; branquias como simples filamentos	<i>E. rosaurae</i> Monro, 1939 (<i>partim</i>) (C)
56(30) Cirro dorsal no articulado	<i>E. pulvinopalpata</i> Fauchald, 1982 (P)
– Cirro dorsal articulado (por lo menos en la región prebranquifera)	57
57(56) Cirros peristomiales alcanzan o rebasan el margen anterior del peristomio	58
– Cirros peristomiales no alcanzan el margen anterior del peristomio	<i>E. longisetis</i> Webster, 1884 (C) (P, Q)
58(57) Con solo un gancho subacicular por parápodo	59
– Con 2 a 3 ganchos subaciculares por parápodo	64
59(58) Branquias pectinadas con hasta 12 o 20 filamentos branquiales	60
– Branquias con hasta 2 o 3 filamentos branquiales	62
60(59) Apéndices prostomiales cortos, antena media no más allá del parápodo 2; branquias con hasta 12 filamentos branquiales	<i>E. multipectinata</i> Moore, 1911 (B, P) (C, Q)
– Apéndices prostomiales largos, antena media alcanza el parápodo 6 o 7; branquias con hasta 18–20 filamentos branquiales	61
61(60) Pectinas isodontas en parápodos medio-posteriores; cirro ventral con la base expandida ovalada y punta digitiforme	<i>E. nigricans</i> Schmarda, 1861 (C)
– Pectinas heterodontas en parápodos medio-posteriores; cirro ventral con la base expandida en forma de cojinete transversal y punta digitiforme	<i>E. violaceomaculata</i> Ehlers, 1887 (C)
62(59) Branquias más cortas que el cirro dorsal; prostomio con surco medio dorsal somero	63
– Branquias más largas que el cirro dorsal; prostomio con surco medio dorsal profundo	<i>E. stanleyi</i> Fauchald, 1992 (G)

- 63(62)** Antena media alcanza el parápodo 11; branquias del parápodo 3 al 56, presentes en el 50% del total de parápodos *E. nonatoï* Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (C)
 – Antena media alcanza el parápodo 6; branquias del parápodo 4 al 79, presentes en más del 65% del total de parápodos *E. thomasiana* Augener, 1922 (C)
- 64(58)** Branquias inician desde parápodos 8–10; acículas aguzadas *E. floridana* (Pourtalès, 1867) (G, C)
 – Branquias inician desde el parápodo 3; acículas en parápodos anteriores ensanchadas distalmente *E. elegans* (Verrill, 1900) (C)
- 65(24)** Branquias inician en parápodos 22–30, con hasta 2 filamentos branquiales; apéndices prostomiales cortos, no rebasan el peristomio; acícula distalmente expandida *E. cirrobranchiata* McIntosh, 1885 (C)
 – Branquias inician en el parápodo 3, con un solo filamento branquial; apéndices prostomiales largos, rebasan el parápodo 2; acícula aguzada *E. rosaurae* Monro, 1939 (*partim*) (C)

Comentarios

- 1) *Eunice antillensis* fue considerada como miembro del género *Leodice* por Zanol *et al.* (2014); sin embargo, esta especie tiene ganchos subaciculares bidentados, apéndices prostomiales con articulación cilíndrica y acículas aguzadas; contrario a *Leodice sensu stricto* (*sensu* Molina-Acevedo & Carrera-Parra 2017) que presentan ganchos subaciculares tridentados, apéndices prostomiales con articulación moniliforme, y acículas en forma de "T" en parápodos medios. Por tal motivo, la especie se mantiene en la clave de *Eunice*.
- 2) *Eunice americana* es un caso similar al previo, aunque la especie tiene ganchos subacicular tridentado, la articulación de los apéndices prostomiales es cilíndrica y su acícula no es en forma de "T"; por tal motivo se mantiene en la clave de *Eunice*.
- 3) *Eunice gagzoi* es una especie con branquias, pero estas están limitadas al último tercio el cuerpo. Debido a la gran dificultad que representa coleccionar ejemplares completos, es muy probable que ejemplares de esta especie sean colectados sin incluir la región branquifera y entonces puedan ser confundidos con alguna especie sin branquias. Es por eso, que esta especie ha sido incluida dos veces en la clave, tanto en el dilema con branquias, como en el dilema sin branquias con la finalidad de evitar un error en la identificación.
- 4) *Eunice mikeli* fue considerada como una especie del género *Nicidion* por Zanol *et al.* (2014); sin embargo, la especie difiere en varias características morfológicas considerada por los autores como diagnósticas de *Nicidion*. Además, la revisión del ejemplar identificado como *E. mikeli* (USNM 1120737, colectado en aguas someras) y utilizado en su estudio no corresponde con la especie. Por tal motivo, *E. mikeli* (especie de aguas más profundas) se mantiene en la clave de *Eunice*.

Euniphysa Wesenberg-Lund, 1949

- 1** Con un solo gancho subacicular por setífero; maxila IV izquierda con dos dientes, derecha con cuatro; con espiníferos compuestos y pseudocompuestos, sin falcíferos compuestos *E. quadridentata* Lu & Fauchald, 2000 (G, C)
 – Con múltiples ganchos subaciculares por setífero, con un máximo de 4; maxila IV izquierda con un diente, derecha con tres; con falcíferos compuestos y espiníferos compuestos, sin espiníferos pseudocompuestos *E. auriculata* (Treadwell, 1900) (C)

Leodice Savigny in Lamarck, 1818¹

- 1** Cirros peristomiales articulados **2**
 – Cirros peristomiales no articulados **9**
- 2(1)** Cirro dorsal articulado (al menos en parápodos anteriores) **3**
 – Cirro dorsal no articulado **8**

- 3(2)** Falcígeros compuestos bidentados en setígeros anteriores, bi- y tridentados en setígeros posteriores 4
 – Falcígeros compuestos bidentados en todos los parápodos 5
- 4(3)** Pectinas heterodontas antenas laterales y antena media alcanzan los setígeros 10 y 14 respectivamente; un solo gancho subacicular por setígero
 *L. miurai* (Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998) (C)
 – Pectinas anodontas y heterodontas; antenas laterales y antena media alcanzan los setígeros 1 y 3 respectivamente; con hasta dos ganchos subaciculares por setígero
 *L. calcaricola* Bergamo, Carrerette, Zanol & Nogueira, 2018 (C)
- 5(3)** Cirros peristomiales largos, rebasan el peristomio
 "*Leodice*" *lanai* (Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998)+ (C)
 – Cirros peristomiales cortos, no alcanzan el límite anterior del peristomio 6
- 6(5)** Cirro ventral con la base expandida ovalada, pequeña; pectinas heterodontas 7
 – Cirro ventral con la base expandida globular, muy grande; pectinas anodontas
 *L. panamena* Chamberlin, 1919+ (P)
- 7(6)** Falcígeros compuestos con mucrón en setígeros anteriores; cirro ventral con la base expandida hasta cerca del final del cuerpo; prostomio con surco medio dorsal profundo
 *L. lucei* (Grube & Ørsted in Grube, 1857) (P)
 – Falcígeros compuestos sin mucrón; cirro ventral con la base expandida no más allá del parápodo 40
 *L. rubra* (Grube & Ørsted in Grube, 1857) (G, C)
- 8(2)** Sin ojos; antena media alcanza el setígero 11 "*Leodice*" *pellucida* Kinberg, 1865+ (C)
 – Con ojos; antena media alcanza el setígero 6 "*Leodice*" *weintraubi* Lu & Fauchald, 1998+ (G)
- 9(1)** Cirros peristomiales largos, alcanzan la mitad del prostomio
 *L. aedificatrix* (Monro, 1933) (B, P)
 – Cirros peristomiales cortos, alcanzan la mitad del peristomio
 "*Leodice*" *chicasi* de León-González, Rivera & Romero, 2004+ (P)

Comentarios

- 1) *Leodice antennata* Savigny in Lamarck, 1818, especie descrita del Canal del Suez, ha sido ampliamente reportada en la región de América tropical (Atlántico y Pacífico). Se ha demostrado que algunos de estos registros corresponden a otras especies (*v.gr.*, *E. weintraubi* Lu & Fauchald, 1998); por tal motivo, la especie no fue incluida en la clave.
- + Estas especies aún son consideradas como miembros del género *Eunice*; sin embargo, todas ellas tienen las características típicas que definen a *Leodice sensu stricto* (ver clave a géneros); por tal motivo, estas especies son incluidas en la clave a *Leodice* reconociendo que este procedimiento es una combinación informal. Para realizar de manera formal la nueva combinación, se requiere de la redescrición de la especie con base en la revisión del material tipo, trabajo que está en desarrollo por el primer autor.

Lysidice Savigny in Lamarck, 1818¹

- 1** Ganchos subaciculares amarillos o translucidos en todos los setígeros 2
 – Ganchos subaciculares negros al menos en algunos setígeros 7
- 2(1)** Acículas negras al menos en algunos setígeros 3
 – Acículas amarillas o ambar en todos los setígeros 5

- 3(2)** Acículas negras en todos los setígeros 4
 – Acículas negras en setígeros anteriores, translúcidas en posteriores
 *L. phyllisae* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (C)
- 4(3)** Lóbulo postsetal redondeado en setígeros anteriores; pectinas anodontas en todos los setígeros *L. carribowensis* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (C)
 – Lóbulo postsetal auricular en setígeros anteriores; pectinas heterodontas en setígeros anteriores y anodontas en setígeros medio-posteriores
 *L. ninetta* Audoin & Milne-Edwards, 1833² (B, P, G, C, Q en todas)
- 5(2)** Prostomio redondeado; cirro ventral con la base expandida no más allá del primer tercio del cuerpo; pectinas anodontas; preferentemente en roca coralina 6
 – Prostomio bilobulado; cirro ventral con la base expandida hasta el último parápodo; pectinas heterodontas; perforador de hojas de pasto marino (*Thalassia testudinum*)
 *L. thalassicola* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (C)
- 6(5)** Pectinas anodontas de dos tamaños, en setígeros anteriores con hojas delgadas con hasta 15 dientes, en posteriores con hojas amplias con hasta 26 dientes
 *L. caribensis* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (C)
 – Pectinas anodontas con hoja amplia con hasta 28 dientes en todos los setígeros
 *L. collaris* Grube, 1870³ (P, Q)
- 7(1)** Prostomio redondeado; pectinas heterodontas *L. notata* Ehlers, 1887 (C)
 – Prostomio bilobulado; pectinas anodontas 8
- 8(7)** Ganchos subaciculares negros en todos los setígeros; en profundidades de 50 a 60 m
 *L. sulcata* Treadwell, 1901 (C)
 – Ganchos subaciculares negros al inicio, cambiando progresivamente a translucidos hacia los setígeros más posteriores; en aguas someras
 *L. adrianae* Carrera-Parra, Fauchald & Gambi, 2011 (G, C)

Comentarios

- 1) *Lysidice tortugae* Treadwell, 1921 fue descrita de Florida con un solo ejemplar incompleto que carece tanto de ganchos subaciculares como de pectinas, características típicas de las especies de *Palola*.
- 2) *Lysidice ninetta* (Norte de Francia) ha sido ampliamente registrada en América tropical. Como fue demostrado por Carrera-Parra *et al.* (2011), el estudio detallado de especímenes del Caribe dio como resultado la descripción de cinco especies que tradicionalmente habían sido reportadas bajo el nombre de *L. ninetta*; es muy probable que muchos de los registros de esta región correspondan a algunas de estas especies o otras especies que requieren ser descritas. Caso similar debe ocurrir con los registros de *L. ninetta* para el Pacífico tropical.
- 3) Con los registros de esta especie ocurre algo similar a la especie *L. ninetta* (ver comentario previo). Los registros de *L. collaris* (Mar Rojo) en el Pacífico oriental tropical deben de ser revisados, es muy probable que correspondan a especies indescritas.

Marphysa de Quatrefages, 1865¹

- 1** Cirro dorsal bifurcado desde el setígero 14 *M. mortenseni* Monro, 1928 (B, P) (G, Q)
 – Cirro dorsal entero en todo el cuerpo 2
- 2(1)** Setas limbadas en la posición supra- y subacicular en región media-posterior
 *M. brevitentaculata* Treadwell, 1921 (C)
 – Setas limbadas solo supraciculares 3

3(2) Con espiníferos compuestos	4
– Con falcíferos compuestos	11
– Con falcíferos y espiníferos compuestos	13
4(3) Gancho subacicular translucido	5
– Gancho subacicular rojizo u oscuro	9
5(4) Gancho subacicular unidentado	6
– Gancho subacicular bidentado	7
6(5) Lóbulo postsetal redondeado en los primeros tres setíferos; maxila IV derecha con 6-7 dientes <i>M. aransensis</i> Treadwell, 1931 (G, C)	
– Lóbulo postsetal digitiforme en los primeros cuatro setíferos; maxila IV derecha con 9 dientes <i>M. brevibranchiata</i> Treadwell, 1921 (C)	
7(5) Cirro dorsal cónico con base amplia, lóbulo presetal con borde superior más largo que el inferior en la región anterior del cuerpo; con dos tipos de pectinas	
..... <i>M. acicularum</i> Webster, 1884 (C)	
– Cirro dorsal cónico con base estrecha, lóbulo presetal como una línea transversa en región anterior; con cuatro tipos de pectinas	8
8(7) Lóbulo postsetal en forma de lengua en los setíferos 4 al 10, setíferos medio-posteriores con un tipo de pectina anodonta y dos isodontas	<i>M. californica</i> Moore, 1909 (P)
– Lóbulo postsetal redondeado en los setíferos 4 al 10, setíferos medio-posteriores con dos tipos de pectinas anodontas y una isodonta	<i>M. viridis</i> Treadwell, 1917 (G, C)
9(4) Cirro dorsal cónico con la base expandida ventralmente en setíferos anteriores y medios; gancho subacicular unidentado	<i>M. nobilis</i> Treadwell, 1917 (G, C)
– Cirro dorsal cónico, sin la base expandida en todos los setíferos; gancho subacicular bidentado	10
10(9) Branquias desde el setífero 13, con hasta 3 filamentos branquiales; ganchos subaciculares desde el setífero 39 (holotipo 25 mm)	<i>M. schmardai</i> Gravier, 1907 ² (P)
– Branquias desde el setífero 45, con hasta 12 filamentos branquiales; ganchos subaciculares con distribución discontinua, el más anterior en el setífero 117 (Holotipo 278 mm)	<i>M. americana</i> Monro, 1933 (P)
11(3) Cirro dorsal cónico con base estrecha; branquias con un solo filamento branquial; setíferos anteriores con 20-21 pectinas isodontas por setífero	<i>M. stylobranchiata</i> Moore, 1909 (B, P)
– Cirro dorsal cónico con base amplia, o digitiforme; branquias con 3-5 filamentos branquiales; setíferos anteriores con 1-5 pectinas isodontas por setífero	12
12(11) Cirros dorsales en setíferos anteriores y medios con base ancha; lóbulo postsetal en forma de lengua en los tres primeros setíferos	<i>M. regalis</i> Verrill, 1900 (C)
– Cirros dorsales en setíferos anteriores y medios con la base expandida cerca de la base; lóbulo postsetal cónico en los tres primeros setíferos	<i>M. fragilis</i> Treadwell, 1919 (G, C)
13(3) Gancho subacicular translucido	
..... <i>M. orenzansi</i> Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998 (G, C)	
– Gancho subacicular oscuro al menos en la parte basal	14

- 14(13)** Ganchos subacicular basalmente oscuro, desde la parte media translucido; branquias con filamentos branquiales cortos, tres veces más largos que el cirro dorsal; pectina isodonta estrecha en setígeros anteriores..... *M. angelensis* Fauchald, 1970 (P)
 – Gancho subacicular oscuro con la región distal translucida; branquias con filamentos branquiales largos, cinco veces más largos que el cirro dorsal; pectina isodonta amplia en la región anterior *M. emiliae* Molina-Acevedo & Carrera-Parra, 2017 (G)

Comentarios

- 1) *Marphysa sanguinea* (Montagu, 1813) es una especie que ha sido ampliamente registrada en ambas costas de América, pero cuya distribución ha sido recientemente restringida a la región del Atlántico nororiental (Inglaterra, Irlanda, Francia, y Mar del Norte) (Martin *et al.* 2020). Además, los registros de la esta especie en la América tropical han sido considerados cuestionables y algunas especies que habían sido consideradas sus sinónimos menores han sido reestablecidas (Molina-Acevedo & Carrera-Parra 2015, Molina-Acevedo & Idris 2020). Por tal motivo, *M. sanguinea* no ha sido incluida en la clave.
 Los registros de *Marphysa aenea* (Blanchard, 1849) para California y México son erróneos, ya que los ejemplares se describen con ganchos subaciculares bidentados; mientras que la especie se caracteriza por tener ganchos subaciculares unidentados. Además, Orensanz (1990) señaló que la distribución de esta especie es circum-subantártica. Por tal motivo, la especie no fue incluida en la clave.
Marphysa striata (Kinberg, 1865) descrita de las costas del Pacífico panameño, es considerada una especie indeterminable (Molina-Acevedo 2018).
- 2) Los caracteres utilizado en esta clave para diferenciar las especies *M. schmardai* Gravier, 1907 (Norte de Perú) y *M. americana* Monro, 1933 (Panamá, Pacífico) son dependientes de la talla; la cual es muy evidente entre los holotipos, siendo la primer especie mucho más pequeña que la segunda. *Marphysa americana* ha sido recientemente redescrita con base en el holotipo (Molina-Acevedo & Idris 2020); sin embargo, se requiere de la revisión del material tipo o topotípico de *M. schmardai* para poder clarificar si existen diferencias entre estas especies utilizando información de caracteres que no dependan de la talla de los ejemplares; por ejemplo, formas de los lóbulos parapodiales, setas pectinadas o el aparato maxilar.

Nicidion Kinberg, 1865

- 1** Con branquias presente a lo largo del cuerpo **2**
 – Con branquias restringidas al último tercio del cuerpo en adultos, juveniles sin branquias **4**
- 2(1)** Apéndices prostomiales en línea recta; branquias pectinadas con hasta 6 filamentos branquiales *N. mutilata* (Webster, 1884) (G, C) (P, Q)
 – Apéndices prostomiales en semicírculo; branquias palmadas con hasta tres filamentos branquiales **3**
- 3(2)** Gancho subacicular con el diente proximal grande, dirigido lateralmente; con pectinas heterodontas *N. angeli* (Carrera-Parra & Salazar-Vallejo, 1998) (C)
 – Gancho subacicular con diente proximal corto, dirigido distalmente; con pectinas isodontas
 *N. notata* (Treadwell, 1921) (C)
- 4(1)** Acícula en setígeros posteriores tres veces más gruesa que el gancho subacicular; antena media alcanza hasta el setígero 8 *N. longula* (Ehlers, 1887) (G, C)
 – Acícula en setígeros posteriores de similar tamaño al gancho subacicular; antena media nunca más allá del setígero 3 **5**
- 5(4)** Acículas mucronadas en los primeros 20 setígeros *N. obtusa* (Verrill, 1900)(G, C)
 – Acículas sin mucrón *N. cariboea* Grube & Ørsted *in* Grube, 1857¹ (G, C) (P, Q)

Comentario

- 1) Aunque la especie fue redescrita por Fauchald (1992a) con acículas mucronadas, la revisión del material tipo (obs. per. Carrera-Parra) permitió esclarecer que la especie carece de acículas mucronadas.

Palola Gray in Stair, 1847¹

- 1** Antenas laterales y antena media de similar longitud **2**
 – Antena media mucho más larga que las antenas laterales
 *P. brasiliensis* Zanol, Paiva & Attolini, 2000 (C)
- 2(1)** Branquias nunca más largas que la mitad del ancho del cuerpo **3**
 – Branquias largas, tan largas como el ancho del cuerpo *P. paloloides* (Moore, 1904) (B, P)
- 3(2)** Maxilas IV bidentadas *P. siciliensis* (Grube, 1840) (P, G, C, Q en todas)
 – Maxilas IV unidentadas *P. pallidus* Hartman, 1938 (P)

Comentario

- 1) El registro de *P. edentulum* (Ehlers, 1901) realizado por Monro (1933) para las islas Galápagos no puede asignarse con seguridad a la especie por falta de una descripción detallada. La especie fue descrita para la isla Juan Fernández, por lo cual no fue incluida en la clave. *Nicidion gallapaensis* Kinberg, 1865, descrita de las islas Galápagos fue revisada por Fauchald (1992b), quien consideró que la especie pertenece a *Palola*, pero, por la condición del material tipo, consideró que la especie es indeterminable.

Paucibranchia Molina-Acevedo, 2018¹

- 1** Con falcígeros compuestos **2**
 – Con espinígeros compuestos **6**
 – Con falcígeros y espinígeros compuestos **7**
- 2(1)** Prostonio bilobulado; sin ojos; portadores maxilares muy cortos, un tercio de la longitud de la maxila I *P. miroi* Molina-Acevedo, 2018 (C)
 – Prostonio redondeado; con ojos; portadores maxilares largos, al menos la mitad de la longitud de la maxila I **3**
- 3(2)** Falcígeros compuestos con hojas de similar tamaño en setígeros anteriores **4**
 – Falcígeros compuestos con hojas largas y cortas en setígeros anteriores **5**
- 4(3)** Setígeros anteriores con lóbulo postsetal cónico, dirigido lateralmente ; acículas basalmente rojizas, distalmente translucidas *P. conferta* (Moore, 1911) (B, P)
 – Setígeros anteriores con lóbulo postsetal ovalado basalmente con punta digitiforme, dirigidos dorsalmente; acículas translucidas *P. patriciae* Molina-Acevedo, 2018 (G)
- 5(3)** Ganchos subaciculares translucidos; acículas translucidas
 *Paucibranchia* sp. 2 *sensu* Molina-Acevedo (2018) (G)
 – Ganchos subaciculares basalmente rojizos, distalmente translucidos; acículas basalmente rojizas, distalmente ambar *P. gathofi* Molina-Acevedo, 2018 (G)
- 6(1)** Con ojos; pectinas en setígeros anteriores con el borde distal transversal, en setígeros posteriores con 10–11 dientes; espinígeros compuestos con hojas de dos tamaños
 *P. disjuncta* (Hartman, 1961)² (*partim*) (B, P)
 – Sin ojos; pectinas en setígeros anteriores con el borde distal oblicuo, en setígeros posteriores con 10–11 dientes; espinígeros compuestos con hojas de tres tamaños
 *P. gilberti* Molina-Acevedo, 2018 (G)
- 7(1)** Acícula y gancho subacicular translucidos **8**
 – Acícula y gancho subacicular oscuros *P. disjuncta* (Hartman, 1961)² (*partim*) (B, P)

- 8(7)** Lóbulo postsetal redondeado en la región prebranquial; falcíferos desde el primer setífero..
 *Paucibranchia* sp. 1 *sensu* Molina-Acevedo (2018) (G)
 – Lóbulos postsetal cónico, distalmente aguzado en la región prebranquial; falcíferos desde los
 setíferos 11-26 *P. oculata* Treadwell, 1921 (G)

Comentarios

- 1) *Paucibranchia bellii* (Audoin & Milne-Edwards, 1833), del Canal de la Mancha, es una especie que fue ampliamente reportada en la región del Gran Caribe como *Marpysa bellii* (ver Salazar-Vallejo 1996; Dean 2012). Carrera-Parra (2009) consideró que los registros de esta especie en el Gran Caribe deberían de considerarse cuestionables por las diferencias ecológicas entre esta región y el norte de Europa. Recientemente, Molina-Acevedo (2018) restringió la distribución de *P. bellii* a la zona que comprende el Canal de la Mancha y el mar Mediterráneo occidental, demostrando además, que algunos de los ejemplares con los cuales había sido registrada *P. bellii* en la región, correspondían a especies indescritas. Por tal motivo, *P. bellii* ya no es incluida en la clave.
- 2) Se ha demostrado que en la especie *P. disjuncta*, como en otros eunícidos, la distribución de algunas setas es dependiente del tamaño corporal de los ejemplares. En esta especie, durante su desarrollo ontogenético, en los estadios "Nematoneis" y "Lysidice" los falcíferos compuestos están presentes en todos los setíferos; sin embargo, en organismos adultos estas setas están presentes desde los setíferos medios o en los más posteriores (Molina-Acevedo 2018). Teniendo en cuenta que en la mayoría de los casos los ejemplares son colectados incompletos, la especie aparece en dos ocasiones en la clave porque los adultos de la especie tienen los falcíferos restringidos a setíferos medio-posteriores, los cuales no serán observados en ejemplares incompletos.

Treadwellphysa Molina-Acevedo & Carrera-Parra, 2017

- 1** Con falcíferos y espiníferos compuestos **2**
 – Solo con falcíferos compuestos **4**
- 2(1)** Lóbulo postsetal truncado, nunca más largo que el lóbulo setal; pectinas isodontas y anodontas **3**
 – Lóbulo postsetal auricular a redondeado, mucho más largo que el lóbulo setal en setíferos anteriores; solo pectinas isodontas *T. amadae* (Fauchald, 1977) (C)
- 3(2)** Falcíferos compuestos con hojas de dos tamaños en setíferos anteriores; gancho subacicular translucido, diente distal notorio; con espinofalcíferos
 *T. yucatanensis* Molina-Acevedo & Carrera-Parra, 2017 (G, C)
 – Falcíferos compuestos con hojas de similar tamaño en setíferos anteriores; gancho subacicular oscuros al inicio, cambiando progresivamente a translucidos hacia los setíferos más posteriores, diente distal muy reducido; sin espinofalcíferos *T. mixta* (Fauchald, 1970) (P)
- 4(1)** Lóbulos postsetal redondeado, poco desarrollado, nunca más largo que el lóbulo setal en setíferos anteriores; pectinas isodontas y anodontas **5**
 – Lóbulo postsetal cónico, bien desarrollado, más largo que el lóbulo setal en setíferos anteriores; solo pectinas isodontas *T. languida* (Treadwell, 1921) (C)
- 5(4)** Gancho subacicular con diente distal notorio, tan largo como la mitad del diente proximal; sin espinofalcíferos *T. villalobosi* Molina-Acevedo, 2019 (P)
 – Gancho subacicular con diente distal muy corto, tan largo como una quinta parte del diente proximal; con espinofalcíferos
 *T. veracruzensis* (de León-González & Díaz-Castañeda, 2006) (G)

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por Julio Parapar (Departamento de Biología, Universidade da Coruña) ayudó a mejorar la claridad del texto. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Allen MJ. 1957. The Breeding of Polychaetous Annelids near Parguera, Puerto Rico. *Biol Bull* 113:49-57.
- Berthold AA. 1827. Latreille's *Natürliche Familien des Thierreichs*. Aus dem Französischen, mit Anmerkungen und Zusätzen. Verlage Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar. 606 pp.
- Borradaile LA. 1902. On the spawn and young of a Polychaete worm of the genus *Marphysa*. *Proc Zool Soc* 2:714-721.
- Budavea N, Schepetov D, Zanol J, Neretina T & Willassen E. 2016. When molecules support morphology: Phylogenetic reconstruction of the family Onuphidae (Eunicida, Annelida) based on 16S rDNA and 18S rDNA. *Mol Phylogenet Evol* 94:791-801.
- Carrera-Parra LF. 2006. Eunicemorfos: poliquetos de boca armada. *La Jornada, Suplemento La Jornada Ecológica*, 27 Octubre. <http://www.jornada.unam.mx/2003/oct03/031027/eco-cara.html>
- Carrera-Parra LF. 2009. Eunicidae Berthold, 1827. In: JA de León-González, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp. 165-181.
- Carrera-Parra LF & Salazar-Vallejo SI. 1998. A new genus and 12 new species of Eunicidae (Polychaeta) from the Caribbean sea. *J Mar Biol Assoc UK* 78:145-182.
- Carrera-Parra LF, Rizzo AE & Salazar-Vallejo SI. 2008. Redescription of *E. sebastiani* and recognition of *E. riojai* (Polychaeta: Eunicidae). *J Mar Biol Assoc UK* 88:503-507.
- Carrera-Parra LF, Fauchald K & Gambi MC. 2011. Revision of the taxonomic status of *Lysidice* (Polychaeta, Eunicidae) in the Western Caribbean Sea with observation on species reproductive features and habitat preference. *Ital J Zool* 78:27-40.
- Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3596:1-86.
- El Barhoumi M, Scaps P & Zghal F. 2013. Reproductive Cycle of *Marphysa sanguinea* (Montagu, 1815) (Polychaeta: Eunicidae) in the Lagoon of Tunis. *Sci World J* 2013:624197, 1-7.
- Fauchald K. 1992a. A review of the genus *Eunice* (Eunicidae: Polychaeta) based upon type material. *Smithson Contrib Zool* 523:1-422.
- Fauchald K. 1992b. Review of the type of *Palola* (Eunicidae: Polychaeta). *J Nat Hist* 26:1177-1225.
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanog Mar Biol Ann Rev* 17: 193-284.
- Gambi, MC & Cigliano M. 2006. Observations on reproductive features of three species of Eunicidae (Polychaeta) associated with *Posidonia oceanica* seagrass meadows in the Mediterranean Sea. *Sci Mar* 70S3:301-308.
- Gambi MC, Castelli A, Giangrande A, Lanera P, Prevedelli D & Zunarelli Vandini R. 1994. Polychaetes of commercial and applied interest in Italy: an overview. *Mem Mus Natn Hist Nat Paris* 162:593-601.
- Hartmann-Schröder G & Zibrowius H. 1998. Polychaeta associated with antipatharia (Cnidaria: Anthozoa): description of Polynoidae and Eunicidae. *Mitt Hamb Zool Mus Inst* 95:29-44.
- Jamieson BGM & Rouse GW. 1989. The spermatozoa of the Polychaeta (Annelida): an ultrastructural review. *Biol Rev* 64:93-157.
- Jumar PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Annu Rev Mar Sci* 7:497-520.
- Kielan-Jaworowska Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. *Palaeont Pol* 16:1-152.
- Kozur H. 1970. Zur klassifikation und phylogenetischen entwicklung der fossilen Phyllodocida und Eunicida (Polychaeta). *Freiberger Forschhft. Ser. C* 260:35-81.
- Latumahina M & Mailloa MN. 2016. Iodine content and nutrition worms Polychaeta "Laor" fresh and processed products. *Int J ChemTech Res* 9:147-150.
- Lavesque N, Daffe G, Bonifácio P & Hutchings P. 2017. A new species of the *Marphysa sanguinea* complex from French waters (Bay of Biscay, NE Atlantic) (Annelida, Eunicidae)- *ZooKeys* 716:1-17.
- Malathi E, Sunder Raj SK & Mercy Bai P. Larval development of *Marphysa gravellyi* (Polychaeta: Eunicidae) from Pulicat Lake, India. *Ital J Zool* 78(S1):249-254.
- Mandario MAE, Alava VR & Añasco NC. 2019. Evaluation of the bioremediation potential of mud polychaete *Marphysa* sp. in aquaculture pond sediments. On-line first. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-06092-z>
- Martin D, Gil J, Zanol J, Meca MA & Pérez Portela R. 2020. Digging the diversity of Iberian bait worms *Marphysa* (Annelida, Eunicidae). *PLoS ONE* 15(1): e0226749.

- Milne-Edwards H. 1836. Les Annelides (Avec un Atlas). In G. Cuvier (ed.) Règne Animal. Distribue d'après son organization, pour servir de base a l'histoire Naturelle des animaux, et d'introduction a l'Anatomie comparée. Fortin, Masson et cie, Paris 15:1-54.
- Molina-Acevedo IC. 2018. Morphological revision of the Subgroup 1 Fauchald, 1970 of *Marphysa* de Quatrefages, 1865 (Eunicidae: Polychaeta). Zootaxa 4480:1-125.
- Molina-Acevedo IC & Carrera-Parra LF. 2015. Reinstatement of three species of the *Marphysa sanguinea* complex (Polychaeta: Eunicidae) from the Grand Caribbean Region. Zootaxa 3925:37-55.
- Molina-Acevedo IC & Carrera-Parra LF. 2017. Revision of *Marphysa* de Quatrefages, 1865 and some species of *Nicidion* Kinberg, 1865 with the erection of a new genus (Polychaeta: Eunicidae) from the Grand Caribbean. Zootaxa 4241:1-62.
- Molina-Acevedo IC & Idris I. 2020. Reinstatement of species belonging *Marphysa sanguinea* complex (Annelida: Eunicidae) and description of new species from the mid-Pacific Ocean and the Adriatic Sea. Zootaxa 4816:1-48.
- Monro CCA. 1933. The polychaeta Errantia collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama Region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. St. George. Proc Zool Soc Lond 1033:1-96.
- Olive PJW. 1994. Polychaeta as a world resource: a review of patterns of exploitation as sea angling baits, and potential for aquaculture based production. Mem Mus Natn Hist Nat Paris 162:603-610.
- Orensanz JM. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With addenda to the Eunicemorphs of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. Antarctic Res Ser 52:1-183.
- Pamungkas J. 2015. Species richness and macronutrient content of wawo worms (Polychaeta, Annelida) from Ambonese waters, Maluku, Indonesia. Biodivers Data J 3: e4251. 8 pp.
- Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England region. 1. Families Aphroditidae through Trochochaetidae. US Nat Mus Bull 227:1-356.
- Pillai TG. 1958. Studies on a brackish-water polychaetous annelid, *Marphysa borradalei*, sp. n. from Ceylon. Ceylon J Sci (Bio Sc) 1:94-106.
- Prevedelli D, N'Siala G.M, Ansaloni I & Simonini R. 2007. Life cycle of *Marphysa sanguinea* (Polychaeta: Eunicidae) in the Venice Lagoon (Italy). Mar Ecol 28:1-10.
- Rouse G & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26:139-204.
- Rousset V, Pleijel F, Rouse G, Erséus C & Siddall M. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistic 23:41-63.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliuetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, UNAM 67:11-50.
- Salazar-Vallejo SI & Carrera-Parra LF. 1998. Eunicidos (Polychaeta) del Caribe mexicano con claves para las especies del Gran Caribe: *Fauchaldius*, *Lysidice*, *Marphysa*, *Nematonereis* y *Palola*. Rev Biol Trop 45/46:1481-1498.
- Salazar-Vallejo SI, Carrera-Parra LF & de León-González JA. 2011. Giant eunicid polychaetes (Annelida) in shallow tropical and temperate seas. Rev Biol Trop 59:1463-1474.
- Struck T, Purschke G & Halanych K. 2006. Phylogeny of Eunicida (Annelida) and exploring data congruence using a Partition Addition Bootstrap Alteration (PABA) Approach. Syst Biol 55:1-20.
- Thompson I & Johnson RG. 1977. New fossil polychaete from Essex, Illinois. Fieldiana Geol 33:471-487.
- Winsnes I. 1989. Eunicid polychaetes (Annelida) from Scandinavian and adjacent waters. Family Eunicidae. Zool Scr 18:483-500.
- Zanol J & Bettoso N. 2006. Identity of *Eunice roussaei* (Eunicidae: Polychaeta: Annelida) from the Adriatic and Mediterranean Seas. J Mar Biol Assoc UK 86:1017-1024.
- Zanol J, Fauchald K & Paiva P. 2007. A phylogenetic analysis of the genus *Eunice* (Eunicidae, polychaete, Annelida). Zool J Linn Soc 150:413-434.
- Zanol J, Halanych KM & Fauchald K. 2014. Reconciling taxonomy and phylogeny in the bristleworm family Eunicidae (Polychaete: Annelida). Zool Scr 43:79-100.

18. Euphrosinidae Williams, 1851

Beatriz Yáñez-Rivera¹ & Elizabeth Borda²

1) CONACYT-CIAD, A.C., Unidad Mazatlán, México
beyariv7@gmail.com, beyariv@ciad.mx

2) Texas A&M University San Antonio, San Antonio, Texas, EU

Introducción

Los eufrosínidos son poliquetos poco conocidos (Borda & Kudenov 2014). Son organismos pequeños con cuerpo ovalado y corto; más largo que ancho, con una longitud máxima de 4 cm. Presentan una carúncula trilobulada (Fig. 1A-D) y se distinguen por las hileras transversas de branquias y notosetas sobre el dorso (Figs. 1E-G, 2A); así como por las setas bostezantes (“ringent” en inglés, del latín “ringor”: boca abierta, mueca, sonrisa), presentes en la mayoría de las especies (Fig. 2F).

Generalmente se encuentran a gran profundidad en regiones frías, la mayoría de las especies se han registrado en el océano Antártico (Kudenov 1993, Hartman-Schröder & Rosenfeldt 1988, 1992). Sin embargo, se conocen algunos eufrosínidos con distribución tropical en la zona intermareal (Chamberlin 1919, Day 1967) y asociados a esponjas (Prentiss & Harris 2011).

Como forman parte del clado de Amphinomida, algunos autores también les atribuyen el nombre común de gusanos de fuego, debido a que se asume la presencia de las setas calcificadas como en Amphinomidae, pero recientemente se ha resaltado la necesidad de corroborar la composición mineralógica de las setas en la familia para verificar que las setas calcificadas realmente representan una autopomorfia en Amphinomida (Tilic & Bartolomaeus 2021).

Se carece de observaciones sobre la biología de estos organismos. Se consideran carnívoros porque se alimentan de foraminíferos de acuerdo con el perfil de lípidos; así como, consumidores de detrito presente en las esponjas, con evidencia isotópica de carbono y nitrógeno (Jumars *et al.* 2015). Además, de la estructura

musculosa de la faringe que facilitaría el raspado de las esponjas (Gustafson 1930), con una superficie de pliegues dorsolaterales ciliados (Purschke & Tzetlin 1996).

A pesar de que se han observado varios ejemplares con oocitos, en cuanto a su reproducción el conocimiento es nulo. Presentan un sistema circulatorio cerrado, sin corazón definido y mixonefridios (Hutchings 2000).

Los recursos genómicos disponibles en las bases de datos son limitados, prácticamente sólo se cuenta con secuencias parciales de algunos marcadores moleculares como 18S, 28S (nucleares), COI y 16S (mitocondriales) para pocas especies. Así como tres genes putativos de hemeritinas para *Euphrosine capensis* Kinberg, 1857 (Costa-Paiva *et al.* 2017).

El nombre de la familia, así como el de los otros géneros reconocidos, se derivan de *Euphrosine* Lamarck, 1818, el cual está inspirado en la mitología griega y no se considera un error ortográfico, como se explica más abajo. Euphrosyne, hija de Zeus y de Eurynome, es la diosa de la alegría y la diversión, quien junto a sus dos hermanas son conocidas como las “Tres Gracias”; ya que representan el encanto, la gracia y la belleza.

Se reconocen alrededor de 70 especies y tres géneros: *Euphrosine* Lamarck, 1818, *Euphrosinella* Detinova, 1985 y *Euphrosinopsis* Kudenov, 1993 (Borda & Kudenov 2014). En México son pocos los registros de eufrosínidos; sólo seis especies en el Pacífico (Rioja 1941, 1948, Hartman 1968, Fauchald 1972, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1991, 1999, Hernández-Alcántara *et al.* 2003,) y una sola en el Atlántico (Salazar-Vallejo 1997).

Sistemática

Hay varios problemas con relación a la autoría del género tipo de la familia, similar a la que se presenta en los anfinómidos (ver ese capítulo en esta obra). El nombre fue primero propuesto como *Euphrosyne* por Savigny, en un manuscrito que estuvo disponible antes de ser publicado. Sin embargo, el nombre ya había sido usado para un género de dípteros en 1800. En el volumen correspondiente a los anélidos, Lamarck propuso *Euphrosine*, por lo que el nombre correcto y válido debe ser *Euphrosine* Lamarck, 1818, como ya se ha sugerido (Kudenov 1993, Hutchings 2000). Debido a esta diferencia procede que para todas las especies descritas como parte de *Euphrosyne* Savigny, 1822, se debe anotar el autor y el año entre paréntesis. En este sentido, es necesario asegurar la correcta escritura, pese a que en la literatura se pueden encontrar ambas formas y dado que *Euphrosyne* Savigny, 1822 es un homónimo menor.

Anteriormente, las especies de eufrosínidos eran incluidas en la familia Amphinomidae bajo el género *Euphrosine*. La primera vez que se utilizó el nivel de familia, Euphrosinidae, fue en un trabajo de anatomía (Williams 1851). Sin embargo, en las monografías del siglo XIX y la primera mitad del XX, prevaleció la idea de considerar a estos organismos como un género más dentro de los anfinómidos. Durante ese periodo fueron pocos los trabajos que atribuyeron la categoría de familia a los eufrosínidos, entre los cuales destacan las publicaciones de Johnson (1897), Moore (1911) y Gustafson (1930). Los estudios filogenéticos respaldan el nivel de familia, que también se corrobora con datos moleculares como grupo hermano de los anfinómidos (Wiklund *et al.* 2008).

A pesar de la morfología tan particular e interesante de estos organismos, pocos se han involucrado en su estudio y la mayoría de las descripciones de las especies se encuentran en trabajos monográficos. El primer trabajo enfocado a los eufrosínidos lo realizó Horst (1903), donde además de describir varias especies, elaboró la primera clave para todas las especies conocidas. La monografía de Gustafson (1930) contribuyó con los aspectos histológicos y morfológicos que son conocidos hasta ahora. Kudenov (1987, 1993, 1995) estandarizó la terminología, propuso uno de los tres géneros reconocidos, describió alrededor de 10

especies y revisó los eufrosínidos del Antártico (Borda & Kudenov 2014).

A partir de la combinación de los tipos de carúncula y las características de las setas bostezantes se caracterizaron seis grupos (Kudenov 1987), por lo que es posible que los tres géneros válidos no reflejen las relaciones filogenéticas entre los organismos. Es necesario realizar la revisión de la familia, acompañada de estudios filogenéticos para obtener una clasificación que refleje la evolución del grupo.

Tradicionalmente se reconocían los géneros *Euphrosine* y *Palmyreuphrosyne* Fauvel, 1913 (Hartman 1959, Fauchald 1977). Sin embargo, Kudenov (1995) consideró que este último no pertenece a los eufrosínidos pero, desafortunadamente, no discutió la ubicación del género en cuestión. Con anterioridad, Fauchald (1977) argumentó que estos organismos podrían estar más cercanos al género *Palmyra* Savigny *in* Lamarck, 1818, debido a la presencia de paleas y atributos de la faringe; este último género se ha transferido a la familia Aphroditidae (Watson-Russell 1989). De acuerdo con la descripción original, *Palmyreuphrosyne* presenta tres pares de branquias ramificadas y las notosetas en hilera transversa sobre el dorso, característica de Euphrosinidae (Fauvel 1913). Sin embargo, en la ilustración original se observan papilas ventrales semejantes a ventosas, no se ilustra el prostomio ni el tipo de carúncula, por lo que los materiales tipo deben revisarse para aclarar su ubicación. Hutchings (2000) introdujo el género *Erchinome*, que al parecer corresponde a un error ortográfico por *Archinome*.

Por otro lado, Blake (1985) describió una especie de ventilas hidrotermales del Pacífico con características intermedias entre Amphinomidae y Euphrosinidae como *Euphrosine rosacea*. Cabe destacar que esta especie carece de setas bostezantes y no presenta el peculiar arreglo de las branquias y las notosetas en hileras transversales. Los análisis filogenéticos permitieron aclarar que esta especie pertenece a los anfinómidos y se ubica en el género *Archinome* Kudenov, 1991, con una relación más cercana a *Chloeia* (Wiklund *et al.* 2008), dentro del clado de anfinómidos con cuerpos fusiformes (Borda *et al.* 2013), que fue formalmente designado como Archinominae (Borda *et al.* 2015).

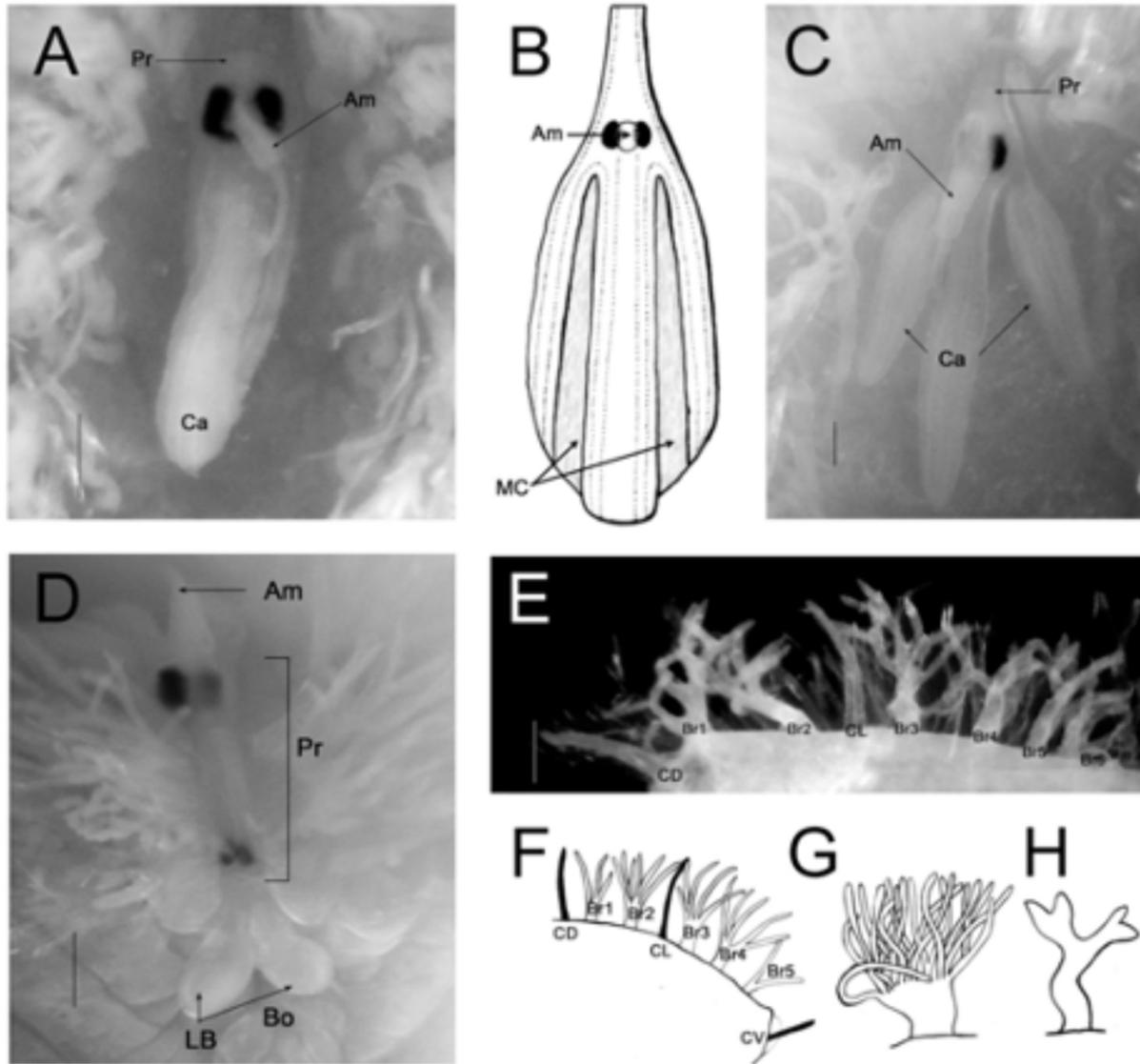


Figura 1. *Euphrosine* sp.: A) Carúncula tipo K-1, VD; *E. laureata*: B) Carúncula tipo K-2, VD; *E. triloba*: C) Carúncula tipo K-3, VD, D) Prostomio, VF, E) Parápodo; *E. orientalis*: F) Parápodo; *Euphrosine* sp. A: G) Branquia; *Euphrosine* sp. D: H) Branquia. Abreviaturas: Am= antena media, Bo= boca, Br= branquia, Ca= carúncula, CD= cirro dorsal, CL= cirro lateral, CV= cirro ventral, LB= labios bucales, MC= membrana caruncular, Pr= prostomio, VD= vista dorsal, VF= vista frontal). Escala 0.2 mm. Fotografía: Humberto Bahena-Basave. B) y F) modificadas de Gustafson 1930, G) y H) de Gathof 1984.

Morfología

El cuerpo de estos organismos generalmente no excede los 50 segmentos, el dorso es curvo y la región ventral es plana. En la región anterior se encuentra el prostomio y el peristomio, el cual no se percibe en vista dorsal y se encuentra reducido a los labios bucales (Fig. 1D).

El prostomio es alargado, se extiende del extremo anterior del dorso hacia la región ventral por el borde anterior del cuerpo, frecuentemente se

encuentra cubierto por los primeros setíferos y no se observa fácilmente (Fig. 1A-D). La mayoría de los euprosínidos presentan una antena media, dos pares de ojos y un par de palpos. Únicamente en las especies de los géneros *Euphrosinella* y *Euphrosinopsis* hay un par de antenas laterales. Una de las principales diferencias entre estos dos géneros es que en *Euphrosinopsis* solamente hay un par de ojos (Kudenov 1993). La antena media se proyecta en medio del par posterior de ojos, por lo que es visible en vista dorsal (Fig. 1A-C).

Los palpos se proyectan entre el borde anterior del prostomio y los labios bucales, por lo cual se observan en una vista ventral o frontal, aproximadamente a la altura del par anterior de ojos. En los eufrosínidos los palpos son proyecciones cirriformes muy pequeñas, para observarlas es necesario teñir al organismo en azul de metileno y montarlo con alfileres entomológicos de tal manera que muestre el prostomio (Fig. 1D). Para estandarizar los términos, los apéndices del prostomio son referidos siguiendo la terminología de Orrhage (1990), establecida para los anfinómidos. En todas las publicaciones de Kudenov los palpos se encuentran referidos como antena palpal porque se confundían las estructuras.

La carúncula, proyección posterior del prostomio, es trilobulada. Los órganos nucales corren a lo largo de la carúncula en ocho hileras ciliadas (Fig. 1B). La carúncula de los eufrosínidos se presenta en tres tipos principales (Kudenov 1987): 1) Carúncula tipo K-1, presenta los lóbulos laterales fusionados en toda su longitud al lóbulo medio (Fig. 1A), es el tipo más frecuente, 2) Carúncula tipo K-2, presenta los lóbulos laterales unidos al lóbulo medio mediante una membrana (Fig. 1B) y 3) Carúncula tipo K-3, presenta los lóbulos fusionados anteriormente y divergentes en el extremo posterior (Fig. 1C), este tipo de carúncula es menos común.

Las carúnculas K-1 y K-2, se encuentran unidas con la pared del cuerpo a diferencia de la carúncula tipo K-3, donde sólo el lóbulo medio se encuentra adherido a la pared del cuerpo y los lóbulos laterales son libres. Es importante resaltar que la carúncula K-1 puede parecer bilobulada en un corte transversal, particularmente si los lóbulos laterales son estrechos. La tipificación de la carúncula es general y es posible encontrar más tipos con un análisis detallado (Kudenov 1987). Los atributos de la carúncula no son diagnósticos para el nivel de género ya que en los tres géneros se encuentra la carúncula tipo K-3.

En el dorso de los organismos se presenta la característica distintiva de este taxón, la extensión dorsal del notópodo que resulta en hileras transversas de branquias y notosetas (Figs. 1E-F, 2A). Las branquias se presentan desde el primer setífero y pueden ser cirriformes o con

ramificaciones de diversos tipos (Fig. 1G-H). El número de pares de branquias y su forma son importantes para la determinación de especies. Las branquias se numeran de manera secuencial desde la más dorsal hasta la más lateral en el notópodo (Figs. 1E-F, 2A). El conteo de las branquias se debe realizar en los segmentos medios, ya que puede variar a lo largo del cuerpo (Kudenov 1987).

Las notosetas se proyectan a lo largo del dorso, en una hilera anterior a la hilera de las branquias, entre ambas hileras se encuentran los cirros dorsales (Fig. 2A). Los eufrosínidos presentan dos cirros dorsales, el más dorsal se conoce como cirro dorsal y al siguiente se le llama cirro lateral (Figs. 1E-F, 2A). El cirro ventral, generalmente es más corto que los cirros dorsales (Kudenov 1993).

Entre las notosetas se encuentran setas furcadas y la distintiva seta bostezante, la cual se identifica por la serración presente en el margen interno de ambas ramas en la abertura de la seta. Por estas serraciones resulta la apariencia de una boca dentada abierta (Fig. 2D, F, G).

La presencia y las características de las setas bostezantes son de gran relevancia para la identificación de las especies. Kudenov (1987) consideró dos categorías a partir de la división de la longitud de la rama superior de la abertura (b) entre la longitud de la rama basal (a), según el ángulo de abertura. Cuando la rama superior es de menor longitud que la basal, la seta bostezante es de tipo IIA ($b/a = <1$), esta seta presenta una estructura similar a las setas bifurcadas (Fig. 2B-D, G). Por lo contrario, cuando la rama superior es de mayor longitud que la basal, la seta bostezante es de tipo IIB ($b/a = >1$), esta seta presenta una estructura modificada (Fig. 2F). Los valores de esta división para las especies conocidas oscilan entre 0.35 y 1.51. Desde el punto de vista práctico estas setas se podrían distinguir por la anchura y extensión de las ramas desde la abertura, en lugar de la división sugerida por Kudenov. De tal manera que la seta bostezante IIA se podría caracterizar como una seta bostezante con las dos ramas de anchura similar, dentro de este tipo se podría distinguir entre las setas con la rama superior larga (Fig. 2D) y corta (Fig. 2G). Mientras que las setas tipo IIB se caracterizarían como setas bostezantes con la rama inferior ensanchada (Fig. 2F).

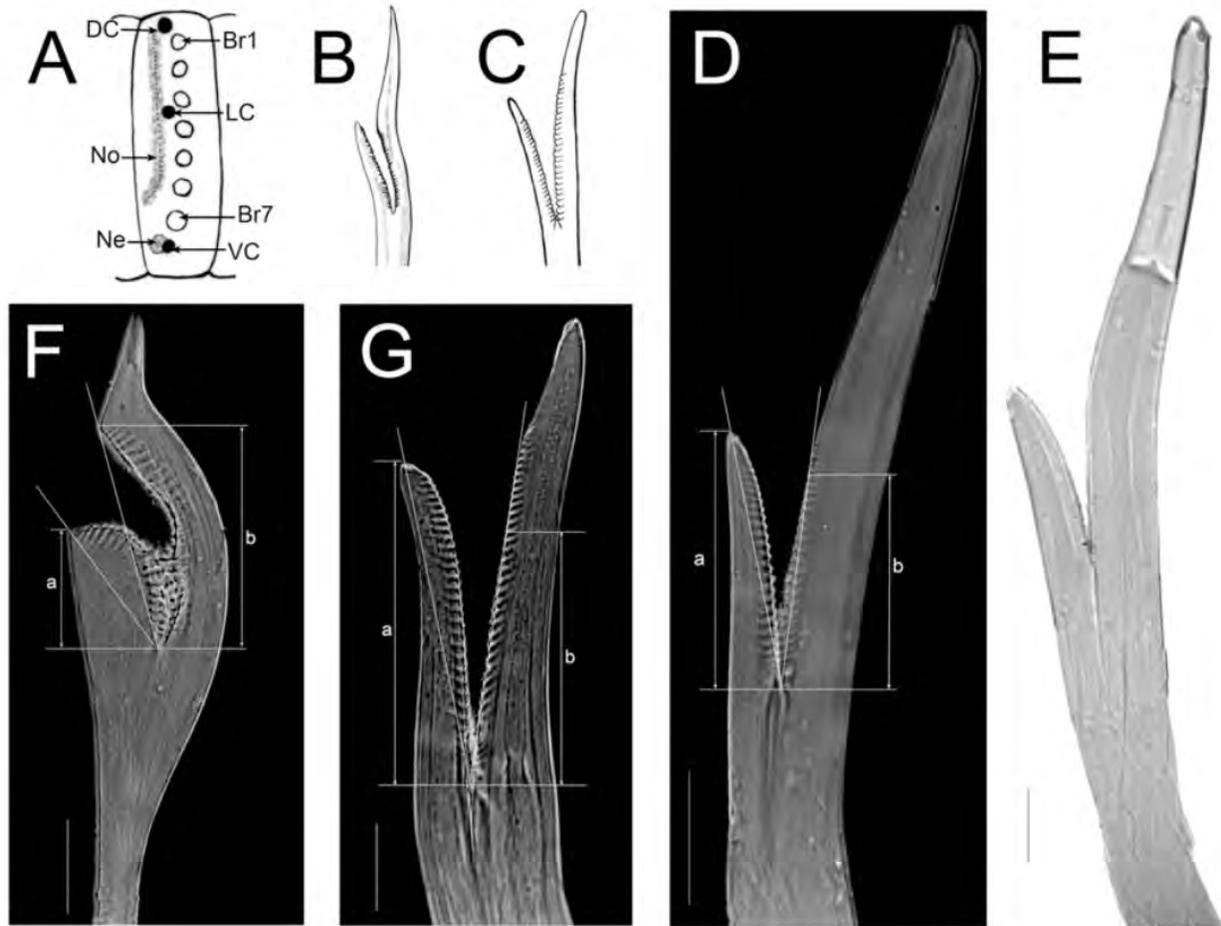


Figura 2. *Euphrosine myrtosa*: A) Parápodo; *E. arctia*: B) Seta bostezante tipo IIA; *E. armadillo*: C) Seta bostezante tipo IIA; *Euphrosine* sp.: D) Seta bostezante tipo IIA con la rama superior larga; *E. triloba*: E) Seta furcada con punta hialina, F) Seta bostezante tipo IIB; *Euphrosine* sp.: G) seta bostezante tipo IIA con la rama superior corta (Abreviaturas: a= longitud de la rama basal según el ángulo de abertura, b= longitud de la rama superior según el ángulo de abertura, Br: branquias, CD= cirro dorsal, CL:= cirro lateral, CV= cirro ventral, No= notosetas, Ne= neurosetas). Escala 0.05 mm. Fotografía: Humberto Bahena-Basave. A) modificada de Kudenov 1987, B) de Johnson 1897 y C) de Fauvel 1923.

Las neurosetas se proyectan en arreglo circular en el neurópodo (Fig. 2A). Las neurosetas también son furcadas, y de tamaño variable (Fig. 2E). En algunas especies se han registrado neurosetas capilares (Kudenov 1993).

El pigidio presentan dos cirros gruesos, en ocasiones globosos.

Claves

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una serie de letras entre paréntesis, las cuales, refieren la región en la que

han sido registradas. Las especies que se distribuyen en el Pacífico Este se indican con **B** para la costa occidental de Baja California y con **P** para el Pacífico Oriental Tropical. Las especies que se encuentran en el Atlántico Oeste se indican con **G** para los registros en el Golfo de México y con **C** para la región del Gran Caribe.

Adicionalmente, si la especie registrada corresponde a un registro cuestionable, puesto que se encuentra fuera del área de distribución potencial y/o que en la descripción se encuentran características diferentes a la especie designada, se indica con **Q** y los comentarios al respecto se explican al final de la clave.

En la clave se incluyen las especies registradas en la región tropical, tanto del Pacífico como del Atlántico, incluso las especies no descritas formalmente para el Golfo de México (Gathof 1984).

Clave para géneros y especies (modificada de Yáñez-Rivera 2009)

- 1** Prostomio con tres apéndices o menos *Euphrosine* Lamarck, 1818 **2**
 – Prostomio con cinco apéndices: antena media, dos antenas laterales y dos palpos; carúncula tipo K-1; sin setas bostezantes *Euphrosinella paucibranchiata* (Hartman, 1960)¹ (B)
- 2(1)** Sin branquias **3**
 – Con branquias **4**
- 3(2)** Prostomio únicamente con antena media; setas bostezantes tipo IIB; cirros dorsales sencillos; carúncula tipo K1 *Euphrosine* sp. B Gathof, 1984² (G)
 – Prostomio con tres apéndices: antena media y dos palpos; sin setas bostezantes; cirros dorsales dobles; carúncula tipo K1 *Euphrosine* sp. C Gathof, 1984 (G)
- 4(3)** Branquias cirriformes, 6–7 pares; carúncula tipo K-1; setas bostezantes tipo IIA
 *E. bicirrata* (Moore, 1905)³ (B, Q)
 – Branquias arborescentes **5**
- 5(4)** Sin setas bostezantes; carúncula tipo K-1 *E. armadilloides* (Ehlers, 1900)⁴ (G, Q)
 – Con setas bostezantes **6**
- 6(5)** Setas bostezantes tipo IIA **7**
 – Setas bostezantes tipo IIB **10**
- 7(6)** Con cuatro pares de branquias **8**
 – Con por lo menos cinco pares de branquias **9**
- 8(7)** Branquias con muchas ramificaciones terminales (Fig. 1G); carúncula tipo K-1
 *Euphrosine* sp. A Gathof, 1984 (G)
 – Branquias con dos ramificaciones dicotómicas (Fig. 1H); carúncula tipo K-1
 *Euphrosine* sp. D Gathof, 1984 (G)
- 9(7)** Con cinco pares de branquias; carúncula tipo K-1; ramas de las setas bostezantes paralelas (Fig. 2B) *E. arctia* (Johnson, 1897) (B)
 – Con 5–6 pares de branquias; carúncula tipo K-1; ramas de las setas bostezantes divergentes (Fig. 2C) *E. armadillo* (Sars, 1851)⁵ (C, Q)
 – Con 12–13 pares de branquias; carúncula tipo K-1 *E. hortensis* (Moore, 1905)⁶ (B)
- 10(6)** Carúncula tipo K-1; con 5–8 pares de branquias ..*E. aurantiaca* (Johnson, 1897)⁷ (B, C, Q)
 – Carúncula tipo K-3 **11**
- 11(10)** Con 6–8 pares de branquias *E. triloba* (Ehlers, 1887) (C)
 – Con 12 pares de branquias *E. panamica* (Chamberlin, 1919)⁸ (P)

Comentarios

- 1) La especie se describió en *Euphrosine*, fue transferida al género *Euphrosinella*, por tener cinco apéndices prostomiales (Kudenov 1993). La localidad tipo es la fosa de Santa Cruz, en California, a más de 500 m de profundidad. En México, el registro corresponde a Isla Natividad, a más de 200 m.

- 2) La falta de palpos no se ha registrado en otra especie; es probable que sea una descripción errónea. Incluso en la caracterización se propone que probablemente se trate de juveniles.
- 3) Descrita con material del Canal Behm, Alaska. Se ha registrado en California, en rocas a más de 100 m de profundidad y en el Golfo de California. Tovar-Hernández *et al.* (2019) consideraron los registros para la costa occidental de Baja California como cuestionables.
- 4) El único registro fue por Gathof (1984). Es cuestionable ya que la localidad tipo es Punta Arenas, Estrecho de Magallanes.
- 5) Descrita de Noruega, tiene múltiples registros en el Mar del Norte y Océano Ártico. El registro en el Gran Caribe, en la Isla Santa Lucía por Augener (1906) es cuestionable. En la descripción del organismo resaltó diferencias, pero no las mencionó y no proporcionó ilustraciones.
- 6) La localidad tipo es Chilkoot, Alaska. Sin embargo, Hartman (1968) la registró para la frontera México-Estados Unidos, en un ambiente rocoso de la plataforma continental. Cabe destacar que las últimas branquias (de la octava en adelante) son menos ramificadas, incluso algunas cirriformes.
- 7) Los registros para el Gran Caribe, en Brasil se consideran cuestionables, la localidad tipo es San Pedro California. EUA.
- 8) La localidad tipo de esta especie es Isla Perico, Panamá y los ejemplares fueron colectados en la costa a profundidades someras.

Agradecimientos

A todo el comité editorial por su empatía y comprensión. A Ángel de León por favorecer la consolidación de este capítulo. A Luis F. Carrera-Parra y Sergio Salazar-Vallejo por su paciencia y observaciones.

Referencias

- Blake JA. 1985. Polychaeta from the vicinity of deep-sea geothermal vents in the eastern Pacific, 1. Euphrosinidae, Phyllodocidae, Hesionidae, Nereididae, Glyceridae, Dorvilleidae, Orbiniidae and Maldanidae. *Bull Biol Soc Wash* 6: 67–101.
- Borda E & Kudenov JD. 2014. Euphrosinidae (Annelida: Amphinomida) collected from Antarctica (R/V Polarstern, 1984, 1986) with comments on the generic placement of *Euphrosine magellanica* Ehlers, 1900. *Proc Biol Soc Wash* 126: 299–311
- Borda E, Kudenov JD, Chevaldonné P, Blake JA, Desbruyères D, Fabri MC, Hourdez S, Pleijel F, Shank TM, Wilson NG, Schulze A & Rouse GW. 2013. Cryptic species of *Archinome* (Annelida: Amphinomida) from vents and seeps. *P Roy Soc B: Biol Sci* 280: 20131876.
- Borda E, Yáñez-Rivera B, Ochoa G, Kudenov JD, Sánchez-Ortiz C, Schulze A & Rouse GW. 2015. Revamping Amphinomidae (Annelida: Amphinomida), with the inclusion of *Notopygos*. *Zool Scripta* 44: 324–333.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the Albatross Tropical Pacific Expedition, 1891-1905. *Mem Mus Comp Zool Harv Univ* 48: 1–514.
- Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. *Brit Mus Nat Hist Publ* 656: 1–878.
- Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 7: 1–575.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus LA County Sci Ser* 28: 1–190.
- Fauvel P. 1913. Quatrième note préliminaire sur les Polychètes provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice, ou déposées dans le Musée Océanographique de Monaco. *Bull Inst Ocean Mon* 270: 1–80.
- Gathof JM. 1984. Family Euphrosinidae. In: JM Uebelacker & PG Johnson (eds) *Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. Barry A Vittor Ass Mobile, pp 38.1–38.13.
- Gustafson G. 1930. Anatomische Studien über die Polychaeten-Familien Amphinomidae und Euphrosynidae. *Zool Bidr Uppsala* 12:301–471.
- Hartman O. 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World, Pt 1. *Allan Hancock Found Occ Pap* 23: 1–353.
- Hartman O. 1968. Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. *Allan Hancock Found Univ So Calif*, pp 1–828.
- Hartmann-Schröder G & Rosenfeldt P. 1988. Die Polychaeten der "Polarstern"-Reise ANT III/2 i die Antarktis 1984 1. Euphrosinidae bis Chaetopteridae. *Mitt Hamb Zool Mus Inst* 85: 25–72.
- Hartmann-Schröder G & Rosenfeldt P. 1992. Die Polychaeten der "Polarstern"-Reise ANT V/1 in die Antarktis 1986 Teil 1. Euphrosinidae bis Iphitimidae. *Mitt Hamb Zool Mus Inst* 89: 85–124.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 1999. Systematic and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. *Océanides* 13: 25–38.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 1991. New records of errantiate polychaetous annelids from the Gulf of California. *Bull Mar Sci* 48: 251–260.
- Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC & Solís-Weiss V. 2003. Commented checklist of the

- polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific. *Bull So California Acad Sci* 102: 1–16.
- Horst R. 1903. New species of the genus *Euphrosyne* from the Siboga Expedition, with a table of the species hitherto known. *Notes Leyden Mus* 23: 213–222.
- Hutchings PA. 2000. Family Euphrosinidae. *In*: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia, 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publishing Melbourne, pp 110–112.
- Johnson HP. 1897. A preliminary account of the marine annelids of the Pacific coast, with descriptions of new species. *Cal Acad Sci Proc Zool* 3: 153–198.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of Worms Emended: An Update of Polychaete Feeding Guilds. *Ann Rev Mar Sci* 7: 497–520.
- Kudenov JD. 1987. Review of the primary species characters for the genus *Euphrosine* (Polychaeta: Euphrosinidae). *Bull Biol Soc Wash* 7: 184–193.
- Kudenov JD. 1991. A new family and genus of the order Amphinomida (Polychaeta) from the Galapagos hydrothermal vents. *Ophelia Suppl* 5: 111–120.
- Kudenov JD. 1993. Amphinomidae and Euphrosinidae (Annelida: Polychaeta) principally from Antarctica, the Southern Ocean, and Subantarctic regions. *Biol Antar Seas* 22, *Antarctic Res Ser* 58: 93–150.
- Kudenov JD. 1995. Family Euphrosinidae Williams 1851. *In*: Blake JA, Hilbig & Scott PH (eds) *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida. Santa Barbara Mus Nat Hist*, pp 217–228.
- Moore JP. 1911. The polychaetous annelids dredged by the USS "Albatross" off the coasts of southern California in 1904. III Euphrosynidae to Goniadidae. *Proc Acad Nat Sci Phila* 63:234–318.
- Orrhage L. 1990. On the microanatomy of the supraoesophageal ganglion of some amphinomids (Polychaeta Errantia), with further discussion of the innervation and homologues of the polychaete palps. *Acta Zool* 71: 45–59.
- Prentiss NK & Harris LH. 2011. Polychaete fauna inhabiting sediments associated with the stinking vase sponge (*Ircinia campana* Lamarck, 1814), St. John, United States Virgin Islands. *Italian J Zool* 78: 317–323.
- Purschke G & Tzetlin AB. 1996. Dorsolateral ciliary folds in the polychaete foregut: structure, prevalence and phylogenetic significance. *Acta Zool* 77: 33–49.
- Rioja E. 1941. Estudios anelidológicos 3. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. *Ann Inst Biol UNAM* 12: 669–746.
- Rioja E. 1948. Estudios anelidológicos 17. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. *Ann Inst Biol UNAM* 18: 197–224.
- Salazar-Vallejo SI. 1997. Anfinómidos y eufrosínidos (Polychaeta) del Caribe mexicano con claves para las especies reconocidas del Gran Caribe. *Rev Biol Trop* 44/45: 379–390.
- Tilic E & Bartolomaeus T. 2021. Commentary on: "Unravelling the ultrastructure and mineralogical composition of fireworm stinging bristles" by Righi et al. 2020. *Zoology* 144: 125890.
- Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA. 2019. Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. *Rev Mex Biodiv* 90: e902764.
- Watson-Russell C. 1989. Revision of *Palmyra* Savigny (Polychaeta: Aphroditidae) and redescription of *Palmyra aurifera*. *Beagle Rec Mus Arts Sci* 6: 35–53.
- Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2008. Amphinomidae, Archinomidae and Euphrosinidae (Amphinomidae: Aciculata: Polychaeta), inferred from molecular data. *J Mar Biol Ass UK* 83: 509–513.
- Williams T. 1851. Report on the British Annelids. *Rep Brit Ass Adv Sci* 21: 159–272.
- Yáñez-Rivera B. 2009. Familia Euphrosinidae Williams, 1851 *In*: de León-González JA, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds.) *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp: 183.-190.

19. Fauveliopsidae Hartman, 1971

Sergio I. Salazar-Vallejo

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

Introducción

El nombre de la familia se deriva de *Fauveliopsis* McIntosh, 1922. El género fue dedicado a Pierre Fauvel, famoso especialista francés, usando materiales procedentes de la expedición del Challenger.

Los fauveliósidos son una familia con especies del bentos que mantienen baja densidad en los sedimentos que habitan. La mayoría de las especies proceden del mar profundo; sin embargo, se han descrito especies de aguas someras en las Canarias (5 m), en Nueva Zelanda (20 m), y del Adriático (60 m). Se considera que los miembros de la familia son de vida libre o residentes de tubos (Blake & Petersen 2000); dichos tubos son de granos de sedimento cementados y, a menudo, los forman en el interior de conchas de moluscos escafópodos o de gasterópodos o en algunos foraminíferos tubulares.

Los escasos materiales no han sido estudiados más allá de la morfología. El cuerpo de los fauveliósidos es subcilíndrico o con forma de maza; los extremos del cuerpo son difíciles de precisar. Por ello, vale la pena hacer una comparación sencilla con otros grupos tubícolas, especialmente considerando cuatro rasgos que generalmente comparten: 1) Las porciones anteriores son las más anchas; 2) los segmentos son menos definidos hacia el extremo anterior; 3) los haces setales se ubican hacia la parte anterior del segmento en los setíferos anteriores y rápido se desplazan hacia la sección media y luego hacia la posterior en los segmentos medianos o posteriores; y 4) la orientación de las setas es hacia la parte anterior en unos pocos setíferos anteriores y hacia los lados o hacia la parte posterior en el resto del cuerpo.

Ese patrón parece estar invertido en los fauveliósidos, ya que lo que se considera como la región anterior es la más delgada, sus segmentos están mejor definidos y las setas se alinean hacia la parte anterior de los segmentos hasta la mitad del cuerpo, por lo menos. Los patrones de bandas ciliadas, así como que la región delgada es la expuesta en algunas ilustraciones (Katzmann & Laubier 1974:10, Fig. 3C), parecen confirmar esta consideración, aunque no se ha descartado que la porción expuesta sea la caudal, como es el caso entre arenicólidos o maldánidos.

Dado que el integumento es muy grueso, el conocimiento histológico sobre los órganos internos es muy incipiente y merece estudiarse con mayor intensidad, en particular el sistema nervioso y la inervación de los extremos del cuerpo. Algunos detalles sobre la histología fueron presentados por Riser (1987); Purschke (1997) hizo una fotografía de barrido para mostrar los órganos nucleares. El primero también documentó el contenido estomacal, que consistía en foraminíferos y sedimento fino, pero es el único estudio a la fecha.

Sistemática

La historia de la clasificación de los fauveliósidos es parte de un proceso recurrente para los organismos abisales y con morfología simplificada. Así, *Fauveliopsis* fue considerado como un flabeligérido aberrante y en ocasión de la compilación para los poliquetos abisales, Hartman (1971:1411), propuso una nueva familia. Para ello, agrupó a varios géneros con afinidades aparentes con los flabeligéridos: *Bruunilla* Hartman, 1971, *Fauveliopsis*, *Flabelligella* Hartman, 1965, y *Flota* Hartman, 1967. En una publicación subsecuente

(Hartman, 1974:199, 235) aparentemente cambió de parecer ya que insertó al género *Fauveliopsis* en los Flabelligeridae.

Por otro lado, los otros géneros incluidos en la familia no tienen afinidad con *Fauveliopsis*. Así, Pettibone (1979) demostró que *Bruunilla* pertenece a los Polynoidae, *Flabelligella* fue transferido a los Acrocirridae por Orensanz (1974), y *Flota* fue utilizado para proponerlo como una familia independiente por Buzhinskaya (1996), pero recientemente se ha mostrado que es un sinónimo menor de *Buskiella* McIntosh, 1885 (Salazar-Vallejo & Zhadan 2007).

Dos trabajos sobre la fauna de la cuenca de Santa María, California (Blake & Petersen 2000) y otro con la propuesta de un nuevo género por Petersen (2000), así como dos síntesis recientes pueden consultarse para otros detalles (Zhadan & Salazar-Vallejo 2019, Salazar-Vallejo *et al.* 2019), serán usados para las secciones de morfología y claves. En suma, la familia contenía dos géneros: *Fauveliopsis* y *Laubieriopsis* Petersen, 2000, con una veintena de especies. Recientemente se agregó un género más (*Riseriopsis* Salazar-Vallejo, Zhadan & Rizzo, 2019).

Morfología

Cuerpo. El cuerpo puede ser cilíndrico (Fig. 1A, B), tener un ensanchamiento anterior o medial (Fig. 1C), o en forma de coma y los extremos del cuerpo son romos. El tegumento es liso o rugoso, a veces hay papilas pequeñas entre los lóbulos parapodiales o dispersas a lo largo del cuerpo. La forma relativa de los segmentos y la setación correspondiente pueden separar al cuerpo en 2-3 regiones. El número de setíferos puede ser reducido y fijo, lo que es muestra de crecimiento definido, o numerosos y variables, lo que indicaría crecimiento indefinido.

Extremo anterior. Prostomio y peristomio fusionados, con márgenes lisos (sin palpos o antenas), a veces con una depresión subdistal o con un escudo ventral. Un par de sectores ciliados se han considerado como órganos nucales, pero no están en una depresión.

Parápodos. Los parápodos son birrámeos pero los lóbulos setales están poco desarrollados; de

acuerdo con la polarización vigente, los parápodos posteriores tendrían mejor desarrollo de los lóbulos setales, siendo proyecciones cilíndricas cortas, que incluso pueden llevar la papila interrasmal en el lóbulo notosetal. Estas proyecciones cilíndricas se reducen progresivamente hasta desaparecer en lo que ahora se considera como la región anterior. La papila asociada es corta y redondeada en los setíferos ahora considerados como posteriores y se hace más prominente y fungiforme en los segmentos considerados anteriores.

Setas. Todas las setas son simples y se presentan en dos tipos básicos: capilares y aciculares. Los capilares son lisos o finamente espinulosos mientras que las aciculares pueden ser rectas o sigmoides, de punta roma o bidentada.

Papilas genitales. Algunas especies presentan papilas lobuladas o digitadas, con posible función reproductiva, en uno de los setíferos del cuerpo, hacia el tercio anterior según la polarización vigente, o en el tercio posterior según la alternativa. Las papilas genitales pueden estar pareadas (Fig. 1A, B) o sólo ocurrir en un lado del cuerpo (Fig. 1C); se ubican en el límite entre los setíferos, por encima de la línea de los lóbulos setales, y puede llegar a ser 5-8 veces más grande que la papila interrasmal de los segmentos adyacentes.

Pigidio. El cuerpo termina, según la polarización actual, en un lóbulo cónico, romo, aparentemente retráctil, rodeado con 1-2 pares de rebordes diminutos o papilas, y a veces un lóbulo medio redondeado.

La cobertura geográfica de la clave incluye el Gran Caribe y el Pacífico oriental tropical, según las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004). Sin embargo, se han anexado también las especies presentes en la costa occidental de Baja California porque llegan a la frontera con México (Hartman 1969). Un asterisco en el nombre del género indica que no se ha documentado para la región. Los registros cuestionables se marcan como tales por las diferencias ambientales entre la localidad tipo y las de nuestra región.

A menos que se indique otra cosa, las fotos corresponden con material tipo o topotipo. En

los pies de figura, se abrevian las vistas como sigue: **VD** indica vista dorsal, **VL** indica vista lateral, y **VV** denota una vista ventral.

P para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable.

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California,

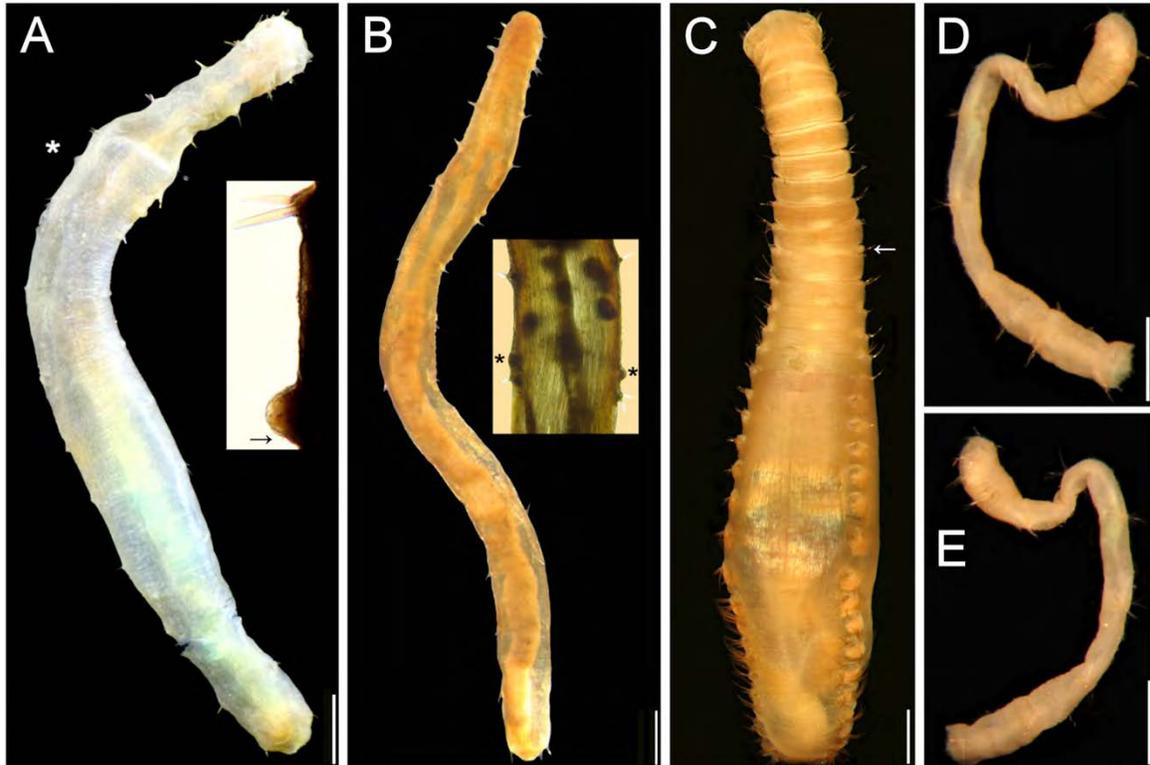


Figura 1. A) *Laubieriopsis blakei* Salazar-Vallejo *et al.*, 2019, VD (*: papila genital; detalle: flecha indica espina basal); B) *L. brevis* (Hartman, 1965), VD (detalle: setígeros 6-7 y ** indican papilas genitales); C) *Fauveliopsis glabra* (Hartman *in* Hartman & Barnard, 1960) (flecha indica papila genital); D) *F. rugosa* Fauchald, 1972, VD del extremo anterior; E) Mismo, VV. (Escala: A: 0.5 mm, B: 0.4 mm, C: 1.3 mm, D: 0.8 mm, E: 0.7 mm).

Clave para todos los géneros y para las especies regionales

- 1 Cuerpo con superficie rugosa, opaca; segmentos medianos más anchos que largos (cuerpo más ancho medialmente o progresivamente más ancho); setas aciculares falcadas; en conchas de moluscos o testas de foraminíferos *Fauveliopsis* McIntosh, 1922 **2**
 - Cuerpo con superficie lisa, transparente, raramente opaca; segmentos medianos tan largos como anchos; setas aciculares falcadas o sigmoides **3**
- 2(1)** Superficie escasamente rugosa, casi lisa (Fig. 1C); 33 setígeros; setas aciculares falcadas ..
..... *F. glabra* (Hartman *in* Hartman & Barnard, 1960) (C, Q; P)
 - Integumento papilado, luce rugoso (Fig. 1D, E); 35 setígeros; setas aciculares ligeramente curvas *F. rugosa* Fauchald, 1972 (P)

- 3(1)** Cuerpo cilíndrico, regions anterior y posterior tan anchas como la media, no hinchados; papila genital presente en algunos setíferos; en tubos o sin ellos *Laubieriopsis* Petersen, 2000 **4**
- Cuerpo no cilíndrico, hinchado en ambos extremos, especialmente en la región posterior; papilas genitales no vistas; a veces en tubos blandos con partículas sedimentarias *Riseriopsis* Salazar-Vallejo, Zhadan & Rizzo, 2019*
- 4(3)** Con 16 setíferos; papilas genitales en la interfase de los setíferos 6-7, bases lisas (Fig. 1B, inserto) *L. brevis* (Hartman, 1965) (C)
- Con 15 setíferos; papilas genitales pares en la interfase de los setíferos 6-7, cada una con espinas basales (Fig. 1A, inserto) *L. blakei* Salazar-Vallejo, Zhadan & Rizzo, 2019 (P)
- * No reportado para la región.

Estudios futuros

El cuerpo de los fauveliopsidos presenta pocos atributos morfológicos y algunos pueden modificarse dependiendo del sustrato que ocupen, o por efecto de la fijación. Pese a que la mayoría de las especies son del mar profundo, en las colecciones disponibles podrían estudiarse la variación morfológica, así como la anatomía, dado que se conoce poco de la organografía interna. Es posible que haya todavía un 30% de especies indescritas, por lo que el esfuerzo taxonómico puede resultar reconfortante al resolver confusiones, mejorar la delimitación de los géneros conocidos, y proponer nuevos taxa.

Agradecimientos

Este capítulo se benefició del amable respaldo de Kristian Fauchald (†) y Len Hirsch (†), así como por Leslie Harris y David Ocker fue fundamental para facilitar el estudio de algunos materiales en las colecciones del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, y del Natural History Museum of Los Angeles County y realizar la primera edición de este capítulo. La cuidadosa lectura por María Ana Tovar-Hernández, María Elena García-Garza, Patricia Salazar-Silva, Luis F. Carrera-Parra y dos revisores anónimos mejoró mucho la claridad del texto. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). Esta segunda edición fue mejorada por la cuidadosa lectura de María Elena García-Garza y Pablo Hernández-Alcántara. La nueva edición de este capítulo se

impulsó por el proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Blake JA & Petersen ME. 2000. Family Fauveliopsidae Hartman, 1971. In: JA Blake, B Hilbig & PH Scott (eds) Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. The Annelida 4, Polychaeta: Flabelligeridae to Sternaspidae. Sta Barbara Mus Nat Hist, pp 31-45.
- Buzhinskaya GN. 1996. Unique morphological features of certain deep-water pelagic polychaetes. Doklady Biol Sci 347:139-141.
- Hartman O. 1969. Atlas of the Sedentary Polychaetous Annelids from California. Univ So Calif, Los Angeles, 812 pp.
- Hartman O. 1971. Abyssal polychaetous annelids from the Mozambique basin off Southeast Africa, with a compendium of abyssal polychaetous annelids from world-wide areas. J Fish Res Bd Can 28:1407-1428.
- Hartman O. 1974. Polychaetous annelids of the Indian Ocean including an account of species collected by members of the International Indian Ocean Expeditions, 1963-64 and a catalogue and bibliography of the species from India. J Mar Biol Ass India 16:191-252.
- Katzmann W & Laubier L. 1974. Le genre *Fauveliopsis* (polychète sédentaire) en Méditerranée. Mikro Meeresh 50:529-42.
- Orensanz JM. 1974. Poliquetos de la provincia biogeográfica argentina, 10. Acrocirridae. Neotropica 20:113-118.
- Petersen ME. 2000. A new genus of Fauveliopsidae (Annelida Polychaeta), with a review of its species and redescription of some described taxa. Bull Mar Sci 67:491-515

- Pettibone MH. 1979. Redescription of *Bruunilla natalensis* Hartman (Polychaeta: Polynoidae), originally referred to Fauveliopsidae. Proc Biol Soc Wash 92:384-388.
- Purschke G. 1997. Ultrastructure of nuchal organs in polychaetes (Annelida). Acta Zool 78:123-143.
- Riser NW. 1987. A new interstitial polychaete (Family Fauveliopsidae) from the shallow subtidal of New Zealand with observations on related species. Bull Biol Soc Wash 7:211-216.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67:11-50.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol UNAM 75:9-97.
- Salazar-Vallejo SI & Zhadan AE. 2007. Revision of *Buskiella* McIntosh, 1885 (including *Flota* Hartman, 1967), and description of its trifold organ (Polychaeta, Flotidae). Invert Zool 4:65-82.
- Salazar-Vallejo SI, Zhadan AE & Rizzo AE. 2019. Revision of Fauveliopsidae Hartman, 1971 (Annelida, Sedentaria). Zootaxa 4637:1-67.
- Zhadan AE & SI Salazar-Vallejo. 2019. Fauveliopsidae Hartman, 1971; pp 317-328 In: Purschke G, Böggemann M y Westheide W (Eds), Handbook of Zoology: Annelida, 1. DeGruyter, Berlin, 480 pp.

20. Flabelligeridae de Saint-Joseph, 1894

Sergio I. Salazar-Vallejo

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

Introducción

El nombre de la familia se basa en *Flabelligera* Sars, 1829; este nombre se construyó al combinar las palabras del latín para abanico (*flabell-*) con la que denota portar o llevar (*ger-*). El abanico se forma por la hilera casi continua de setas del primer setífero, pero esta larga serie se limita a unos pocos géneros afines ya que la mayoría tiene las setas en haces. Además, el extremo anterior que incluye al prostomio, al peristomio y a uno o dos segmentos anteriores, es retráctil y ha sido poco estudiado, lo que explica la gran confusión que ha privado en la taxonomía de la familia.

Los flabelligeridos tienen varios aspectos sobresalientes en comparación con el resto de las familias de poliquetos. Por ejemplo, tienen las setas más largas en relación con el tamaño corporal, especialmente en algunas formas abisales del género *Ilyphagus* Chamberlin, 1919. Las especies de los géneros *Piromis* Kinberg, 1867, *Pycnoderma* Grube, 1877 y *Trophoniella* Caullery, 1944, tienen la cutícula más gruesa de todos los poliquetos, por lo que se puede denominar túnica. Los nefridios se restringen a un par único formado por dos grandes sacos longitudinales, que se extienden a lo largo de la parte anterior del cuerpo y cuyos nefridioporos se limitan a la región cefálica. Además, las gónadas son permanentes y en varios géneros convergen en uno o dos pares de papilas gonopodiales presentes en los setíferos anteriores.

A pesar de todos estos aspectos, la familia ha sido poco estudiada en términos de biología o fisiología comparadas y, además de la necesidad de más estudios en taxonomía, hacen falta otros esfuerzos en la biología y en la ecología del grupo. De hecho, hasta hace poco se redefinió la setación de la familia, al eliminar los géneros provistos de setas con una serie de anillos de espinulas a lo largo de las mismas, que fueron transferidos a la

familia Acrocirridae (Salazar-Vallejo *et al.* 2007, 2008).

La familia contiene unas 130 especies, de las cuales unas 30 han sido registradas en los mares tropicales de América, pero estos números pueden duplicarse una vez que se conozca mejor la variación en el extremo anterior del cuerpo. Los adultos de las especies de la familia pueden medir 10-100 mm de largo, pero las especies pasan desapercibidas para la mayoría de los biólogos debido a sus hábitos crípticos o excavadores.

Se conoce muy poco sobre la ecología de las especies. La presencia de largas setas anteriores, formando una caja cefálica, tiene connotaciones defensivas; sin embargo, se ha observado que algunas especies son capaces de producir filamentos de moco entre las setas de la caja y luego de un tiempo, dichos filamentos son ingeridos, con lo que serían suspensívoros pasivos. La mayoría de las especies son del bentos y unas pocas son holopelágicas (*Poeobius meseres* Heath, 1930) que se alimentan de la nieve marina; las formas del bentos viven en la interfase agua-sedimento, en posición oblicua (*Bradabyssa* Hartman, 1965), o verticales (*Pherusa* Oken, 1807), y otras son capaces de permanecer en el interior del sedimento (*Piromis*, *Trophoniella*). Algunas especies viven en los intersticios de las rocas en playas mixtas (*Trophoniella*), mientras que otras pueden perforar los sustratos calcáreos consolidados o rocosos de donde apenas asoman su caja cefálica (*Semiopera* Chamberlin, 1919). Los interesados en profundizar otros detalles deberían buscar una síntesis reciente (Salazar-Vallejo 2019).

Sistemática

La familia Flabelligeridae no había sido revisada desde la síntesis de Grube (1877). Algunas contribuciones útiles fueron hechas por varios autores: Chamberlin (1919) estandarizó la

delimitación de los géneros y propuso varios nuevos. Støp-Bowitz (1948), al estudiar los flabeligéridos escandinavos, redefinió varios géneros y especies. Day (1961, 1967, 1973) enfatizó algunos aspectos de la setación y del desarrollo de los apéndices del extremo anterior. Fauchald (1972, 1977) propuso una estandarización del desarrollo de las branquias y de algunas modificaciones corporales, como la presencia de escudos dorsales, para delimitar los géneros y en el Libro Rosa (Fauchald 1977), propuso una clave para todos los géneros conocidos. Sin embargo, en estos estudios ha faltado un esfuerzo por revisar los materiales tipo y por caracterizar de manera estandarizada los apéndices del extremo anterior. En este sentido, merecen destacarse los estudios de Day ya mencionados y un artículo hecho por Spies (1975), en el que ilustró los extremos anteriores de representantes de varios géneros de flabeligéridos.

Como parte de una revisión que duró más de una década, la clave que se presenta para los géneros tiene muchas modificaciones con el esquema propuesto por Fauchald (1977). Sin embargo, para tratar de facilitar la identificación de los géneros y de las especies, se ha minimizado la necesidad de hacer disecciones o de hacer observaciones muy detalladas, que no pueden obviarse, por desgracia.

Morfología

La identificación de los géneros y especies de flabeligéridos depende de la observación cuidadosa de algunos atributos, por lo que será útil comprender las variantes del cuerpo para facilitar esa labor.

Cuerpo. El cuerpo de los flabeligéridos es básicamente cilíndrico con el extremo anterior romo, a veces hinchado (Fig. 1B), y el extremo posterior afilado, sin mayor diferenciación corporal. Sin embargo, varios géneros tienen el cuerpo más o menos fusiforme, mientras que en otros hay diferenciación notoria en un tronco seguido de una marcada atenuación en el extremo posterior, o cauda (Fig. 1H).

La mayoría de los géneros tienen setas muy largas en los primeros setíferos, lo que forma la caja cefálica. Sólo en *Flabelligera* y en *Flabelliderma*

Hartman, 1969, las setas alargadas se limitan al primer setífero y están arregladas en una serie más o menos continua. En los otros géneros las setas están limitadas a haces con pocas setas.

En *Semiodera* se presenta un escudo dorsal formado por partículas de sedimento cementadas (Fig. 1H, inserto). El escudo puede ser bien desarrollado, relativamente alto, aunque en algunos casos los márgenes están mal definidos o pueden llegar a faltar por completo. En *Semiodera* y en *Stylarioides* delle Chiaje, 1831, hay una cauda distal, muy delicada, que cumple las mismas funciones que la correspondiente en sabeláridos. Por eso mismo, no se usa este atributo como único para separar grupos afines.

En la mayoría de los géneros de flabeligéridos, los setíferos cambian su longitud gradualmente, aunque hay algunas variaciones. En *Diplocirrus*, los segmentos anteriores son muy largos y a menudo varios de ellos se hinchan (Fig. 1B), mientras que en *Semiodera* (Figs. 1H, 4F), los primeros segmentos están muy reducidos ventralmente. Por otro lado, en *Therochaeta* Chamberlin, 1919, el segundo setífero es mucho más largo que los vecinos y a veces está contraído hacia su margen posterior (Figs. 1I, 3H).

Túnica y papilas. Otro rasgo distintivo de los flabeligéridos es su capacidad para adherir partículas de sedimento a su túnica. Dicha adhesión ocurre directamente sobre las papilas individuales o sobre la túnica misma. A su vez, las partículas pueden ser pequeñas, fijándose directamente a cada papila o pueden estar inmersas en la túnica; del mismo modo, pueden ser de mayor tamaño y adherirse a las papilas individualmente o fijarse a la túnica y sobresalir de la misma (Fig. 1I). Por otra parte, la extensión de las partículas sobre el cuerpo tiene dos patrones básicos: cubre totalmente el cuerpo o se limita a las superficies dorsal y laterales.

Las papilas de los flabeligéridos pueden separarse en cuatro grupos básicos: piliformes, aguzadas, capitadas y globosas, aunque a veces pueden hipertrofiarse basalmente para formar

tubérculos. Las piliformes son las más delicadas y a menudo las más largas de todas; son especialmente abundantes en las especies de *Ilyphagus* (Fig. 1D) y en algunas especies de

Bradabyssa (Fig. 2C, D) por lo que el cuerpo adquiere una apariencia pilosa o aterciopelada. Las aguzadas son frecuentes en las especies de *Pherusa* y le dan al cuerpo un aspecto rugoso (Fig. 1E). Las capitadas pueden tener una dilatación distal o subdistal (*Flabelligera*) en cuyo caso han sido llamadas lageniformes, por tener forma de jarrón romano. Las globosas son cortas, redondeadas, raramente alargadas y a menudo se arreglan en hileras transversas más o menos regulares, especialmente en los setíferos anteriores; su presencia se limita a algunas especies perforadoras de *Semiodera*. Las papilas hipertrofiadas se limitan a algunas especies de *Bradabyssa* (Fig. 1A).

Una parte de las papilas de los flabeligéridos cumple funciones sensoriales. Las papilas están expuestas a través de la túnica y forman hileras longitudinales (*Piromis*, *Trophoniella*), o son muy alargadas en las inmediaciones de las setas, como ocurre en la mayoría de los géneros. La mayoría de las papilas no se expone a través de la túnica por lo que su función es enigmática; aunque por su semejanza con algunos filamentos de soporte en la túnica de algunos ascidiáceos, se considera que cumplen una función esquelética.

Extremo anterior y branquias. La estructura del extremo anterior de los flabeligéridos es bastante consistente, con la excepción de *Buskiella McIntosh*, 1885, que aparentemente carece de palpos y de branquias (Salazar-Vallejo & Zhadan 2007). En general, la cabeza (prostomio, peristomio y placa branquial) es eversible como un dedo de guante; es decir, la cabeza se desliza a lo largo de un tubo de longitud variable, que cuando se extiende por completo presenta dos anillos. Este tubo o sifón está muy poco desarrollado en *Flabelligera* y puede ser muy largo en otros géneros, ya que puede ser de por lo menos la mitad de la longitud de las setas mayores de la caja cefálica.

El prostomio es un lóbulo redondeado, pequeño, que porta cuatro ojos oscuros que raramente faltan. Hacia atrás del prostomio se localiza la carúncula, que consiste de un lóbulo carnoso central, alargado, más o menos ensanchado basalmente y afinado distalmente, con un par de rebordes ciliados que se localizan a cierta distancia en la parte basal y que convergen

distalmente, de modo que corren paralelos al lóbulo central. A menudo a los lados de la carúncula se hallan los lóbulos nefridiales. El peristomio rodea la boca y porta los palpos; las bases de los palpos, o palpóforos, tienen una depresión ciliada, oblicua, que son los órganos nucleares. La boca consiste de un labio dorsal o superior, dos labios laterales mucho más desarrollados y el labio ventral es muy reducido.

Una característica que varía mucho y es un atributo de relevancia es el patrón branquial. Las branquias se forman en los primeros dos segmentos corporales, pero han migrado hacia delante; la evidencia directa es que en los géneros con pocos filamentos, como *Pherusa* o *Diplocirrus*, se distinguen un grupo distal y otro proximal, cada uno asociado con un segmento y separados por los lóbulos nefridiales; la evidencia es indirecta por la irrigación, según demostró Spies (1973). La caracterización de las branquias puede hacerse usando el número de los filamentos.

Pocos filamentos. Los géneros provistos con pocas branquias tienen un patrón de dos hileras básicas, a veces separadas por la carúncula en dos grupos laterales. Así, en *Pherusa* o en *Diplocirrus*, hay un bloque de cuatro filamentos distales y los cuatro proximales están separados en dos branquias por lado. En *Poeobius* o en *Ilyphagus* hay dos hileras con filamentos alternantes, aunque en el primero debe estudiarse esta organización (Salazar-Vallejo 2008).

Muchos filamentos. Otros géneros tienen muchos filamentos branquiales; pueden ser sésiles, arreglados en una hilera concéntrica por lado (*Therochaeta*), o dispuestos en una serie de hileras concéntricas (*Bradabyssa*, Fig. 2B), o la placa branquial puede proyectarse como una lengua aplanada, con los filamentos arreglados en dos grupos (*Piromis*, *Pycnoderma*, *Trophoniella*). Una variación está en *Stylarioides* ya que presenta dos branquias pedunculadas y cada una lleva muchos filamentos en espiral, como en los serpúlidos, pero el género no se ha documentado en nuestros mares.

Setas. Las notosetas en los flabeligéridos son multiarticuladas, por lo menos distalmente, con los márgenes lisos y varían sólo en la longitud relativa de los artículos. Las neurosetas son mucho más variables ya que las presentes en los

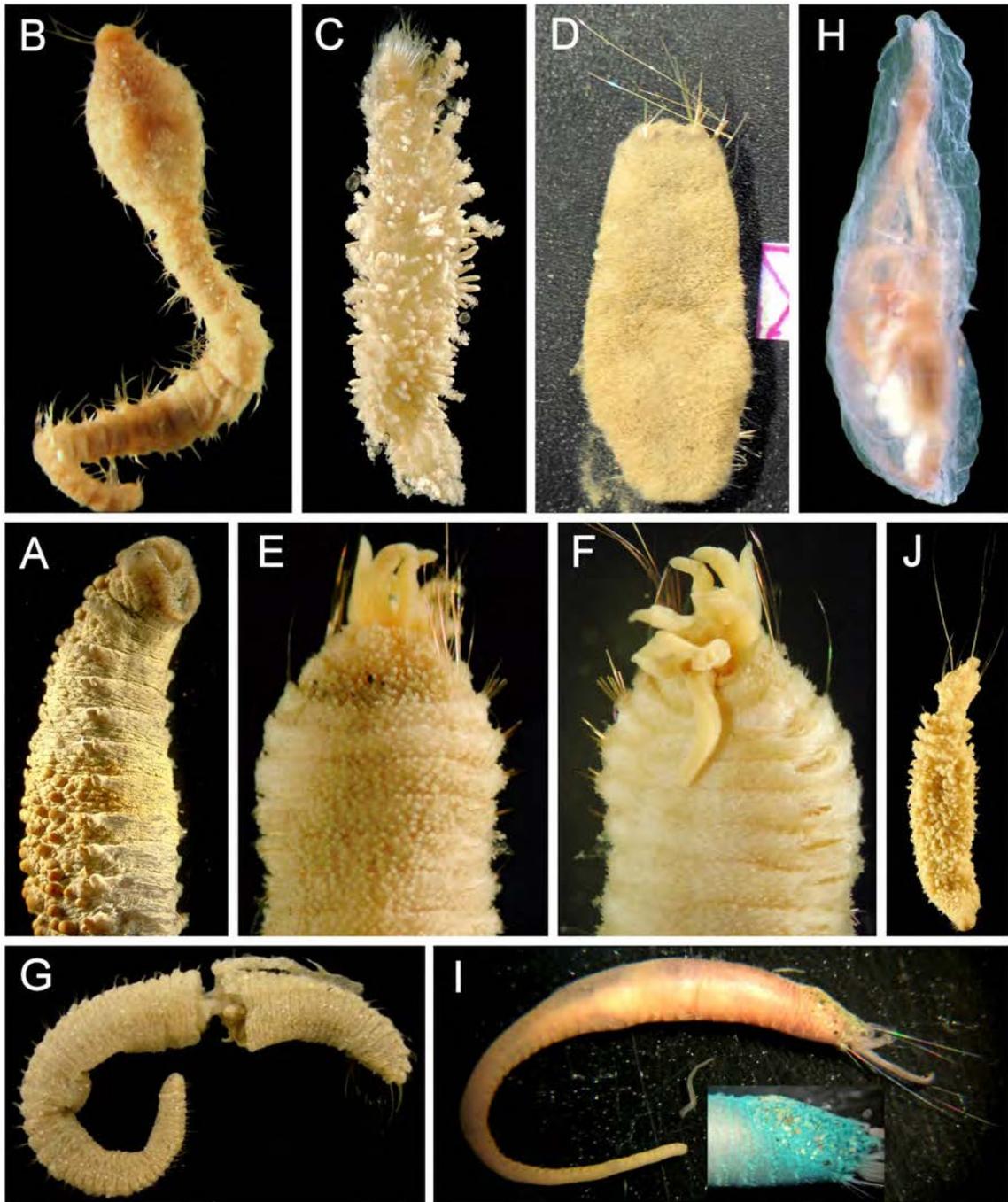


Figura 1. A) *Bradabyssa verrucosa*, VL; B) *Diplocirrus* sp, VD; C) *Flabelliderma papillosa*, VD; D) *Ilyphagus bythincola*, VD; E) *Pherusa papillata*, extremo anterior, VD; F) Misma, extremo anterior, VV; G) *Piromis arenosus*, VL; H) *Poeobius* sp, VD; I) *Semiodera dubia*, VL, inserto extremo anterior; J) *Therochaeta collarifera*, VL.

primeros setíferos son similares a las notosetas, pero la mayoría de los géneros tienen varias modificaciones. La única excepción es *Diplocirrus*

ya que las neurosetas son todas multiarticuladas, aunque ligeramente más gruesas que las notosetas (Fig. 4H).

Las neurosetas se pueden clasificar de acuerdo con su articulación. Así, serían multiarticuladas si en la mayor parte de su longitud tiene artículos notorios y numerosos (>10), con una variante en la que se distinguen pocos artículos (<5) y que podrían denominarse oligoarticuladas. También pueden ser pseudocompuestas cuando sólo se aprecia una muesca oblicua que asemeja la articulación de las setas compuestas de otras familias, como neréidos o hesiónidos, pero carecen de la membrana articular y de la bisagra. Es muy frecuente, empero, que las articulaciones estén reducidas o marcadamente reducidas en su longitud y atrofiadas en su articulación o anquilosadas. En estos casos, los artículos anquilosados son muy cortos, pero pueden distinguirse a través de la seta, o por lo menos en sus partes basal y media. En algunos casos la articulación se ha reducido tanto que apenas se percibe en la porción no emergida de la seta, mientras que la parte expuesta se aprecia homogénea o sólida.

Otra forma de distinguir las neurosetas es por su punta. Así, pueden ser falcadas si están marcadamente curvas (Fig. 4G, J), pueden ser aristadas si llevan una proyección muy fina y aguzada (Fig. 4I), o pueden incluso ser bidentadas, con un diente primario y otro accesorio (Fig. 4F). Aunque ya se mencionó que la superficie de las setas es lisa, en algunas

neurosetas las fibrillas que la forman pueden romperse subdistalmente con lo que la seta parece hirsuta.

La cobertura geográfica para la clave comprende las áreas biogeográficas del Gran Caribe y del Pacífico Oriental Tropical de acuerdo con las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004) y contribuciones más recientes. Empero, se han anexado también las especies presentes en la costa occidental de Baja California porque han sido halladas en la frontera con México (Hartman 1969). Los géneros marcados con un asterisco no han sido documentados para la región. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Las claves para las especies en los géneros con más de una especie están en orden alfabético al final de la clave para géneros, mientras que si el género tiene una única especie, aparecerá en la sección de los géneros. Si hay otros nombres registrados en la región y se consideran como sinónimo menor, van en paréntesis antecidos de la abreviatura "incl." para indicar que se consideran dentro del nombre reconocido. Las fotografías corresponden al material tipo o son topotipos. En los pies de figura, se abrevian las vistas como sigue: **VD** indica vista dorsal, **VF** vista frontal, y **VL** vista lateral.

Clave para todos los géneros

(*: No registrado en América tropical)

- | | | |
|------|---|---|
| 1 | Extremo anterior con setas; branquias variables | 2 |
| - | Extremo anterior sin setas ni parápodos; branquias en una serie sencilla (Fig. 1G) (pelágicos) | <i>Poebius</i> Heath, 1930 <i>P. meseres</i> Heath, 1930 (B, P) |
| 2(1) | Caja cefálica expuesta, bien desarrollada (Figs 1D, E-J, I, 2A, D); setígero 1 con setas gruesas, rígidas, por lo menos dos veces mayores que la anchura corporal | 3 |
| - | Caja cefálica cubierta por la túnica o pobremente desarrollada; setígero 1 con setas, raramente más largas que la anchura corporal; de serlo, son delgadas, flexibles | 16 |
| 3(2) | Túnica gruesa, cubre mayoría de papilas, por lo menos en región anterior (Figs 1I, 4A, D), más notorio en la posterior | 4 |
| - | Túnica delgada, la mayoría de las papilas visibles individualmente (Fig. 1E) | 8 |
| 4(3) | Setígero 2 marcadamente más largo que los siguientes, a veces con una constricción hacia el margen posterior (Fig. 1J) | 5 |
| - | Setígero 2 de longitud similar a los setígeros vecinos | 7 |

- 5(4)** Túnica sin sedimento; todos los setíferos con espinas largas multiarticuladas; extremo anterior con un par de órganos trífidos (pelágicos) *Buskiella* McIntosh, 1885*
 – Túnica con sedimento, a veces con tubérculos notorios; setíferos medianos y posteriores con neurosetas cortas; extremo anterior con palpos y branquias, sin órganos trífidos **6**
- 6(5)** Setíferos anteriores (3–7) con neurosetasseudocompuestas *Therochaeta* Chamberlin, 1919 (*partim*)
 – Setíferos anteriores (3–7) sin neurosetasseudocompuestas, con ganchos anquilosados o setas multiarticuladas *Paratherochaeta* Salazar-Vallejo, 2013 Papilas corporales con partículas grandes, forman tubérculos (Fig. 3I); segmentos medianos con neurosetas falcadas, sigmoides *P. scutigera* (Ehlers, 1887) (G, C)
- 7(4)** Segmentos medios y posteriores con neurosetas multi-articuladas, a menudo bidentadas (Fig. 4G); túnica cubierta de sedimento *Piromis* Kinberg, 1867
 – Segmentos medios con neurosetas multiarticuladas; segmentos posteriores con neurosetas oligoarticuladas (Fig. 4E); túnica sin partículas de sedimento *Pycnoderma* Grube, 1877
 – Segmentos medios con neurosetas articuladas o anquilosadas; segmentos posteriores con neurosetas anquilosadas (Fig. 4F), a veces bífidas, bidentadas o subdistalmente expandidas; túnica con variable cobertura de sedimento *Trophoniella* Hartman, 1959
- 8(3)** Setíferos anteriores con granos de sedimento cubriendo completa o parcialmente los segmentos (Fig. 3H); papilas corporales alargadas con o sin sedimento *Therochaeta* Chamberlin, 1919 (*partim*)
 – Setíferos anteriores con granos de sedimento formando un escudo dorsal (Fig. 3F); papilas corporales diminutas, sin sedimento adherido **9**
 – Setíferos anteriores sin escudo dorsal; papilas corporales mayores, con granos de sedimento fijos a las papilas (a veces forman tubérculos), si menores, muy abundantes **10**
- 9(8)** Setíferos anteriores con neuroganchos pseudo-compuestos; región posterior cilíndrica con 2-4 neurosetas en hilera transversa *Semiodera* Chamberlin, 1919
 – Setíferos anteriores con neurespinas articuladas; región posterior deprimida con 5-8 neurosetas en hilera longitudinal *Daylithos* Salazar-Vallejo, 2012*
- 10(8)** Setíferos medianos con neurespinas multi-articuladas largas (Fig. 4G) **11**
 – Setíferos medianos con neurespinas anquilosadas, falcadas, a veces muy cortas **12**
- 11(10)** Caja cefálica con más de 4 setas largas por fascículo; branquias todas cirriformes, de grosor similar *Saphobranchia* Chamberlin, 1919
 – Caja cefálica con hasta 3 setas cortas por fascículo; branquias dimórficas: posteriores lameladas, gruesas; anteriores cirriformes, delgadas *Diplocirrus* Haase, 1915
- 12(10)** Neurosetas medianas y posteriores largas, mucho mayores que las papilas **13**
 – Neurosetas medianas y posteriores diminutas, del mismo tamaño o menores que las papilas; papilas abundantes, brindan una apariencia aterciopelada o granulosa al cuerpo; filamentos branquiales abundantes, sobre dos pedúnculos laterales *Stylarioides* delle Chiaje, 1831*

- 13(12)** Papilas corporales delgadas, abundantes, brindan una apariencia pilosa al cuerpo (Fig. 1D); 8-16 filamentos branquiales, sésiles en la placa branquial *Ilyphagus* Chamberlin, 1919 Cuerpo corto o digitado; margen anterior proyectado (Fig. 2H, I); neurosetas ligeramente hirsutas o lisas; unos 40 filamentos branquiales
 *I. bythincola* Chamberlin, 1919¹ Pacífico Oriental Tropical
- Papilas corporales gruesas, brindan una apariencia tuberculada al cuerpo, por lo menos en la región anterior **14**
- 14(13)** Con 8 filamentos branquiales sésiles en la placa branquial **15**
- Con dos pedúnculos branquiales, cada uno con filamentos abundantes en hileras transversas *Treadwellius* Salazar-Vallejo, 2011*
- 15(14)** Neurosetas medianas falcadas, romas o aguzadas, más cortas que el ancho corporal *Pherusa* Oken, 1807
- Neurosetas medianas foliosas, aguzadas, más largas que el ancho corporal
 *Lamispina* Salazar-Vallejo, 2014
- 16(2)** Setífero 1 con setas en una hilera larga, casi continua (Fig. 2F, G); neurosetas oligo-articuladas, marcadamente falcadas **17**
- Setífero 1 con setas en haces cortos, separados; neurosetas medianas anquilosadas **22**
- 17(16)** Papilas dorsales cubiertas completamente por una túnica más o menos continua **18**
- Papilas dorsales visibles, individualmente o forman grandes tubérculos con sedimento, no cubiertos por la túnica **21**
- 18(17)** Notosetas tan largas como el ancho corporal o menores, articuladas por lo menos en la mitad de su extensión; notópodos sucesivos ordenados en el mismo nivel; setas de la caja cefálica cubiertas por una túnica delgada o por hileras de papilas, sin túnica gruesa **19**
- Notosetas dos veces más largas que el ancho corporal (incluyendo la túnica), la mayoría anquilosadas, artejos restringidos a la punta; notópodos sucesivos arreglados en tríadas, en distinto nivel; setas de la caja cefálica cubiertas por una túnica gruesa
 *Flabegraviera* Salazar-Vallejo, 2012*
- 19(18)** Ganchos neuropodiales con cresta gruesa, falcada, entera **20**
- Ganchos neuropodiales con cresta delgada, afilada con mucro curvo, aparentemente articulado; cuerpo con túnica frágil *Annenkova* Salazar-Vallejo, 2012*
- 20(19)** Notópodos medianos dorsolaterales o laterales; extremo anterior truncado
Flabelligera Sars, 1829² Túnica transparente, lisa; neurofalcíferos con cresta chica (4-5 veces más larga que ancha); manubrio con 4 o más articulaciones similares
 *F. salazarae* Salazar-Vallejo 2012 (P)
- Notópodos medianos ventrolaterales; extremo anterior aguzado
 *Flabehlersia* Salazar-Vallejo, 2012*
- 21(17)** Lóbulos notopodiales perpendiculares, grandes, cubren las notosetas: neuropódos medianos laterales *Flabelliderma* Hartman, 1969
- Lóbulos notopodiales longitudinales, cortos, con forma de abanico, no cubren las notosetas; neuropódos medianos ventrales *Flabesymbios* Salazar-Vallejo, 2012
- 22(16)** Neurosetas espinas aristadas (Fig. 4H); branquias numerosas
 *Bradabyssa* Hartman, 1967
- Neurosetas espinas romas, falcadas (Fig. 4F); sólo 8 branquias cirriformes
 *Brada* Stimpson, 1854*

- 1) *I. ascendens* Chamberlin, 1919 es sinónimo menor (Salazar-Vallejo 2012a).
2) Ver Salazar-Vallejo (2012d) para una clave a especies.

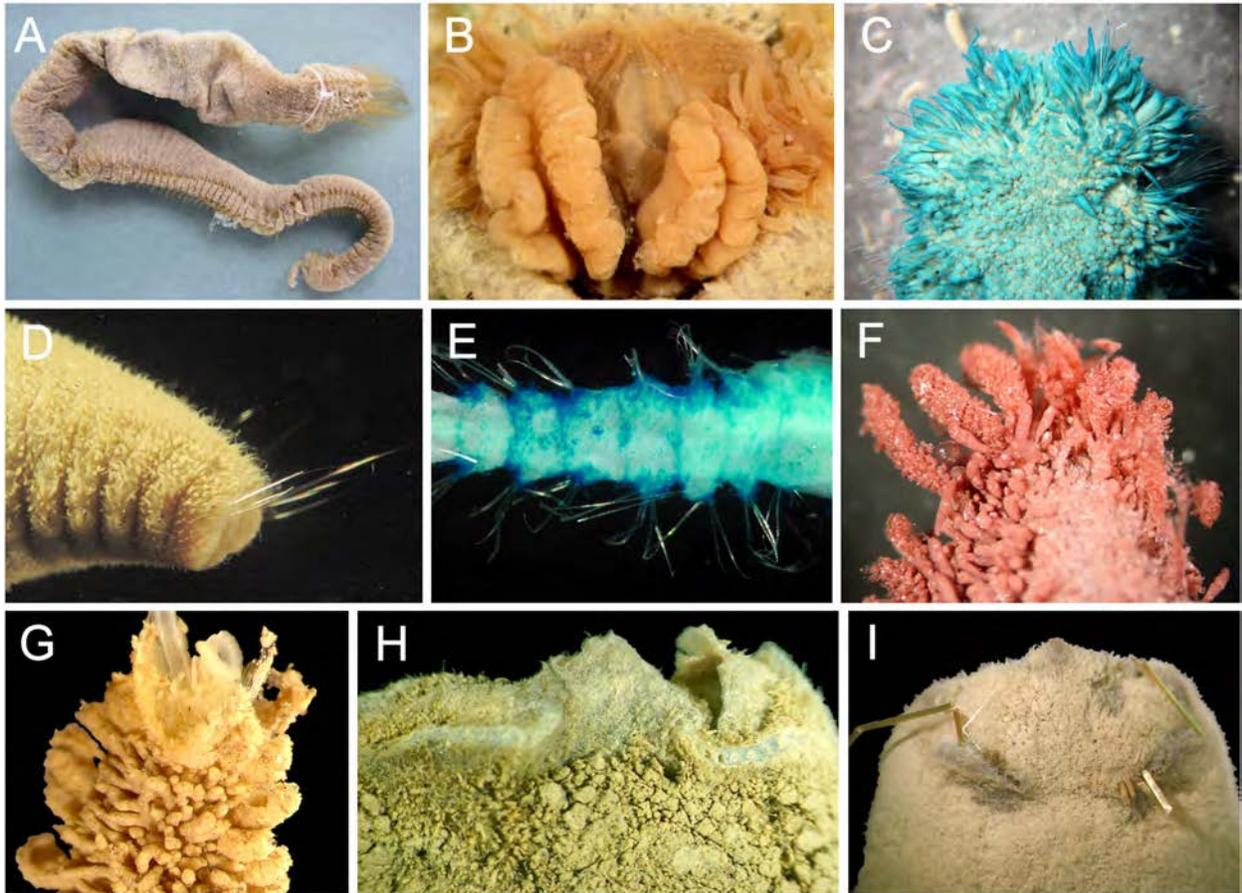


Figura 2. A) *Trophoniella grandis*; B) *Bradabyssa* sp, extremo anterior, VF; C) *B. ilyvestis*, extremo anterior, VD, con verde de metilo; D) *B. pilosa*, extremo anterior, VL; E) *Diplocirrus micans*, segmentos medianos, con verde de metilo; F) *Flabelliderma lighti*, extremo anterior, VD; G) *F. papillosa*, extremo anterior, VD; H) *Ilyphagus bythincola*, extremo anterior, VD; I) *I. bythincola* (holotipo de *I. ascendens*), extremo anterior, VD.

Claves para especies

Bradabyssa Hartman, 1967

(Modificada de Salazar-Vallejo 2017)

- 1 Papilas corporales tenuemente cubiertas por sedimento, no forman tubérculos, o de tenerlos son blandos 2
- Papilas corporales cubiertas por sedimento forman tubérculos variables, rígidos, de dos tamaños diferentes 3
- Papilas corporales cubiertas por corteza de sedimento; setas de la caja cefálica 1.5–2.0 veces más largas que el cuerpo *B. mexicana* Salazar-Vallejo, 2017 (P)

- 2(1)** Papilas dorsales cónicas, 2-3 veces más largas que anchas, con granos de arena media a fina *B. pluribranchiata* (Moore, 1923) (B, P)
 – Papilas dorsales filiformes, 10 veces más largas que anchas, con partículas de fango (Fig. 2C) *B. ilyoestis* (Hartman, 1960) (B, P)
 – Papilas dorsales cónicas, 2–3 veces más largas que anchas, sin sedimento o sedimento limitado a las bases de las papilas (Fig. 2D) *B. pilosa* (Moore, 1906) (B, P)
- 3(1)** Tubérculos mayores con sedimento pigmentado; dorso con 3–4 hileras transversas de papilas por segmento (Fig. 1A) *B. verrucosa* (Chamberlin, 1919) (P)
 – Tubérculos mayores sin sedimento pigmentado; dorso con 5–6 hileras transversas de papilas por segmento *B. irenaia* (Chamberlin, 1919) (P)

Diplocirrus **Haase, 1915**

(Modificada de Salazar-Vallejo y Buzhinskaja 2011)

- 1** Papilas corporales sin arena, digitadas, más largas que anchas, a veces hinchadas basalmente; segmentos medianos con 4–5 neurosetas *D. capensis* Day, 1961 (G, C Q)
 – Papilas corporales sin arena, hemisféricas o digitadas, tan largas como anchas; segmentos medianos con 5–6 neurosetas *D. kudenovi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaja, 2011) (P)

Flabelliderma **Hartman, 1969**

(Modificada de Salazar-Vallejo 2007)

- 1** Segmentos medios con 20–22 papilas por hilera transversa, menores que los lóbulos notopodiales; lóbulos notopodiales con poco sedimento (Fig. 2F) *F. lighti* Salazar-Vallejo, 2007 (B, P)
 – Segmentos medios con 12–14 papilas por hilera transversa, la mayoría del mismo tamaño que los lóbulos notopodiales; lóbulos notopodiales con mucho sedimento (Fig. 2G) *F. papillosa* (Essenberg, 1922) (incl. *F. essenbergae* (Hartman, 1961)) (B, P)

Lamispina **Salazar-Vallejo, 2014**

(Modificada de Salazar-Vallejo 2014)

- 1** Papilas corporales sin arena, ni grandes partículas sedimentarias **2**
 – Papilas corporales con arena o grandes partículas sedimentarias sobre el dorso; lamispinas desde el setígero 3, bidentadas, diente accesorio largo, afilado *L. keeli* Salazar-Vallejo, 2014 (G, C)
- 2(1)** Papilas corporales rígidas, cónicas o aguzadas; caja cefálica 6 veces más larga que el ancho corporal; segmentos medianos con 8 notosetas por lado *L. carrerai* Salazar-Vallejo, 2014 (P)
 – Papilas corporales delicadas, filiformes **3**
- 3(2)** Caja cefálica 2 veces más larga que el ancho corporal; segmentos medianos con 10 notosetas por lado *L. milligani* Salazar-Vallejo, 2014 (G, C)
 – Caja cefálica ligeramente mayor que el ancho corporal; segmentos medianos con 14 notosetas por lado *L. polycerata* Salazar-Vallejo, 2020 (P)

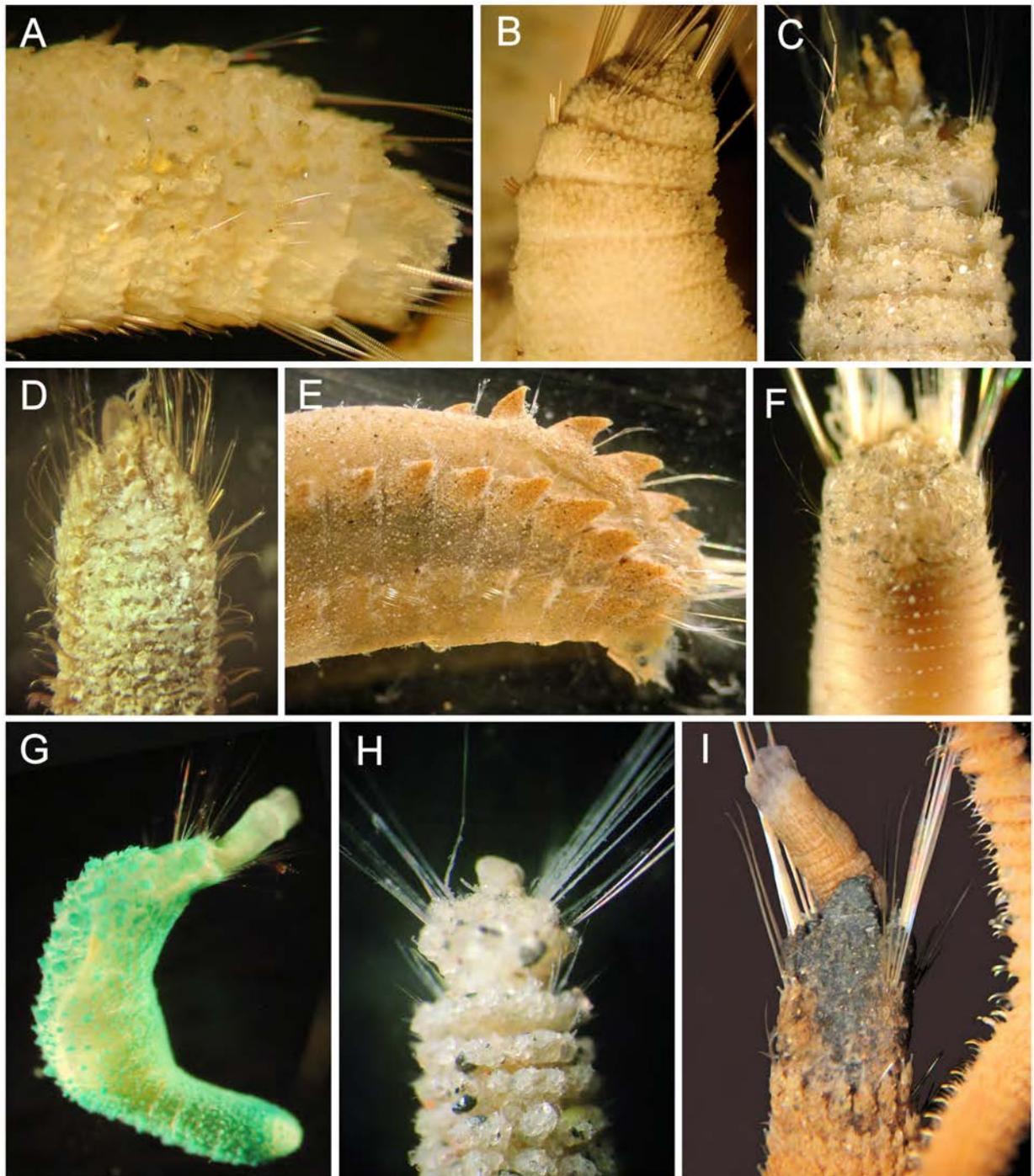


Figura 3. A) *Pherusa neopapillata*, extremo anterior, VL, VD; B) *P. papillata*, extremo anterior, VD; C) *Piromis capulata*, extremo anterior, VD; D) *P. robertsi*, extremo anterior, VD; E) *Pycnoderma gracilis*, extremo anterior, VL; F) *Semiodera inflata*, extremo anterior, VD; G) *Therochaeta caudata*, VL, con verde de metilo; H) *T. collarifera*, extremo anterior, VD; I) *Paratherochaeta scutigera*, extremo anterior, VD y cauda.

Pherusa Oken, 1807

(Modificada de Salazar-Vallejo 2014)

- 1 Papilas dorsales de segmentos anteriores con partículas de limo; segmentos medianos con 6–8 hileras transversas de papilas *P. plumosa* (Müller, 1776) (G, C; P Q en todas)
- Papilas dorsales de segmentos anteriores con granos de arena **2**
- Papilas dorsales de segmentos anteriores sin sedimento; segmentos medianos con más de 10 hileras transversas por segmento (Fig. 3B) *P. papillata* (Johnson, 1901) (B, P)
- 2(1)** Granos de arena a lo largo del dorso; segmentos medianos con 3–4 hileras transversas de papilas *P. andersonorum* Salazar-Vallejo, 2014 (B, P)
- Granos de arena limitados al dorso de pocos segmentos anteriores (Fig. 3A); segmentos medianos con 6–10 hileras transversas de papilas *P. neopapillata* Hartman, 1961 (B, P)

Piromis Kinberg, 1867

(Modificada de Salazar-Vallejo 2011)

- 1 Túnica con abundantes granos de arena, papilas individuales invisibles **2**
- Túnica con pocos granos de arena, papilas visibles; segmentos medianos con notosetas tan gruesas como las neurosetas; neurosetas con artículo distal falcado
..... *P. brisegnoi* Salazar-Vallejo, 2011 (P)
- 2(1)** Setígeros anteriores con lóbulos notopodiales, a veces erosionados o reducidos **3**
- Setígeros anteriores sin lóbulos notopodiales **5**
- 3(2)** Setígeros anteriores con tubérculos dorsales *P. websteri* Day, 1973 (G, C)
- Setígeros anteriores sin tubérculos dorsales **4**
- 4(3)** Falcígeros neuropodiales desde el setígero 4–5, mucho menores que los de setígeros previos; setígeros medianos y posteriores con neurofalcígeros con artículos largos, distal mayor, entero *P. eruca* (Claparède, 1869) (G, C Q)
- Falcígeros neuropodiales desde el setígero 6, similares a los de setígeros previos; neurofalcígeros con artículo distal ensanchado medialmente, bidentado
..... *P. arenosus* Kinberg, 1867 (P Q)
- 5(2)** Setígeros anteriores con granos finos de sedimento (Fig. 3C); a menudo con tubérculos dorsales *P. capulata* (Moore, 1909) (B, P)
- Setígeros anteriores con granos grandes de sedimento (Fig. 3D); sin tubérculos dorsales **6**
- 6(5)** Primer setígero con un par de tubérculos ventrolaterales
..... *P. robertsi* (Hartman, 1951) (G, Caribe; P Q)
- Primer setígero sin tubérculos ventrolaterales **7**
- 7(6)** Setígeros medianos con neurofalcígeros con artículos dos veces más largos que anchos
..... *P. fauchaldi* Salazar-Vallejo, 2011 (P)
- Setígeros medianos con neurofalcígeros con artículos ligeramente más largos que anchos
..... *P. vossae* Salazar-Vallejo, 2011 (G, C)

Pycnoderma Grube, 1877

(Modificada de Salazar-Vallejo 2011)

- 1 Túnica con pocos granos de sedimento o sin ellos; neurofalcíferos enteros 2
 – Túnica cubierta con granos pequeños de sedimento; neurofalcíferos bidentados; setíferos anteriores con lóbulos dorsales grandes (Fig. 3E) *P. gracilis* (Hartman, 1961) (P)
- 2(1) Caja cefálica con setas tan largas como los primeros 11–14 setíferos; papilas notopodiales 2–8 veces más largas que anchas *P. escobarae* Salazar-Vallejo, 2011 (G, C)
 – Caja cefálica con setas tan largas como los primeros 7–8 setíferos; papilas notopodiales 2–4 veces más largas que anchas *P. glabra* (Treadwell, 1902) (G, C)

Saphobanchia Chamberlin, 1919

(Modificada de Salazar-Vallejo 2020)

- 1 Túnica corporal sin arena, o con pocos granos de arena y partículas finas; segmentos medios con notosetas más largas que el ancho corporal; neurosetas con artículos marcadamente más largos que anchos 2
 – Túnica corporal con arena 4
- 2(1) Neurosetas con puntas falcadas 3
 – Neurosetas con puntas rectas, no falcadas *S. omorpha* Salazar-Vallejo, 2020 (P)
- 3(2) Setíferos medios con neurosetas con porción basal anquilosada $1/2-1/3$ del total; regiones media y distal con artículos 4–5 veces más largos que anchos, con poca reducción distal *S. ilys* Salazar-Vallejo, 2020 (P)
 – Segmentos medios con neurosetas con porción basal anquilosada $1/5-1/6$ del total; regiones media y distal con artículos dos veces más largos que anchos, progresivamente menores *S. micans* (Fauchald, 1972) (P)
- 4(1) Neurosetas con puntas falcadas; setíferos medios con notosetas ligeramente mayores que la anchura corporal; neuropodios medios con 8 neurosetas por fascículo; pared corporal y setas color canela *S. canela* Salazar-Vallejo, 2020 (P)
 – Neurosetas con puntas rectas, no falcadas; setíferos medios con notosetas casi dos veces más largas que la anchura corporal; neuropodios medios con 5 neurosetas por fascículo; pared corporal y setas amarillentas *S. octobanchia* (Hartman, 1965) (G, C)

Semiopera Chamberlin, 1919

(Modificada de Salazar-Vallejo 2012b)

- 1 Extremo anterior con escudo dorsal limitado al dorso, a veces extendido lateralmente, a menudo proyectado posteriormente 2
 – Extremo anterior con escudo dorsal extendido lateral y ventralmente, raramente reducido dorsalmente, o sin escudo 5
- 2(1) Setífero 6 con 2–3 hileras de papilas dorsales largas 3
 – Setífero 6 con una hilera transversa de papilas largas (Fig. 3F); lóbulos notosetales y neurosetales con papilas pequeñas *S. inflata* (Treadwell, 1914) (B, P)

- 3(2) Integumento escamoso con áreas irregulares, opaco, grisáceo o pálido *S. caribea* (Grube & Ørsted in Grube, 1856) (G, C)
- Integumento liso, pálido, a menudo transparente 4

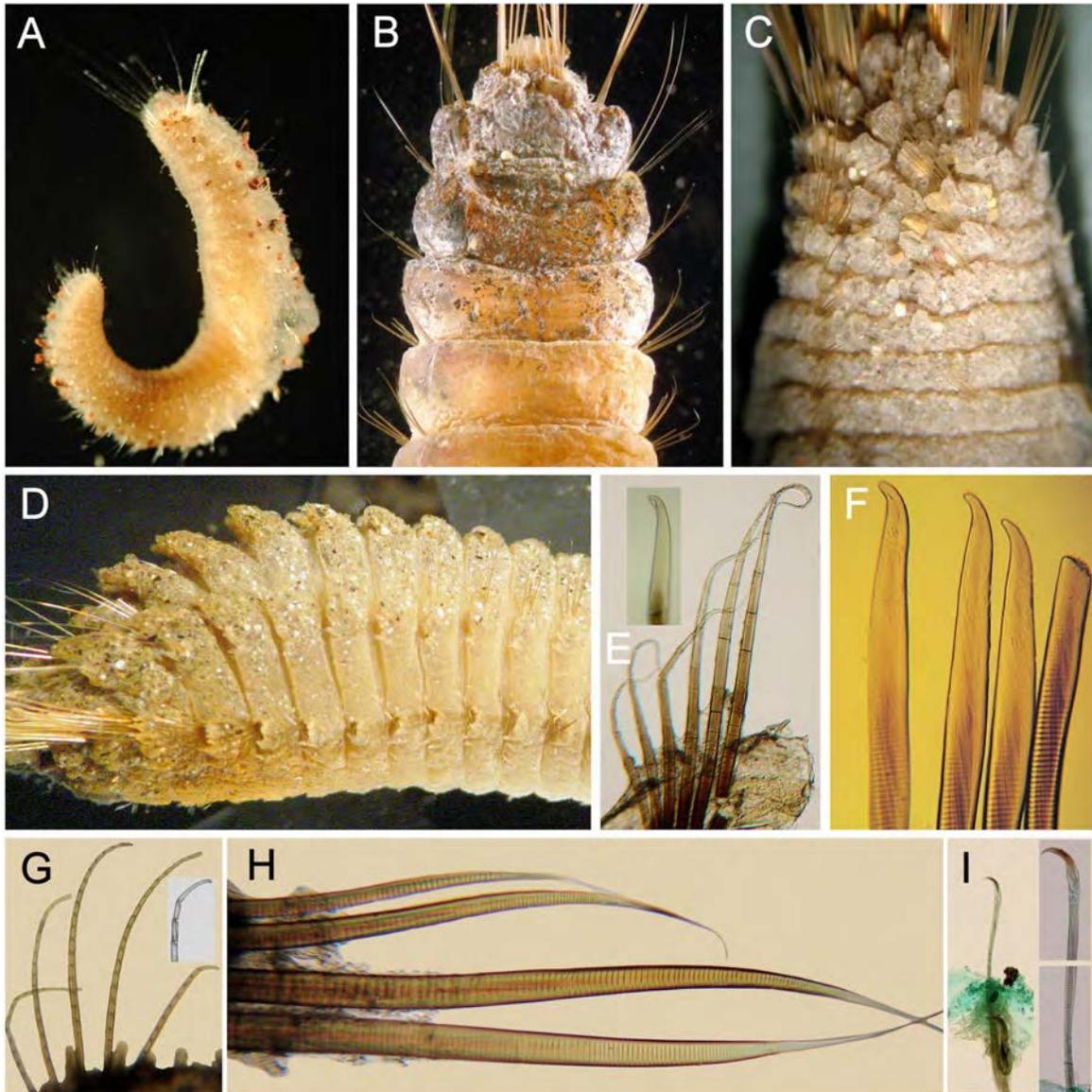


Figura 4. A) *Trophoniella americana*, juvenil, VL, B) *T. borealis*, extremo anterior, VD; C) *T. grandis*, extremo anterior, VD; D) *T. hospita*, extremo anterior, VL, Neurosetas: E) Multiarticuladas enteras (inserto: bidentadas), F) Anquilosadas, G) Multiarticuladas, H) Anquilosadas aristadas, I) Multiarticuladas falcadas con cresta.

- 4(3) Setígeros medianos con neuroganchos hinchados subdistalmente; escudo dorsal no extendido lateralmente (Fig. 1I, inserto) *S. dubia* (Treadwell, 1929) (G, C)
- Setígeros medianos con neuroganchos afilados; escudo dorsal extendido lateralmente *S. tovarae* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
- 5(1) Setígeros medianos con 2-4 neuroganchos por fascículo 6
- Setígeros medianos con un neurogancho por fascículo 7

- 6(5)** Escudo dorsal restringido al dorso; segmentos con 3 hileras transversas de papilas *S. glynni* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
 – Escudo dorsal extendido lateral y ventralmente; segmentos con una hilera transversa de papilas *S. villalobosi* Salazar-Vallejo, 2012 (G, C)
- 7(5)** Escudo dorsal robusto, extendido lateral y ventralmente, alcanza la línea medioventral ..
 *S. salazarae* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
 – Escudo dorsal delicado, a veces falta, extendido lateral y ventralmente sin alcanzar la línea medioventral *S. treadwelli* Salazar-Vallejo, 2012 (G, C)

Therochaeta Chamberlin, 1919

(Modificada de Salazar-Vallejo 2013)

- 1** Extremo anterior con escudo, papilas corporales con tubérculos con sedimento en setígeros anteriores (Figs. 1I, 3H)..... **2**
 – Extremo anterior sin escudo, papilas corporales cubiertas por sedimento fino **3**
- 2(1)** Setígeros 3–4 con tubérculos grandes, fusionados lateralmente formando collares completos; setígeros subsiguientes con tubérculos, pero no fusionados lateralmente
 *T. collarifera* (Ehlers, 1887) (G, C)
 – Setígeros 3–4 con tubérculos pequeños, apenas fusionados lateralmente, no forman collares completos *T. pacifica* Fauchald, 1972 (P)
- 3(2)** Cuerpo con pocas papilas por segmento, dorsales mayores (Fig. 3G)
 *T. caudata* (Rioja, 1963) (P)
 – Cuerpo con abundantes papilas, todas de casi el mismo tamaño
 *T. fauchaldi* Salazar-Vallejo, 2013 (G, C)

Trophoniella Hartman, 1959

(Modificada de Salazar-Vallejo 2012c)

- 1** Neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 4–7 **2**
 – Neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 14 o posteriores **7**
- 2(1)** Partículas adheridas en las superficies dorsal y ventral **3**
 – Partículas adheridas concentradas dorsalmente, a veces extendidas lateralmente (Fig. 4A) **6**
- 3(2)** Partículas pequeñas, muy abundantes (Fig. 4C); setígeros anteriores con tubérculos dorsales; primeros falcígeros anquilosados desde el setígero 7
 *T. grandis* (Blanchard in Gay, 1849) (P)
 – Partículas grandes, raras; setígeros anteriores sin tubérculos dorsales; falcígeros anquilosados desde el setígero 5 **4**
- 4(3)** Túnica con pocas partículas en los setígeros anteriores; caja cefálica con setas dos veces más largas que anchura corporal; notópodos con 6–8 setas por fascículo
 *T. reishi* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
 – Túnica sin partículas de sedimento **5**

- 5(4) Túnica lisa, transparente (por lo menos en setígeros anteriores); notópodos con unas 10 setas por fascículo *T. minuta* (Blanchard in Gay, 1849) (P)
 – Túnica papilada, grisácea a rojiza; 5–8 notosetas por fascículo
 *T. salazarae* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
 – Túnica papilada, blanquecina o transparente; 4–5 notosetas por fascículo
 *T. jareckiorum* Salazar-Vallejo, 2012 (G, C)
- 6(2) Partículas pequeñas a muy pequeñas; notópodos con 6–7 setas por fascículo; falcígeros anquilosados desde el setígero 5–6 *T. lindae* Salazar-Vallejo, 2012 (G, C)
 – Partículas medianas a grandes; notópodos con 4–5 setas por fascículo; falcígeros anquilosados desde el setígero 4–5 *T. americana* (Monro, 1928) (P)
- 7(1) Túnica con partículas en las superficies dorsal y ventral 8
 – Túnica sin partículas, lisa (Fig. 4B) 9
- 8(7) Neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 25; tubérculos dorsales visibles hasta el setígero 25 (Fig. 4D)..... *T. hospita* (Fauchald, 1972) (P)
 – Neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 20; tubérculos dorsales visibles hasta el setígero 40 *T. harrisae* Salazar-Vallejo, 2012 (B, P)
- 9(7) Lóbulos notopodiales grandes en setígeros 2–5 (mayores en setígeros 3–5); neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 26; notópodos con 6–7 setas por fascículo
 *T. bastidai* Salazar-Vallejo, 2012 (P)
 – Lóbulos notopodiales grandes en setígeros 2–3; neurofalcígeros anquilosados desde el setígero 32; notópodos con 7–8 setas por fascículo
 *T. borealis* (Hartman, 1965) (G, C)

Estudios futuros

La cantidad de publicaciones recientes sobre los géneros o especies en la familia pueden dar la falsa impresión de que no queda nada por hacer. No es así. Nuevos muestreos siguen resultando en nuevas especies en el Mediterráneo o en Japón, por lo que puede esperarse que en nuestra región haya un 30% de especies indescritas. Además, ignoramos muchos detalles de la biología y ecología de la mayoría de las especies, incluyendo las de mayor tamaño como las de *Piromis*, *Pycnoderma* y *Trophoniella*. Entre las perforadoras de coral (*Daylithos* y *Semiodera*), ignoramos el mecanismo para la perforación o el impacto erosivo por individuo, de modo que deberían estudiarse en conjunto con las especies de otros grupos perforadores, especialmente ahora que el calentamiento global amenaza la continuidad de los arrecifes coralinos.

Agradecimientos

La primera edición de este capítulo fue parte de una serie de publicaciones que empezó en mi

sabático en 2002, que se repartió en la Institución Smithsonian, el Museo de Historia Natural de Los Angeles, y la Universidad Católica del Oeste en Francia. En ese período, fui respaldado por los finados Kristian Fauchald y Len Hirsch, y por Leslie Harris y David Ocker, y Patrick Gillet. La lectura cuidadosa de la primera edición por María Ana Tovar, Nuri Méndez, Luis F. Carrera-Parra, Oscar Díaz-Díaz, Mikel Liñero y un revisor anónimo, así como el uso crítico de las claves por Mikel y Oscar, ayudó a mejorar la claridad del documento. Los fondos para ese sabático fueron provistos por ECOSUR, la Fundación Fulbright y las instituciones anfitrionas. Esa contribución se realizó con respaldo del proyecto “Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta),” financiado por CONACYT (61609). Viktoria Bogantes y María Elena García-Garza amablemente leyeron la segunda edición de este capítulo. La nueva edición de este capítulo se impulsó por el proyecto “Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático” del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta of the *Albatross* Tropical Pacific Expedition, 1891–1905. Mem Mus Comp Zool, Harvard 48:1–514.
- Day JH. 1961. The Polychaeta Fauna of Sout Africa, 6. Sedentary species dredged off Cape coast with a few new records from the shore. Zool J Linn Soc, Lond 44:463–560.
- Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus (Nat Hist) Publ 656:38 + 878 pp.
- Day JH. 1973. New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA, Techn Rep Natl Mar Fish Serv, Circ 375:1–153.
- Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep waters off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monogr Mar Biol 7:1–575.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser 28:1–190.
- Grube AE. 1877. Mittheilungen über die Familie der Chlorhaeminen. Jahr-Ber Schles Gesells Vaterländ Cultur 45:60–73.
- Hartman O. 1969. Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, Los Angeles, 812 pp.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 67:11–50.
- Salazar-Vallejo SI. 2007. Revision of *Flabelliderma* Hartman, 1969 (Polychaeta: Flabelligeridae). J Nat Hist 41:2037–2061.
- Salazar-Vallejo SI. 2008. Review of *Poebius* Heath, 1930 (Polychaeta: Flabelligeridae). Cah Biol Mar 41:2037–2061.
- Salazar-Vallejo SI. 2011. Revision of *Piromis* Kinberg, 1867 and *Pycnoderma* Grube, 1877 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zootaxa 2819:1–50.
- Salazar-Vallejo SI. 2012a. Revision of *Ilyphagus* Chamberlin, 1919 (Polychaeta, Flabelligeridae). ZooKeys 190:1–19.
- Salazar-Vallejo SI. 2012b. Revision of *Semiodera* Chamberlin, 1919 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zootaxa 3562:1–62.
- Salazar-Vallejo SI. 2012c. Revision of *Trophoniella* Hartman, 1959 (Polychaeta, Flabelligeridae). Zoosystema 34:453–519.
- Salazar-Vallejo SI. 2012d. Revision of *Flabelligera* Sars, 1829 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zootaxa 3203:1–64.
- Salazar-Vallejo SI. 2013. Revision of *Therochaeta* Chamberlin, 1919 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zoosystema 35:227–263.
- Salazar-Vallejo SI. 2014. Revision of *Pherusa* Oken, 1807 (Polychaeta: Flabelligeridae). Zootaxa 3886:1–61.
- Salazar-Vallejo SI. 2017. Revision of *Brada* Stimpson, 1853, and *Bradabyssa* Hartman, 1967 (Annelida, Flabelligeridae). Zootaxa 4343:1–98.
- Salazar-Vallejo SI. 2019. Flabelligeridae; pp 398–421 In: Purschke G, Böggemann M, y Westheide W (Eds), Handbook of Zoology: Annelida, 1. Annelida Basal Groups and Pleistoannelida, Sedentaria. DeGruyter, Berlin, 480 pp.
- Salazar-Vallejo SI. 2020. Four new deep-water flabelligerid species from Pacific Costa Rica (Annelida, Sedentaria, Flabelligeridae). Zootaxa 4885:560–578.
- Salazar-Vallejo SI & Buzhinskaja G. 2011. Revision of *Diplocirrus* Haase, 1915, including *Bradiella* Rullier, 1965, and *Diversibranchus* Buzhinskaja, 1993 (Polychaeta, Flabelligeridae). ZooKeys 106:1–45.
- Salazar-Vallejo SI, Carrera-Parra LF & Fauchald K. 2008. Phylogenetic affinities of the Flabelligeridae (Annelida: Polychaeta). J Syst Zool Evol Res 46:203–215.
- Salazar-Vallejo SI, Gillet P & Carrera-Parra LF. 2007. Revision of *Chauvinelia*, redescriptions of *Flabelliseta incrusta* and *Helmetophorus rankini*, and their recognition as acrocirrids (Polychaeta: Acrocirridae). J Mar Biol Ass U K 87:465–477.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. An Inst Biol, ser Zool, UNAM 75:9–97.
- Salazar-Vallejo SI & Zhadan AE. 2007. Revision of *Buskiella* McIntosh, 1885 (including *Flota* Hartman, 1967), and description of its trifold organ (Polychaeta, Flotidae). Invert Zool 4:65–82.
- Spies RB. 1973. The blood system of the flabelligerid polychaete *Flabelliderma commensalis* (Moore). J Morph 139:465–490.
- Spies RB. 1975. Structure and function of the head in flabelligerid polychaetes. J Morph 147:187–208.
- Støp-Bowitz C. 1948. Les Flabelligériens Norvégiens. Bergens Mus Arbok 1946(2):1–59.

21. Glyceridae Grube, 1850

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

Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas
jesus.deleongn@uanl.edu.mx

Introducción

La familia Glyceridae incluye a los “gusanos de sangre”, término otorgado debido a su característico color rojo brillante originado por su alto contenido de hemoglobina que suele ser visible a través de su tegumento (Fig. 1A). Éstos organismos cuentan con una poderosa faringe eversible armada con cuatro mandíbulas que están conectadas a glándulas productoras de veneno (Figs. 1A–B, 2B), su mordida ocasiona la paralización de sus presas, la cual puede provocar dolor e inflamación severa en el humano (Pleijel 2001). En algunas especies de *Glycera*, el veneno esta compuesto por 20 clases de toxinas, siendo algunas de ellas homólogas a las toxinas encontradas en los peces escorpión, gasterópodos túrridos y anémonas (von Reumont *et al.* 2014, Richter *et al.* 2017), y por ello su relevancia para la industria farmacológica. Los glicéridos también tienen importancia comercial, pues son explotados del medio para su uso como carnada en la pesca deportiva y en la acuariofilia (Cole *et al.* 2018).

La familia presenta una amplia distribución mundial, se les puede encontrar en sustratos blandos desde la zona de entremareas hasta los de la zona abisal, siendo más abundantes en aguas someras (Jumars *et al.* 2015). Son discretamente móviles, habitan en galerías conectadas por túneles a través de los cuales cazan la epifauna. Los adultos se desplazan en la columna de agua durante la noche (Dean, 1978).

Estos organismos se diferencian fácilmente de otras familias por presentar un prostomio cónico y anulado, y una faringe eversible, la cual esta armada con cuatro prominentes mandíbulas oscuras situadas en la parte terminal (Figs. 1A–C, 2B). Su tipo de alimentación ha sido bastante controversial a lo largo de las últimas décadas, pues se han considerado depredadores

discretamente móviles debido a que capturan a sus presas con sus cuatro mandíbulas, provocando la muerte por la inyección de veneno (Fauchald & Jumars 1979); pero también se han considerado detritívoros (Ambrose 1984). No obstante, el estudio de los gremios alimenticios en la familia se ha abordado desde diferentes ángulos: determinación de los contenidos estomacales, digestión de lípidos, transcriptómica de las glándulas de veneno y análisis de isótopos estables (Jumars *et al.* 2015 y referencias ahí citadas). Estos últimos análisis confirman que los glicéridos son depredadores (Le Loc'h *et al.* 2008) y con base en un análisis detallado de la información publicada, Jumars *et al.* (2015) evidencian que el detrito no puede ser considerado la fuente primaria de alimento en ningún glicérido.

La faringe de los glicéridos no solo es utilizada para atrapar presas, también es un órgano eficiente para escoger el lugar para construir la madriguera. Los glicéridos empujan o extienden su faringe dentro del sedimento, cuando el prostomio hace contacto con este, la faringe se invagina y simultáneamente la parte frontal del cuerpo entra o penetra dentro de la oquedad que ha formado. Cuando realizan esta actividad para alimentarse, en ningún momento los dientes quedan expuestos en el sedimento, protegiéndolos así, de alguna fractura accidental. Una vez construida la madriguera, el gusano se mueve lentamente con movimientos peristálticos. Las madrigueras de estos organismos se encuentran reforzadas con mucus que ellos mismos secretan, y son recubiertos por el sedimento que los rodea (Murphy & Dorgan 2011).

Sistemática

La familia Glyceridae fue establecida por Grube (1850, 1851) como *Glycera*, para incluir dos géneros: *Glycera* y *Goniada* dentro de Rapacia.

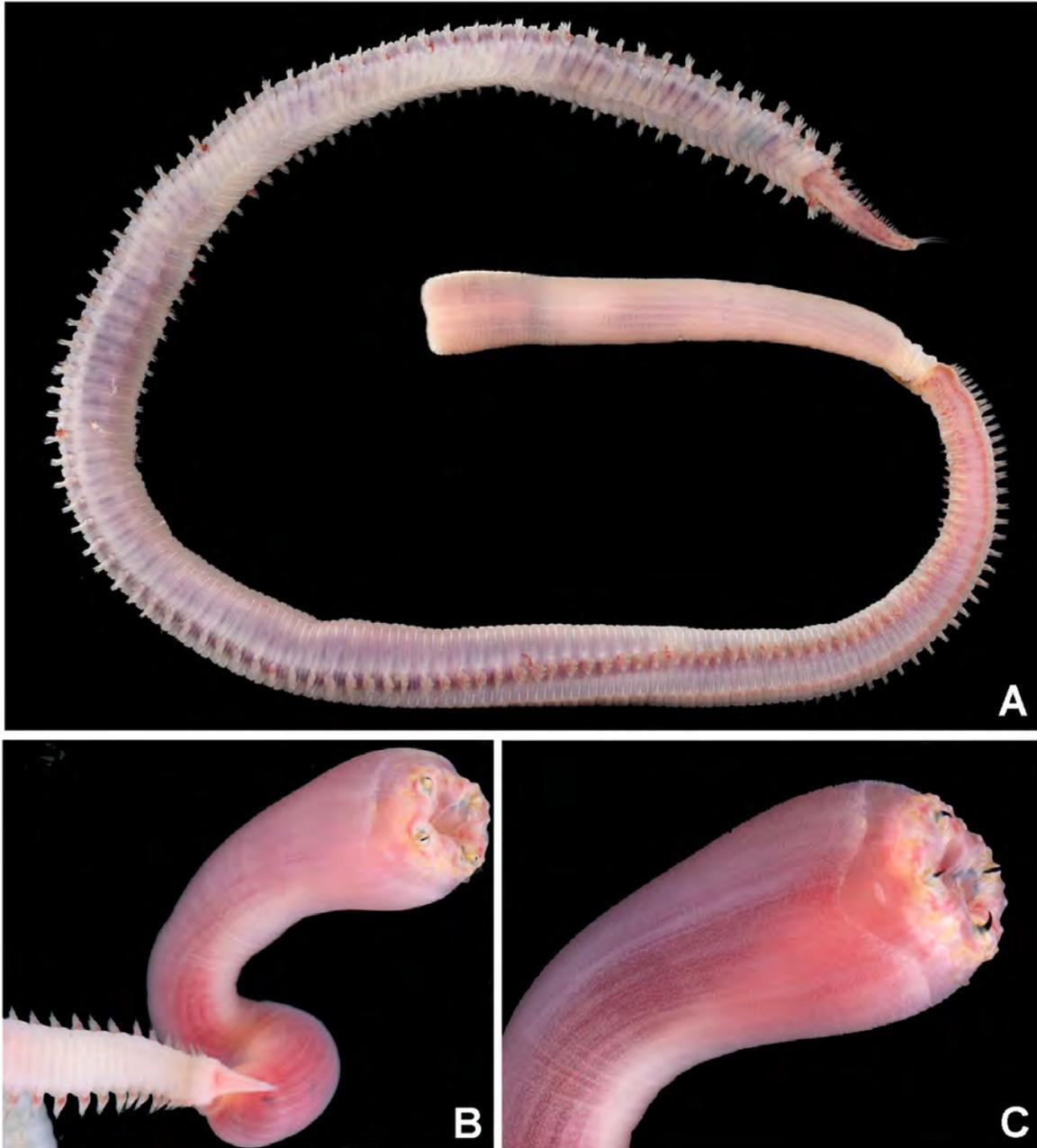


Figura 1. Glyceridae. A) Cuerpo completo con la faringe evertida, B) prostomio y faringe, C) detalle de la faringe. A) *Glyceria americana*, B–C) *Glyceria tridactyla*. Fuentes: A) Yale Peabody Museum-Eric Lazo Wassem; B–C) Biorede.

Posteriormente, Kinberg (1865) precisó que había caracteres distintivos de ambos géneros que permitían el reconocimiento de dos familias diferentes, por lo que Goniadidae y Glyceridae deberían separarse. Esta separación fue controversial por un tiempo, pero Hartman (1950) evidenció de nuevo la diferencia entre estas dos familias. Fauchald (1977) agrupó a Glyceridae y Goniadidae dentro de Glyceriformia. Rouse &

Fauchald (1997) y Struck (2019) la ubicaron dentro de Phyllodocida.

La familia fue revisada por Böggemann (2002), quien estudió 172 especies, concluyendo que solo 42 de ellas eran válidas. No obstante, cabe enfatizar que en su revisión incluye numerosas especies con amplia distribución. Por ejemplo, *Glyceria capitata*, una especie descrita para

Groenlandia, fue sinonimizada con siete especies y además registrada en numerosas localidades del Atlántico sur y norte, del Pacífico sur y norte, en el Mar del norte, en el Océano Indico y en la Antártida, en profundidades que van entre la zona de intermarea hasta los 4850 m. Quizá, como ocurre en otras familias, el uso de herramientas moleculares y el estudio detallado de la variabilidad ontogenética permitirá en un futuro definir los límites de las especies de glicéridos y

aclarar su distribución.

Actualmente, se reconocen sólo tres géneros en Glyceridae: *Glycera*, *Glycerella* y *Hemipodia* y 87 especies (Pamungkas *et al.* 2019, (Read & Fauchald 2020), pero la gran mayoría pertenecen al género *Glycera*. En América tropical se han reportado los tres géneros y 25 especies, aunque una es *nomen dubium* (ver Tabla).

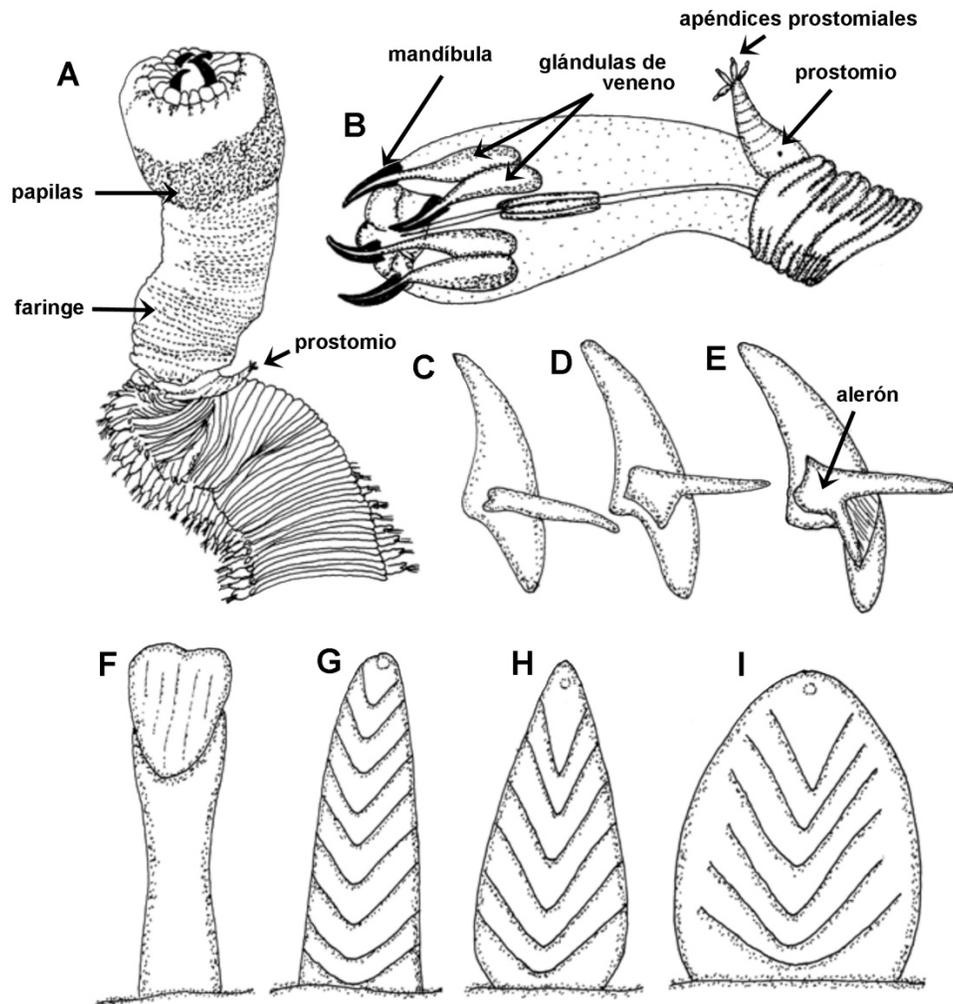


Figura 2. A) Glyceridae, parte anterior del cuerpo en vista dorsolateral; B) detalle de la faringe evertida y prostomio, en vista lateral; C-E) mandíbulas con diferentes tipos de alerones; F-I) papilas faríngeas, F) papila con una estructura en forma de uña en la parte terminal, G) digitiforme; H) cónica; I) oval a globular. A) Modificada de Wilson (2000), B) Modificada de Brusca & Brusca (2003).

Morfología

El cuerpo de los glicéridos oscila entre 1 cm hasta 1 m de longitud (Böggemann 2006). Las características morfológicas distintivas para esta familia se basan en el número de lóbulos pre y postsetales, presencia o ausencia de branquias,

posición de los parapodios (Fig. 3A), forma de los segmentos, de las mandíbulas y de los alerones (Fig. 3B), las cuales son estructuras accesorias de las mandíbulas, así como la estructura adicionales de las papilas localizadas en la faringe. La interpretación de estas características en ocasiones

es confusa, pero son necesarias para la identificación adecuada de las especies.

Prostomio. Los glicéridos (y goniádidos) tienen un prostomio diferente al del resto de los poliquetos. Es usualmente cónico, carece de órganos oculares y está constituido por varios anillos, en la parte apical se encuentran cuatro apéndices anteniformes (Figs. 1B, 2A–B). Los órganos nucleales son estructuras sensoriales epidérmicas que aparecen en pares y se encuentran ubicadas dorsalmente en la región posterior del prostomio, lo que sugiere que son mecanorreceptores (Whittle y Zahid 1974). El prostomio no es una buena característica para llevar a cabo la identificación de los organismos, ya que presenta variabilidad en cuanto a tamaño y número de anillos.

Mandíbulas. Las mandíbulas se encuentran siempre asociadas a un conducto unido a una glándula de veneno (Fig. 2B). Las cuatro mandíbulas se encuentran situadas en la parte final la faringe, cada una de éstas posee un alerón lateral que presenta diferente grado de desarrollo, de simples (como bastones) a compuestos (con una rama externa, una rama interna y una placa interramal) (Fig. 2D–E).

En *Hemipodia* y *Glycerella* los alerones son en forma de bastón (Fig. 2C, 3C–D); en *Glycera* aparecen con diferente grado de desarrollo, pudiendo presentar ya sea una base ligeramente arqueada (Fig. 3E), triangular redondeada (Fig. 3F), triangular (Fig. 3G), triangular con la placa interramal somera (Fig. 3H), triangular con la placa interramal completa (Fig. 3I), y triangular con una incisión profunda (Fig. 3J). Sin embargo, como Böggeman (2002) enfatizó, que la forma de los alerones cambia de acuerdo con estados juveniles o adultos.

Pigmentación. La pigmentación no es un carácter que pueda ser tomado en cuenta para la separación de las especies, ya que la permanencia del color de los especímenes preservados depende directamente del elemento fijador, ya sea en alcohol o formol. La pigmentación solo se preserva en forma similar a la original sobre estructuras como los parapodios y en el prostomio con tonos ligeramente uniformes.

Papilas. En este grupo de gusanos la faringe está cubierta por papilas suaves, que pueden ser de

diferentes tipos y tamaños (Fig. 2A). Las papilas pueden ser delgadas con una estructura distal en forma de “uña” (Fig. 2F), digitiformes (Fig. 2G), cónicas (Fig. 2H), y oval a globular (Fig. 2I). Cada una de estas papilas presenta variabilidad en su textura, pudiendo presentarse lisas o con surcos longitudinales (Fig. 4J–K) o transversos en forma de “U” (Fig. 5B–C) o en forma de “V” (Fig. 2G–I), dependiendo de la especie.

Branquias. Las branquias se encuentran presentes solo en algunas especies de *Glycera*, siendo de varios tipos y se pueden localizar en diferentes áreas de los parapodios. Es importante mencionar, que su número y forma pueden variar con la ontogenia de las especies (Böggemann 2002). Pueden presentarse en forma de papila (Fig. 4A), digitiforme (Fig. 4B) o con ramificaciones en diferente grado (Fig. 4C), y situarse en la parte dorso–basal del parapodio, en la medio–dorsal, término–dorsal, etc. Fauchald & Rouse (1997) consideraron que las extensiones de algunos glicéridos no son branquias dado que no presentan sistema circulatorio cerrado. Sin embargo, Böggemann (2002) esquematizó el sistema circulatorio localizado en los parapodios de *Glycera tridactyla*, y concluyó que el término branquia es apropiado en estos animales.

Parapodios. Los parapodios de las especies del género *Hemipodia* son todos unirrámeos, *Glycera* y *Glycerella* los presentan birrámeos (excepto por los dos primeros setígeros). Los parapodios unirrámeos se caracterizan por presentar un lóbulo presetal con diferente grado de desarrollo y uno postsetal redondeado (Fig. 4D). Los parapodios birrámeos presentan ambas ramas muy cercanas una de otra, solo se pueden distinguir por la presencia de ambas acículas, poseen dos lóbulos presetales, y uno o dos lóbulos postsetales, el lóbulo presetal es siempre delgado y de forma triangular a digitada (Figs. 4E).

Setas. Las setas muestran una ligera variación la cual es utilizada solo para clasificar a los géneros. Las especies de *Hemipodia* presentan una acícula y espinígeros compuestos (Fig. 3P); *Glycerella* posee una acícula en cada rama, notosetas capilares simples y neurosetas espinígeros y falcígeros compuestos (Fig. 3M–O); y *Glycera* presenta notosetas capilares simples y espinígeros compuestos como neurosetas (Fig. 3K–L).

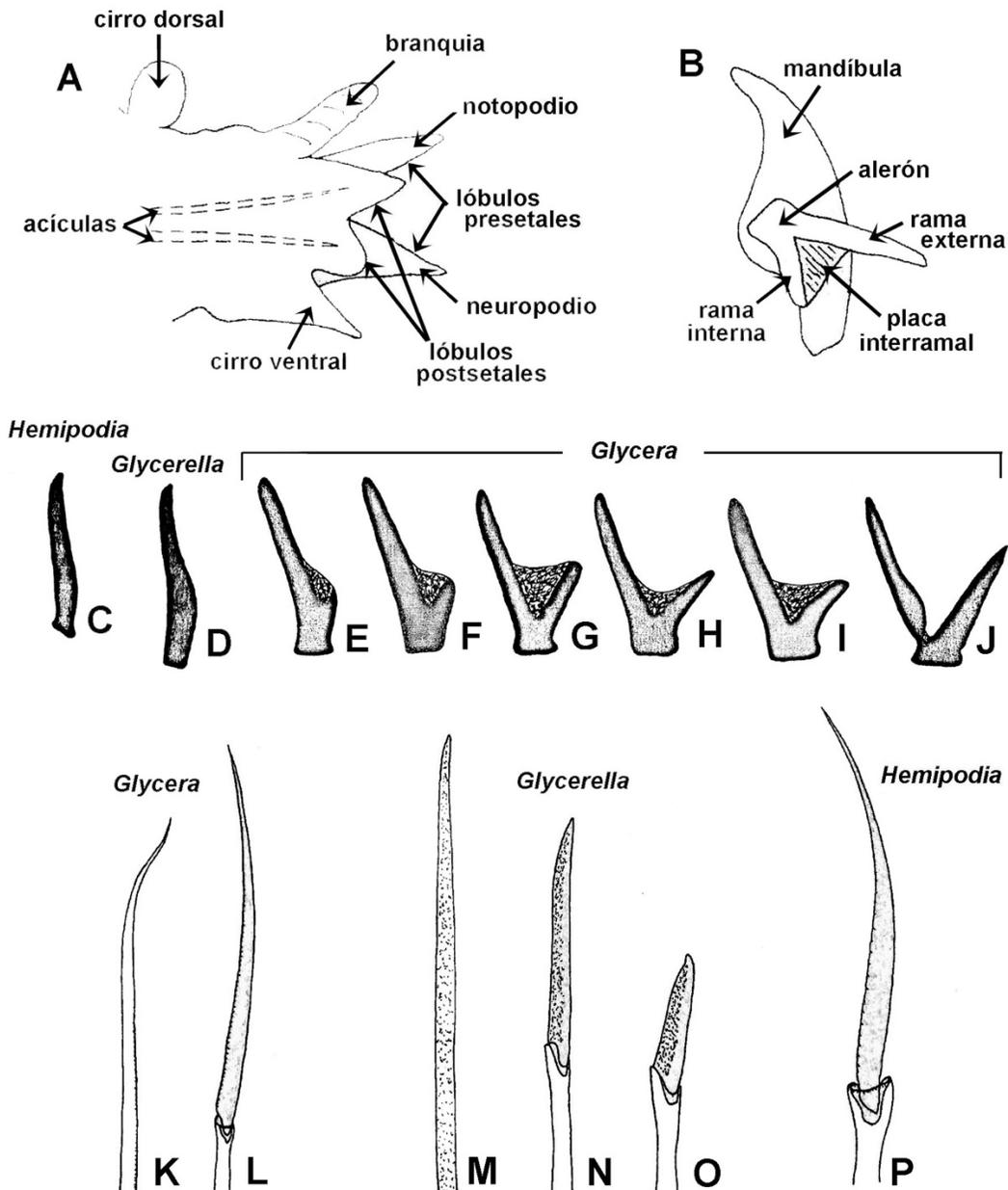


Figura 3. Principales características de un parápodo, una mandíbula, alerones y setas. A) Parápodo birrámeo, B) mandíbula, C–J) alerones, C–D) en forma de bastón, E) base ligeramente arqueada, F) base triangular redondeada, G) triangular, H) triangular con la placa interrimal somera, I) triangular con la placa interrimal completa, J) triangular con una incisión profunda, K) seta capilar simple, L) falcífero compuesto, M) capilar simple, N) espinífero compuesto, O) falcífero compuesto, P) espinífero compuesto. C, P) *Hemipodia*, D, M–O) *Glycerella*, E–L) *Glyceria*. A–P) Modificadas de Böggemann (2002).

Consideraciones para este capítulo

Se recomienda enfáticamente antes de usar las claves leer la sección de morfología. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie

antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

La tabla contiene los nombres de las especies registradas para América tropical hasta el primer trimestre de 2020, su localidad tipo (tan completa y específica como citada en la literatura

original) y los registros de acuerdo a cada una de las ecorregiones: Costa occidental de Baja California **(B)**, Pacífico oriental tropical **(P)**, Golfo de México **(G)**, Gran Caribe **(C)**, **(Q)** indica un registro cuestionable.

La gran mayoría de las referencias de las especies reportadas en América tropical se encuentran en las compilaciones de Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) para el POT y algunas para

la PC; Fauchald *et al.* (2009) para el Golfo de México; Dean (2012) para el GC; Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo (2014) y Tovar-Hernández *et al.* 2019 para el golfo de California (POT). Las citas bibliográficas de trabajos no incluidos o posteriores (nuevos registros) a esas compilaciones son indicadas en la sección de referencias. No se incluyen las citas para géneros o especies, éstas se pueden consultar en Böggemann (2002) y en WoRMS (Read & Fauchald 2020).

Clave para géneros

- 1** Alerón en forma de bastón (sencillo) (Fig. 3C–D) **2**
 – Alerón triangular, con diferente desarrollo de la base (Fig. 3E–J); notopodios con setas capilares simples (Fig. 3K); neuropodios con espiníferos compuestos (Fig. 3L)
 *Glycera* Savigny, 1818
- 2(1)** Primeros dos parapodios unirrámeos, los siguientes birrámeos con dos lóbulos presetales y dos postsetales; prostomio con cuatro anillos; apéndices prostomiales relativamente largos; notopodios con setas capilares simples (Fig. 3M), neuropodio con espiníferos y falcíferos compuestos (Fig. 3N–O) *Glycerella magellanica* (McIntosh, 1885) (C)
 – Todos los parapodios unirrámeos, sólo con un lóbulo presetal y uno postsetal; prostomio con más de cinco anillos, apéndices prostomiales relativamente cortos; sin notopodios, neuropodios con espiníferos compuestos (Fig. 3P) *Hemipodia* Kinberg, 1865

Clave para especies

Glycera Savigny, 1818¹

- 1** Lóbulo postsetal simple a lo largo del cuerpo **2**
 – Lóbulo postsetal doble, al menos en parapodios medios y posteriores **5**
- 2 (1)** Con branquias digitiformes (Fig. 4B) en posición termino–dorsal a partir de los setíferos 25–45; alerón con una incisión profunda (Figs. 3J, 4F)
 *G. sphyrabrancha* Schmarda, 1861² (G, C, P)
 – Sin branquias **3**
- 3(2)** Lóbulo presetal notopodial de menor tamaño que el neuropodial; base del alerón ligeramente arqueada (Fig. 3E); papilas faríngeas de dos tipos: digitiformes con un surco medio, ondulado, y cónicas sin surcos *G. lapidum* Quatrefages, 1866 (G, P)
 – Lóbulo presetal notopodial y neuropodial en otra fórmula **4**
- 4(3)** Papilas faríngeas con surcos transversos de dos tipos, cónicas con 5–20 surcos (Fig. 4H), ovales con 4–11 surcos (Fig. 4I); alerón con base ligeramente arqueada (Fig. 3E)
 *G. oxycephala* Ehlers, 1887³ (C, B, P)
 – Papilas faríngeas de dos tipos, digitiformes con un surco medio longitudinal (Fig. 4J), y ovales sin surcos (Fig. 4K); alerón triangular (Fig. 3G) *G. branchiopoda* Moore, 1911⁴ (B, P)
 – Papilas faríngeas digitiformes con un surco medio longitudinal recto; alerón con la base triangular con la placa interramal completa (Fig. 3I); lóbulos presetales del notopodio ligeramente más cortos que los lóbulos neuropodiales *G. capitata* Örsted, 1842 (B, P)

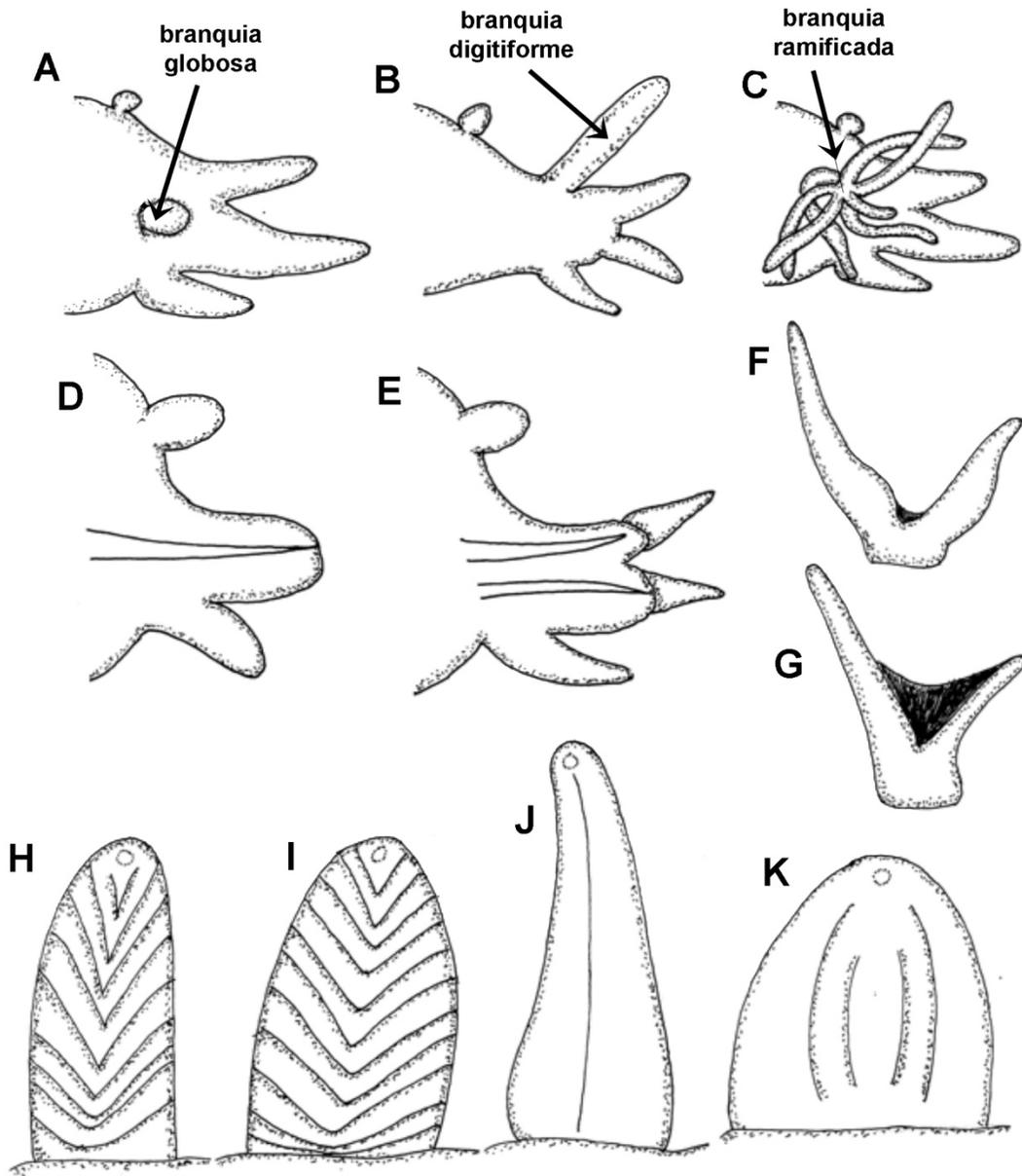


Figura 4. A) Branquia simple globosa, B) branquia simple digitiforme, C) branquia ramificada, D) parapodio unirrámeo, E) parapodio birrámeo, F) alerón triangular con incisión profunda, G) alerón triangular con la placa interramal somera, H-I) papilas faríngeas con surcos transversales, J) papila faríngea con surco medio longitudinal, K) papila oval sin surco.

- 5(1) Sin branquias, si están presentes, sólo con uno o dos lóbulos retráctiles 6
 – Con branquias 10
- 6(5) Con dos tipos de papilas faríngeas (digitiformes, ovals-cónicas); alerón con la base profundamente hendida (Fig. 3J) 7
 – Papilas faríngeas de tres tipos; numerosas, con terminaciones en forma de uña y 4–6 surcos en forma de “V” (Fig. 5A), cónicas con 4–6 surcos en forma de “U” (Fig. 5B) y ovals con 4–6 surcos en forma de “U” (Fig. 5C); alerón con base triangular (Fig. 4G)
 *G. gilbertae* Böggemann & Fiege, 2001 (G)

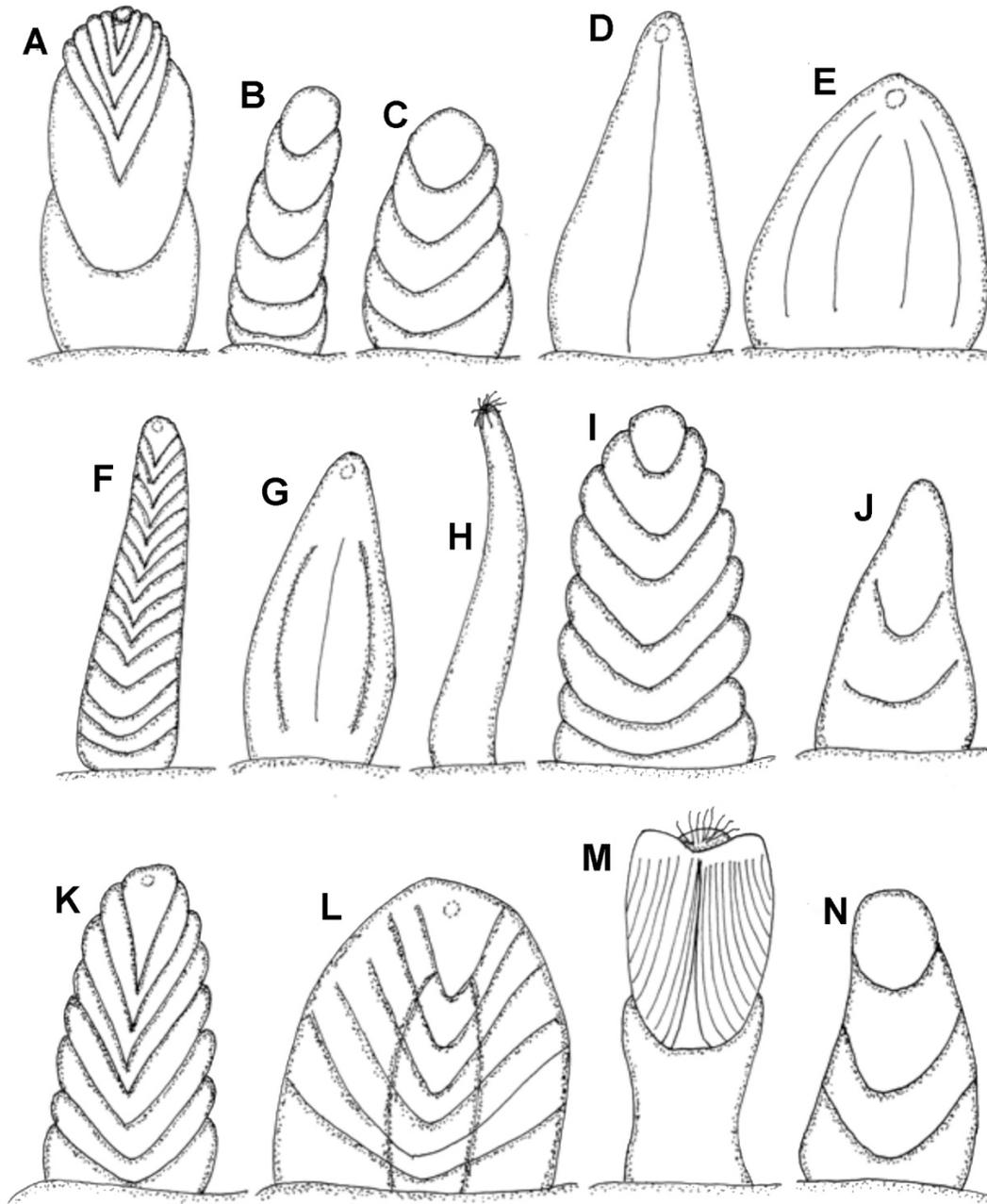


Figura 5. Distintos tipos de papilas faríngeas.

- 7(6) Papilas faríngeas cónicas, con un surco longitudinal medio (Fig. 5D) y ovals sin surcos (Fig. 5E); lóbulo presetal notopodial mayor que el neuropodial en parapodios medios y posteriores *G. guatemalensis* Böggemann & Fiege, 2001 (P)
- Papilas faríngeas con tres tipos: digitiformes, cónicas u ovals; lóbulo presetal neuropodial mayor que el notopodial 8
- 8(7) Papilas faríngeas digitiformes, con hasta tres surcos o sin ellos 9
- Papilas faríngeas digitiformes, con 6-20 surcos en forma de "U" (Fig. 5F), las cónicas con un surco longitudinal medio (Fig. 5G)..... *G. brevicirris* Grube, 1870⁵ (G, C, P)

- 9(8)** Papilas faríngeas digitiformes con hasta tres surcos en forma de "U", papilas ovales con dos surcos longitudinales laterales bien marcados y un reborde longitudinal central *G. unicornis* Lamarck, 1818 (P)
 – Papilas faríngeas digitiformes muy delgadas, con un surco longitudinal medio, las cónicas con un reborde longitudinal medio *G. tessellata* Ehlers, 1863 (G, C, B, P)
- 10(5)** Branquias globosas o en forma de ampolla (Fig. 4A), sitas en posición dorsal, presentes a partir de los setígeros 19–28; papilas faríngeas cónicas, con 4–9 surcos en forma de "U" (Fig. 5I), y ovales, con 4–8 surcos similares *G. robusta* Ehlers, 1868 (P)
 – Branquias de otro tipo **11**
- 11(10)** Branquias retráctiles **12**
 – Branquias no retráctiles **13**
- 12(11)** Branquias desde el setígero 14–15; papilas faríngeas cónicas con tres surcos en forma de "U" (Fig. 5N) *G. pacifica* Kinberg, 1866 (B, P)
 – Branquias desde el setígero 7–22; papilas faríngeas cónicas con dos surcos en forma de "U" (Fig. 5J) *G. americana* Leidy, 1855 (G, C, B, P)
- 13(11)** Papilas faríngeas terminadas en forma de uña (Fig. 5M) **14**
 – Papilas faríngeas de otro tipo, cónicas con 4–8 surcos (Fig. 5K), y ovales con 3–6 surcos (Fig. 5L), en ambos tipos, los surcos basales en forma de "U", los apicales en forma de "V"; dos branquias simples: una dorsal y otra ventral *G. dibranchiata* Ehlers, 1868 (G, C, B, P)
- 14(13)** Todos los parapodios birrámeos con dos lóbulos postsetales **15**
 – Parapodios anteriores con un lóbulo postsetal triangular, parapodios medios y posteriores con un lóbulo notopodial triangular y un neuropodial redondeado
 *G. macrobranchia* Moore, 1911 (B, P)
- 15(14)** Branquias desde la región anterior hasta cerca del extremo posterior, mejor desarrolladas en la parte media, y extendidas mucho más allá del lóbulo presetal
 *G. tridactyla* Schmarda, 1861 (C, P)
 – Branquias limitadas a la mitad anterior del cuerpo, mejor desarrolladas en la parte media y extendidas mucho más allá del lóbulo presetal
 *G. prosobranchia* Böggemann & Fiege, 2001 (C, P)

Hemipodia **Kinberg, 1865**

- 1** Papilas faríngeas con numerosos surcos en forma de "U" **2**
 – Papilas faríngeas con un surco medio longitudinal (Fig. 6B-C); cirro ventral en parapodios anteriores cónico, en los posteriores elongado, delgado, triangular a digitiforme
 *H. simplex* (Grube, 1857) (P)
- 2(1)** Lóbulo presetal delgado, triangular a digitiforme, con un proceso distal digitiforme **3**
 – Lóbulo presetal de parapodios medios relativamente ancho, más o menos triangular, sin proceso digitiforme distal; cirro ventral cónico a oval; papilas faríngeas digitiformes, con 4–40 surcos (Fig. 6D–E) *H. californiensis* (Hartman, 1938) (B, P)

- 3(2) Proceso digitiforme distal del lóbulo presetal aparece desde parapodios medios; cirro ventral de parapodios anteriores cónicos, transformándose a ovales; en parapodios posteriores delgados, triangulares a digitiformes; papilas faríngeas digitiformes con 14–40 surcos (Fig. 6F), las cónicas con 7–16 surcos (Fig. 6G) *H. pustatula* (Friedrich, 1956) (P)
- Proceso digitiforme distal del lóbulo presetal aparece desde los parapodios anteriores; cirro ventral cónico a oval; papilas faríngeas digitiformes con 15–34 surcos, las cónicas con 15–18 surcos (Fig. 6H) *H. armata* (Hartman, 1950) (P)

Comentarios

- (1) *Glycera papillosa* Grube, 1857 fue reportada por Domínguez-Castanedo *et al.* (2012) para Campeche. La especie se describió para Valparaiso, Chile y su material tipo está perdido. Esta especie fue determinada por Böggemann (2002) como *nomen dubium* por lo que no se incluye en la clave.
- (2) Fue sinonimizada con *Glycera longipinnis* Grube, 1878 por Böggemann (2002). En WoRMS (Read & Fauchald 2020) aún reconocen como válida *G. longipinnis*
- (3) Fue sinonimizada con *Glycera tenuis* Hartman, 1944 por Böggemann 2002. En WoRMS (Read & Fauchald 2020) aún reconocen como válida *G. tenuis*. Böggemann (2002) indicó que la localidad tipo es desconocida, pudiendo ser el Golfo de México o el Caribe.
- (4) Böggemann (2002) sinonimizó *Hemipodus mexicanus* Chamberlin, 1919 y *Glycera profundus* Chamberlin 1919 con *G. branchiopoda*. En WoRMS (Read & Fauchald 2020) reconocen aún como válida a *G. profundus*.
- (5) No hay certeza sobre la ubicación de la localidad tipo, se atribuye al Océano Indico.

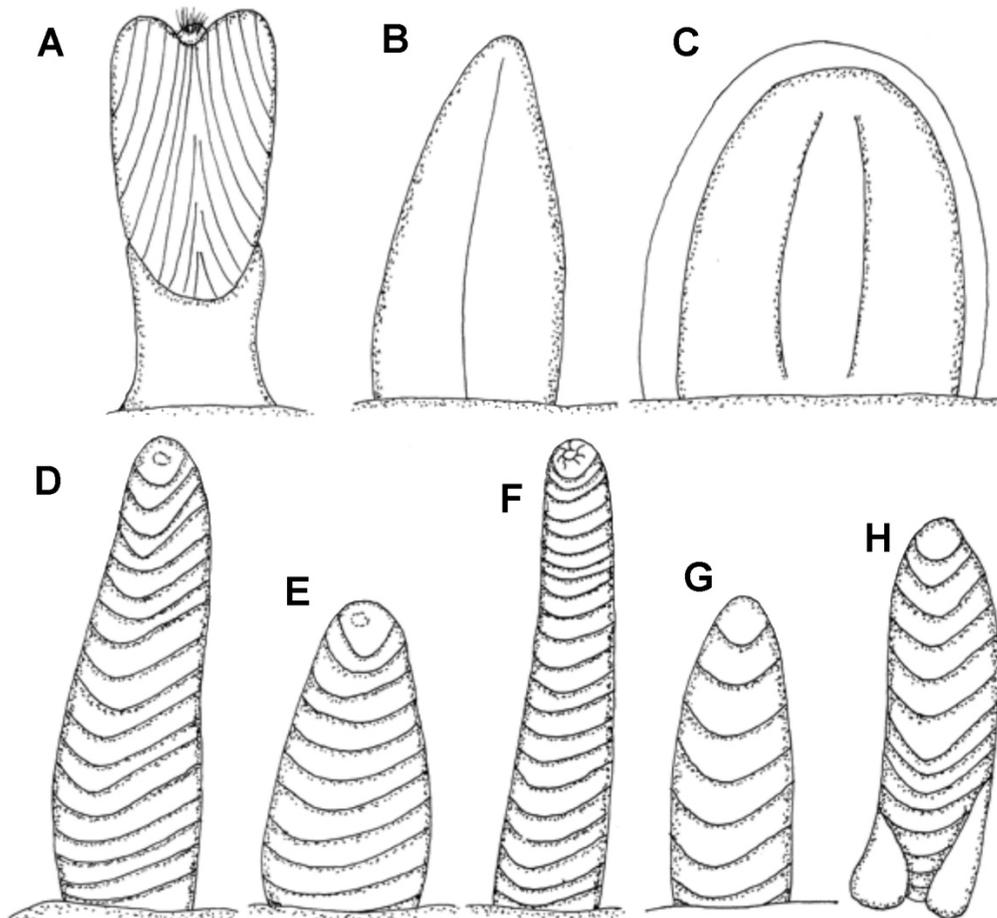


Figura 6. Distintos tipos de papilas faríngeas.

Agradecimientos

Agradecemos a Osmar Araujo Leyva (Instituto de Investigaciones Oceanológicas) por las sugerencias vertidas a este capítulo. Esta edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto “Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México” financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Ambrose WG Jr. 1984. Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structure of a soft-bottom community in a Maine estuary. *J Exp Mar Biol Ecol* 81(2):115–145.
- Böttgemann M. 2002. Revision of the Glyceridae Grube, 1850 (Annelida: Polychaeta). *Abhand Sencken natur Gesell* 555:1–249.
- Böttgemann M. 2006. Worms that might be 300 million years old. *Mar Biol Res* 2:130–135.
- Böttgemann M & Fiege, D. 2001. Description of seven new species of the genus *Glycera* Savigny, 1818 (Annelida: Polychaeta: Glyceridae). *Ophelia* 54(1) 29–49.
- Brusca RC & Brusca GJ. 2003. *Invertebrates*, 2nd edition, Sinauer Associates Inc. Massachusetts.
- Cole VJ, Chick RC & Hutchings PA. 2018. A review of global fisheries for polychaete worms as a resource for recreational fishers: diversity, sustainability and research needs. *Rev Fish Biol Fisheries* <https://doi.org/10.1007/s11160-018-9523-4>
- Cuéllar-Mercado DM, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2019. Composition, richness and taxonomic diversity of Polychaete assemblages from La Paz and adjacent oceanic areas of the Southern Gulf of California. *Reg Stud Mar Sci* 28, 100576. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100576>
- Dean D. 1978. The swimming of bloodworms (*Glycera* spp.) at night, with comments on other species. *Mar Biol* 48:99–104.
- Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3596:1–86.
- Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortés J. 2012. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. *Pac Sci* 66(3):347–386.
- Dean HK. 2017. Some intertidal and shallow water polychaetes of the Caribbean coast of Costa Rica. *Rev Biol Trop* 65(1):127–152.
- Díaz-Castañeda V, de León-González JA & Solana-Arellano E. 2014. Biodiversity of polychaete assemblages in a highly productive lagoon located in Baja California Sur, Mexico. *Procc Biol Soc Wash* 127(2):406–422.
- Díaz-Castañeda V & Valenzuela Solano S. 2009. Polychaete fauna in the vicinity of bluefin tuna sea-cages in Ensenada, Baja California, Mexico. *Zoosymposia* 2:505–526.
- Domínguez-Castanedo N, Hernández-Alcántara P, Solís-Weiss V & Granados Barba A. 2012. Distribution of polychaete feeding guilds in sedimentary environments of the Campeche Bank, Southern Gulf of Mexico. *Helg Mar Res* 66:469–478.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. *Nat Hist Mus Los Angeles Co, Sci Ser* 28:1–188.
- Fauchald K, Granados-Barba A & Solís-Weiss V. 2009. 37 Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico. *In: Felder DL & DK Camp (eds) Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota. Vol 1 Biodiversity. Texas A&M University Press.*
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Annual Rev* 17:193–284.
- Fauchald K & Rouse GW. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zool Scrip* 26:71–138.
- Ferrando A & Méndez N. 2011. Effects of organic pollution in the distribution of annelid communities in the Estero de Urías coastal lagoon, Mexico. *Sci Mar* 75(2):351–358.
- García-Garza ME, Torres-Manríquez I, Tovar-Hernández MA & de León-González JA. 2019. First record of *Glycera guatemalensis* and *G. sphyrabrancha* (Annelida: Glyceridae) from Western Mexico. *Rev Biol Trop* 67(S5):63–69.
- Gilbert KM. 1984. Family Glyceridae Grube, 1850. pp 1–26, chapter 32 *In JM Uebelacker & PG Johnson (eds). Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Mobile: Barry A. Vittor & Associates, Mobile, Alabama.*
- Grube E. 1850. Die Familien der Anneliden. *Archiv für Natur Jahrg* 161:249–364.
- Grube E. 1951. Die Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. Ein systematischer Versuch. *Verlag Nicolai Buch* 1–164.
- Hartman O. 1950. Goniadidae, Glyceridae and Nephtyidae. *Allan Hancock Pac Exped* 15(1):1–181.
- Hernández-Alcántara P, Cuéllar-Mercado DM, Barbosa-López A & Solís-Weiss V. 2017. Spatial patterns of species richness and taxonomic composition of polychaetes along the Baja California Peninsula, Eastern Pacific. *J Mar Biol Ass UK* 97:1037–1049.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Annu Rev Mar Sci* 7:497–520.
- Kinberg JGH. 1865. *Annulata nova. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar* 22(4):239–258.
- Le Loc'h F, Hily C & Grall J. 2008. Benthic community and food web structure on the continental shelf of the

- Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis. *J Mar Sys* 72:17–34.
- Miranda-Salinas AV, García-Garza ME & de León-González JA. 2016. Registros nuevos de poliquetos (Annelida) de la zona costera de isla del Carmen, Campeche, México. *Rev Mex Biod* 87:1212–1224.
- Murphy EAK & Dorgan KM. 2011. Burrow extension with a proboscis: mechanics of burrowing by the glycerid *Hemipodus simplex*. *J Exp Biol* 214:1017–1027.
- Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ. 2019. Progress and perspectives in the discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. *Helgol Mar Res* 73:4.
- Pleijel F. 2001. 24 Glyceriformia Fauchald, 1977. In: *Polychaetes* (Rouse GW & Pleijel F). Oxford University Press.
- Prado-Navarro A, Díaz-Castañeda V, Leija-Tristán A & de León-González JA. 2016. Composición y estructura de las comunidades de poliquetos (Annelida) asociadas a fondos blandos de la costa occidental de la península de Baja California, México. *Rev Mex Biod* 87:74–85.
- Read G. & Fauchald K. (Ed.) (2020). World Polychaeta database. Glyceridae Grube, 1850. Accessed through: World Register of Marine Species at: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=952> on 2020-01-28
- Richter S, Helm C, Meunier FA, Hering L, Campbell LI, Drukewitz SH, Undheim EAB, Jenner RA, Schiavo G & Bleidorn C. 2017. Comparative analyses of glycerotoxin expression unveil a novel structural organization of the bloodworm venom system. *BMC Evol Biol* 17(64) DOI 10.1186/s12862-017-0904-4
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scrip* 26(2):139–204.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. *An Inst Biol Ser Zool UNAM* 75(1):9–97.
- Sibaja-Cordero JA, Camacho-García YE, Azofeifa-Solano JC & Alvado-Arraz B. 2019. Ecological patterns of macrofauna in sandy beaches of Costa Rica: A Pacific- T Caribbean comparison. *Estuarine Coast Shelf Sci* 112:94–104.
- Struck T. 2019. 2 Phylogeny. In: *Annelida, Handbook of Zoology*, Vol. 1, Basal groups and Pleisto-Annelida, Sedentaria I. Purschke G, Böggemann M, & Westheide W (eds). De Gruyter, Germany.
- Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA. 2019. Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. *Rev Mex Biod* 90:e902764.
- Villalobos Guerrero TF & Molina-Acevedo IC. 2014. Lista de especies y estado del conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta de Sinaloa, Golfo de California. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 53(1):79–109.
- Villamar F. 2013. Estudio de los poliquetos (gusanos marinos) en la zona intermareal y submareal de la bahía de Manta (Ecuador), y su relación con algunos factores ambientales, durante marzo y agosto del 2011. *Acta Ocean Pac. INOCAR* 18(1):117–130.
- von Reumont BM, Campbell LI, Richter S, Hering L, Sykes D, Hetmanl J, Jenner RA & Bleidorn C. 2014. A Polychaete's Powerful Punch:VenomGland Transcriptomics of *Glycera* Reveals a Complex Cocktail of Toxin Homologs. *Gen Biol Evol* 6(9):2406–2423.
- Whittle AC & Zahid ZR. 1974. Fine Structures of Nuchal Organs in some Errant Polychaetous Annelids. *J Morph* 144(1):167–184.
- Wilson RS. 2000. Family Glyceridae En: Beesley PL, Ross GJ. & Glasby C. (Eds). *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia Vol. 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publishing: Melbourne, xii, 465 pp.

TABLA. Especies de Glyceridae registradas en América tropical.

ESPECIE	LOCALIDAD TIPO	REGISTROS
<i>Glyceria americana</i> Leidy, 1855	Rhode Island, EUA	G: norte del Golfo de México (Gilbert, 1984) C: Colombia, Cuba, St. Croix, México, Venezuela (Dean 2012, listado). México (Domínguez-Castanedo <i>et al.</i> 2012). B: México (Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa 2004, listado, como <i>Glyceria rugosa</i> ; Díaz-Castañeda & Valenzuela-Solano 2009; Prado-Navarro <i>et al.</i> 2016). P: Colombia, Costa Rica, México, Panamá, Perú (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, algunos registros contenidos en él como <i>Glyceria rugosa</i>); Ecuador (Villamar 2013); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado; Tovar-Hernández <i>et al.</i> 2019, listado).
<i>Glyceria branchiopoda</i> Moore, 1911 ⁽¹⁾	Cabo Colnett (México) y Monterey Bay (EUA)	B: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado). P: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado; Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado).
<i>Glyceria brevicirris</i> Grube, 1870	Océano Indico ⁽²⁾	G: norte del Golfo de México (Gilbert, 1984 como <i>Glyceria abranchiata</i>). C: Antigua, Aruba, Barbados, Belice, Colombia, Cuba, Curaçao, Guadalupe, Jamaica, México, Panamá, Puerto Rico, St. Croix, Tobago, Trinidad, Venezuela (Dean 2012, listado); México (Domínguez-Castanedo <i>et al.</i> 2012). P: Panamá, Colombia, México, Ecuador, Costa Rica (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, algunos registros contenidos en él como <i>Glyceria abranchiata</i>); Costa Rica (Dean <i>et al.</i> 2012).
<i>Glyceria capitata</i> Örsted, 1842	Groenlandia	B: México (Díaz-Castañeda <i>et al.</i> 2014; Prado-Navarro <i>et al.</i> 2016). P: Costa Rica, México, Perú (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado).
<i>Glyceria dibranchiata</i> Ehlers, 1868	Massachussets Bay, EUA	G: norte del Golfo de México (Gilbert, 1984). C: Colombia, Cuba, Trinidad, Venezuela, Antillas Orientales (Dean 2012, listado). B: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado). P: Costa Rica, México, Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado, Tovar-Hernández <i>et al.</i> 2019, listado).
<i>Glyceria fallax</i> Quatrefages, 1850	Bréhat, Francia	P: Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, como <i>Glyceria gigantea</i>).
<i>Glyceria gilbertae</i> Böggemann y Fiege, 2001	Puerto Isabel, Texas, EUA	G: EUA y México (como <i>Glyceria</i> sp. E en Gilbert, 1984; no hay registros adicionales desde su descripción.).
<i>Glyceria guatemalensis</i> Böggemann y Fiege, 2001	Puerto San José, Guatemala	P: Guatemala (Böggemann & Fiege, 2001); Golfo de California (García-Garza <i>et al.</i> 2019).

<i>Glycera lapidum</i> Quatrefages, 1866	Berwick Bay, Inglaterra	G: EUA (Böggemann 2002 no incluido en Dean 2012). P: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado; Hernández-Alcántara <i>et al.</i> 2017; Tovar-Hernández <i>et al.</i> 2019, listado).
<i>Glycera macrobranchia</i> Moore, 1911	San Diego, California	B: México (Böggemann 2002, no incluida en Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004). P: El Salvador (Böggemann 2002 no incluida en Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004); México (Ferrando & Méndez 2011).
<i>Glycera mexicana</i> (Chamberlin, 1919)	Pacífico mexicano	P: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, como <i>Hemipodus mexicanus</i>).
<i>Glycera oxycephala</i> Ehlers, 1887 ⁽³⁾	Barbados ⁽⁴⁾	C: Barbados, Costa Rica, Cuba, Dominica, Española, Estados Unidos, Haití, Panamá (Dean 2012, listado). B: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado); Díaz Castañeda & Valenzuela-Solano (2009); Díaz Castañeda <i>et al.</i> (2014) como <i>G. tenuis</i> ; Prado-Navarro <i>et al.</i> 2016. P: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
<i>Glycera pacifica</i> Kinberg, 1866	Eimeo, Society Islands, Océano Pacífico	G: México (Miranda Salinas <i>et al.</i> 2016). B: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado). P: México, Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
<i>Glycera papillosa</i> Grube, 1857 ⁽⁵⁾ (<i>nomen dubium</i>)	Chile	G: norte del Golfo de México (Gilbert, 1984); México (Domínguez-Castanedo <i>et al.</i> 2012). P: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
<i>Glycera prosobranchia</i> Böggemann y Fiege, 2001	Río Chagres, Fuerte San Lorenzo, Panamá	C: Panamá (Dean 2012, listado). P: México, Panamá, Costa Rica (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
<i>Glycera robusta</i> Ehlers, 1868	San Francisco y Mendocino, California, EUA	G: norte del Golfo de México (Gilbert, 1984) P: Costa Rica, México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
<i>Glycera sphyrabranchia</i> Schmarda, 1861 ⁽⁶⁾	Jamaica	G: norte del Golfo de México (Gilbert, 1984). C: Aruba, Belice, Cuba, Curaçao, Estados Unidos, Honduras, Jamaica, Panamá, Tobago, Trinidad, Venezuela (Dean 2012, listado). P: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, García-Garza <i>et al.</i> 2019).
<i>Glycera tessellata</i> Ehlers, 1863	Lussin Piccolo, Croacia	G: norte del Golfo de México (Gilbert, 1984). C: Colombia, Cuba, Curaçao, México, Panamá, Puerto Rico, Venezuela (Dean 2012, listado). B: México (Díaz-Castañeda & Valenzuela-Solano 2009; Díaz-Castañeda <i>et al.</i> 2014; Prado-Navarro <i>et al.</i> 2016). P: México, Perú, Costa Rica (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado); Tovar-Hernández <i>et al.</i> 2019, listado).

<i>Glyceria tridactyla</i> Schmarda, 1861	Océano Atlántico	C: Trinidad (Dean 2012, listado). P: Costa Rica, México, Perú (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, como <i>Glyceria convoluta</i>); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado).
<i>Glyceria unicornis</i> Savigny en Lamarck, 1818	Desconocida	B: México (Díaz-Castañeda <i>et al.</i> 2014 como <i>G. rouixii</i>). P: México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado, como <i>G. rouixii</i>).
<i>Glycerella magellanica</i> (McIntosh, 1885)	Estrecho de Magallanes	C: Barbados (Böggemann 2002 no incluido en Dean 2012).
<i>Hemipodia armata</i> (Hartman, 1950)	Bahía Petatlán, Guerrero, Pacífico mexicano	C: Colombia, Costa Rica (Dean 2012, listado). P: descripción original.
<i>Hemipodia californiensis</i> (Hartman, 1938)	California, EUA	C: Cuba, Venezuela (Dean 2012, listado). B: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado). P: México, El Salvador (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
<i>Hemipodia pustatula</i> (Friedrich, 1956)	El Salvador	C: Costa Rica (Dean 2012, listado; Dean 2017). P: El Salvador, Costa Rica, México, Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, algunos registros contenidos en él como <i>Hemipodus ciliatus</i>); Costa Rica (Dean <i>et al.</i> 2012).
<i>Hemipodia simplex</i> (Grube, 1857)	Pacífico sur	C: EUA (Böggemann 2002 no incluido en Dean 2012). P: Costa Rica, México, Panamá (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado, como <i>Hemipodus borealis</i> ; México (Cuéllar-Mercado <i>et al.</i> 2019); México (Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo 2014, listado); Costa Rica (Sibaja-Cordero <i>et al.</i> 2019).

22. Goniadidae Kinberg, 1866

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

Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas
jesus.deleongn@uanl.edu.mx

Introducción

Goniadidae incluye a poliquetos excavadores muy activos de cuerpo largo y cilíndrico (Fig. 1A). Se caracterizan por presentar un prostomio cónico y anulado, y una faringe muscular muy distintiva, también larga, cilíndrica, cubierta de papilas (Fig. 1B-D) y equipada con un par de mandíbulas (macrognatos), con numerosas estructuras quitinosas en forma de dientes dispuestos en círculo (micrognatos) (Fig. 1E). La armadura de la faringe puede presentar como peculiaridad, unas hileras laterales de chevrones, que son piezas esclerotizadas y oscuras en forma de "V" (Fig. 1B-E).

La familia presenta una amplia distribución mundial, hallándose en todas las profundidades marinas. Los goniádidos habitan en galerías ya sea de manera temporal o permanente, y son carnívoros (Jumars *et al.* 2015). En algunos goniádidos los ganchos de los macro y micrognatos apuntan hacia atrás (Fig. 1E), por lo que no pueden ser utilizados para cazar a sus presas, pero posiblemente para asegurar a su presa dentro de su galería (Silberstein, 1987).

Por lo general, los goniádidos son confundidos con especies de la familia Glyceridae, por lo que están estrechamente relacionados. Si la faringe está evertida, es fácil distinguir las dos familias, los goniádidos solo tienen un par de mandíbulas (macrognatos) y un número variable de micrognatos dorsales y ventrales dispuestos en círculo (Fig. 1E), y a veces chevrones laterales (Fig. 1C-D), mientras que los glicéridos poseen cuatro mandíbulas dispuestas en cruz, cada una con un alerón que es una placa accesoria y conectadas a las glándulas de veneno (ver capítulo Glyceridae Grube, 1850 de este libro).

Los parapodios son también útiles para distinguir a los goniádidos, por lo general carecen

de lóbulos notopodiales en los setígeros anteriores y, en los posteriores generalmente presentan lóbulos bien desarrollados (excepto en *Progoniada*); mientras que en los glicéridos los lóbulos notopodiales están presentes a lo largo del cuerpo en *Glycera* y *Glycerella*, pero *Hemipodia* carece completamente de lóbulos notopodiales.

Sistemática

La primera especie descrita en el grupo fue *Goniada eremita* Audouin y Milne-Edwards, 1833, de Nice, Francia; junto con *Glycera* y *Nephtys*, fue incluida en el grupo denominado "Nereidins non tentaculés". Más tarde, Grube (1850, 1851) estableció la familia Glyceridae como Glyceria, para incluir dos géneros *Glycera* y *Goniada* dentro del suborden Rapacia.

Posteriormente, Kinberg (1866) precisó que había caracteres distintivos de ambos géneros que permitían el reconocimiento de dos familias diferentes, por lo que Goniadidae y Glyceridae deberían separarse. Esta separación fue controversial por un tiempo, pero Hartman (1950) reconoció las familias Glyceridae y Goniadidae destacando los caracteres que las definen actualmente.

Fauchald (1977) agrupó a Glyceridae y Goniadidae dentro de Glyceriformia. Ambas familias se ubican dentro de Phyllodocida (Rouse & Fauchald 1997, Zrzavý *et al.* 2009, Struck *et al.* 2011, Struck 2019), pero también hay hipótesis en las que los goniádidos muestran afinidades con Lumbrineridae y Onuphidae (Rousset *et al.* 2007; Struck *et al.* 2011).

Böggemann (2005) hizo la revisión mundial de la familia, trabajo que sigue siendo la principal obra de referencia en el estudio de estos

gusanos hasta nuestros días. Su revisión incluye numerosas especies con amplia distribución. Por ejemplo, *Goniada maculata*, una especie descrita para Prope Hellebaek (Dinamarca), fue registrada en el Atlántico Norte, en el Gran Caribe, en el Mar de Barents, el Mediterráneo, el Atlántico sur, el Mar de Bering, el Pacífico norte y el Pacífico sureste, desde la zona de intermarea hasta los 3859 m de profundidad. Quizá, como ocurre en otras familias, el uso de herramientas moleculares y el estudio detallado de la variabilidad ontogenética permitirá en un futuro definir los límites de las especies de goniádidos y aclarar su distribución.

Actualmente se reconocen 90 especies y 12 géneros; sin embargo, en WoRMS (Read & Fauchald, 2020) no se reconocen nueve especies ni el género *Ophiogoniada* propuestos por Böggemann (2005) pero sí en una versión previa de World Polychaeta Database aún disponible en línea (Read & Fauchald, 2018). Desde que se publicó la primera edición de este capítulo (de León-González & García-Garza 2009), la familia no ha tenido cambios significativos, pues no se han establecido nuevas especies o géneros de goniádidos, ni se han realizado nuevas revisiones. Únicamente existen registros en listados taxonómicos y estudios ecológicos regionales. Para América tropical se han reportado 28 especies en siete géneros (Tabla).

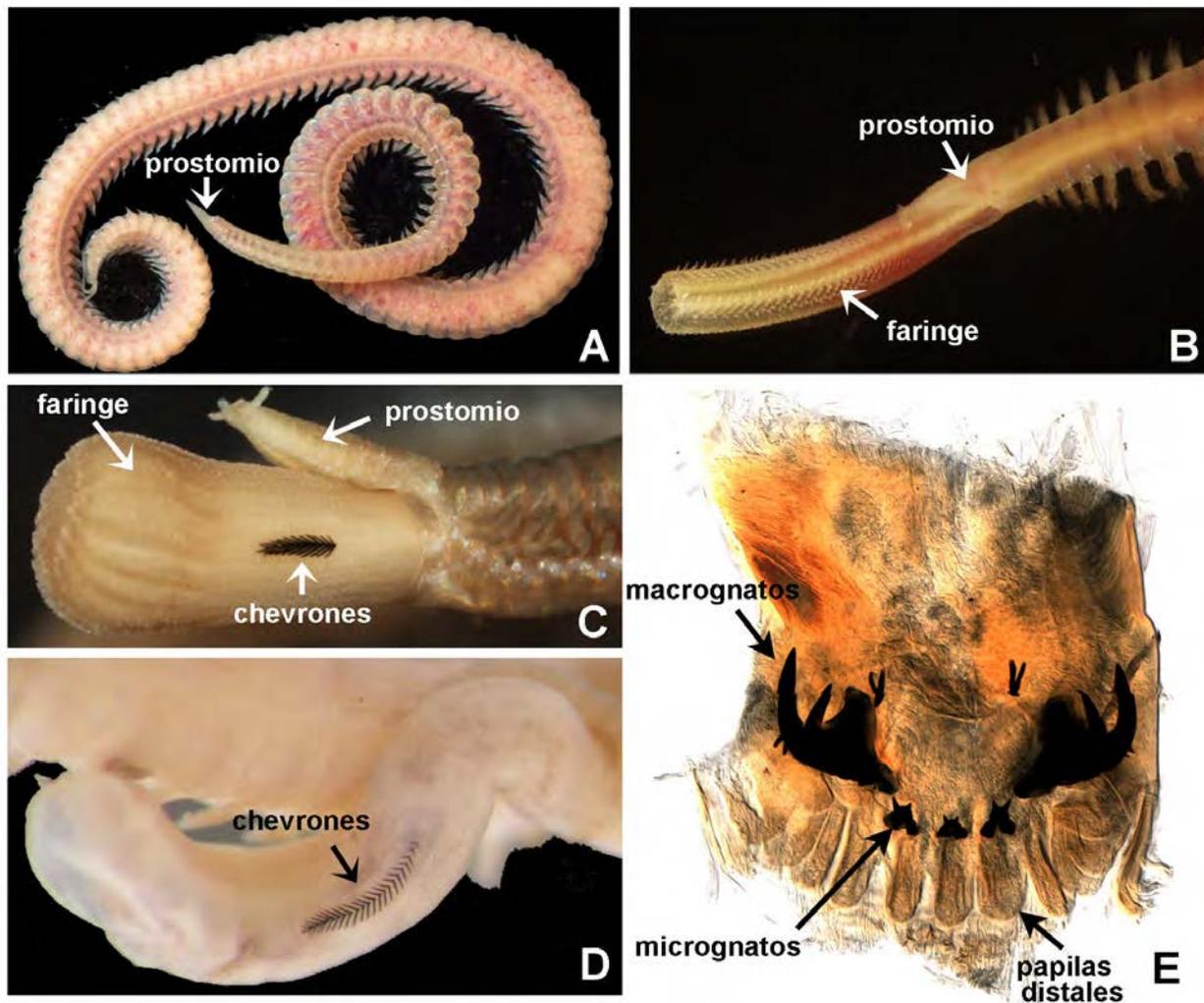


Figura 1. Cuerpo de un goniádido, faringe y estructuras accesorias. A) Cuerpo completo, B–D) prostomios y faringes evertidas, E) macrognatos, micrognatos y papilas distales. Fuentes: A) Geoffrey Read, NIWA, vía Twitter, B) Andrew Mackie, National Museum Wales, vía Twitter, C) Southern California Coastal Water Research vía Encyclopedia of Life, D) Tim Worsfold, APEM Ltd, vía WoRMS, E) D. Drew, Yale Peabody Museum of Natural History vía WoRMS.

Morfología

El cuerpo de los goniádidos es alargado y cilíndrico (Fig. 1A). Su talla oscila entre 1 cm hasta 1 m (Böggemann 2005).

Los caracteres más importantes para la identificación de las especies se localizan en la faringe: forma, número y arreglo de los macrognatos y micrognatos, presencia y número de chevrones, la estructura y distribución de las papilas faríngeas, forma de los parapodios en las diferentes regiones del cuerpo, así como el número y forma de lóbulos pre y potsetales, y la forma y posición de las setas.

Región cefálica. El prostomio es cónico y tiene un número variado de anillos, de los cuales el basal tiene un par de órganos nucales y el terminal dos pares de apéndices prostomiales (Fig. 2A). Los órganos nucales consisten en un par de estructuras sensoriales ciliadas epidérmicas, localizadas dorsalmente en la región posterior del prostomio; sin embargo, no son visibles fácilmente en juveniles. Los apéndices prostomiales son considerados junto a los órganos nucales como quimiorreceptores (Whittle & Zahid 1974). Algunas especies pueden presentar un par de ojos subdermales en posición subdistal y/o basal. Esta característica es de importancia taxonómica en algunas especies de *Goniada*, pero en algunos casos estos pueden estar ocultos por el integumento, e inclusive perderse en el estado adulto o desaparecer por efecto de la fijación. El peristomio está limitado al segmento donde se encuentra la abertura oral (Fauchald & Rouse 1997; Rouse y Pleijel 2001).

Faringe. Los goniádidos tienen una faringe muscular fuerte, la cual es eversible, típica del Orden Phyllococida (Dales 1962; Purschke 1988). La faringe está constituida por un anillo de papilas terminales suaves, macro y/o micrognatos, numerosas papilas faríngeas y algunas veces chevrones adicionales (Figs. 1B–E, 2A–D).

Hartman (1950) dividió la superficie externa de una faringe evertida en áreas bien definidas de la I a la VI (Fig. 2D). Para distinguirlas es necesario visualizar la faringe manteniendo la parte dorsal hacia arriba como se detalla a

continuación (Fig. 2D):

Área I: es simple, medio–dorsal, presenta de una a varias hileras de papilas pequeñas y cónicas, en forma de tetera, o cónicas a digitiformes con una placa terminal. *Goniadides* carece de papilas en esta área.

Área II: es pareada y dorso–lateral. Consiste en varias hileras de papilas (3, 5 o 6 hileras) dispuestas en series oblicuas y se numera de la siguiente forma: II–1 (dorsal) hasta la II–6 (lateral).

Área III: es pareada y lateral. Esta tiene entre una a varias hileras de papilas pequeñas, globulares a cónicas, en forma de canoa o rectangulares con picos laterales más o menos desarrollados.

Área IV: es pareada, latero–ventral. Tiene una hilera de papilas pequeñas y cónicas a globulares. Las papilas cónicas tienen una estructura en forma de “pata de pato” en el lado posterior.

Área V: es pareada, ventro–lateral. Tiene una hilera de papilas globulares a redondas, o cónicas con una estructura en forma de “pata de pato”, cónicas rectas, y usualmente con puntas bifidas o trifidas en la parte media de la faringe.

Área VI: es simple, medio–ventral. Siempre carece de papilas.

Papilas. Las papilas usualmente son duras, gruesas y esclerotizadas. Presentan depresiones subapicales en forma de taza que contienen paquetes de cilios cortos.

Las papilas distales están bien desarrolladas (Fig. 1E), cada una presenta una hilera de células sensoriales (Hartman 1950). Las papilas que cubren toda la superficie de la faringe son diminutas y presentan formas variadas dependiendo del género o la especie. Es necesario examinar las papilas en cada una de las áreas de la faringe, pues los tipos y formas varían de la zona dorsal a la ventral, tanto como de la zona basal a la terminal. Inclusive, se recomienda revisarlas desde diferentes ángulos, pues su forma puede variar dependiendo de su posición (Fig. 3A1–A3). La revisión de Böggemann (2005) incluye imágenes de las papilas de cada especie en todos los ángulos, por lo que se sugiere su uso.

En *Goniada* se pueden encontrar papilas en forma de corazón con una gran cantidad de variantes (Fig. 3A1, C1) y con márgenes lisos o dentados; en forma de campana (Fig. 3B1–B2, F1–F3); cónicas con el extremo anterior delgado y la

base ancha (Fig. 3D1–D2); en forma de corona con hasta 5 dientes superiores; globulares distalmente bifidas; y en forma de “tetera” (Fig. 3E1–E2).

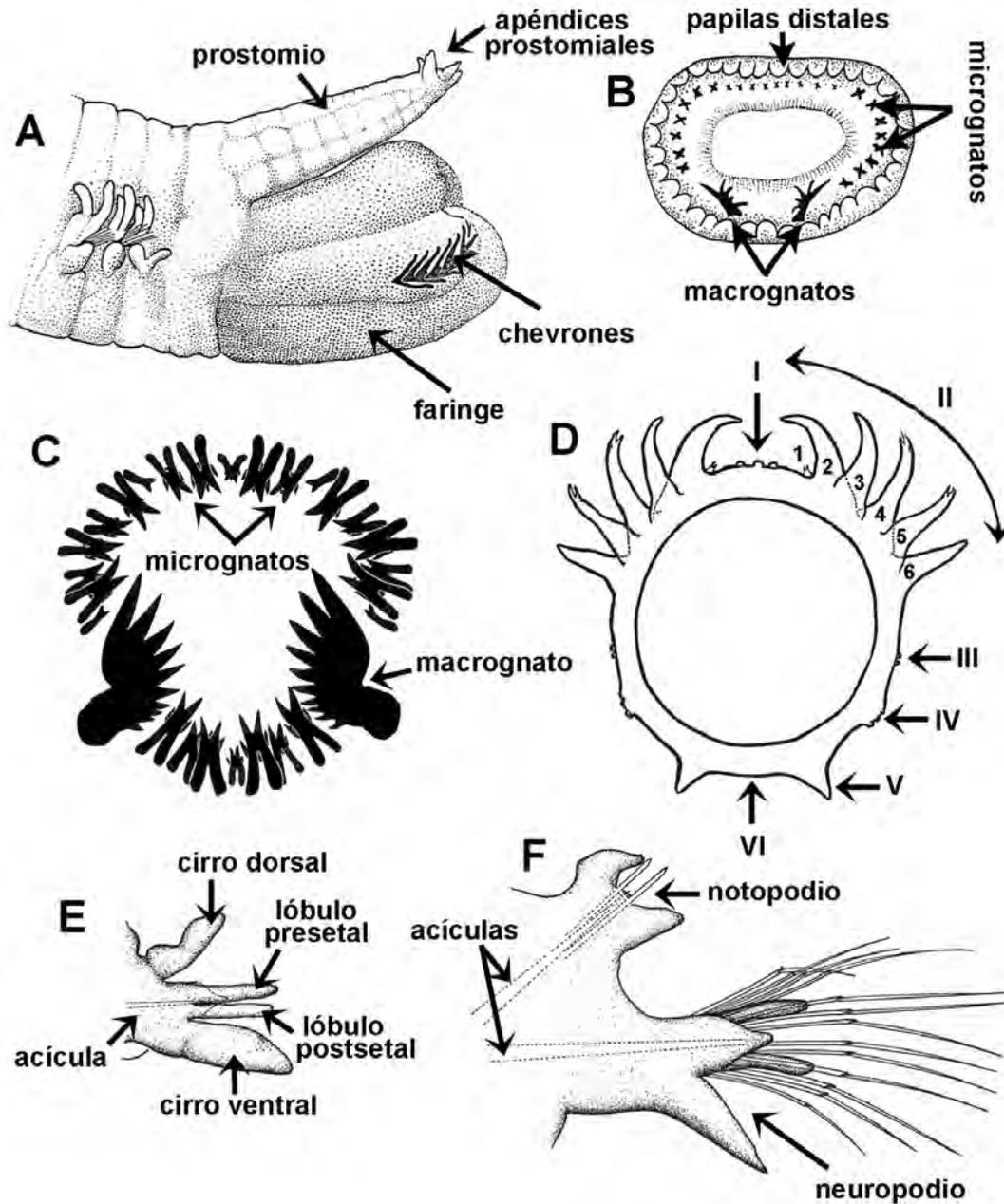


Figura 2. Prostomio, faringe y parápodos en Goniadidae. A) Prostomio y faringe en vista lateral, B) apertura distal de una faringe evertida en vista frontal mostrando la disposición de las papilas distales, macro y micrognatos, C) armadura mostrando los macro y micrognatos dorsales y ventrales, D) zonación de la faringe de acuerdo con Hartman (1950), E) parapodio unirámico, F) parapodio birámico. Modificadas de: A–B) Wilson 2001, C, E–F) Gallardo 1968, D) Hartman 1950.

En *Goniadella* además de las papilas en forma de corazón y distalmente bifidas, se encuentran otras alargadas y ligeramente curvas en forma de gancho (Fig. 4A). *Ophiogoniada* posee pocos tipos de papilas, entre las que se

encuentran las redondeadas (Fig. 4B) o en forma de campana (Fig. 3B1, F1), y las que tienen forma de "uña", de dos tipos, cortas y largas (Fig. 4C-D).

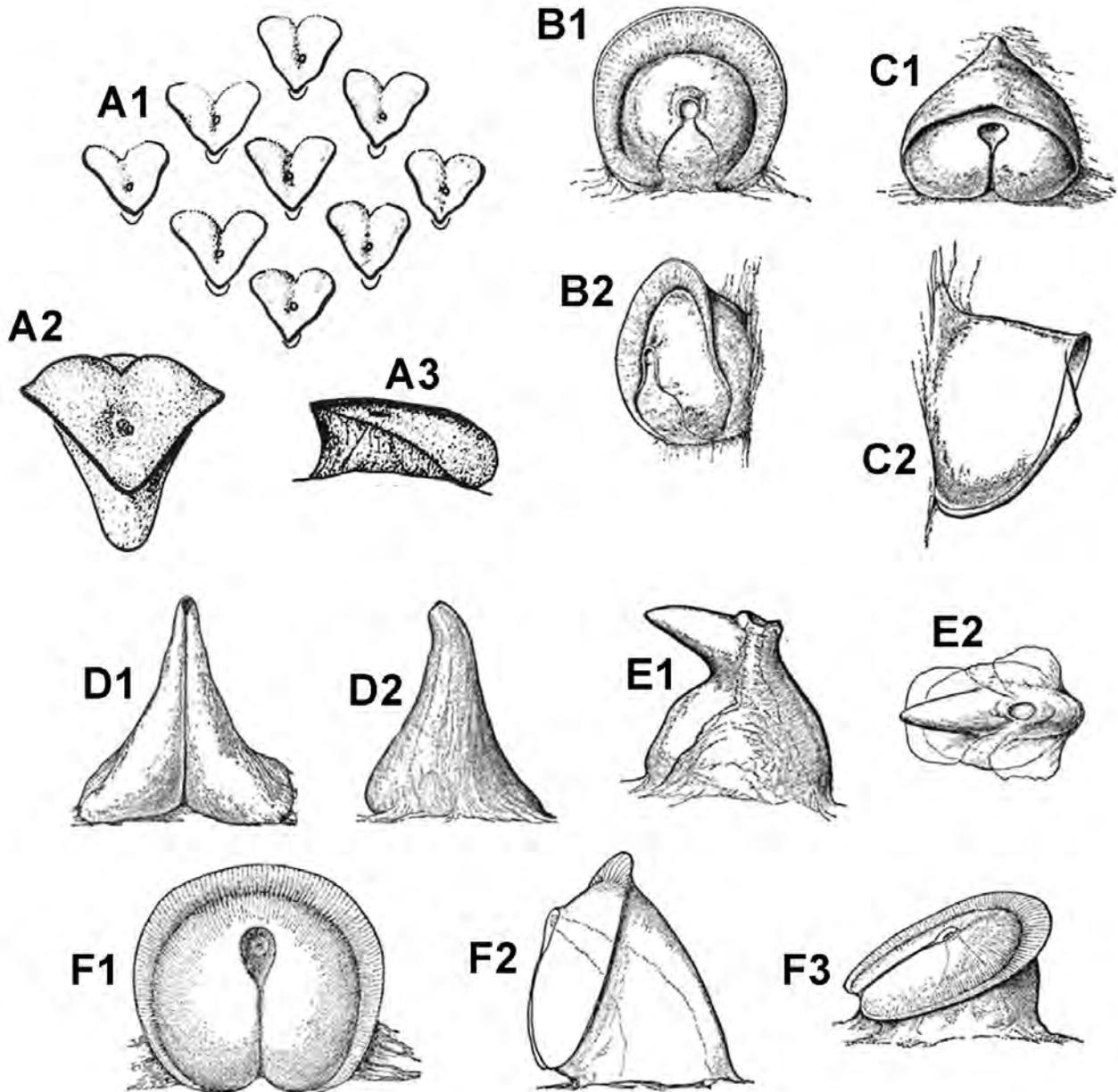


Figura 3. Papilas faríngeas. A) Forma de corazón, A1) vista apical, A2) vista frontal, A3) vista lateral, B) forma de campana, B1) vista frontal, B2) vista lateral, C) forma de corazón, C1) vista apical, C2) vista lateral, D) forma cónica, D1) vista frontal, D2) vista posterior, E) forma de tetra, E1) vista lateral, E2) vista apical, F) forma de campana, F1) vista frontal, F2) vista lateral con la base extendida, F3) vista lateral con la base retraída. Modificadas de: A) Gallardo (1968), B-F) Hartman (1950).

Goniadides, *Bathyglycinde* y *Glycinde* presentan papilas arregladas en 5 a 6 grupos longitudinales bien definidos, destacando los del grupo II que se dividen a su vez en 3 a 6 subgrupos: 3 subgrupos en *Goniadides*, y 6 en *Bathyglycinde* y *Glycinde*; *Bathyglycinde* tiene varios tipos de papilas, entre estos las del área I, donde aparecen algunas pequeñas tridentadas (Fig. 4E), y pedunculadas con una proyección distal en forma de placa (Fig.

4H, I). El área IV de algunas especies de *Glycinde* presenta papilas con proyecciones distales en forma de "pata de pato" con pedúnculo o sin él (Fig. 4J, K). El área V posee a su vez, varios tipos de papilas, las descritas anteriormente en forma de "pata de pato", algunas bidentadas con la base amplia (Fig. 4L) y, triangulares con la base muy amplia (Fig. 4M).

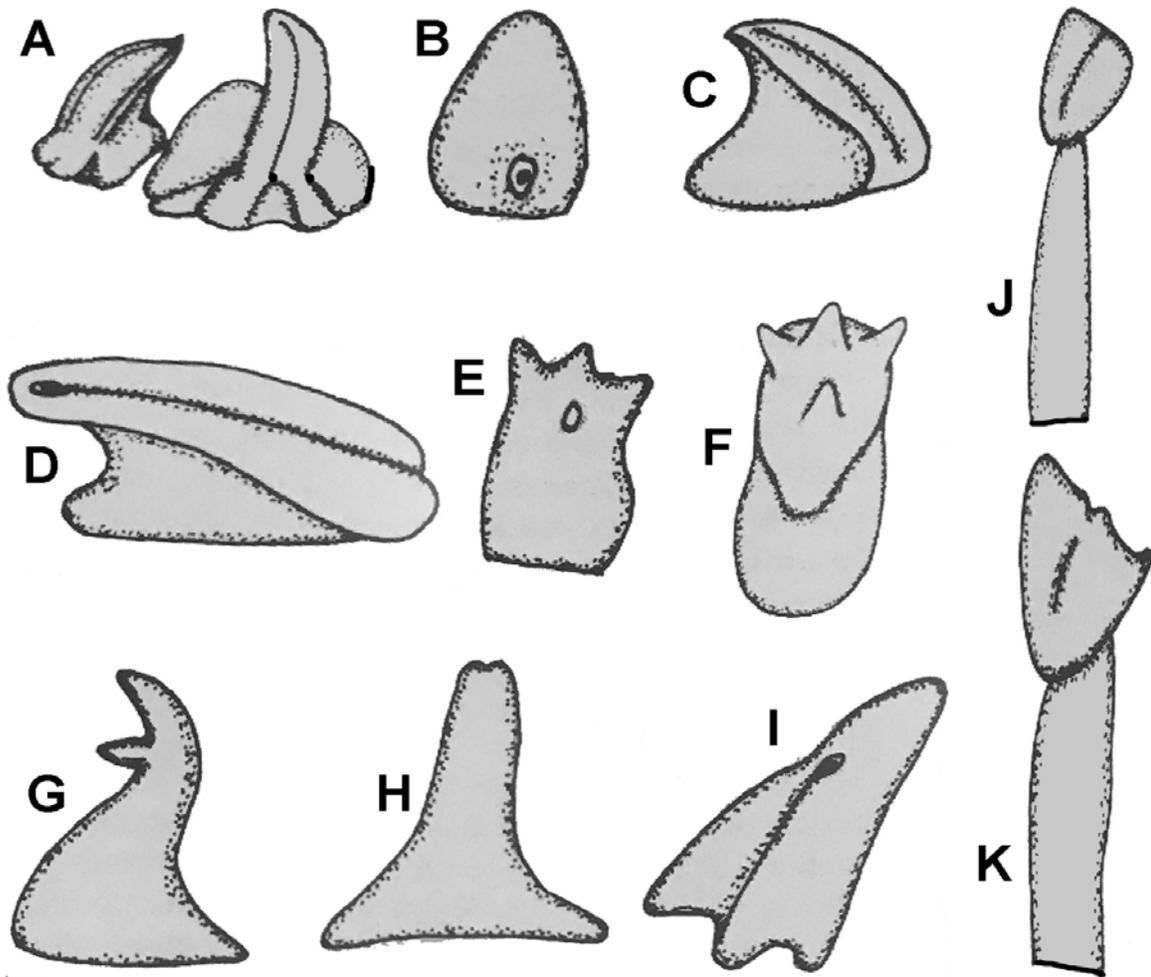


Figura 4. Tipos de papilas. A) en forma de gancho, B) oval, blobular a redondeada, C) uña corta, D) uña larga, E) tridentada, F) pedunculada en forma de pata de pato, G) bidentada con base amplia, H) triangular con base amplia, I) en forma de pata de pato sin pedúnculo, J-K) pedunculadas. Modificadas de: de León-González & García-Garza 2009.

Mandíbulas. Las mandíbulas presentan una coloración café a negro dependiendo del grado de madurez del espécimen y pueden ser observadas aunque la faringe no esté completamente evertida,

ya que la pared del cuerpo de los goniádidos es más o menos transparente, pero para la identificación es necesario diseccionarlas en caso de que este invertida.

Macrognatos y micrognatos. Las mandíbulas presentan un par de macrognatos (Fig. 5N) que tienen una zona basal embebida en el tejido de la faringe, y un número variable de micrognatos (Figs. 1E, 2B–C). Los macrognatos presentan dientes de diferente tamaño. Los micrognatos aumentan en número de acuerdo con el tamaño del ejemplar. Además, en algunos géneros se localizan líneas laterales de chevrones, cada uno en forma de “V” (Figs. 1C–D, 2A, 5O–Q).

Los micrognatos consisten de una pieza (simples) (Fig. 5A–I) o de dos piezas (compuestos) (Fig. 5J–M) y están dispuestos en una o varias hileras, formando un arco ventral y/o uno dorsal. La parte basal de los micrognatos está anclada al tejido mientras que las puntas están proyectadas hacia afuera. Por lo general el tamaño de los micrognatos decrece hacia la parte distal de la faringe cuando hay más de una hilera. El arco ventral de los micrognatos está ausente en algunas de las especies de *Bathyglycinde*, *Glycinde* y *Goniadides*. En algunas especies, el número de micrognatos puede presentar variación que podría ser dependiente de la edad de los especímenes.

Los micrognatos simples tienen formas bidentadas (en forma de “V” con dientes delgados o gruesos) (Fig. 5A–B, F), tridentadas (Fig. 5C), tetradentadas (Fig. 5D), en forma de corona (Fig. 5E), en forma de “X” (Fig. 5G), de “Y” invertida con puntas bífidas (Fig. 5H) o con forma de bastón con puntas bífidas (Fig. 5I). Algunas especies presentan en el arco dorsal cuatro pequeños micrognatos en forma de bastón, otros en forma de “H” o de “X”.

Los micrognatos compuestos presentan una pieza mayor en forma de “H” (Fig. 5J), “W” o “VV” dependiendo del número de cúspides que presenten, y de una pieza pequeña. Las piezas pequeñas tienen diferentes formas: con dos cúspides en forma de “v” (Fig. 5K), tres cúspides en forma de “w” (Fig. 5J, L) o cuatro cúspides en forma “vv” (Fig. 5M). Böggemann (2005) utilizó fórmulas para describir el arreglo y la forma de los micrognatos compuestos, por ejemplo: “H+v” (Fig. 5K), “H+w” (Fig. 5J, L), “H+vv” (Fig. 5M), “W+v/w/vv” o “VV+v/w/vv”.

Chevrones. Los chevrones son una serie de placas oscuras en forma de “V” (Fig. 1C–D), pueden ser visibles a través de la pared del cuerpo; estas estructuras están involucradas en la captura de la

presa. Se presentan sólo en los géneros *Goniada*, *Goniadella* y *Progoniada*. En la mayoría de las especies la forma de los chevrones es similar (Fig. 5O–Q), por lo cual no es un carácter distintivo, aunque no se ha evaluado su variabilidad de acuerdo con la ontogenia.

Segmentos. El cuerpo presenta numerosos segmentos que pueden ser uni, bi o trianulados. En *Goniadopsis* hay tubérculos distintivos dorsalmente a cada lado de los segmentos de la región media del cuerpo.

Cada segmento tiene usualmente un par de parapodios y setas asociadas bien desarrolladas en la parte media del cuerpo. Las estructuras parapodiales del primer segmento a menudo difieren en forma y tamaño de los siguientes. En numerosas especies el primer segmento es apodo y aqueto, con solo un par de pequeños cirros laterales que se presentan generalmente en organismos juveniles.

El cuerpo está dividido en una región anterior con parapodios unirrámeos (Fig. 2E), seguida de una región posterior con parapodios birrámeos (Fig. 2F) o subbirrámeos, a excepción de *Progoniada*, el cual tiene parapodios unirrámeos a lo largo del cuerpo. Pueden presentar una región media transicional con cambios graduales en los parapodios. Todos los parapodios tienen cirros dorsales y ventrales insertos en la base (Fig. 2E).

Parapodios. Presentan parapodios unirrámeos (Fig. 2E), subbirrámeos y/o birrámeos (Fig. 2F). El cambio puede ser abrupto entre los diferentes tipos, o presentarse una región media transicional que puede tener cambios graduales.

Los parapodios unirrámeos consisten de un cirro dorsal, un neuropodio con una acícula simple, uno o dos lóbulos presetales y un lóbulo potsetal, así como un cirro ventral (Fig. 2E). Los parapodios birrámeos tienen una acícula adicional en el notopodio, con sólo un lóbulo, o se encuentra subdividido en un lóbulo pre y postsetal en especímenes mayores (Fig. 2F). En el parapodio subbirrámeo el lóbulo notopodial está ausente y el notopodio está representado únicamente por una acícula y una seta.

Setas. Las setas no presentan gran diversidad, pero la forma y arreglo de los diferentes tipos son de

importancia genérica. Las notosetas forman fascículos más o menos densos de setas capilares simples que son delgadas, rectas o ligeramente curvadas (Fig. 6A), o setas aciculares, que en las especies de *Glycinde* son robustas y distalmente curvas (Fig. 6E–F). Las neurosetas son compuestas: espiníferos (Fig. 6C), falcíferos (Fig. 6D) y setas tipo “lira” (Fig. 6H).

Consideraciones para este capítulo

La tabla contiene los nombres de las especies registradas para América tropical hasta el primer trimestre de 2020, su localidad tipo (tan completa y específica como citada en la literatura

original) y los registros de acuerdo a cada una de las ecorregiones: Costa occidental de Baja California (B), Pacífico oriental tropical (P), Golfo de México (G), Gran Caribe (C), (Q) indica un registro cuestionable.

La gran mayoría de las referencias de las especies reportadas en América tropical se encuentran en las compilaciones de Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa (2004) para el POT y algunas para la PC; Dean (2012) para el GC; Fauchald *et al.* (2009) para el Golfo de México, aquí considerado dentro del GC; Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo (2014) y Tovar–Hernández *et al.* 2019 para el golfo de California (POT).

Clave a géneros

Modificada de Böggemann (2005)

- | | |
|--|--|
| 1 Faringe con chevrones (Fig. 1C–D) | 2 |
| – Faringe sin chevrones | 4 |
| 2(1) Neuropodios con falcíferos (Fig. 6D) y espiníferos (Fig. 6B–C); parapodios birrámeos (Fig. 2F) o subbirrámeos y/o unirrámeos (Fig. 2E) | 3 |
| – Usualmente todos los neuropodios con espiníferos (Fig. 6B–C); parapodios unirrámeos anteriores y birrámeos posteriores | <i>Goniada</i> Audouin & H Milne-Edwards, 1833 |
| 3(2) Parapodios birrámeos (Fig. 2F) o subbirrámeos | <i>Goniadella</i> Hartman, 1950 |
| – Todos los parapodios unirrámeos (Fig. 2E) | <i>Progoniada</i> Hartman, 1965 ... <i>P. regularis</i> Hartman, 1965 (C) |
| 4(1) Papilas faríngeas muy similares, en arreglo irregular; neurosetas en forma de “lira” (Fig. 6H) ... | <i>Ophiogoniada</i> Böggemann, 2005 <i>O. lyra</i> (Granados–Barba & Solís Weiss, 1997) ¹ (G) |
| – Papilas faríngeas de diferentes tipos, en arreglos longitudinalmente notorios: neurosetas de otro tipo | 5 |
| 5(4) Con parapodios birrámeos (Fig. 2F); notosetas capilares o aciculares | 6 |
| – Con parapodios subbirrámeos; notosetas aciculares rectas o ligeramente curvas | <i>Goniadides</i> Hartman–Schröder, 1960 |
| 6(5) Notosetas capilares (Fig. 6A) | <i>Bathyglycinde</i> Fauchald, 1972 |
| – Notosetas aciculares rectas o curvas (Fig. 6E–F)..... | <i>Glycinde</i> Müller, 1858 |

Comentario

- 1) *Ophiogoniada* fue establecido por Böggemann (2005) para *Ophioglycera lyra* Granados–Barba & Solís–Weiss, 1997, descrita para la sonda de Campeche (Golfo de México), reportada además por Böggemann (2005) para Alabama, Louisiana y Texas (Estados Unidos). *Ophiogoniadida* no es incluido en WoRMS (Read & Fauchald 2020).

Bathyglycinde Fauchald, 1972

- 1 Parapodios posteriores con dos lóbulos presetales neuropodiales; área faríngea II con 5 líneas de papilas 2
 – Parapodios posteriores con solo un lóbulo presetal neuropodial; área faríngea II con 6 líneas de papilas *B. profunda* (Hartman & Fauchald, 1971)¹ (C)
- 2(1) Faringe con numerosos micrognatos dorsales 3
 – Faringe con 6 micrognatos dorsales compuestos (H+v) (Fig. 5K); con 19–20 setíferos unirrámeos *B. mexicana* Fauchald, 1972 (P)
- 3(2) Prostomio con cuatro anillos irregulares poco notorios; 24–32 setíferos unirrámeos
 *B. lindbergi* (Uschakov, 1955) (P)
 – Prostomio sin anillos, con un par de surcos laterales longitudinales; 36–38 setíferos unirrámeos *B. stepaniantsae* (Averinev, 1972) (P)

Comentario

- 1) *Bathyglycinde profunda* fue originalmente descrita en el género *Glycinde*, se recolectó en aguas profundas del Atlántico entre 1500 y 5023 m de profundidad, en el norte de Bermuda y el Noreste de Brasil (Hartman & Fauchald, 1971; Rizzo & Amaral, 2004).

Glycinde Müller, 1858

- 1 Área faríngea V con una línea de papilas en forma de huella de “pata de pato” (Fig. 4I) 2
 – Área faríngea V con una línea de papilas cónicas (Fig. 3D1–D2) 3
- 2(1) Área II–I con papilas cortas unidentadas de base amplia; 4–28 micrognatos dorsales en forma H+v/w (Fig. 5K–L), sin micrognatos ventrales
 *G. multidentis* Müller en Grube, 1859¹ (G, P)
 – Área II–I con papilas tridentadas (Fig. 4E); 4–40 micrognatos dorsales en forma H+v/w (Fig. 5K–L); 0–8 micrognatos ventrales en forma H+v/w *G. picta* Berkeley, 1927² (P)
- 3(1) Con 26–32 setíferos unirrámeos; área I con tres líneas de papilas pequeñas en forma de “tetera” (Fig. 3E1) *G. armigera* Moore, 1911 (C, B, P)
 – Con 33–40 setíferos unirrámeos; rea I con una línea de papilas pequeñas en forma de “tetera” (Fig. 3E1) *G. nordmanni* (Malmgren, 1866)³ (G)

Comentarios

- 1) *Glycinde pacifica* Monro, 1928 descrita para el Pacífico de Panamá y *Glycinde solitaria* (Webster, 1879) descrita para Cabo Cod y Cabo Hatteras (EUA) fueron sinonimizadas con *G. multidentis* Müller en Grube, 1858 por Böggemann (2005).
- 2) Böggemann (2005) revisó los materiales tipo de *Glycinde picta* y determinó que son idénticos a *G. polygnatha* Hartman, 1950, incluyendo los de *G. paucignatha* Hartmann–Schröder, 1959 para El Salvador, por lo que ambas especies son sinónimos menores de *G. picta*.
- 3) *Goniada oculata* Treadwell, 1901, descrita para Puerto Rico, fue sinonimizada con *Glycinde nordmanni* (Malmgren, 1866) por Böggemann (2005).

Goniada Audouin y Milne-Edwards, 1833

- 1 Notoseta acicular simple (no geniculada) (Fig. 6G) 2
 – Notoseta capilar (Fig. 6A) 7

- 2(1)** Notosetas aciculares situadas entre el cirro dorsal y el notopodio 3
 – Notosetas aciculares insertas de otro modo 5
- 3(2)** Con 41–150 pares de chevrones, con 33–40 setígeros unirrámicos; prostomio formado por 8–10 anillos *G. multidentata* Arwidsson, 1899 (C)
 – Menos de 30 pares de chevrones 4
- 4(3)** Macrognatos con 4 a 5 dientes; con 5–27 micrognatos dorsales de forma H+v/w y 4 alargados con punta bífida, 1–10 ventrales H+v/w; notopodio disminuye su tamaño hasta desaparecer en los parapodios posteriores; 39–55 setígeros unirrámicos, con algunas papilas cónicas a globulares con punta bífida (Fig. 5I) *G. bifida* Böggemann, 2005 (G)
 – Macrognatos con 3 a 6 dientes; con 4–35 micrognatos dorsales de forma H+v/w, 0–30 ventrales H+v/w; arco dorsal en ocasiones con 4 micrognatos largos con punta bífida. Notopodio presente a lo largo del cuerpo; 46–69 setígeros unirrámicos, papilas faríngeas sin el extremo superior bífido *G. emerita* Audouin & H Milne-Edwards, 1833 (C)
- 5(2)** Con 68–80 pares de chevrones; 34–52 setígeros unirrámicos; 3–6 macrognatos; con 8–21 micrognatos dorsales H+v/w, los ventrales 5–12 H+v/w
 *G. multidentopsis* Perkins, 1980 (G)
 – Menos de 30 pares de chevrones, notoseta acicular inserta dorsal al cirro dorsal, entre el cirro dorsal y el notopodio, y abajo del notopodio 6
- 6(5)** Prostomio con 11 anillos; papilas faríngeas ventrales pequeñas, en forma de corazón (Fig. 3A1) a globulares (Fig. 4B) *G. acicula* Hartman, 1940 (G, C, B, P)
 – Prostomio con 9–10 anillos; papilas faríngeas ventrales cónicas a globulares con punta bífida *G. teres* Treadwell, 1931 (G, C, P)
- 7(1)** Papilas faríngeas distales grandes en forma de cono 8
 – Todas las papilas faríngeas pequeñas 9
- 8(7)** Papilas faríngeas cónicas más o menos rectas; cirro dorsal foliáceo
 *G. foliacea* Moore, 1903¹ (B, P)
 – Papilas faríngeas cónicas con protuberancia distal; cirro dorsal digitiforme en parapodios anteriores y posteriores, los medios triangulares *G. echinulata* Grube, 1870²: (G, C, B, P)
- 9(7)** Micrognatos dorsales en forma de bastón con punta bífida (Fig. 5I) 10
 – Micrognatos dorsales compuestos en forma de H+v/w y algunos pequeños en forma de H o X (Fig. 5G)..... 13
- 10(9)** Lóbulo neuropodial presetal inferior desde el setígero 2–7 11
 – Lóbulo neuropodial presetal inferior desde el setígero 14–51 12
- 11(10)** Notopodio con un solo lóbulo, parte anterior del prostomio cónico; con 4–6 pares de chevrones; 4 micrognatos dorsales simples, el par superior recto, el inferior en forma de "Y" invertida (Fig. 5H), ambas con la punta bífida *G. virginii* Kinberg, 1866 (G)
 – Notopodio formado por un lóbulo pre y postsetal, parte anterior del prostomio recto; con 4–20 pares de chevrones; 4 micrognatos dorsales simples todos en forma de "Y" invertida con la punta bífida *G. brunnea* Treadwell, 1906 (G, B, P)

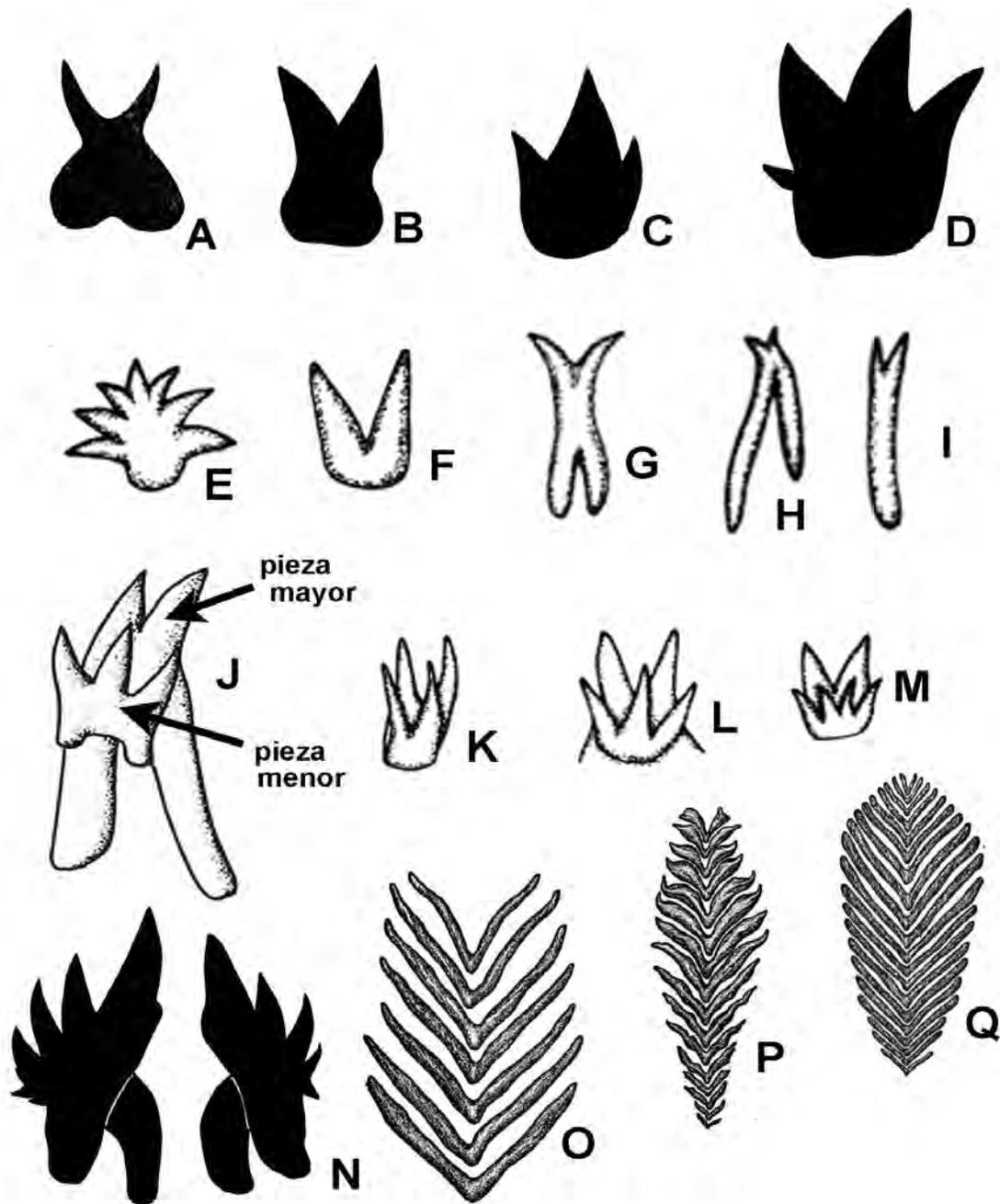


Figura 5. Micro, macrognatos y chevrones. A-I) Micrognatos simples, J-M) micrognatos compuestos, A) bidentado con dientes delgados (o en forma de "V"), B) bidentado con dientes gruesos (o en forma de "V"), C) tridentado, D) tetridentado, E) en forma de corona, F) bidentado o en forma de "V", G) en forma de "X", H) en forma de "Y" inversa, I) en forma de bastón con punta bífida, J) forma H+w, K) forma H+v, L) forma H+w, M) forma H+vv, N) par de macrognatos, O-P) chevrones. Modificadas de: A-D, J, N) Gallardo (1968); E-I, K-M) de León-González & García-Garza (2009); O-Q) Hartman (1950).

- 12(10)** Con 23–33 setíferos unirráneos; 7–15 pares de chevrones; 1–5 micrognatos compuestos en forma de H–v/w, las externas usualmente W o V+v/w
 *G. crudelis* (Kinberg, 1866) (G, P)
- Con 31–51 setíferos unirráneos; 3–11 pares de chevrones; 0–5 micrognatos ventrales compuestos en forma de H+v/w/vv, algunos W o vv+v/w/vv
 *G. maculata* Örsted, 1843 (C, B, P)
- 13(9)** Con 29–38 setíferos unirráneos, cirro dorsal digitiforme en todos los parapodios
 *G. norvegica* Örsted, 1845 (G)
- Con 45–69 setíferos unirráneos, cirro dorsal digitiforme anterior y posterior, en parapodios medios triangular *G. vorax* (Kinberg, 1866) (G)

Comentarios

- 1) *Goniada foliacea* fue referida al género *Ophioglycera* por Hartman (1950) con base a la ausencia de chevrones; Böggemann (2005) revisó el material tipo y adicional y encontró unas pequeñas placas quitinosas con chevrones en forma de corazón, por lo que la mantuvo en el género *Goniada*. Además, Böggemann (2005) sinonimizó *Goniada annulata* Moore, 1905, descrita de Alaska con *G. foliacea*, teniendo esta última prioridad.
- 2) *Goniada littorea* Hartman, 1950, una especie descrita para el Sur de California, fue referida a *G. echinulata* Grube, 1870 por Böggemann (2005).

Goniadella Hartman, 1950¹

- 1** Con 12–13 setíferos unirráneos; 5–11 micrognatos dorsales con fórmula H–h+v, 1–3 micrognatos ventrales con fórmula H+w; 6–24 chevrones
 *G. katherineae* Böggemann, 2005 (G, C)
- Con más de 19 setíferos unirráneos, micrognatos dorsales con fórmula H+v/w, o H+v **2**
- 2(1)** Con 19–20 setíferos unirráneos, 13–17 micrognatos dorsales con fórmula H+v/w, 3 micrognatos ventrales H+w; 13–22 chevrones *G. revizee* Rizzo y Amaral, 2004 (C)
- Con 26–30 setíferos unirráneos; 4–15 micrognatos dorsales con fórmula H+v; 0–3 micrognatos ventrales con fórmula H+v/w; 4–32 chevrones *G. gracilis* (Verrill, 1873) (P)

Comentario

- 1) La única diferencia entre las tres especies incluidas en la clave es el número de parapodios unirráneos, los demás caracteres presentan rangos sobrelapados.

Goniadides Hartmann–Schröder, 1960

- 1** Notosetas aciculares más o menos rectas; 12 a 31 setíferos unirráneos; sin micrognatos ventrales *G. falcigera* Hartmann–Schröder, 1962 (P)
- Notosetas aciculares con punta curva; 7–9 setíferos unirráneos; 0–3 micrognatos ventrales *G. carolinae* Day, 1973 (G, C)

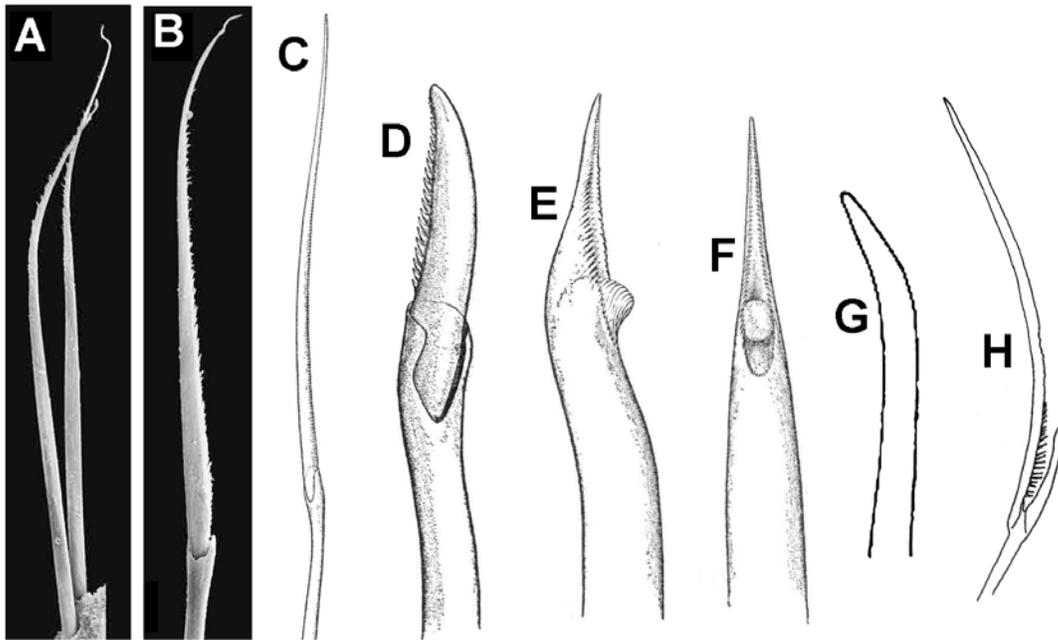


Figura 6. Setas en Goniadidae. A) Notosetas capilares en *Bathyglycinde*, B–C) neuroespiníferos, D) falcígero en *Goniadella*, E–F) notosetas aciculares en *Glycinde*, G) notoseta acicular en *Goniada*, H) neuroseta en forma de "lira" en *Ophiogoniada*. Modificadas de: A–B) Böggemann (2009), C–F) Hartman (1950), G) Hartman (1940); H) Granados-Barba & Solís-Weiss (1997).

Agradecimientos

Esta edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT–CONACYT (A3–S–73811). Agradecemos las sugerencias de Alexandra E. Rizzo (Rio de Janeiro State University) y de Yasmín Dávila-Jiménez (Cinvestav Mérida).

Referencias

- Arwidsson I. 1899. Studien über die Familien Glyceridae und Goniadidae. Bergens Museums Aarbog 1898(11):1–69.
- Audouin JV & Milne Edwards H. 1833. [Part 3.] Classification des Annélides et description de celles qui habitent les côtes de la France. Ann Sci Nat, Paris (series 1) 29:195–269.
- Averincev VG. 1972. Benthic polychaetes Errantia from the Antarctic and Subantarctic collected by the Soviet Antarctic Expedition]. Issl fauny morei. Zool Inst Akad Nauk USSR 11(19):88–292.
- Berkeley E. 1927. Polychaetous annelids from the Nanaimo district. Part 3. Leodicidae to Spionidae. Contr Can Biol Fish 3(17):407–422.
- Böggemann M. 2005. Revision of the Goniadidae (Annelida, Polychaeta). Ab Natur Ver Hamb 39:1–354.
- Böggemann M. 2009. Polychaetes (Annelida) of the abyssal SE Atlantic. Org Div y Evol 9:251–428.
- Dales RP. 1962. The polychaete stomodeum and the interrelationships of the families of Polychaeta. Proc Zool Soc London 139(3):389–428.
- Day JH. 1973. New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA Technical Reports, Ser. Nat Mar Fish Serv Circulars 375:1–140.
- de León-González JA & García-Garza ME. 2009. 20 Goniadidae Kinberg, 1866 In: Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y de América Tropical. De León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo y V. Solís-Weiss (Eds). UANL, Monterrey, México. 1:217–225.
- Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596:1–86.
- Díaz-Castañeda V, de León-González JA & Solana-Arellano E. 2014. Biodiversity of polychaete assemblages in a highly productive lagoon located in Baja California Sur, Mexico. Proc Biol Soc Wash 127(2):406–422.
- Díaz-Castañeda V & Valenzuela-Solano S. 2009. Polychaete fauna in the vicinity of bluefin tuna sea-

- cages in Ensenada, Baja California, Mexico. *Zoosymposia* 2:505–526.
- Domínguez–Castanedo N, Hernández–Alcántara P, Solís–Weiss V & Granados Barba A. 2012. Distribution of polychaete feeding guilds in sedimentary environments of the Campeche Bank, Southern Gulf of Mexico. *Helv Mar Res* 66:469–478.
- Fauchald K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep water off western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. *Allan Hancock Monographs in Mar Biol* 7:1–575.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. *Nat Hist Mus Los Angeles Co, Sci Ser* 28:1–188.
- Fauchald K, Granados–Barba A & Solís–Weiss V. 2009. 37 Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico. *In*: Felder DL y DK Camp (eds) *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota. Vol 1 Biodiversity*. Texas A&M University Press.
- Fauchald K & Rouse GW. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zool Scrip* 26:71–138.
- Gallardo VA. 1968 (1967). Polychaeta from the Bay of Nha Trang, South Viet Nam. *Naga Report*. 4(3):35–279.
- Granados-Barba A & Solís-Weiss V. 1997. The polychaetous annelids from oil platforms areas in the southeastern Gulf of Mexico: Phyllodocidae, Glyceridae, Goniadidae, Hesionidae, and Pilargidae, with description of *Ophioglycera lyra*, a new species, and comments on *Goniada distorta* Moore and *Scoloplos texana* Maciolek y Holland. *Proc Biol Soc Wash* 110(3):457–470.
- Grube AE. 1850. Die Familien der Anneliden. *Archiv für Naturgesch Jahrgang Berlin* 16(1):249–364.
- Grube AE. 1851. Die Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. Ein systematischer Versuch Berlin, 164 pp.
- Grube E. 1870. Bemerkungen über die Familie der Glycereen. *Jahres-Bericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur Breslau* 47:56–68.
- Hartman O. 1940. Polychaetous annelids. Part II. Chrysopetalidae to Goniadidae. *Allan Hancock Pac Exped* 7(3):173–287.
- Hartman O. 1950. Goniadidae, Glyceridae and Nephtyidae. *Allan Hancock Pac Exped* 15:1–181.
- Hartman O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Occ Papers Allan Hancock Found* 28:1–384.
- Hartman O & Fauchald K. 1971. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas Part II. *Allan Hancock Monogr Mar Biol, Los Angeles, California* 6:1–327.
- Hartmann-Schröder G. 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. *Beiträge zur Neotropischen Fauna Jena* 1(2):69–183.
- Hartmann-Schröder G. 1960. Polychaeten aus dem Roten Meer. *Kieler Meeresforschungen* 16(1):69–125.
- Hartmann-Schröder G. 1962. Zweiter Beitrag zur Polychaetenfauna von Peru. *Kieler Meeresforschungen* 18(1):109–147.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Ann Rev Mar Sci* 7:497–520.
- Kinberg JGH. 1866. *Annulata Nova. Continuatio. Öfversigt af Königlich Vetenskapsakademiens förhandlingar, Stockholm* 22(4):239–258.
- Malmgren AJ. 1866. *Nordiska Hafs-Annulater. Öfversigt af Königlich Vetenskapsakademiens förhandlingar, Stockholm* 22(5):355–410.
- Monro CCA. 1928. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–16. XLV. On the polychaeta collected by Dr. Th. Mortensen off the coast of Panama. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København* 85:75–103.
- Moore JP. 1903. Polychaeta from the coastal slope of Japan and from Kamchatka and Bering Sea. *Proc Acad Nat Sci Phil* 55:401–490.
- Moore JP. 1905. New species of Polychaeta from the North Pacific, chiefly from Alaskan waters. *Proc Acad Nat Sci Phil* 57: 525–554.
- Moore JP. 1911. The polychaetous annelids dredged by the U.S.S. "Albatross" off the coast of Southern California in 1904. III. Euphrosynidae to Goniadidae *Proc Acad Nat Sci Phil*. 63:234–318.
- Müller F. 1858. Einiges über die Annelidenfauna der Insel Santa Catharina an der brasilianischen Küste. *Archiv für Naturg Berlin* 24(1):211–220.
- Örsted AS. 1843. *Annulorum danicorum conspectus. Auctore A.S. Örsted. Fasc. I. Maricolæ. (Quæstio ab universitate Hafniensi ad solvendum proposita et proemio ornata)*.
- Örsted AS. 1845. Fortegnelse over Dyr, samlede i Christianiafjord ved Drøbak fra 21–24 Juli, 1844. *Naturhistorisk Tidsskrift, Kjøbenhavn*. Ser. 2, 1:400–427.
- Perkins TH. 1980. Review of the species previously referred to *Ceratonereis mirabilis*, and descriptions of new species of *Ceratonereis*, *Nephtys*, and *Goniada* (Polychaeta). *Proc Biol Soc Wash* 93(1):1–49.
- Prado-Navarro A, Díaz-Castañeda V, Leija-Tristán A & de León-González JA. 2016. Composición y estructura de las comunidades de poliquetos (Annelida) asociadas a fondos blandos de la costa occidental de la península de Baja California, México. *Rev Mex Biod* 87:74–85.
- Purschke G. 1988. Pharynx; pp 177–197 *In*: *The Ultrastructure of the Polychaeta*. W Westheide W y CO Hermans (eds.). *Microfauna Marina* 4, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Read G & Fauchald K. (Ed.) 2018. *World Polychaeta database*. *Ophiogoniada* Böggemann, 2005. Accessed at: <http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=240602> on 2020-02-19

- Read G & Fauchald K. (Ed.) 2020. World Polychaeta database. Goniadidae Kinberg, 1866. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxde&tailsid=953> on 2020-01-16
- Reish DJ. 1963. A quantitative study of the benthic polychaetous annelids of Bahía de San Quintín, Baja California. *Pac Nat* 3(14):399-436.
- Rizzo AE & Amaral ACZ. 2004. *Bathyglycinde profunda* (Hartman y Fauchald) (Polychaeta, Goniadidae): new combination. *Rev Bras Zool* 21(4):937-942.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scrip* 26(2):139-204.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ. Press, Oxford, 354 pp.
- Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME. 2007. A molecular phylogeny of annelids. *Cladistics* 23:41-63.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. *An Inst Biol Ser Zool UNAM* 75(1):9-97.
- Silberstein M. 1987. Feeding ecology of the polychaete worm *Glycinde polygnatha* Hartman 1950, an infaunal predator, with notes on life history. Ms thesis. San José, California. San José State University.
- Struck T. 2019. 2 Phylogeny. *In: Annelida, Handbook of Zoology, Vol. 1, Basal groups and Pleisto-Annelida, Sedentaria I.* Purschke G, Böggemann M, y Westheide W (eds). De Gruyter, Germany.
- Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S & Hösel C 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 470:95-8.
- Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA. 2019. Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. *Rev Mex Biod* 90:e902764.
- Treadwell AL. 1901 (1902). The Polychaetous annelids of Porto Rico. *Bull US Fish Comm.* 20(2):181-210.
- Treadwell AL. 1906. Polychaetous annelids of the Hawaiian Islands collected by the steamer Albatross in 1902. *Bull US Fish Comm* 23(3):1145-1181.
- Treadwell AL. 1931. New species of polychaetous annelids from California, Mexico, Porto Rico, and Jamaica. *Am Mus Nov* 482:1-7.
- Uschakov PV 1955. Monogoshchetinkovy chervi dal'nevostochnykh morei U.S.S.R. 1-445. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. Moscow y Leningrad.
- Verrill AE. 1873. XVIII. Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. *Report on the condition of the sea fisheries of the south coast of New England* 1:295-778.
- Villalobos Guerrero TF & Molina-Acevedo IC. 2014. Lista de especies y estado del conocimiento de los poliquetos (Annelida: Polychaeta de Sinaloa, Golfo de California. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 53(1):79-109.
- Webster HE. 1879. Annelida Chaetopoda of New Jersey. *NY State Mus Nat Hist, Annual Report* 32:101-128.
- Whittle AC & Zahid ZR 1974 Fine structure of nuchal organs in some errant polychaetous annelids. *J Morph* 144(1):167-184.
- Wilson RS. 2000. Family Goniadidae. *In: Beesley PL, Ross GJ. y Glasby C. (Eds). Polychaetes y Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia Vol. 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula.* CSIRO Publishing: Melbourne, xii, 465 pp.
- Zrzavý J, Říha P, Piálek L & Janouškovec J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total evidence analysis of morphology and six genes. *BMC Evol Biol* 9:189, 14 pp.

TABLA. Especies de Goniadidae registradas en América tropical

ESPECIE	LOCALIDAD TIPO	REGISTROS
<i>Bathyglycinde lindbergi</i> ⁽¹⁾	Mar de Okhotsk, Rusia	P: México (Fauchald, 1972 como <i>B. cedroensis</i> ¹); Costa Rica, Colombia, Perú (Böggemann 2005).
<i>Bathyglycinde mexicana</i>	Farallón, Baja California Sur, México	P: México (Böggemann 2005).
<i>Bathyglycinde profunda</i>	norte de Bermuda (Mar de los Sargazos)	No hay registros posteriores a su descripción en América tropical.
<i>Bathyglycinde stepaniantsae</i>	Mac–Roberson Land, Antártida	P: Perú (Böggemann 2005).
<i>Glycinde armigera</i>	Monterey Bay y Sur de California, EUA	G: Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado). B: México (Böggemann 2005; Díaz–Castañeda <i>et al.</i> 2014). P: Ecuador, Costa Rica, Colombia, México, Panamá (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado; Böggemann 2005; México (Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado).
<i>Glycinde multidentis</i> ⁽²⁾	Zona económica exclusiva de Brasil	G: Florida, Alabama, Louisiana (EUA), México, Curaçao, Grenada, Guyana, Trinidad (Böggemann 2005; Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado como <i>G. pacifica</i> y <i>G. solitaria</i> ; Dean 2012, listado). P: Costa Rica, Perú, México (Salazar–Vallejo y Londoño–Mesa 2004, listado, como <i>G. pacifica</i> o <i>G. solitaria</i>); Costa Rica, Panamá (Böggemann 2005); México (Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado, como <i>G. solitaria</i>).
<i>Glycinde nordmanni</i> ⁽³⁾	Bohuslän y Koster island, Suecia	C: Florida, Texas (EUA), Puerto Rico (Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado).
<i>Glycinde picta</i> ⁽⁴⁾	Nanaimo, Columbia Británica, Canadá	B: México (Prado–Navarro <i>et al.</i> 2016, como <i>G. polygnatha</i>). P: México, El Salvador (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado, como <i>G. picta</i> , <i>G. polygnatha</i> y <i>G. paucignatha</i>). México (Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado).
<i>Goniada acicula</i>	Isla Ángel de la Guarda, Baja California, México	G Florida ((Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado). C: Colombia, Panamá, Puerto Rico, Trinidad, Islas Vírgenes, Venezuela (Böggemann 2005; Dean 2012, listado). B: México (Díaz–Castañeda <i>et al.</i> 2014 como <i>G. aciculata</i> sic). P: México (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado; Böggemann 2005; Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado;

Tovar–Hernández *et al.* 2019, listado); Panamá (Böggemann 2005).

<i>Goniada bifida</i> ⁽⁵⁾	norte del Golfo de México, EUA	G: Florida, Alabama, Louisiana y Texas, EUA (Böggemann 2005)
<i>Goniada brunnea</i>	Hawaii, EUA	G: Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado). B: México (Böggemann 2005; Prado–Navarro <i>et al.</i> 2016). P: Costa Rica, México, Perú (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado); México (Böggemann 2005; Villalobos–Guerrero & Molina–Acevedo 2014, listado).
<i>Goniada crudelis</i>	Rio de Janeiro, Brasil	G: Florida y Texas (EUA); México (Böggemann 2005). P: Costa Rica, Panamá (Böggemann 2005).
<i>Goniada echinulata</i> ⁽⁶⁾	Zona económica exclusiva de Brasil	G: Florida, Alabama, Louisiana, Texas (Böggemann 2005; Dean 2012, listado). Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado, como <i>G. littorea</i>). C: Colombia, Trinidad, Venezuela (Böggemann 2005; Dean 2012, listado). B: San Diego (EUA) (Böggemann 2005); México (Reish 1963, Díaz–Castañeda & Valenzuela–Solano 2009). P: México (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa, 2004, listado, como <i>G. littorea</i>); Perú (Böggemann 2005).
<i>Goniada emerita</i>	Mediterráneo	C: Cuba (Dean 2012, listado).
<i>Goniada foliacea</i>	Sagami Bay, Japón	B: México (Böggemann 2005). P: México, Perú (Salazar–Vallejo & Londoño–Mesa 2004, listado, como <i>G. annulata</i>).
<i>Goniada maculata</i>	Prope Hellebaek, Dinamarca	C: República Dominicana, Puerto Rico, Colombia, Venezuela (Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado). B: San Diego (Böggemann 2005); México (Díaz–Castañeda & Valenzuela–Solano 2009; Prado–Navarro <i>et al.</i> 2016). P: Colombia (Böggemann 2005).
<i>Goniada multidentata</i>	Zona Económica Exclusiva del Congo, África	C: Puerto Rico (Böggemann 2005).
<i>Goniada multidentopsis</i> ⁽⁷⁾	Hutchinson Island, Florida	G: Florida (Böggemann 2005).
<i>Goniada norvegica</i>	Christiani fjord, Noruega	G: Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado).

<i>Goniada teres</i>	Montego Bay, Jamaica	G: Florida (EUA); (Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado). C: Panamá, Colombia (Böggemann 2005); P: Panamá (Böggemann 2005).
<i>Goniada virgini</i>	Rio de Janeiro, Brasil	G: Florida y Texas (EUA) (Böggemann 2005).
<i>Goniada vorax</i>	Zona económica exclusiva de Brasil	G: Florida (EUA); México (Böggemann 2005).
<i>Goniadella gracilis</i>	Massachusetts	P: México (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, listado).
<i>Goniadella katherineae</i> ⁽⁸⁾	Florida, EUA	G: Florida, Alabama (EUA), México (Böggemann 2005). C: Islas Vírgenes (Böggemann 2005).
<i>Goniadella revizee</i>	Brasil	C: Barbados (Böggemann 2005).
<i>Goniadides carolinae</i>	Carolina del Norte, EUA	G: Florida (EUA), México, (Böggemann 2005); Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado). C: Curaçao (Böggemann 2005). P: Costa Rica (Böggemann 2005).
<i>Goniadides falcigera</i> 1962	Zona económica exclusiva de Perú	P: No hay registros posteriores a su descripción en América tropical.
<i>Ophiogoniada lyra</i>	Sonda de Campeche, México	G: Alabama, Louisiana, Texas (EUA); México (Böggemann 2005; Golfo de México (Fauchald <i>et al.</i> 2009, listado); Domínguez-Castanedo <i>et al.</i> 2012).
<i>Progoniada regularis</i>	Bermuda	No hay registros posteriores a su descripción en América tropical.

23. Hesionidae Grube, 1850

Sergio I. Salazar-Vallejo¹ & Alexandra E. Rizzo²

- 1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com
- 2) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brazil

Introducción

El nombre de la familia Hesionidae se deriva de *Hesione* Savigny in Lamarck, 1818. Hay por lo menos tres explicaciones para personajes ligados con este nombre de mujer. Una de las aventuras de Hércules lo relaciona con Hesíone, hija de Laomedón, Rey de Troya. La princesa fue rescatada por el héroe a pesar de haber sido ofrecida, por su propio padre, como tributo a un monstruo enviado por Poseidón. Laomedón le ofreció a Hércules una recompensa, pero luego del rescate no cumplió su palabra por lo que tiempo después, el héroe arrasó el pueblo y se llevó a la princesa para darla como esposa a Telamón. Las otras dos versiones aluden a una de las 3,000 hijas de Oceanus y Tethis, también llamadas oceánides. En fin, según Esquilo y Acusilao de Argos, se casó con Prometeo, o según Cercope y Apolodoro, fue la segunda esposa de Nauplius.

En la primera edición mantuvimos a los típicos hesiónidos con unos géneros más o menos afines, mismos que denominamos hesionoideos, pero que de acuerdo con una publicación reciente (Salazar-Vallejo *et al.* 2019), deben separarse como familia independiente, Microphthalmidae, misma que se presenta en esta nueva edición.

Los miembros de este grupo se caracterizan por la cefalización de los segmentos anteriores, notable por el desarrollo de varios pares de cirros alargados y muestran dos patrones corporales: pueden ser animales de cuerpo fuerte, por lo general macroscópicos, o pueden ser diminutos, residentes de los intersticios en los sedimentos o asociados con otros invertebrados. Los que viven en fondos rocosos o mixtos, son frecuentes, pero poco abundantes, por lo que conocemos un poco más de la biología de las formas menores que de las mayores. Pueden presentarse en fondos duros o blandos, de vida libre, o asociarse con varios

grupos de invertebrados, especialmente equinodermos y viven en un amplio intervalo de profundidad. Dado que algunos tienen crecimiento determinado y otros pueden tener coloraciones impactantes, no extraña que se hayan propuesto especies usando las variaciones en la pigmentación corporal.

Los hesiónidos tienen una faringe muscular eversible, a menudo provista de mandíbulas; los mayores parecen ser todos carnívoros, como las especies de *Hesione* o *Leocrates* Kinberg, 1866, mientras que los de menor tamaño podrían ser microherbívoros o sedimentívoros (Fauchald & Jumars 1979). Las especies simbiontes de estrellas de mar podrían ser defensores de las mismas, pero algunos como *Ophiodromus pugettensis* (Johnson, 1901), cuya faringe carece de mandíbulas, cuando no se asocia con los equinodermos, se desempeña como carnívoro que atrapa sus presas por succión, y puede consumir gran variedad de invertebrados del fondo marino (Shaffer 1979).

Sistemática

El grupo ha sido revisado por Fredrik Pleijel y otros en una serie de publicaciones; el resultado ha sido una mejor comprensión y delimitación del grupo. En particular, debe revisarse la filogenia del grupo por Pleijel (1998) para las agrupaciones genéricas y publicaciones subsecuentes para las especies.

Se han notado en *Ophiodromus* Sars, 1862 (ahora *Oxydromus* Grube, 1855), en *Gyptis* Marion & Bobretzky in Marion, 1874 (Haaland & Schram 1982a, b) y en *Nereimyra* de Blainville, 1828 (Schram & Haaland 1984), la fusión progresiva de los setíferos anteriores hacia el peristomio, así como la simultánea pérdida de setas, e hipertrofia de los cirros parapodiales para convertirse en cirros

tentaculares. Estos eventos se repiten secuencialmente, y el grado de fusión de los segmentos es variable.

Se conoce poco sobre las transformaciones corporales para la reproducción, como lo que ocurre durante la epitoquia para los neréidos y sílidos, pero de los hesiónidos estudiados sabemos que no hay transformación corporal marcada durante la madurez sexual (Schroeder & Hermans 1975). Es decir, el desarrollo de los apéndices anteriores, así como el tamaño relativo de los ojos, podría usarse con confianza para separar especies vecinas. Por lo menos en cuanto al desarrollo de los órganos nucales, Pleijel (1998) mostró que en *Leocrates chinensis* hay ciertas diferencias con la ontogenia; en la madurez tienden a aproximarse dorsalmente y a ocupar la porción dorsoterminal del prostomio. De hecho, Pettibone (1970) utilizó estas variantes para su clave a especies de *Leocrates*, pero no las consideró tan relevantes como para separar géneros.

En esta contribución consideramos que las formas intersticiales, tales como *Hesionides* Friedrich, 1937 y *Microphthalmus* Meczniokow, 1865, son parte de una familia independiente, Microphthalmidae Hartmann-Schröder, 1971 (Salazar-Vallejo *et al.* 2019) y se presenta en otro capítulo. La familia Hesionidae tendría tres subfamilias según la revisión de Pleijel (1998): Hesioninae Grube, 1850, Ophiodrominae Pleijel, 1998, y Hesiolyrinae Pleijel, 1998. Un estudio más reciente por Summers *et al.* (2015) reconoció esas mismas subfamilias y separó los Psamathinae Pleijel, 1998, propuestos inicialmente como tribu, de los Hesioninae por ser parafiléticos.

Por otro lado, pese a su nombre, *Glyphohesione* Friedrich, 1950 es considerado miembro de los Pilargidae y se trata en esa familia. Claves para todos los géneros de hesionoideos puede hallarse en Salazar-Vallejo & Orensanz (2007) y en Rizzo & Salazar-Vallejo (2014).

Morfología

Cuerpo. El cuerpo de los hesiónidos es obcónico a rectangular, truncado en ambos extremos. Raramente, el cuerpo puede ser deprimido y más o menos fusiforme. El patrón de pigmentación se ha usado para distinguir especies, pero desaparece muy rápido en el alcohol, por lo que

su utilidad es limitada. En varios géneros, el cuerpo tiene pocos setíferos y es frecuente que haya algunos de gran tamaño (hasta 12 cm) pero con apenas 16 setíferos o 21 segmentos, como *Hesione*. Hasta donde se ha estudiado, el número de setíferos es independiente del tamaño corporal y puede usarse, bajo ciertos límites, para separar especies afines.

Cabeza. La cefalización en los hesiónidos es distintiva y variable en relación con el grado de fusión de uno o varios de los primeros segmentos entre sí, con el peristomio y de este con el prostomio. El prostomio es angular (Fig. 1E, K), ovoide (Figs 1G, I, 2C), más o menos alargado (Fig. 3B) pero frecuentemente más ancho que largo (Figs 1Q, S, 2I, 3O, Q). El margen anterior lleva generalmente un par de palpos y un par de antenas, con los palpos generalmente insertos debajo de las antenas con la faringe invaginada, pero se hacen laterales al expelerse la misma. Una antena media puede presentarse en el centro del prostomio (Fig. 1I, O, M, 3H, J), raramente hacia el margen posterior y puede ser diminuta (Fig. 2I) o más frecuentemente en el margen anterior (Figs. 1K, 3A, B, O, Q, 4A, C, E, G, J, L). Los palpos son frecuentemente más anchos que las antenas y en la mayoría de los casos el palpóforo es distinguible, por lo que se consideran como biarticulados (Figs. 1E, G, I, Q, 2G, I, 3J, L, M); en otros casos, el palpóforo es tan corto que se ha considerado que los palpos son simples, como en *Elisesione* Salazar-Vallejo, 2016. En un buen número de géneros hay dos pares de ojos y su tamaño relativo y arreglo espacial son de utilidad para separar especies afines.

El margen posterior de la cabeza está delineado por los órganos nucales. Están formados por dos depresiones ciliadas que pueden ser dos pequeñas zonas en las esquinas del prostomio, tomar la forma de muescas curvas separadas, o llegar a fusionarse medio-dorsalmente, a veces cada una puede tomar una forma de **U** (Fig. 3E), o de proyecciones laterales como una **L** (Fig. 3H, J). Para notarlas, puede usarse un colorante con afinidad con los fosfolípidos, como el verde de metilo, si es que se hubieran desprendido los cilios. Además, el peristomio puede presentar un reborde carnososo, el tubérculo medio-dorsal, por encima de la boca y en medio de los palpos. Dicha estructura fue llamada tubérculo facial por Pleijel (1998) (Fig. 3E,

H, J). Sin embargo, no es facial porque lo que corresponde con la cara sería la superficie en donde van los ojos, y esa es la superficie dorsal del prostomio, sino que está en la base del peristomio.

Cirros tentaculares (no cirros anteriores alargados). Distinguir el prostomio, el peristomio y los segmentos tentaculares en los hesiónidos es complejo por la cefalización. Sin embargo, su observación es indispensable para distinguir los géneros. En condiciones extremas, el peristomio se reduce a un anillo basal a la faringe, en la región peribucal, y los segmentos se desplazan anteriormente de forma oblicua, de modo que en el por lo menos el primer segmento tentacular, la región ventral es anterior a la región dorsal. Dicho de otra manera, en vista lateral, los cirróforos tentaculares no se aprecian como pares transversos a la longitud del cuerpo, sino como pares oblicuos, dirigidos hacia adelante (Figs. 3D, 4Q). En la larva surgen dos cirros en el peristomio y el primer segmento es setífero; luego, dependiendo del género involucrado, las setas se pierden en segmentos sucesivos lo que puede modificar hasta los primeros 3–4 setíferos de la larva. Entonces, al tiempo que los cirros se alargan, se pierden los lóbulos setales y setas y el número máximo de pares de cirros tentaculares sería de 8. Los cirros son muy delicados y se rompen frecuentemente, pero persisten los cirróforos por lo que su presencia y número pueden notarse fácilmente.

Considerar estos cirros tentaculares, que fueron parapodiales pero los lóbulos setales se perdieron en la ontogenia, como cirros anteriores alargados ha sido desafortunado. Por lo menos por dos razones importantes. La primera, la región anterior correspondería con la mitad del cuerpo e incluso en los géneros con 21 segmentos o 16 setíferos, la región anterior incluiría la mitad anterior del cuerpo, o sea 10 segmentos u ocho setíferos. En el caso de algunas especies de *Hesione* y *Leocrates*, por lo menos, los cirros de la región media del cuerpo pueden ser tan largos como los tentaculares. La segunda es que, al caracterizar los cirros por su aparente alargamiento, se pierde de vista que son pocos los segmentos que perdieron los lóbulos setales y setas, y devienen cirros tentaculares. Entonces, los segmentos cefalizados están muy reducidos; en las especies de *Hesione* y *Leocrates*, los primeros dos segmentos no se perciben dorsalmente, y en

los géneros con 8 pares de cirros tentaculares, los segmentos 3 y 4 se fusionan dorsalmente en un solo metasegmento. Por ello, dado que son dos segmentos, pueden referirse como cinturón tentacular.

Parápodos. Los parápodos son birrámeos (Fig. 3F, I, K) o sesquirámeos (subbirrámeos) si carecen de notosetas pero presentan cirro dorsal (Figs. 1C, F, J, L, N, P, R, T); varios géneros presentan ambos tipos de parápodos a lo largo del cuerpo, de modo que el inicio de las notosetas puede usarse para distinguir entre especies vecinas. El notópodo está reducido al cirro dorsal, que es frecuentemente alargado; empero, cuando hay notosetas el lóbulo notosetal surge de la parte basal anterior del ceratóforo (Fig. 3F, I). Las branquias no se presentan en el grupo, con la excepción del género *Branchihesione* Ruta & Pleijel, 2006, en el que hay unos pocos filamentos cirrifórmes asociados con el notópodo. El neurópodo está mejor desarrollado; puede tener dos haces de setas: las supraciculares y las infraciculares, aunque cuando las neurosetas son muy abundantes, estos haces son difíciles de separar. El cirro ventral es mucho más corto que el dorsal y no tiene mayor relevancia para la identificación. En "*Capricornia*" (las comillas indican que se denominó usando el PhyloCode), algunos setíferos anteriores tienen lóbulos carnosos pareados que son considerados penes, indicativos de fertilización interna.

Setas. Las notosetas, cuando se presentan, son simples. Pueden ser capilares lisos, finamente espinulosos subdistalmente, o setas aciculares (Fig. 4F). Las especies de *Hesiospina* Imajima & Hartman, 1964, tienen ganchos muy cortos, ubicados en la parte posterior de los cirróforos dorsales, en algunos setíferos anteriores o medianos (Fig. 2H, J). Las neurosetas son casi exclusivamente compuestas, falcíferos y espiníferos (Fig. 3G), bidentados o unidentados, con el margen del ápice liso, serrado o denticulado, o reducido a un reborde redondeado (Fig. 3C izquierda). Las formas relativas del diente principal y del denticulo accesorio, así como la extensión de la lamela que cubre al diente accesorio y puede alcanzar al principal, pueden usarse para separar especies afines (Figs. 2A, B, E, F, 3N). Las neurosetas simples son capilares denticulados o lisos.

Pigidio. El cuerpo termina abruptamente. El ano es frecuentemente terminal, a menudo flanqueado por los dos pares de cirros del último segmento aqueto y con dos cirros anales ventrales. En el hesiónido *Lizardia* Pleijel & Rouse, 2005, el pigidio es un cilindro carnoso con tres pares de cirros anales y dos penes dorsales más gruesos que los cirros vecinos.

La cobertura de la clave siguiente es para las especies registradas en el Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996), el Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004), incluyendo la costa occidental de Baja California (Hartman

1968). Las claves para las especies en los géneros con más de una especie están en orden alfabético al final de la clave para géneros, pero si el género tiene una única especie, aparecerá en la sección de los géneros. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Las ilustraciones presentadas son redibujadas de las usadas en las descripciones originales o en alguna redescrición reciente. En los pies de figura, las vistas se abrevian así: **VD** para vista dorsal, **VL** vista lateral y **VV** vista ventral.

Clave para géneros

(modificado de Rizzo y Salazar-Vallejo 2014 y Salazar-Vallejo 2020)

- 1 Con 8 pares de cirros tentaculares (Figs. 1G, 2C, G, 3H) 2
 - Con 6 pares de cirros tentaculares (Fig. 3L, O, 4J) 10
 - Con 4 pares de cirros tentaculares; palpos biarticulados; parápodos sesquirrámicos (Fig. 1O, P) *Hesiocaeca* Hartman, 1965
 - Con 2 pares de cirros tentaculares; palpos simples; parápodos sesquirrámicos (Fig. 1N) *Sirsoe* Pleijel, 1998 cirros multiarticulados (Fig. 1M); neurofalcíferos con láminas largas, denticuladas *S. grasslei* (Blake, 1985) (P)
- 2(1) Cuerpo con 16 setígeros 3
 - Cuerpo con más de 20 setígeros; palpos biarticulados, palpóforo bien desarrollado 6
- 3(2) Prostomio con palpos biarticulados; antena media presente o ausente 4
 - Prostomio sin palpos; sin antena media; faringe inerme ... *Hesione* Savigny in Lamarck, 1818
- 4(3) Faringe con mandíbulas superior e inferior, a veces la superior doble 5
 - Faringe inerme (Fig. 1B); neurosetas con láminas bifidas, sin guardias (lámina accesoria que alcanza o sobrepasa el dentículo accesorio) (Fig. 1D) *Dalhousiella* McIntosh, 1901
- 5(4) Organos nucales con forma de **L**, proyecciones laterales a menudo sobrepasan los márgenes laterales del prostomio; faringe con mandíbulas cónicas simples 5
 *Lamprophaea* Grube, 1867 ojos anteriores dos veces más grandes que los posteriores (Fig. 3J) *L. longicirrata* (Treadwell, 1902) (G, C)
 - Organos nucales sin proyecciones laterales ni posteriores; faringe con mandíbulas cónicas ..
 *Leocrates* Kinberg, 1866¹ ... Ojos anteriores menores o del mismo tamaño que los posteriores *L. harrisae* Salazar-Vallejo, 2020 (P)
 - Organos nucales con forma de **U** (Fig. 3E), a veces pigmentados; faringe con mandíbula superior doble, con forma de T, inferior como placa transversa
 *Dalhousia* McIntosh, 1885 ... notosetas largas, alcanzan las puntas de las neurosetas (Fig. 3F); neurosetas superiores con lámina extra larga . *D. atlantica* McIntosh, 1885 (G, C Q)

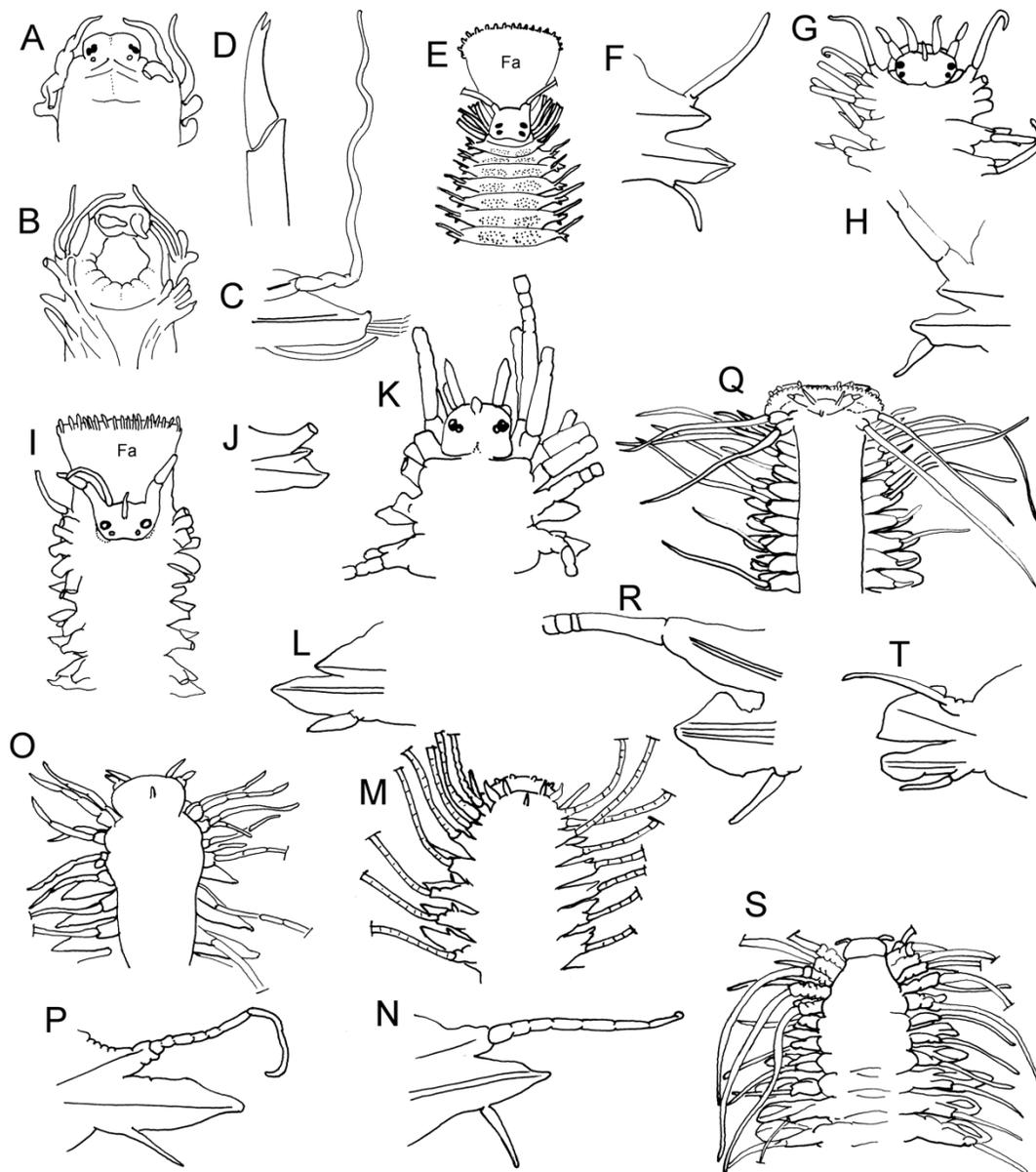


Figura 1. *Dalhousiella hesionides*: A) Extremo anterior, VD; B) Extremo anterior, VV; C) Parápodo; D) Neuroseta; *Gyptis brunnea*: E) Extremo anterior, VD; F) Parápodo; *G. crypta*: G) Extremo anterior, VD; H) Parápodo; *G. plurisetis*: I) Extremo anterior, VD; J) Parápodo; *G. vittata*: K) Extremo anterior, VD; L) Parápodo; *Sirsoe grasslei*: M) Extremo anterior, VD; N) Parápodo; *Hesiocaeca hessleri*: O) Extremo anterior, VD; P) Parápodo; *Vrijenhoekia methanicola*: Q) Extremo anterior, VD; R) Parápodo; *Hesiolyra bergi*: S) Extremo anterior, VD; T) Parápodo (Abreviatura: Fa = faringe).

- 6(2) Palpos biarticulados (palpóforos distintivos) 7
 - Palpos simples (palpóforos reducidos); prostomio ovoide; antena media central
 *Amphiduroopsis* Pleijel, 2001 antenas y palpostilos muy largos; sin
 ojos (en ventilas cálidas o frías) *A. axialensis* (Blake & Hilbig, 1990) (P)
- 7(6) Parápodos con notosetas capilares 8
 - Parápodos sin notosetas capilares, con ganchos pequeños (Fig. 2J)
 *Hesiospina* Imajima & Hartman, 1964
 - Parápodos sin notosetas capilares ni ganchos *Psamathe* Johnston, 1836

- 8(7)** Antena media anterior; notosetas escasas, cortas, furcadas y capilares *Podarkeopsis* Laubier, 1961
 – Antena media central (raramente posterior) **9**
- 9(8)** Peristomio con dos tubérculos ventrales (glándulas labiales); faringe con papilas *Gyptis* Marion & Bobretzky in Marion, 1874
 – Peristomio sin tubérculos ventrales; faringe con papilas *Neogyptis* Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012
- 10(1)** Prostomio con tres antenas (mediana a veces diminuta) **11**
 – Prostomio con dos antenas; palpos biarticulados **14**
- 11(10)** Palpos biarticulados (palpóforos distintivos) **12**
 – Palpos simples (palpóforos reducidos); parápodos sesquirrámicos (Fig. 1N, P, R) **13**
- 12(11)** Antena media anterior (Fig. 4A, C, E); parápodos sesquirrámicos o birrámicos *Oxydromus* Grube, 1855²
 – Antena media posterior (Fig. 1Q); parápodos sesquirrámicos *Vriehoekia* Pleijel, Rouse, Ruta, Wiklund & Nygren, 2008
- 13(11)** Neurofalcígeros con lámina ligeramente más larga que ancha, redondeada (Fig. 3C) ... *Heteropodarke* Hartmann-Schröder, 1962
 – Neurofalcígeros con lámina aguzada, mucho más larga que ancha *Sirsoe* Pleijel, 1998³
- 14(10)** Parápodos birrámicos **15**
 – Parápodos unirrámicos; faringe con mandíbulas y 10 papilas marginales *Syllidia* de Quatrefages, 1866
- 15(14)** Notópodos cortos, cónicos; notosetas raras; neurofalcígeros denticulados *Nereimyra* de Blainville, 1828
 – Notópodos largos, expandidos distalmente (Fig. 1T); notosetas abundantes; neurofalcígeros lisos *Hesiolyra* Blake, 1985 notosetas ligeramente bidentadas; neurosetas simples bifurcadas, falcígeros compuestos con láminas largas o cortas *H. bergi* Blake, 1985⁴ Pacífico Oriental Tropical

1) Los registros de *L. chinensis* Kinberg, 1866 para nuestra región son cuestionables. La localidad tipo es Hong Kong (Wang et al. 2018).

2) Incluido como *Ophiodyromus* Sars, 1862 en la edición previa; sinónimo menor según Villalobos-Guerrero & Harris (2012). Ver Martin et al. (2017) para una tabla con simbiosis.

3) Confundido con *Hesiocaeca* Hartman, 1965 en la edición previa.

4) Redescubierta en Rouse et al. (2018).

Claves para especies

Dalhousiella McIntosh, 1901⁵

- 1** Ojos anteriores reniformes o con forma de ocho (Fig. 1A); palpostilos alargados, alrededor de $\frac{2}{3}$ del largo del palpóforo (Fig. 1B) *D. hesionides* (Augener, 1906) (G, C)
 – Ojos anteriores redondos; palpostilos cortos, alrededor de $\frac{1}{3}$ del largo del palpóforo *D. carpenteri* McIntosh, 1901⁶ (G, C Q)

- 5) Ver Salazar-Vallejo & Rizzo (2020); *Oxydromus longisetis* Grube & Ørsted in Grube, 1857, fue descrita de Saint Croix, Antillas Menores. El material tipo parece haberse perdido y fue considerado como *nomen dubium* por Pleijel (1998:162).
- 6) Fue descrita con materiales del sur de Irlanda y en fondos abisales enfrente de las Azores. El registro de Monro (1939:348) debe revisarse. Ver Parapar *et al.* (2004) y Salazar-Vallejo & Rizzo (2020).

Gyptis Marion & Bobretzky in Marion, 1874

(modif. Uebelacker 1984)

- 1 Ojos próximos entre sí (Fig. 1K); notosetas desde el setífero 1, denticuladas subdistalmente *G. vittata* Webster & Benedict, 1887 (G, Caribe; P Q)
- Ojos separados (Fig. 1E); notosetas desde el setífero 1, denticuladas distalmente *G. brunnea* (Hartman, 1961) (B, P)
- Sin ojos; primer setífero con notosetas y tipo de notosetas desconocidos (ventilas de metano). *G. robertscrippsi* Rouse, Carvajal & Pleijel, 2018 (P)

Hesiocaeca Hartman, 1965

- 1 Antena media posterior, muy larga, rebasa a los palpos; prostomio alargado *H. bermudensis* Hartman, 1965 (G, C; P Q)
- Antena media central, diminuta 2
- 2(1) Prostomio ovoide o subhexagonal (Fig. 1O); lóbulo neurosetal ligeramente más largo que ancho (Fig. 1P) *H. hessleri* Blake, 1991*
- Prostomio subrectangular; lóbulo neurosetal ligeramente más ancho que largo *H. munki* (Rouse, Carvajal & Pleijel, 2018)⁷ (P)
- 7) Descrita como *Sirsoe* Pleijel, 1998, pero tiene 4 pares de cirros tentaculares.

Hesione Savigny in Lamarck, 1818

(Modificada de Salazar-Vallejo 2018)

- 1 Parápodos con lóbulo acicular sencillo (mayor 3–4 veces más largo que el accesorio) 2
- Parápodos con lóbulo acicular doble (similares, o mayor 2–3 veces más largo que el menor) 6
- 2(1) Neurofalcígeros con láminas bidentadas, lamela se aproxima al diente distal (Fig. 2A, B, E, F) 3
- Neurofalcígeros con láminas unidentadas (sin diente subdistal); neurofalcígeros con láminas 6–8 veces más largas que anchas, lamelas alcanzan al diente distal *H. harrisae* Salazar-Vallejo, 2018 (G, C)
- 3(2) Dorso brillante; diente distal mucho mayor que el accesorio (Fig. 2F) (cuerpo gris perla o grisáceo en vida) *H. splendida* Savigny in Lamarck, 1818 (P, Q)
- Dorso opaco (color variable en vida) 4
- 4(3) Ojos anteriores circulares 5
- Ojos anteriores más anchos que largos; lóbulos aciculares aguzados; diente subdistal más delgado que el distal (dorso con manchas negruzcas redondeadas) *H. panamena* Chamberlin, 1919 (P)

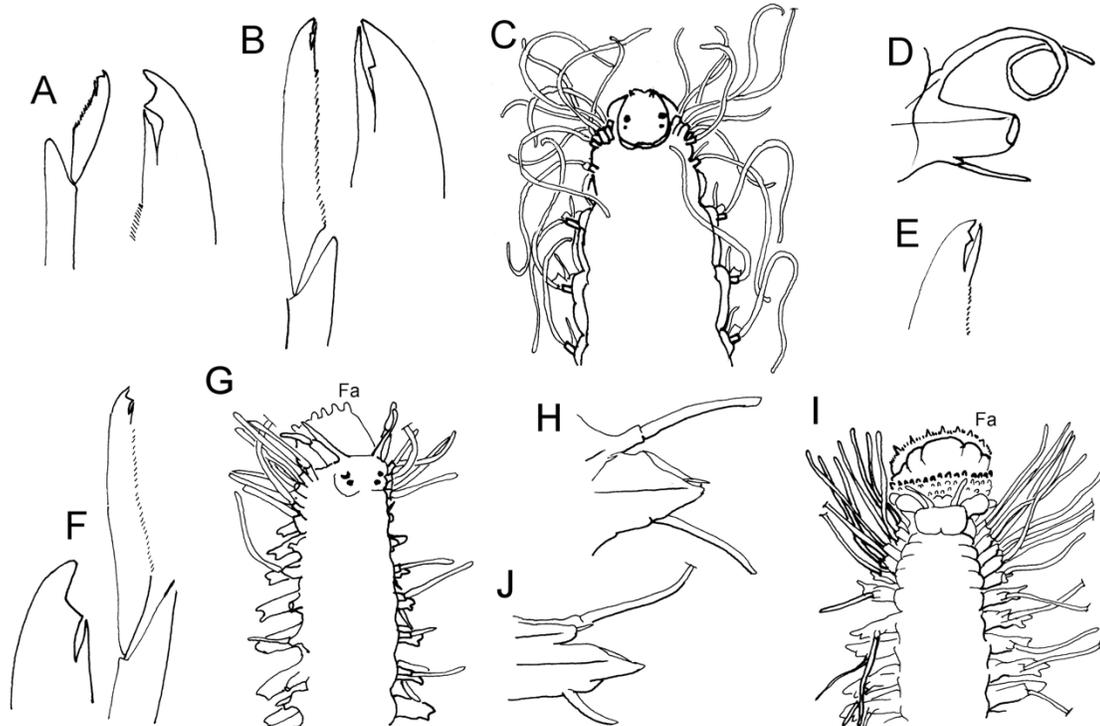


Figura 2. *Hesione genetta*: A) Falcígero y detalle de la punta; *H. panamíca*: B) Falcígero y detalle de la punta; *H. picta*: C) Extremo anterior, VD; D) Parápodo; E) Neuroseta, punta; *H. splendida*: F) Falcígero y detalle de la punta; *Hesiospina* sp: G) Extremo anterior, VD; H) Parápodo; *H. vestimentífera*: I) Extremo anterior, VD; J) Parápodo (Abreviaturas: Fa = faringe).

- 5(4)** Lóbulos aciculares aguzados; neurofalcígeros con láminas 3–4 veces más largas que anchas; diente distal mucho mayor que el subdistal (Fig. 2F) (dorso con áreas pálidas ovales a fusiformes en vida) *H. intertexta* Grube, 1878 (G, C, P Q en todas)
- Lóbulos aciculares digitados; neurofalcígeros con láminas 4–6 veces más largas que anchas (dorso con áreas pálida irregulares, pequeñas en vida) *H. praetexta* Ehlers, 1887 (G, C)
- 6(1)** Falcígeros con láminas con diente subdistal más delgado o menor que el distal, lamelas se aproximan al diente distal; antenas cortas, tres veces más largas que anchas **7**
- Falcígeros con láminas con diente subdistal tan ancho como el distal; dientes distal y subdistal subiguales (Fig. 2A); lóbulos aciculares de tamaño similar (dorso con bandas transversas pardas o moteado incluso preservados) *H. genetta* Grube, 1864 (P Q)
- 7(6)** Lóbulos aciculares tan largos como la mitad de la anchura del lóbulo setal (dorso con bandas pardas transversas hasta el setígero 4 en vida)
- *H. hartmanae* Salazar-Vallejo, 2018 (P)
- Lóbulos aciculares tan largos como $\frac{1}{3}$ de la anchura del lóbulo setal; diente subdistal simétrico, perpendicular al principal (Fig. 2E), lamela homogéneamente afilada (Fig. 2D) (dorso con bandas oscuras gruesas alternantes con bandas pálidas delgadas a lo largo del cuerpo en vida)
- *H. picta* Müller, 1858⁸ (G, C)
- 7) *Hesione pantherina* Risso, 1826, fue descrita del Mediterráneo francés y tiene 16 setígeros, pero sus registros son cuestionables para América Tropical.

Hesiospina Imajima & Hartman, 1964

(cf. Pleijel 2004)

- 1 Antenas y palpos casi del mismo grosor 2
 – Antenas mucho más delgadas que los palpos (Fig. 2I); espina notopodial casi recta; faringe con una banda de papilas basales (Fig. 2I) *H. vestimentifera* Blake 1985⁹ (P)
- 2(1) Antenas y palpos casi del mismo tamaño (Fig. 2G); espinas notopodiales desde el setífero 8-10 *H. sp. A* Uebelacker, 1984 (G, C)
 – Antenas menores que los palpos, apenas rebasan el palpóforo; espinas notopodiales desde los primeros setíferos *H. similis* Hesse, 1925*
 – Antenas mucho mayores que los palpos (no se precisó el inicio de las espinas notopodiales) *H. similis* según O'Connor & Shin, 1983*
- 9) Restringida; no tan ampliamente distribuida (Bonifácio *et al.* 2018).

Heteropodarke Hartmann-Schröder, 1962¹⁰

(Modificada de Pleijel 1999)

- 1 Ojos separados; prostomio alargado; palpos insertos centralmente 2
 – Ojos muy cercanos entre sí; palpos insertos distalmente 3
- 2(1) Ojos diminutos, par anterior apenas mayor que el posterior (Fig. 3D)
 *H. lyonsi* Perkins, 1984 (G, C)
 – Ojos mayores, subiguales (Fig. 3B) *H. heteromorpha* Hartmann-Schröder, 1962 (G, C O; P)
- 3(1) Prostomio cuadrangular; cirros anteriores cortos (Fig. 3A); espiníferos en los primeros setíferos *H. formalis* Perkins, 1984 (G, C)
 – Prostomio alargado; cirros anteriores largos; sin espiníferos en los primeros setíferos
 *H. "zmyrina"* Pleijel 1999*¹¹
- 10) Las características siguen la revisión de Pleijel (1999); el nombre entre comillas implica que lo introdujo de manera informal; *H. heteromorpha* se ha encontrado de California a Perú y es poco probable que se presente en el Gran Caribe.
- 11) Ver Muona (2006) para la alternativa ante los uninóminos.

Neogyptis Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012

(Modificada de Rizzo & Salazar-Vallejo 2014)

- 1 Ojos negros o pardos, arreglados en una serie, ojos externos reniformes; faringe con 10 papilas *N. fauchaldi* Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012 (G, C)
 – Ojos rojizos 2
 – Sin ojos [en almejas *Acharax johnsoni* (Dall, 1891) en ventilas de metano]
 *N. jeffrucoi* Rouse, Carvajal & Pleijel, 2018 (P)
- 2(1) Faringe con 10 papilas 3
 – Faringe con 35–40 papilas; antena media aguzada; ojos anteriores dos veces mayores que los posteriores *N. plurisetis* (Hilbig, 1992) (B, P)

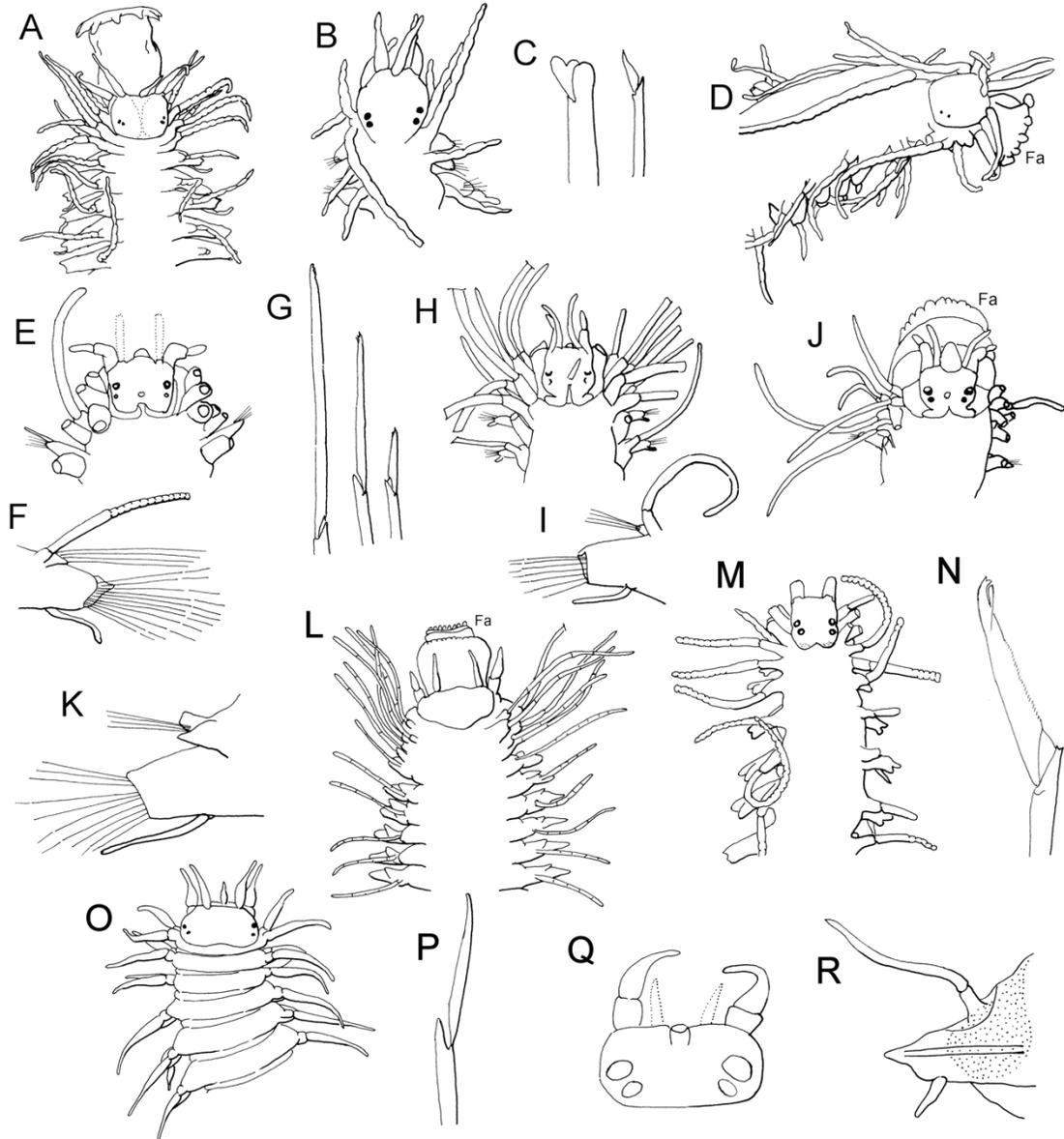


Figura 3. *Heteropodarke formalis*: A) Extremo anterior, VD; *H. heteromorpha*: B) Extremo anterior, VD; C) Neurosetas; *H. lyonsi*: D) Extremo anterior, VL; *Leocrates atlanticus*: E) Extremo anterior, VD; F) Parápodo; G) Neurosetas; *L. greffianus*: H) Extremo anterior, VD; I) Parápodo; *L. longocirratus*: J) Extremo anterior, VD; K) Parápodo; *Nereimyra aloinae*: L) Extremo anterior, VD; N. sp. B: M) Extremo anterior, VD; N) Neuroseta; *Oxydromus minutus*: O) Extremo anterior, VD; P) Neuroseta; *O. mutilatus*: Q) Prostomio, VD; R) Parápodo (Abreviatura: Fa = faringe).

- 3(2)** Antena media aguzada **4**
 – Antena media roma; ojos anteriores mayores, ligeramente reniformes
 *N. sp. A* Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012 (G, C)
- 4(3)** Ojos coalescentes, anteriores mayores; cuerpo con 28 segmentos
 *N. carriebowcayi* Pleijel, Rouse, Sundkvist & Nygren, 2012 (G, C)
 – Ojos separados, anteriores ligeramente mayores; cuerpo con 39 segmentos
 *N. crypta* (Pleijel, 1993) (G, C)

Nereimyra de Blainville, 1828

(Modificada de Uebelacker 1984)

- 1 Ojos casi del mismo tamaño (Fig. 3M); neurosetas con ápices largos bidentados y lámina subdistal (Fig. 3N) *N. sp B* Uebelacker, 1984 (G, C)
 – Ojos anteriores 2–3 veces más grandes que los posteriores; neurosetas con ápices largos unidentados y sin lámina subdistal **2**
 – Sin ojos (Fig. 3L); neurosetas con ápices largos unidentados; dorso con papilas o verrugas diminutas *N. alvinae* Blake, 1985 (P)
- 2(1)** Faringe con unas 10 papilas marginales *N. woodsholea* (Hartman, 1965)¹²
 – Faringe con abundantes papilas marginaes *N. punctata* (Müller, 1776) (G, C Q)
- 12) Ver Nygren *et al.* (2005) para afinidades entre las especies atlánticas, y Pleijel *et al.* (2012) para una revisión.

Oxydromus Grube, 1855¹³

- 1 Notosetas abundantes, espigadas y algunas aciculares (Fig. 4F); ojos laterales fusionados (Fig. 4E) *O. sp A* Uebelacker, 1984 (G)
 – Notosetas muy escasas, nunca aciculares, a veces furcadas **2**
- 2(1)** Antenas laterales afiladas, lisas **3**
 – Antenas laterales ensanchadas basalmente, antena media un poco menor que los palpos (Fig. 3O); prostomio más ancho que largo; ojos en arreglo trapezoidal, anteriores 2 veces más grandes que posteriores; neurosetas falcíferos compuestos unidentados (Fig. 3P)
 *O. minutus* (Hartmann-Schröder, 1959) (P)
- 3(2)** Prostomio no cubierto por el peristomio, parece regular **4**
 – Prostomio cubierto por el peristomio, parece mucho más ancho que largo; ojos similares, equidistantes; antenas laterales 4–5 veces mayores que la media
 *O. spinosus* (Ehlers, 1908)*
- 4(3)** Prostomio corto, oblongo; ojos anteriores dos veces mayores que los posteriores **5**
 – Prostomio alargado, ovoide; ojos subiguales; notosetas capilares
 *O. agilis* (Ehlers, 1864) (G, C Q)
 – Prostomio cordado (subpentagonal) **6**
- 5(4)** Antenas laterales de alrededor de la mitad del largo de los palpos (Fig. 3Q); cirros dorsales cirriformes, lisos (Fig. 3R); sin ocelos adicionales
 *O. mutilatus* (Treadwell, 1901) (G, C) (incl. *O. guanicus* Hoagland 1919)
 – Antenas laterales y palpos subiguales (Fig. 4A); cirros corrugados (Fig. 4B); a menudo con un par de ocelos anteriores adicionales *O. obscurus* (Verrill, 1873)¹⁴ (G, C; P Q)
- 6(4)** Cirros corrugados, subarticulados; ojos coalescentes (anteriores ligeramente mayores)
 *O. sp* (como *Podarke sp A*) Uebelacker, 1984¹⁵ (G, C)
 – Cirros lisos; ojos separados (anteriores ligeramente mayores)
 *O. pugettensis* (Johnson, 1901) (B, P Q)
- 13) Ver Rizzo & Salazar-Vallejo (2014) para una clave a todas las especies. *O. brevis* Hartmann-Schröder, 1959, descrita de El Salvador, fue considerada como un *nomen dubium* por Pleijel (1998:161), que quizá pertenezca a *Oxydromus*.

- 14) Los ejemplares de localidades más norteñas no presentan ocelos y la antena media es redondeada (Gardiner 1976:116).
 15) Podría incluir *P. guanica sensu* Hartman 1951; cf *P. pallida* Claparède in Fauvel 1923 o *P. viridescens* Ehlers 1864. Pueden separarse por el tipo de notosetas, furcadas *vs* bidentadas.

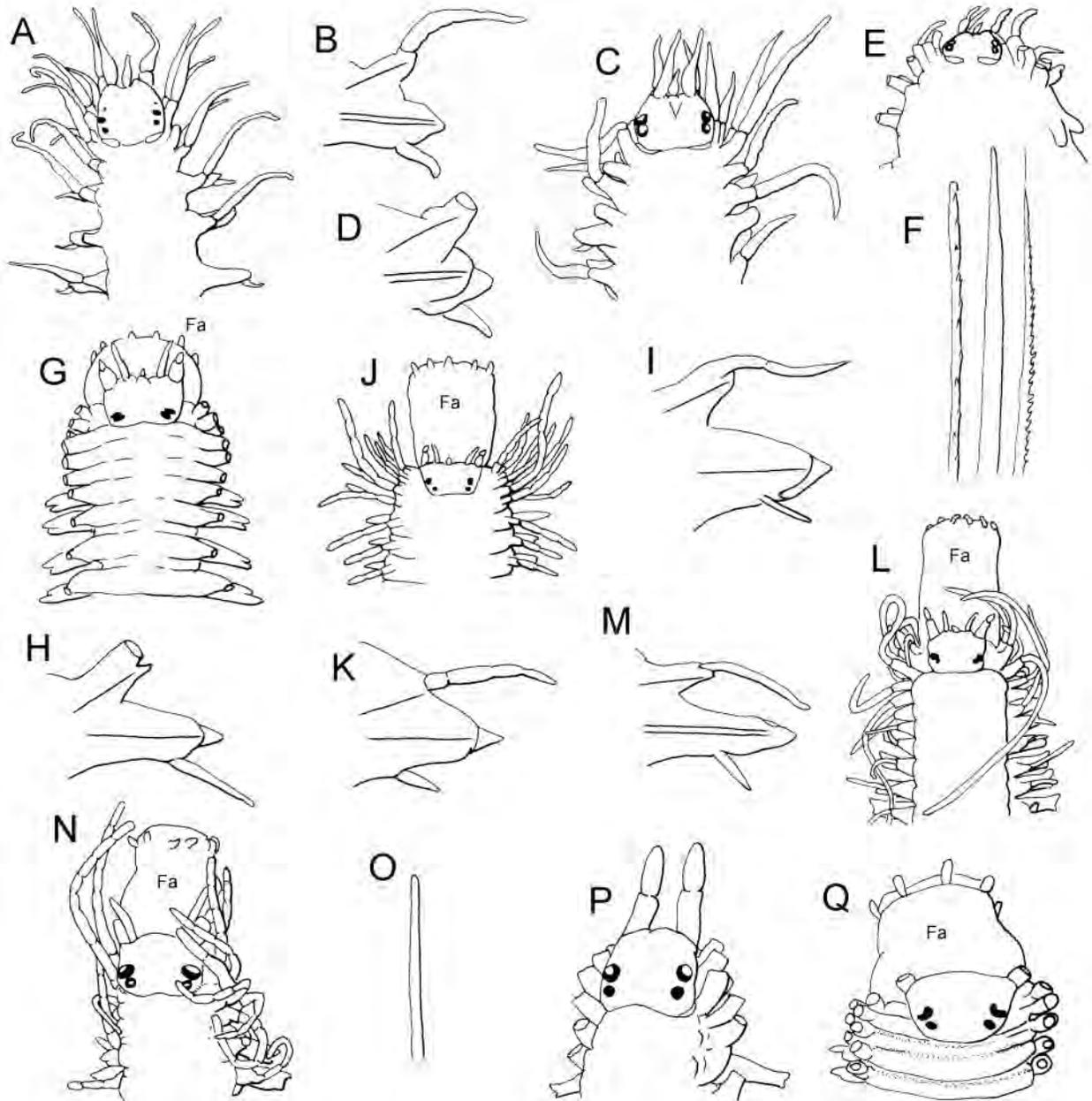


Figura 4. *Oxydromus obscurus*: A) Extremo anterior, VD; B) Parápodo; *Oxydromus* sp.: C) Extremo anterior, VD; D) Parápodo; *O. sp. A*: E) Extremo anterior, VD; F) Notosetas; *Podarkeopsis brevipalpa*: G) Extremo anterior, VD; H) Parápodo; *P. glabra*: I) Parápodo; *P. guadalupensis*: J) Extremo anterior, VD; K) Parápodo; *P. levifuscina*: L) Extremo anterior, VD; M) Parápodo; *Psamathe haploseta*: N) Extremo anterior, VD; O) Neuroseta simple; *P. sp.*: P) Extremo anterior, VD; *Syllidia liniata*: Q) Extremo anterior, VD (Abreviatura: Fa = faringe).

Podarkeopsis Laubier, 1961¹⁶

- 1 Ojos coalescentes, no se distingue la forma individual; antena media de $\frac{1}{3}$ de la longitud de las laterales 2
 – Ojos separados o muy próximos, pero no se pierde la forma individual 3
- 2(1) Antenas laterales mayores que los palpos (Fig. 4G); cirro ventral mucho más largo que el lóbulo neurosetal (Fig. 4H) *P. brevipalpa* (Hartmann-Schröder, 1959) (G, C Q; P)
 – Antenas laterales y palpos de tamaño similar; cirro ventral y lóbulo neurosetal de tamaño similar (Fig. 4I) *P. glabra* (Hartman, 1961) (B, P)
- 3(1) Prostomio subhexagonal; antenas laterales ligeramente más cortas que los palpos; cirros alargados mayores dos veces más largos que la anchura corporal (Fig. 4L)
 *P. levifuscina* Perkins, 1984 (G, C)
 – Prostomio trapezoidal; antenas laterales y palpos de la misma longitud; cirros alargados mayores tan largos como la anchura corporal (Fig. 4J)
 *P. guadalupensis* Amoureux, 1985 (G, C)

16) Ver Rizzo & Salazar-Vallejo (2014) para una clave a todas las especies.

Psamathe Johnston, 1836

- 1 Neurópodos con pocas setas simples (Fig. 4O), la mayoría compuestas
 *P. haploseta* (Perkins, 1984) (G, C)
 – Todas las neurosetas compuestas; neurosetas bidentadas; faringe con unas 20 papilas marginales; prostomio con ojos bien desarrollados 2
- 2(1) Ojos anteriores ligeramente mayores que los posteriores; falcíferos uni- o bidentados, todos con lámina que alcanza el diente accesorio *Psamathe* sp Perkins 1984 (G, C)
 – Ojos anteriores dos veces más grandes que los posteriores; falcíferos todos unidentados, con lámina que alcanza la punta del diente *P. cirrata* Keferstein, 1862 (G, C Q)

Syllidia de Quatrefages, 1866¹⁷

- 1 Prostomio más ancho que largo; ojos anteriores reniformes, 1.5–2 veces mayores que los posteriores (Fig. 4Q); mandíbula con manubrio largo y recto
 *S. liniata* Hartmann-Schröder, 1962 (P)
 – Prostomio más largo que ancho; ojos anteriores ligeramente mayores que los posteriores; mandíbula con manubrio corto y curvo *S. armata* de Quatrefages, 1866 (G, C Q)

17) Ver Rizzo & Salazar-Vallejo (2014) para una clave a todas las especies.

Vrijenhoekia Pleijel, Rouse, Ruta, Wiklund & Nygren, 2008

- 1 Palpos divergentes (Fig. 1Q); faringe con 3–4 papilas cónicas romas, submarginales
 *V. methanicola* (Desbruyères & Toulmond, 1998)¹⁸ (G, C)
 – Palpos convergentes; faringe con 10 papilas cónicas aguzadas, marginales
 *V. dalailamai* (Rouse, Carvajal & Pleijel, 2018) (P)

18) Pleijel (1998:124) propuso *Sirsoe* y la incluyó, pero la propuesta no fue aceptada por Desbruyères & Toulmond (1998:97-98).

Estudios futuros

Los miembros de las especies de mayor tamaño, que son a menudo fáciles de reconocer por su pigmentación, pueden estudiarse en su ecología y biología reproductiva, especialmente para aclarar cómo ocurre la fertilización dado que los pocos estudiados son hermafroditas simultáneos (Salazar-Vallejo 2018). En cuanto a las especies con organismos de menor tamaño, muchos aparentemente simbioses de otros invertebrados, conforme se incrementa el interés por estudiar ese tipo de relaciones, estamos seguros que aumentará el número de especies conocidas. En particular, es recomendable que los estudios sean integrales e incorporen métodos moleculares para la caracterización de las especies conocidas, incluyendo a las de supuesta amplia distribución, como *Oxydromus pugettensis*, o aquellas que sean reconocidas como indescritas, de modo que siga mejorándose el conocimiento del grupo.

Agradecimientos

La colaboración desinteresada de colegas de varias instituciones o museos fueron fundamentales para terminar la primera edición de esta contribución. Del mismo modo, nuestros colegas de ECOSUR hicieron todo lo que pudieron para facilitar la conclusión de este trabajo. La cuidadosa lectura por María Ana Tovar Hernández, Harlan K. Dean y Tulio Fabio Villalobos mejoró la calidad del texto y de las ilustraciones de la primera edición. Esa contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Bonifácio P, Lelièvre Y & Omnes E. 2018. A new species and phylogenetic insights in *Hesiospina* (Annelida, Hesionidae). *Zootaxa* 4441:59–75.
- Desbruyères D & Toulmond A. 1998. A new species of hesionid worm, *Hesioacaeca methanicola* sp. nov. (Polychaeta: Hesionidae), living in ice-like methane hydrates in the deep Gulf of Mexico. *Cah Biol Mar* 39:93–98.
- Ehlers E. 1887. Report on the Annelids. Reports on the results of dredging, under the Direction of L.F. Pourtalès during the years 1868–1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877–78), and in the Caribbean Sea (1878–79) in the U.S. Coast Survey Steamer "Blake." *Mem Mus Comp Zool Harvard Coll* 15:1-335.
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Ann Rev Oceanogr Mar Biol* 17:193–284.
- Gardiner SL. 1976(1975). Errant polychaete annelids from North Carolina. *J Elisha Mitchell Sci Soc* 91:77–220.
- Haaland B & Schram TA. 1982a. Larval development and metamorphosis of *Ophiidromus flexuosus* (delle Chiaje) (Hesionidae, Polychaeta). *Sarsia* 68:85–96.
- Haaland B & Schram TA. 1982b. Larval development and metamorphosis of *Gyptis rosea* (Malm) (Hesionidae, Polychaeta). *Sarsia* 68:107–118.
- Hartman O. 1968. Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Found, Univ So Calif, 828 pp.
- Martin D, Meca MA, Gil J, Drake P & Nygren A. 2017. Another brick in the wall: population dynamics of a symbiotic species of *Oxydromus* (Annelida, Hesionidae), described as new based on morphometry. *Contr Zool* 86:181–211.
- Monro CCA. 1939. Polychaeta of the "Rosaura" Expedition. *Novit Zool* 41:345–354.
- Muona J. 2007. To be named or not to be named – *Heteropodarke pleijeli* sp. n. (Annelida, Polychaeta). *Cladistics* 22:634–635.
- Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2005. Genetic relationships between *Nereimyra punctata* and *N. woodsholea* (Hesionidae, Polychaeta). *J Zool Syst Evol Res* 43:273–276.
- Parapar J, Besteiro C & Moreira J. 2004. Familia Hesionidae. *Fauna Ibérica* 25:210–267.
- Pettibone MH. 1970. Polychaeta Errantia of the Siboga Expedition, 4. Some additional polychaetes of the Polynoidae, Hesionidae, Nereidae, Goniadidae, Eunicidae, and Onuphidae, selected as new species by the late Dr. Hermann Augener, with remarks on other related species. *Siboga Exped* 24(1d):199–270.

- Pleijel F. 1998. Phylogeny and classification of Hesionidae (Polychaeta). *Zool Scripta* 27:89–163.
- Pleijel F. 1999. Phylogenetic taxonomy, a farewell to species, and a revision of *Heteropodarke* (Hesionidae, Polychaeta, Annelida). *Syst Biol* 48:755–789.
- Pleijel F. 2004. A revision of *Hesiospina* (Psamathini, Hesionidae, Polychaeta). *J Nat Hist* 38:2547–2566.
- Pleijel F, Rouse GW & Nygren A 2012 A revision of *Nereimyra* (Psamathini, Hesionidae, Aciculata, Annelida). *Zool J Linn Soc* 164:36–51.
- Rizzo AE & Salazar-Vallejo SI. 2014. Hesionidae Grube, 1850 (Annelida: Polychaeta) from South-Southeastern Brazil, with descriptions of four new species. *Zootaxa* 3856:267–291.
- Rouse GW, Carvajal JI & Pleijel F. 2018. Phylogeny of Hesionidae (Aciculata, Annelida), with four new species from Deep-sea eastern Pacific methane seeps, and resolution of the affinity of *Hesiolyra*. *Invert Syst* 32:1050–1068.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An Inst Biol, serie Zool, UNAM* 67:11–50.
- Salazar-Vallejo SI. 2018. Revision of *Hesione* Savigny in Lamarck, 1818 (Annelida, Errantia, Hesionidae). *Zoosystema* 40:227–325.
- Salazar-Vallejo SI. 2020. Revision of *Leocrates* Kinberg, 1866 and *Leocratides* Ehlers, 1908 (Annelida, Errantia, Hesionidae). *Zootaxa* 4739: 1–114.
- Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Carrera-Parra LF. 2019. Phylogeny of Microphthalminae Hartmann-Schröder, 1971, and revision of *Hesionella* Hartman, 1939, and *Struwela* Hartmann-Schröder, 1959 (Annelida, Errantia). *PeerJ* 7:e7723, 35 pp.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacifico oriental tropical. *An Inst Biol, serie Zool, UNAM* 75:9–97.
- Salazar-Vallejo SI & Orensanz JM. 2007(2006). *Pleijelius longae* n. gen., n. sp., a remarkable deep water polychaete from the Northwestern Atlantic (Polychaeta: Hesionidae). *Sci Mar* 70(S3):157–166.
- Salazar-Vallejo SI & Rizzo AE. 2020. Review of *Dalhousiella* McIntosh, 1901 (Annelida, Hesionidae). *Cah Biol Mar* 61: 299–309.
- Schram TA & Haaland B. 1984. Larval development and metamorphosis of *Nereimyra punctata* (O.F. Müller) (Hesionidae, Polychaeta). *Sarsia* 69:169–181.
- Schroeder PC & CO Hermans. 1975. Annelida: Polychaeta. *In: AC Giese & JS Pearse (eds), Reproduction of Marine Invertebrates. Academic, New York*, pp 1–212.
- Shaffer PL. 1979. The feeding biology of *Podarke pugettensis* (Polychaeta: Hesionidae). *Biol Bull* 156:343–355.
- Summers M, Pleijel F & Rouse GW. 2015. Whale falls, multiple colonisations of the deep, and the phylogeny of Hesionidae (Annelida). *Invert Syst* 29:105–123.
- Treadwell AL. 1901. The polychaetous annelids of Porto Rico. *Bull US Fish Comm* 1900 2:181–210.
- Uebelacker JM. 1984. Family Hesionidae Sars, 1862. *In: Uebelacker JM & PG Johnson (eds), Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor, Mobile, 7 vols, pp 28.1–28.39.*
- Villalobos-Guerrero TF & Harris LH. 2012. *Oxydromus* Grube, 1855 reinstated over *Ophiodromus* Sars, 1862 (Polychaeta, Hesionidae). *ZooKeys* 241:21–31.
- Wang Z, Qiu JW & Salazar-Vallejo SI. 2018. Redescription of *Leocrates chinensis* Kinberg, 1866 (Annelida, Hesionidae). *Zool Stud* 57:5, 11 pp.

24. Hirudinida Lamarck, 1818

Alejandro Ocegüera-Figueroa¹, Fernando Ruiz-Escobar²
& Gerardo Torres-Carrera^{1, 3}

¹Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

²Posgrado en Ecología Marina, Universidad del Mar campus Puerto Ángel

³Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Introducción

Las sanguijuelas o hirudíneos conforman la subclase Hirudinida Lamarck, 1818, y forman parte del phylum Annelida Lamarck, 1809. Esta subclase incluye tres órdenes: Acanthobdellida, Branchiobdellida e Hirudinida (Siddall *et al.* 2001; Tessler *et al.* 2018). Los miembros de Hirudinida se caracterizan por poseer una estructura glandular en el tercio anterior del cuerpo llamada clitelo, el cual no es claramente distinguible externamente en algunas especies, así como una ventosa en cada extremo del cuerpo, 34 somitos con patrones variables de anillamiento externo y, con excepción de los miembros de Acanthobdellida, por carecer de quetas (Sawyer 1986). Dentro del grupo se incluyen especies que habitan ambientes terrestres, de agua dulce y marinos (Sawyer 1986).

Las sanguijuelas son hermafroditas simultáneas y se reproducen por fecundación interna cruzada; en algunas especies, el intercambio de esperma se da a través de espermatóforos que son inyectados durante el apareamiento (Salas-Montiel *et al.* 2017). En algunos miembros de la familia Piscicolidae los espermatóforos se insertan en una porción específica del cuerpo cercana a los gonoporos conocida como región copulatoria, compuesta por tejido conectivo que facilita la transferencia de espermias hasta su llegada a los ovarios (Sawyer 1986). En la mayoría de las especies de Hirudiniformes, la transferencia de espermatozoides ocurre mediante la inserción del pene en la vagina, órganos relativamente bien desarrollados (Sawyer 1986). El ciclo de vida de los miembros de Hirudinida es directo, es decir, no incluye fases larvianas y los huevos son depositados en ootecas, las cuales se adhieren sobre superficies sólidas, y en el caso particular de las sanguijuelas de agua dulce de la familia

Glossiphoniidae, los progenitores llevan las ootecas y las sanguijuelas jóvenes adheridas en el vientre, lo cual representa el único caso de cuidado parental en Hirudinida (Mann 1962, Sawyer 1986).

Existen más de 700 especies de sanguijuelas en todo el mundo, y aproximadamente 100-150 de ellas pertenecen a la familia Piscicolidae Johnston, 1865 (Burrison 2007, Sket & Trontelj 2008) y 10 a la familia Ozobranchidae Pinto, 1921 (Sawyer 1986). Estas familias forman el suborden Oceanobdelliformes (Tessler *et al.* 2018) y entre sus miembros se encuentran especies que habitan aguas dulces, marinas y salobres. La familia Piscicolidae está conformada por sanguijuelas que se alimentan principalmente de sangre de peces óseos y cartilagosos, y existen registros aislados de parasitismo en pulpos (López-Peraza *et al.* 2017) y crustáceos (Zara *et al.* 2009), así como de consumo de huevos de peces (Richardson 1948). Las especies de Piscicolidae habitan desde la zona intermareal (Polgar *et al.* 2009, Moraga & Muñoz 2010) hasta profundidades hadales (Utevsky *et al.* 2019). Las especies de Ozobranchidae se alimentan exclusivamente de sangre de tortugas acuáticas (Sawyer 1986). La familia Ozobranchidae incluye dos especies marinas: *Ozobranchus branchiatus* y *Ozobranchus margoi* (Apáthy, 1890). Ambas presentan una distribución geográfica amplia, particularmente en regiones tropicales (Tseng *et al.* 2018), relacionadas con la vagilidad y hábitos migratorios de sus hospederos, las tortugas marinas (Bowen & Karl 2007). Actualmente se ha involucrado a estas dos especies como un posible vector del virus del herpes de las tortugas que causa la fibropapilomatosis, sin embargo este estudio es preliminar (Greenblatt *et al.* 2004).

En México y América tropical, las sanguijuelas marinas en general han sido

escasamente estudiadas (Oceguera-Figueroa & León-Règagnon 2014), sin embargo en los últimos años el interés por este grupo ha comenzado a incrementarse lo que se ve reflejado en algunas publicaciones recientes, por lo que se espera que el número de especies para la región aumente en los siguientes años (ver Curran *et al.* 2016; López-Peraza *et al.* 2017; Ruiz-Escobar 2019; Ruiz-Escobar & Oceguera-Figueroa 2019).

Sistemática

Las primeras especies de las familia Piscicolidae y Ozobanchidae fueron descritas dentro del género *Hirudo* Linnaeus, 1758: *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1758), especie de agua dulce de Europa, *Pontobdella muricata* (Linnaeus, 1758) del Océano Atlántico, y *Ozobanchus branchiatus* (Menzies, 1791) del Océano Pacífico, Los géneros *Piscicola* Blainville, 1818, *Pontobdella* Leach, 1815 y *Ozobanchus* de Quatrefages, 1852 fueron erigidos posteriormente, reconociendo la gran diversidad morfológica del grupo.

La sistemática tradicional de la familia Piscicolidae reconoce tres subfamilias (Sawyer 1986), con base en la presencia o ausencia de pares de vesículas pulsátiles por somito del urosoma: *Platybdellinae* Ephstein, 1970 (vesículas ausentes), *Piscicolinae* Caballero, 1940 (un par de vesículas) y *Pontobdellinae* Llewellyn, 1966 (dos pares de vesículas). Esta clasificación no está sustentada por análisis filogenéticos con base en datos morfológicos y moleculares (Williams & Burreson 2006; Utevsky 2007) por lo que es necesaria una revisión formal.

La familia Ozobanchidae incluye tres géneros, dos de ellos con especies dulceacuícolas: *Unoculubanchiobdella* Solano Lobo Peralta, Rodrigues Matos & Maues Serra-Freire, 1998 de Brasil y *Bogabdella* Richardson, 1969 de Australia y Colombia. El tercer género, *Ozobanchus* incluye formas exclusivamente marinas con dos especies en México: *Ozobanchus branchiatus* (Menzies, 1791) y *Ozobanchus margo* (Apáthy, 1890). Ambas especies presentan una distribución geográfica amplia particularmente en regiones tropicales (Tseng *et al.* 2018), relacionada con la vagilidad y hábitos migratorios de sus hospederos, las tortugas marinas (Bowen & Karl 2007).

Morfología

Cuerpo. Las sanguijuelas marinas miden generalmente unos cuantos centímetros, aunque algunas especies de *Pontobdella* superan los 10 cm y, excepcionalmente, *Megaliobdella szidati* puede alcanzar los 34 cm. El cuerpo de las sanguijuelas de las familias Piscicolidae y Ozobanchidae se divide en dos partes: el traquelosoma, que incluye la región anterior del cuerpo con la ventosa anterior (oral) en un extremo, y el urosoma en la región posterior, con la ventosa caudal (Fig 1. A-C;). Algunas especies presentan proyecciones laterales de la pared del cuerpo, siendo notables las branquias foliadas de *Branchellion* spp. y digitiformes de *Ozobanchus* spp. (Fig 1 B, C; 2 B) o bien las especies del género *Pontobdella* presentan el cuerpo cubierto por tubérculos prominentes (Sawyer 1986) (Fig. 1 A; 2 A).

La ventosa anterior o ventosa oral porta las estructuras sensoriales: manchas oculares, papilas o tentáculos, además de la boca la cual se localiza en la superficie ventral generalmente en el centro de la ventosa (Sawyer 1986). La ventosa posterior o ventosa caudal es generalmente más grande que la ventosa oral.

Aparato digestivo. La proboscis y el esófago se localizan en el traquelosoma, mientras que el buche, con ciegos gástricos, el intestino con uno a seis divertículos y el recto se localizan en el urosoma; el ano es de posición dorsal, cercano a la ventosa posterior (Utevsky 2007) (Fig 2 B,D).

Aparato reproductivo. Las gónadas masculinas (testisacos) se encuentran en cinco o seis pares a lo largo del urosoma. Las gónadas femeninas (ovisacos) se encuentran en un par, en forma esférica o alargada (Fig 2E). Los gonoporos siempre son separados y se localizan en la superficie ventral de cuerpo, en el tercio anterior. El gonoporo masculino siempre es anterior al femenino (Sawyer 1986).

Recolecta, fijación y preservación

Las especies de la familia Piscicolidae pueden ser recolectadas mediante la inspección de la superficie corporal de peces y en mucho menor medida en otros hospederos como pulpos y crustáceos. Las sanguijuelas suelen adherirse en la piel de los peces de los que se alimentan, en sitios

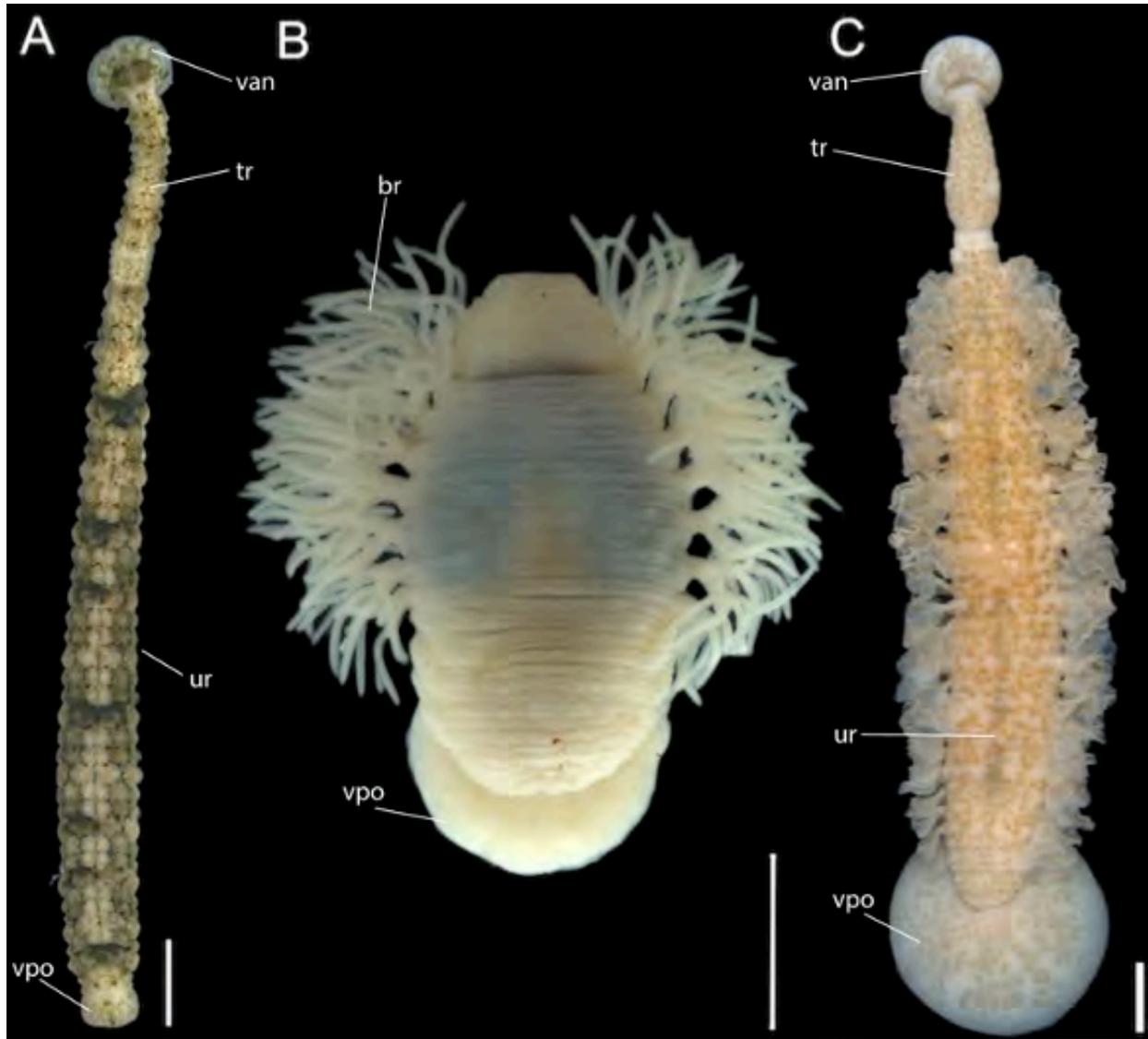


Figura 1. A) *Pontobdella* sp. ;B) *Ozobranchus branchiatus*; C) *Branchellion spindolaorum*. br= branquias; tr= traquelosoma; ur= urosoma; van= ventosa anterior; vpo= ventosa posterior; vs=vesícula seminal.

como aletas, branquias, cavidad oral y espiráculos (Caira *et al.* 2012), aunque en casos extremos se las ha encontrado en crías en desarrollo dentro de úteros (Moser & Anderson 1977). También es posible encontrar a las sanguijuelas y sus ootecas sobre artrópodos y moluscos bentónicos, de manera forética (Nagasawa & Fujiwara 2008, Nagasawa & Ueda 2013) o en el fondo marino (Burreson 2007). Las especies de Ozobranchidae, al ser parásitos estrictos, deben ser recolectadas directamente de la piel de sus hospederos (tortugas marinas), los cuales se encuentran bajo protección especial en países de América tropical, por lo que su recolecta puede requerir permisos especiales.

Para la fijación de las sanguijuelas, los ejemplares deben ser colocados en un recipiente con agua del medio, y relajados con adición gradual de alcohol al 70%, hasta que los ejemplares se encuentren inmóviles y no respondan al tacto. Si las sanguijuelas son fijadas directamente en alcohol o formol, estas se contraen y modifican su forma corporal característica, lo cual dificulta la observación de estructuras importantes para su correcta determinación. Posteriormente, se debe retirar el exceso de mucus con el uso de papel absorbente. La fijación se puede realizar con alcohol al 96% para ejemplares grandes (>2cm), lo cual facilitará la disección. Los ejemplares más

pequeños deben fijarse con formol al 4% con el objetivo de realizar cortes histológicos. Alternativamente, algunos ejemplares, inmediatamente después de la narcotización, pueden aplanarse al colocarse entre dos portaobjetos y ejerciendo presión sobre ellos; posteriormente, estos ejemplares pueden ser teñidos con haematoxilina-eosina o paracarmin y posteriormente montados en bálsamo de Canadá

para realizar preparaciones permanentes.

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie

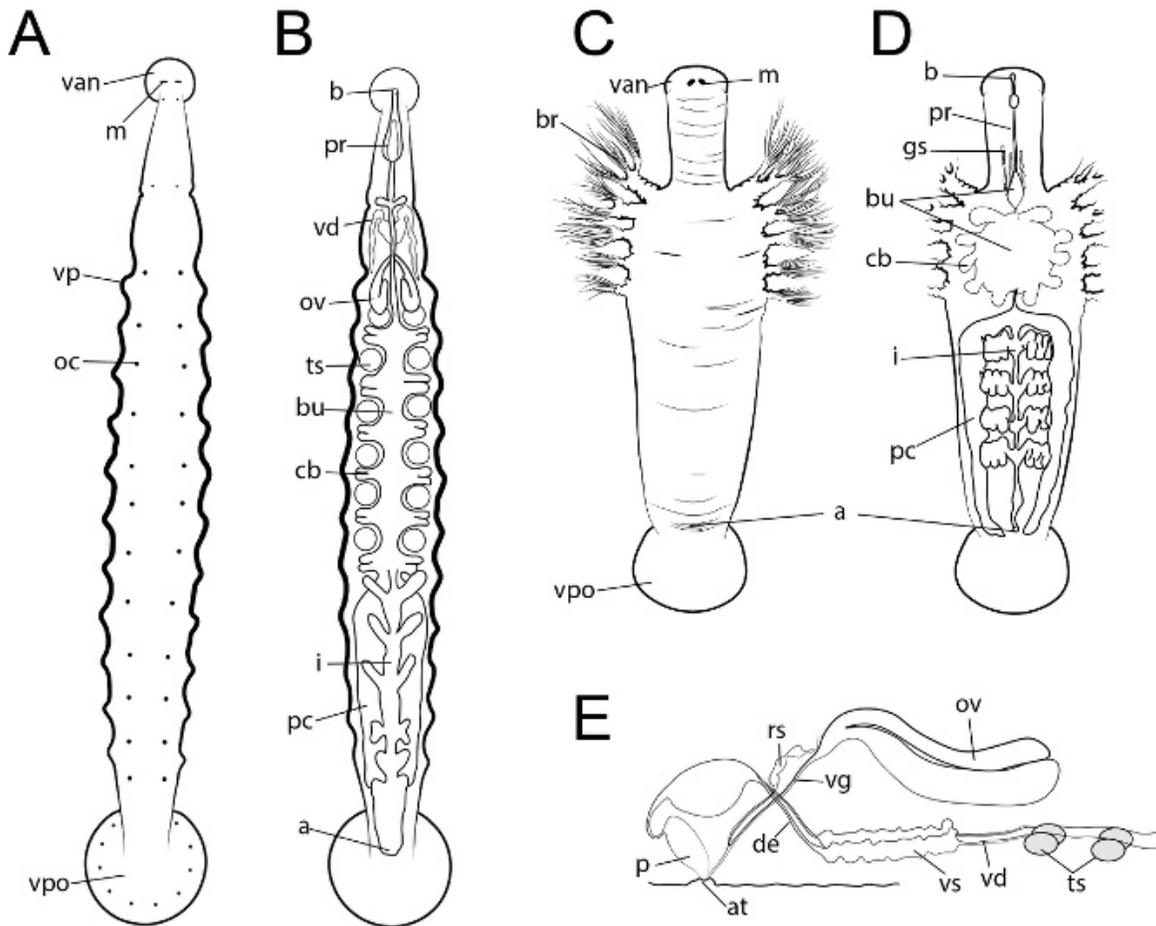


Figura 2. A, B) Piscicolidae, vista dorsal, morfología externa e interna; C, D) Ozobanchidae, vista dorsal, anatomía externa e interna; E) Ozobanchidae, vista lateral, anatomía interna. a= ano; at= atrio; b= boca; br= branquias; bu= buche; cb= ciegos del buche; de= ductos espermáticos; i= intestino; m= manchas oculares; oc= ocelos; ov= ovisacos; p= pene; pc= post ciegos; pr= proboscis; rs= receptáculo seminal; ts= testisacos; vd= vaso deferente; vg= vagina; van= ventosa anterior; vp= vesículas pulsátiles; vpo= ventosa posterior; vs= vesícula seminal.

Clave para especies de sanguijuelas marinas de América tropical

1 Urosoma con proyecciones laterales (branquias) conspicuas	2
– Urosoma sin proyecciones laterales	7
2(1) Branquias laterales digitiformes y ramificadas (Fig. 1C); parásitos de tortugas marinas .	3
– Branquias laterales foliadas; parásitos de elasmobranquios	4
3(2) Siete pares de branquias laterales	<i>Ozobranchus branchiatus</i> (P, G, C)
– Cinco pares de branquias laterales	<i>Ozobranchus margo</i> (P, G, C)
4(2) 30 pares de branquias laterales	<i>Branchellion spindolaorum</i> P
– 33 pares de branquias laterales	<i>Branchellion torpedinis</i> (G, C)
– 31 pares de branquias laterales	5
5(4) 10 pares de vesículas pulsátiles	<i>Branchellion</i> sp. ver Ruiz-Escobar, 2019 (P)
– 11 pares de vesículas pulsátiles	6
6(5) Un par de manchas oculares irregulares	<i>Branchellion ravenelii</i> (G, C)
– Un par de manchas oculares lineares	<i>Branchellion lobata</i> (P)
7(1) Cuerpo liso, sin tubérculos.....	8
– Cuerpo con tubérculos prominentes	10
8(7) Somitos de la región media del cuerpo con tres anillos, en aguas profundas (hasta 2447m) <i>Bathybdella sawyeri</i> (P)
-Somitos de la región media del cuerpo con seis anillos.....	9
9(8) Dos pares de manchas oculares	<i>Austrobdella cairae</i> (P)
– Sin manchas oculares	<i>Austrobdella rapax</i> (G, C)
10(7) Un par de manchas oculares lineares	<i>Pontobdella californiana</i> (P)
– Un par de manchas oculares con dos concavidades	<i>Pontobdella macrothela</i> (P, G, C)

Referencias

- Bowen BW & Karl SA. 2007. Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology* 16(23): 4886—4907.
- Burreson EM. 2007. Class Hirudinea. In: Carlton JT. (ed.) *The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from central California to Oregon*, 4a ed. University of California Press, Berkeley. 303—309 pp.
- Caira JN, Healy CJ & Jensen K. 2012. An updated look at elasmobranchs as hosts of metazoan parasites. In: Carrier JC., JA Musick & MR. Heithaus (eds.) *Biology of sharks and their relatives*. 2ª Ed. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp: 547—578.
- Curran SS., Phillips AJ, Overstreet RM., Benz GW & Henningsen AD. 2016. *Austrobdella cairae* n.sp. an oioxenous marine leech (Clitellata: Piscicolidae) from the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, in the Northeastern Pacific Ocean. *Journal of Parasitology* 102(2): 179—186.
- Greenblatt RJ, Work TM., Balazs GH, Sutton CA., Casey RN, & Casey JW. 2004. The *Ozobranchus* leech is a candidate mechanical vector for the fibropapilloma-associated turtle herpesvirus found latently infecting skin tumors on Hawaiian green turtles (*Chelonia mydas*). *Virology* 321(1): 101—110.
- Iannaccone J, Avila-Peltroche J, Rojas-Perea S, Salas-Sierralta M, Neira-Cruzado K, Palomares-Torres R, Valdivia-Alarcón S., Pacheco-Silva A., Benvenuto-Vargas V. & Ferrario-Bazalar V. 2011. Dinámica poblacional de los parásitos metazoos del pez guitarra del Pacífico *Rhinobatos planiceps* (Batoidea: Rajiformes) de la zona costera marina de Lima, Perú. *Neotropical Helminthology* 5(2): 265-278.
- López-Peraza DJ, Hernández-Rodríguez M, Barón-Sevilla B, Bückle-Ramírez LF & Grano-Maldonado

- MI. 2017. First record of *Stibarobdella moorei* (Annelida, Hirudinea, Piscicolidae) a marine leech parasitizing *Octopus bimaculatus* (Mollusca: Octopodidae) from the Mexican Pacific coast. *Helminthologia* 54(4): 322—329.
- Mann KH. 1962. Leeches (Hirudinea). Their structure, physiology, ecology and embryology. Oxford. 197 pp.
- Moraga P & Muñoz G 2010 Prevalencia, abundancia y caracterización de morfoespecies de sanguijuelas (Annelida: Hirudinea) en peces intermareales de Chile central. *Archivos de Medicina Veterinaria* 42: 71—78.
- Moser M & Anderson S 1977 An intrauterine leech infection: *Branchellion lobata* Moore, 1952 (Piscicolidae) in the Pacific angel shark (*Squatina californica*) from California. *Canadian Journal of Zoology* 55(4): 759—760.
- Nagasawa K & Fujiwara K 2008 Two piscicolid leeches (Hirudinida) and their cocoons on snow crabs *Chionoecetes opilio* in Japan, with the first record of *Johanssonia arctica* from the Sea of Japan. *Biogeography* 10: 65—72.
- Nagasawa K & Ueda Y 2013 Gastropod shell as a substrate for cocoon deposition by the deep-sea fish leech *Notostomum cyclostomum* (Hirudinida: Piscicolidae). *Biogeography* 15: 107—109.
- Oceguera-Figueroa, A & León-Régagnon V 2014 Biodiversidad de sanguijuelas (Annelida: Euhirudinea) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 183—189.
- Pinto C 1923 Ensaio monographico dos hirudíneos. *Revista do Museu Paulista* 13: 853—1118.
- Polgar G Burreson EM Stefani F & Kamrani E 2009 Leeches on mudskippers: host-parasite interaction at the water's edge. *Journal of Parasitology* 95(4): 1021—1025.
- Richardson LR 1948 *Piscicola punctata* (Verrill) feeding on the eggs of *Leucosomus corporalis* (Mitchill). *The Canadian Field-Naturalist* 62(4): 121—122.
- Ruiz-Escobar F 2019 Taxonomía y filogenia molecular de sanguijuelas marinas (Annelida: Hirudinida: Piscicolidae) parásitas de elasmobranchios del sur de México. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar.
- Ruiz-Escobar F & Oceguera-Figueroa A 2019 A new species of *Branchellion* (Hirudinida: Piscicolidae), a marine leech parasitic on the giant electric ray *Narcine entemedor* Jordan & Starks (Batoidea: Narcinidae) off Oaxaca, Mexico. *Systematic Parasitology* 96(7): 575—584.
- Salas-Montiel R Phillips AJ Contreras-Mirón S & Oceguera-Figueroa A 2017 Prevalence, abundance and intensity of implanted spermatophores in the blood feeding leech *Haementeria officinalis* from a wild population in Guanajuato, Mexico. *Journal of Parasitology* 103(1): 47—51.
- Sawyer RT 1986 *Leech Biology and Behaviour*. Vol. 2. Feeding, Biology, Ecology, and Systematics. Oxford University Press. 1065.
- Siddall ME Apakupakul K Burreson EM Coates KA Erséus C Gelder SR Källersjö M & Trapido-Rosenthal H 2001 Validating Livanow: molecular data agree that leeches, branchiobdellidans, and Acanthobdella peledina form a monophyletic group of oligochaetes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 346—351.
- Sket B & Trontelj P 2008 Global diversity of leeches (Hirudinea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 129—137.
- Tessler M de Carle D Voiklis ML Gresham OA Neumann JS Cios S & Siddall ME 2018 Worms that suck: Phylogenetic analysis of Hirudinea solidifies the position of Acanthobdellida and necessitates the dissolution of Rhynchobdellida. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127: 129—134.
- Tseng C Leu J & Cheng I 2018 On the genetic diversity of two species of the genus *Ozobranchus* (Hirudinida: Ozobranchidae) from the Atlantic and Pacific oceans. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98(4): 955—960.
- Utevsky S Kovalchuk A Kovalchuk N Utevsky A Chernyshev AV 2019 A new species of the genus *Johanssonia* Selensky, 1914 (Hirudinea: Piscicolidae) collected in the Kuril-Kamchatka Trench at the greatest depth ever recorded for fish leeches. *Progress in Oceanography* 176:102133
- Utevsky AY 2007 Antarctic piscicolid leeches. *Bonner Zoologische Monographien* 54, 80 pp.
- Williams JI. & Burreson EM. 2006. Phylogeny of the fish leeches (Oligochaeta, Hirudinida, Piscicolidae) based on nuclear and mitochondrial genes and morphology. *Zoologica Scripta* 35(6): 627—639.
- Zara FJ Reigada ALD Passero LFD & Toyama MH 2009. *Myzobdella platensis* (Hirudinida: Piscicolidae) is true parasite of blue crabs (Crustacea: Portunidae) *Journal of Parasitology* 95(1): 124—128.

Registros cuestionables

Taxón	Registros	Comentarios
<i>Pontobdella moorei</i> (Oka, 1910)	Pacífico oriental: Lima, Perú (Iannacone <i>et al.</i> 2011). Baja California, México (López-Peraza <i>et al.</i> 2017, como <i>Stibarobdella moorei</i>) Atlántico: Brasil (Wunderlich <i>et al.</i> (2016)	Localidad tipo: Japón (Pacífico occidental). Los registros de Lima, Perú provienen de un estudio ecológico. Los registros de Baja California fueron identificados erróneamente (ver Ruiz Escobar 2019).
<i>Johanssonia arctica</i> (Johansson, 1898)	Brasil (Pinto 1923)	Localidad tipo: océano Ártico.

25. Iospilidae Bergström, 1914

María Ana Fernández-Álamo

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

Introducción

Los iospílicos son poliquetos holopelágicos pequeños que tienen una amplia distribución en todos los mares y los océanos del mundo; se distinguen por su cuerpo cilíndrico, delgado y alargado, que va de unos pocos milímetros hasta varios centímetros, y con más de 60 segmentos.

En general no se sabe casi nada sobre su biología. Orensanz & Ramírez (1973) mencionaron que las especies de *Iospilus* Viguier, 1886 se alimentan de diatomeas; Reibisch (1895) incluyó en los esquemas de *Phalacrophorus uniformis* Reibisch, 1895 la ilustración de dos estadios jóvenes, uno con tres segmentos y el esbozo del tubo digestivo, el otro con la cabeza completa y más o menos siete segmentos, los cuatro primeros con parápodos incluyendo setas, y la faringe con el primordio de las mandíbulas; mientras que para *Phalacrophorus pictus* Greff, 1879 esquematizó un macho completo, especificando la presencia de esperma. Jiménez-Cueto *et al.* (2006) describieron ejemplares de hembras y machos de *P. uniformis* recolectados en la costa mexicana del Caribe.

A pesar de que los iospílicos tienen una amplia distribución geográfica, sus registros son relativamente escasos y dispersos. Dales (1957), Tebble (1962) y Fernández-Álamo (1983) coincidieron que ello se debe a lo pequeño y frágil de su cuerpo, razón por la que repetidamente se encuentran fragmentados en las muestras de arrastres con red, pasando desapercibidos en los análisis de las colecciones de zooplancton.

En México las especies de la familia Iospilidae se han registrado en la costa occidental de Baja California, en el Golfo de California, en las costas de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, en las costas del Golfo de México, en las aguas del Canal de Yucatán y en las costas de Quintana Roo en el Caribe. También se

han registrado en las regiones adyacentes al país que por la dinámica oceánica tienen influencia sobre las costas mexicanas, como son la Corriente de California, el Pacífico Tropical Oriental y en otras localidades del Mar Caribe. En los últimos años se han hecho varios registros de las especies de iospílicos en otros países tropicales de Centro y Sudamérica, que contribuyen al conocimiento de su distribución. La literatura consultada en donde aparecen estos registros es: Treadwell (1943), Rioja (1958), Fernández-Álamo (1983, 1987, 1989, 1991, 1992, 1996, 2006, 2008), Fernández-Álamo *et al.* (2003), Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005), Salazar-Vallejo & Londoño-Meza (2004), Jiménez-Cueto *et al.* (2006), Fernández-Álamo *et al.* (2008), Díaz-Díaz *et al.* (2009), Liñero-Arana & Díaz-Díaz (2010), Dean (2012), Márquez *et al.* (2013), Tovar-Faro (2012, 2013) y Aguirre & Canales (2017).

Sistemática

Este grupo de poliquetos fue considerado como la subfamilia Iospilinae, perteneciente a los filodócidos (Reibisch 1895, Fauvel 1923, Dales 1957, Tebble 1962, Ushakov 1972); sin embargo, fue elevada a la categoría de familia por Bergström (1914) quien los definió como poliquetos filodociformes aberrantes. Day (1967), Dales & Peter (1972), Orensanz & Ramírez (1973), Fauchald (1977) y Fernández-Álamo (1983), entre otros, han seguido este criterio, mientras que Pleijel & Dales (1991) erigen la superfamilia Iospiloidea. Rouse & Fauchald (1997) excluyen del análisis filogenético a los taxones con habitats simbioses, intersticiales y pelágicos, en estos últimos y en particular de Iospilidae consideran que es un grupo poco conocido que requiere de un mayor estudio anatómico y que junto con Alciopidae, Lopadorhynchidae, Pontodoridae, Typhlocolecidae y Tomopteridae forman parte del clado Phyllodocida. Rouse & Pleijel (2001) los

consideraron como filodócidos “menores” indicando que no existen análisis cladísticos sobre su filogenia, aunque claramente pertenecen a Phyllodocida. Read & Fauchald (2019) siguen ese criterio y los colocaron como Phyllodocida incertae sedis y familia Iospilidae aceptada.

Dales & Peter (1972) indicaron que sólo los géneros *Iospilus* Viguier, 1886 y *Phalacrophorus* Greeff, 1879 podrían ser válidos, aunque también incluyen a *Paraiospilus* Viguier, 1911 y comentaron que se requiere de la observación de nuevo material, ya que hasta esa fecha sólo existía la cita original de *P. affinis* Viguier, 1911 y que Fauvel (1923) no incorporó nuevos especímenes, sino que sólo hace referencia al mismo material. Read & Fauchald (2019) colocaron a *Paraiospilus* como un género aceptado. Day (1967) consideró que las diferencias de *P. affinis* con *Iospilus phalacroides* son mínimas y por lo tanto la define como sinónimo de ésta. Orensanz & Ramírez (1973) no siguen este criterio y registran ejemplares de *I. affinis* en el Atlántico Sudoccidental. En este trabajo se sigue la posición de Day (1967) quien definió a la familia Iospilidae con dos géneros, cada uno con dos especies; sin embargo, se requiere de una cuidadosa revisión que incluya el material tipo y de análisis moleculares, para definir con mayor certeza la validez taxonómica de sus taxones.

Morfología

El cuerpo es generalmente pequeño, cilíndrico, delgado y alargado, transparente, semitransparente o amarillento y con órganos o glándulas segmentales, con mayor o menor cantidad de un pigmento pardo, en la base de los parápodos (Fig. 1 AI, BI y BIII). De acuerdo a Orensanz & Ramírez (1973) estas estructuras son cromatóforos que probablemente sean fosforescentes.

La cabeza es prácticamente indistinguible del resto del cuerpo; tienen un prostomio

redondeado, sin antenas, con un par de ojos y un par de palpos diminutos. La faringe es protráctil y puede ser inerme, o armada con un par de mandíbulas laterales que se observan claramente por la transparencia del cuerpo, cuando no está evertida. Además, se pueden observar dos segmentos tentaculares fusionados, con dos pares de cirros tentaculares, el segundo par con setas (Fig. 1 AI y BII).

En el tronco los segmentos llevan parápodos unirrámeos. Los setíferos 2–10 tienen parápodos reducidos, mientras que en los posteriores presentan un lóbulo setífero largo sostenido por una acícula saliente y las setas son espiníferas compuestas. Los cirros dorsales y ventrales son cortos (Fig. 1 AI, AII, BI y BIII). En la región basal de los parápodos se distinguen glándulas segmentales cuyo pigmento se puede extender hacia la región dorsal del segmento (Fig. 1 AI y BI).

Ushakov (1972) consideró que, en los filodócidos, la condición unirrámea de los parápodos representa un carácter primitivo, planteando que estas estructuras no se originaron por un proceso regresivo de estructuras birrámeas, en las que se reduce el notopodio, como sucede en otros grupos de poliquetos. Fauchald & Rouse (1997) revisaron las principales características de estas estructuras en la Clase Polychaeta, llegando a la conclusión de que hay numerosas variaciones ontogenéticas en la formación de los parápodos, además de la diversa apreciación que al respecto tienen los diferentes autores, por lo que deciden considerar sólo los términos de unirrámeo y birrámeo, a menos que la reminiscencia del notopodio sea de mayor utilidad informativa, por ejemplo en las familias Eunicidae, Hesionidae y Dorvilleidae, en donde los parápodos son considerados como sesquirrámicos.

El pigidio es pequeño y no tiene cirros anales.

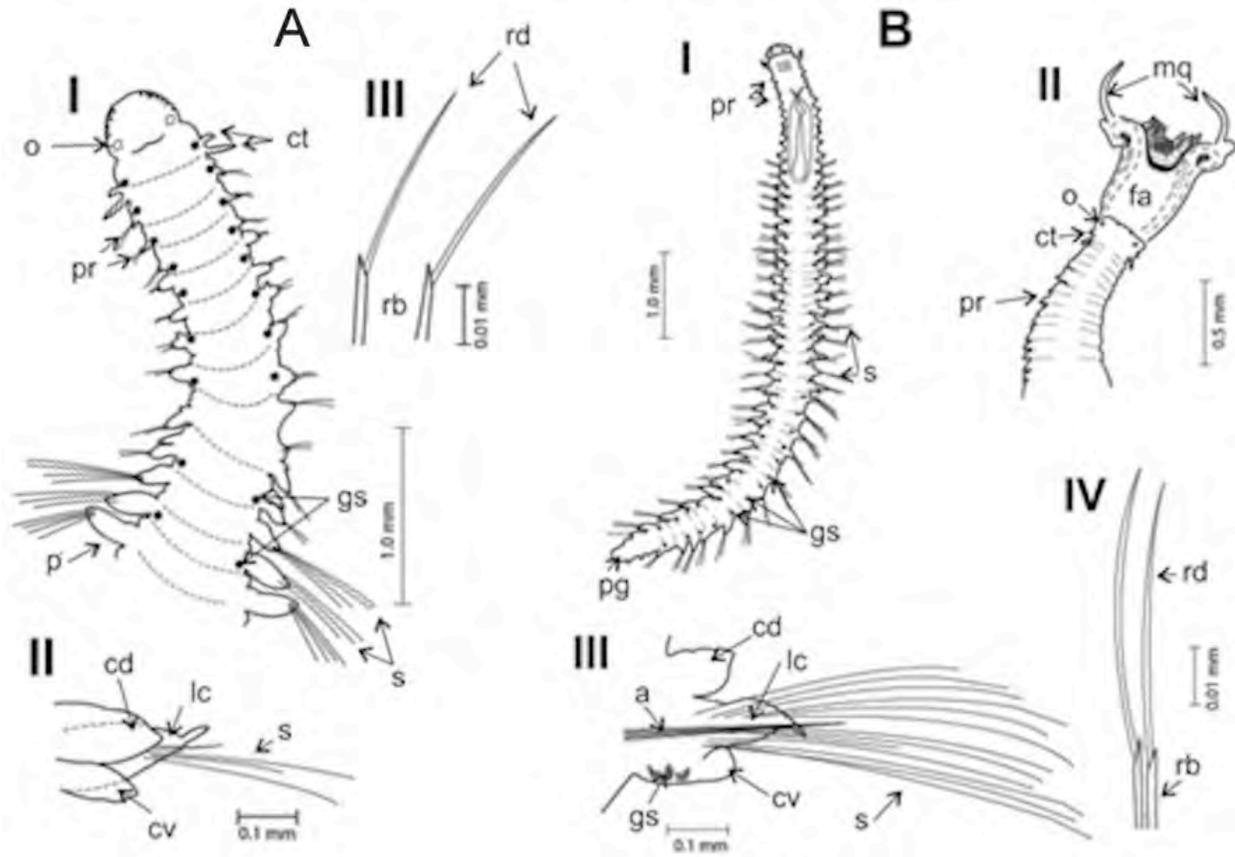


Figura 1. Iospílicos registrados en costas mexicanas. A. *Iospilus phalacroides*. I. Región anterior, vista dorsal: ct = cirros tentaculares, gs = glándulas segmentales, o = ojos, p = parápodos, pr = parápodos reducidos, s = setas. II. Parápodo, vista lateral: cv = cirro ventral, cd = cirro dorsal, ls = lóbulo setífero, s = setas. III. Setas espiníferas compuestas: rb = región basal, rd = región distal. B. *Phalacrophorus uniformis*. I. Organismo completo, vista dorsal: gs = glándulas segmentales, p = parápodo, pg = pigidio, pr = parápodos reducidos, s = setas. II. Región anterior con la faringe evertida: ct = cirros tentaculares, fa = faringe armada, mq = mandíbulas quitinosas, o = ojos, pr = parápodos reducidos. III. Parápodo, vista lateral: ac = acícula, cd = cirro dorsal, cv = cirro ventral, gs = glándulas segmentales, ls = lóbulo setífero, s = setas. IV. Setas espiníferas compuestas: rb = región basal, rd = región distal. Modificado de Fernández-Álamo (1983).

Clave para géneros y especies

(Modificada de Day 1967)

- 1 Faringe sin mandíbulas quitinosas *Iospilus phalacroides* Viguier, 1886¹
- Faringe con un par de mandíbulas quitinosas (Fig. 1 BII)
- *Phalacrophorus* Greeff, 1879 2
- 2(1) Setíferos 2–3 con parápodos reducidos *P. pictus* Greeff, 1879²
- Setíferos 8–10 con parápodos reducidos *P. uniformis* Reibisch, 1895³

Comentarios

- 1) Registrada en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En las costas mexicanas hay registros escasos en el Golfo de California, frente a las costas de Colima, en el Golfo de Tehuantepec y en las costas de Quintana Roo en el Mar Caribe.
- 2) Considerada como cosmopolita; Treadwell (1943) describió *P. maculatus* con materiales recolectados en el Pacífico (frente a las costas de Colombia y Perú), el Atlántico y algunos ejemplares de la región central del Mar Caribe. Con base en la revisión del material tipo, Hartman (1956) y Tebble (1962)

consideraron que esta especie es sinónima menor de *P. pictus*. En las costas mexicanas se ha registrado en pocas localidades, en el Golfo de California, el Golfo de Tehuantepec, las costas de Campeche en el Golfo de México y las de Quintana Roo, en el Caribe. Tovar-Faro *et al.* (2013) registraron esta especie con pocos ejemplares en algunas localidades de la costa de Brasil.

- 3) Tiene la distribución más amplia de las especies de la familia y en las costas de México se ha observado en la costa occidental de Baja California Sur, en el Golfo de California, en las costas de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, en el Golfo de Tehuantepec, en las aguas del Canal de Yucatán y las costas de Quintana Roo en el Caribe. Díaz-Díaz *et al.* (2009) y Márquez-Rojas *et al.* (2013) la hallaron en las costas del Atlántico en Venezuela y Tovar-Faro *et al.* (2013) la registraron como una especie abundante y bien distribuida en la costa de Brasil.

Agradecimientos

Un reconocimiento a Adrián Fernández por su ayuda en la digitalización de los dibujos y las fotografías y a Magali Roa Venicio por la actualización de las citas bibliográficas, así como la edición del manuscrito y la organización de las referencias.

Referencias

- Aguirre L. & Canales R. 2017. Poliquetos de Perú: estado actual y perspectivas para la investigación. In: Díaz-Díaz O, D Bone, CT Rodríguez & VH Delgado-Blas. Poliquetos de Sudamérica (eds). Vol. Esp. Bol. Inst. Ocean. Venezuela, Cumaná, Venezuela, pp 101-114.
- Bergström E. 1914. Zur Systematik des Polychaeten Familie der Phyllodociden. Zool Bidrag Uppsala 3: 37-324.
- Dales RP. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. Bull Scripps Inst Oceanogr 7: 95-167
- Dales RP & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic Polychaeta. J Nat Hist 6: 55-92.
- Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of southern Africa. 1 Errantia. Brit Mus (Nat Hist) Publ 656: 1-456.
- Dean, H.K. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1-86.
- Díaz Díaz, OF, E Radha Henríquez, I. Liñero-Arana, & B Marín. 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. Ciencia y Mar 13(38): 15-26.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms. Definitions and Keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA Cont Sci Ser 28: 1-190.
- Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. Zool Scripta 26: 71-138.
- Fauvel P. 1923. Polychètes errantes. Faune France 5: 1-488.
- Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacífico Tropical Oriental: Sistemática y Zoogeografía. Tes Doc, Univ Nal Autón México, 481 pp.
- Fernández-Álamo MA. 1987. Distribución y abundancia de los poliquetos pelágicos (Annelida: Polychaeta) en el Golfo de Tehuantepec, México, In: Gómez Aguirre S & Arenas-Fuentes V (eds) Contrib Hidrobiol UNAM México DF, pp 267-278.
- Fernández-Álamo MA. 1989. Una aportación al conocimiento del zooplancton del Golfo de California. Mem VII Simp Intern Biol Mar UABCS, pp 17-22.
- Fernández-Álamo MA. 1991. The holoplanktonic polychaetes from the Gulf of California during August-September, 1977. CalCOFI Rep 32: 97-104.
- Fernández-Álamo MA. 1992. Distribución y abundancia de los poliquetos holoplanctónicos en el Golfo de California durante marzo y abril de 1984. Invest Mar CICIMAR 7(1): 75-89.
- Fernández-Álamo MA. 1996. Holoplanktonic polychaetes from the southwestern region of Baja California, México, in March, 1977. An Inst Biol UNAM Ser Zool 67(1): 51-66.
- Fernández-Álamo MA. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition "El Golfo 6311-12" of Scripps Institution of Oceanography. Sci Mar 70S3: 209-215.
- Fernández-Álamo MA. 2008. Diversidad de los poliquetos del holoplancton en el Océano Atlántico. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 97-103.
- Fernández-Álamo MA, L Sanvicente-Añorve & MA Alatorre-Mendieta. 2003. Changes in pelagic polychaete assemblages along the California Current System Hydr 496: 329-336.
- Fernández-Álamo MA, I Ruiz-Boijseauneau, ME Vicencio-Aguilar, O Castillo-Sandoval, K Naranjo-Zavaleta, MV Piña-González, AN Aranda-Rodríguez, M Galván-Delgado y AF Solano-Vargas. 2008. Listados de los sifonóforos, poliquetos, decápodos y quetognatos en el Golfo de California, México. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 105-113.
- Hartman O. 1956. Polychaetous annelids erected by Treadwell 1891-1948 together with a brief chronology. Bull Am Mus Nat Hist 109: 243-310.
- Jiménez-Cueto S, E Suárez-Morales & SI Salazar-Vallejo. 2006. Iospilids (Polychaeta: Iospilidae) from the northwest Caribbean Sea, with observations on reproductive structures. Zootaxa 1211: 53-68.
- Liñero-Arana, I. & Díaz-Díaz, O.F. 2010. Poliquetos de Venezuela. I. Aspectos biológicos y ecológicos.

- Universidad de Oriente Instituto Oceanográfico de Venezuela. 147 pp.
- Márquez-Rojas, B, O Díaz-Díaz y Balza MA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida-Polychaeta) from Venezuela. *Pan-Amer J Aquat Sci* 8 (3): 160-165.
- Orensanz JM & Ramírez FC. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico Sudoccidental. *Bol Inst Biol Mar del Plata (Argentina)* 21: 1-86.
- Pleijel F & Dales RP. 1991. Polychaetes: British Phyllocoideans, Typhloscolecoides and Tomopteroideans. *Synopses Br Fauna N S* 45: 1-206.
- Read G & Fauchald K. (Ed). 2019. World Polychaeta database. Iospilidae Bergström, 1914. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxde tails&id=933> on 2019-08-28
- Reibisch JG. 1895. Die pelagischer Phyllocociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. *Ergebn Plankton-Exped Humboldt-Stiftung* 2: 1- 63.
- Rioja E. 1958. Estudios Anelidológicos XXII. Datos para el conocimiento de la fauna de Anélidos Poliquetos de las costas orientales de México. *An Inst Biol UNAM* 29: 219-301.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scripta* 26: 139-204.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press New York 1-354.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. *An Inst Biol UNAM Ser Zool* 75(1): 9-97.
- Tebble N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. *Bull Br Mus nat Hist Zool* 7(9): 371-492.
- Treadwell AL. 1943. Biological results of last cruise of Carnegie. Polychaetous annelids. *Biology* 4. Carnegie Inst Wash, Dept Terrestrial Magnetism 555: 29-59.
- Tovar-Faro. B, (2012). Taxonomia e padrões de distribuição dos poliquetas pelágicos (Annelida-Polychaeta) da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira, entre 13° e 25°S e 28° e 42°W. (Tesis doctoral). Rio Janeiro, Brazil: Biol Marinha, Univ Fed Fluminense.
- Tovar-Faro. B, Locádio M & de Paiva PC. (2013). Distribution of Iospilidae (Annelida) along the eastern Brazilian coast (from Bahia to Rio de Janeiro). *Lat Amer J Aquat Res* 41: 323-334.
- Ushakov, PV. 1972. Fauna of the U.S.S.R. Polychaetes. Vol. 1. Acad. Sc. U.S.S.R. Zool. Inst. New Series, 102, 1-86.
- Vicencio-Aguilar ME & Fernández-Álamo MA. 2005. Radiolarios, Cnidarios, Anélidos, Crustáceos y Quetognatos del plancton en el Golfo de California. *Rev Soc Mex Hist Nat* 2(1): 91-106.

26. Longosomatidae Hartman, 1944

Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México
pabloh@cmarl.unam.mx

Introducción

Los miembros de la familia Longosomatidae (antes Heterospionidae Hartman, 1965) son anélidos largos y cilíndricos de un tamaño medio entre los poliquetos; es decir, alrededor de 1 mm de ancho y 50–70 mm de largo (Wilson 2000). El cuerpo se divide en una corta región anterior con 7–9 setígeros comprimidos antero-posteriormente y una región media con numerosos segmentos alargados (Fig. 1A, B); la parte posterior del cuerpo sólo ha sido observada en la especie *H. longissima* y *H. indica*, es ensanchada, con varios pares de espinas aciculares y un ano terminal (Fig. 1C) (Uebelacker 1984, Parapar *et al.* 2016). Estos poliquetos son poco conocidos debido a su habilidad para retraerse dentro de sus madrigueras profundas, fuera del alcance de los equipos usuales de recolección (Borowski 1994), y a que sus especímenes se fragmentan fácilmente. De hecho, la presencia de ejemplares de esta familia en las colecciones de invertebrados es rara, y la mayoría de los ejemplares son fragmentos de la parte anterior del cuerpo y los primeros segmentos medios (Fauchald & Rouse 1997). Se caracterizan por poseer los segmentos medios del cuerpo extraordinariamente alargados con círculos casi completos de setas capilares (Fig. 1F), que son las estructuras morfológicas que determinan su monofilia (Fauchald & Rouse 1997).

Los longosomatídeos viven en sedimentos blandos y son probablemente tubícolas y consumidores de detritus (Pettibone 1982). Aunque su tipo de alimentación es desconocido, la presencia de palpos sugiere una movilidad moderada y una alimentación basada en depósitos de subsuperficie (Fauchald & Jumars 1979, Jumars *et al.* 2015). Se conoce poco sobre su reproducción, aunque se ha observado que los huevos tienen una envoltura compleja, similar a la de *Poecilochaetus*, *Trochochaeta* y muchos Spionidae (Blake & Arnofsky 1999).

A nivel mundial han sido registrados en regiones geográficas muy distantes entre sí, desde

aguas someras hasta regiones abisales (Uebelacker 1984), y en localidades del Océano Pacífico y Atlántico, Mar Mediterráneo, Mar del Este de China y Mar Rojo (Wilson 2000, Parapar *et al.* 2014, 2016). A pesar de ser raros en los ambientes bénticos, en algunas regiones como Nueva Zelanda son relativamente comunes en sedimentos lodosos a menos de 65 m de profundidad, registrándose densidades de más de 16 orgs./0.25m² (Estcourt, 1967).

En la actualidad, la familia Longosomatidae está representada por un solo género, *Heterospio* Ehlers, 1874 y ocho especies (Parapar *et al.* 2014, 2016). En los mares de América tropical se ha registrado un taxón cercano a la especie *H. longissima* Ehlers, 1874 para el golfo de México, una forma de *H. longissima sensu* Hartman, 1965 para Bermudas y las costas tropicales de Brasil, *H. catalinensis* (Hartman, 1944), una forma no descrita formalmente para el golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2005), y *H. peruana* Borowski, 1994 de aguas profundas del Pacífico Este Tropical de Sudamérica.

Sistemática

La primera especie descrita, *Heterospio longissima*, fue recolectada durante la expedición del buque Porcupine en aguas profundas de Irlanda. Ehlers (1874), no la incluyó en familia alguna. Mucho tiempo después, Hartman (1944) propuso la familia Longosomatidae, con un nuevo género, *Longosoma*, para la especie *L. catalinensis* de Isla Santa Catalina, al sur de California. Posteriormente, Hartman (1965) redescubrió *H. longissima* y reconoció que su especie *L. catalinensis* debería ser transferida a *Heterospio* Ehlers, 1874, por lo que sinonimizó ambos géneros y propuso cambiar el nombre de la familia a Heterospionidae (Hartman 1965).

Borowski (1994) analizó las seis especies registradas en ese momento para esta familia en los

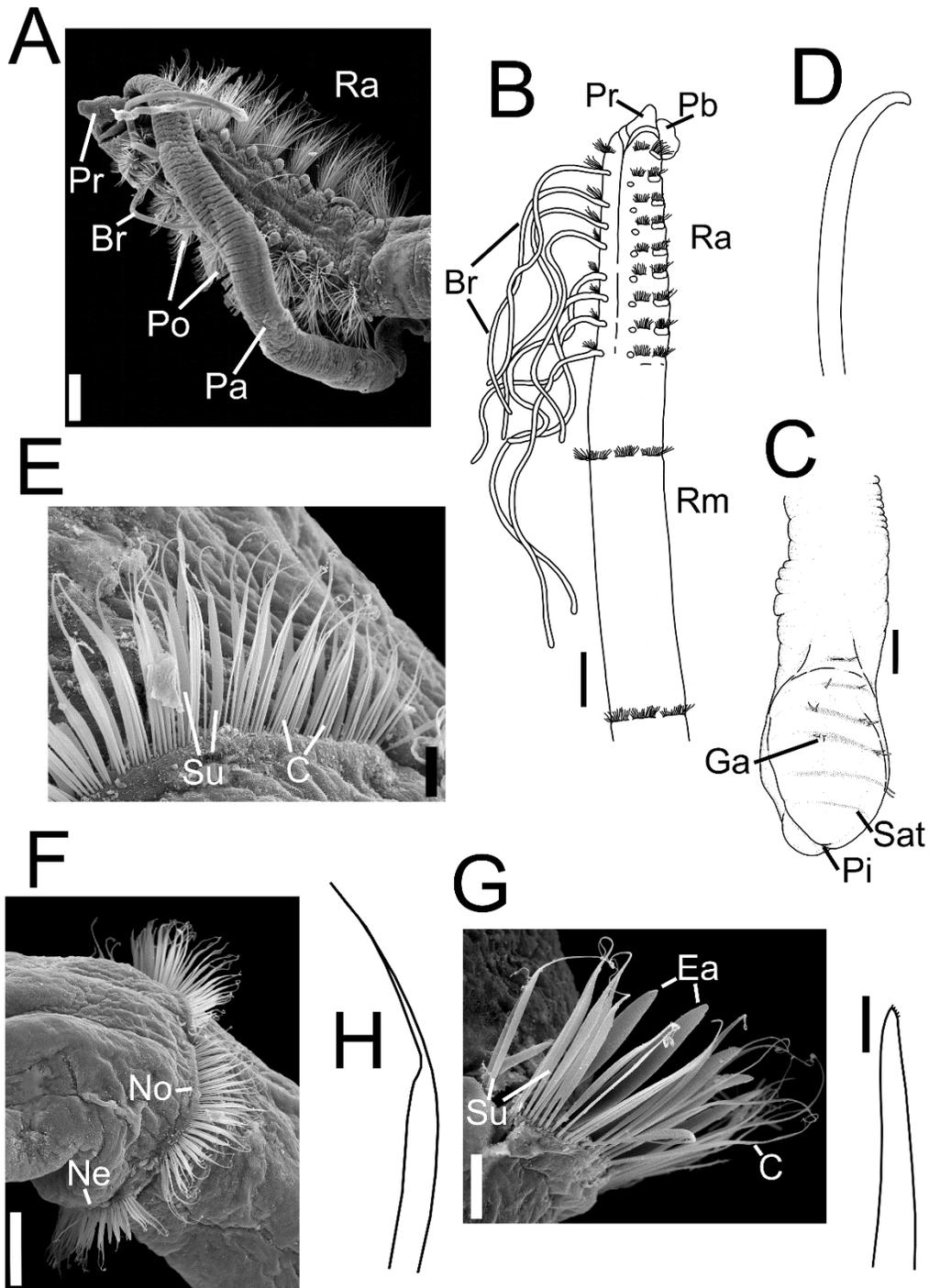


Figura 1. *Heterospio* sp., A) Región anterior, vista dorsal; *H. catalinensis*, B) Región anterior e inicio de la región media, vista dorsal; *H. indica*, C) Región posterior; *H. catalinensis*, D) Gancho neuropodial del setígero 1; *Heterospio* sp.: E) Notópodo abdominal anterior, F) Segmento abdominal; G) Neuropodo abdominal medio; H) Sub-uncino; I) Espina acicular. (Abreviaturas: Br= branquia; C= seta capilar; Ea= espina acicular; Ga= gancho acicular; No= notópodo; Ne= neuropodo; Pa= palpo; Pb= probóscide; Pi= pigidio; Po= parapodo; Pr= prostomio; Sat= segmento aqueto terminal; Su= sub-uncino; Ra= región anterior; Rm= región media). Escala: A, B= 0.2 mm; C, F= 0.1 mm; E= 0.02 mm; G= 0.02 mm; D, H, I sin escala. Modificados de B) *H. catalinensis*; Hartman (1944); C) *H. indica*; Parapar *et al.* (2016).

mares del mundo, junto con varias formas que no han sido descritas formalmente, y concluyó que todos los longosomátidos deberían ser incluidos dentro del género *Heterospio*. Además, corrigió el nombre de la familia a Longosomatidae (originalmente nombrada como Longosomidae), y estableció que éste tiene prioridad sobre Heterospionidae y debe ser el nombre válido de la familia.

Los Longosomatidae fueron ubicados dentro del clado Spionida por Rouse & Fauchald (1997) debido a que la presencia de palpos peristomiales acanalados y densos fascículos setales en segmentos anteriores (Fig. 1A) los hace similares a los miembros de la familia Spionidae. Sin embargo, los caracteres que soportan este clado en muchos de los análisis realizados por Rouse & Fauchald (1997) son aparentemente homoplásicos o reversiones. En este sentido, los longosomátidos también podrían ser cercanos a los Cirratulidae (en el clado Terebellida) debido a su distribución setal en forma de cinturones en segmentos medios y posteriores (Fig. 1F) similares a los observados en el género *Chaetozone* de esta familia Cirratulidae, a la presencia de filamentos branquiales y palpos peristomiales (Fig. 1A), a la morfología de la cabeza y los parápodos, a los tipos setales (Fauchald & Rouse 1997), y a la forma expandida de los segmentos medios (Fig. 1B) (Wilson 2000). Blake & Arnofsky (1999) realizaron un estudio sobre la reproducción, el desarrollo larval y la filogenia de los espionimorfos, mostrando que el género *Heterospio* puede ser incluido dentro de los Spionidae, originando que este taxón sea parafilético si la familia Longosomatidae es reconocida y, por tanto, el género *Heterospio* debería ser transferido a la familia Spionidae. Es evidente, entonces, que es necesario profundizar en el estudio de las relaciones filogenéticas de este grupo de poliquetos, incluyendo datos moleculares, para aclarar su posición taxonómica y su posible inclusión dentro de los Spionidae.

Morfología

Las especies de *Heterospio* se distinguen entre sí por la presencia de ganchos neuropodiales en el primer setífero (Fig. 1D), el número de setíferos en la parte anterior del cuerpo ("torax") (Figs. 1A, B, 2), el primer setífero alargado, la longitud relativa de los

siguientes segmentos alargados (Fig. 2), el segmento abdominal donde inicia la "cintura" setal (Fig. 1F) y las distintas formas de las setas abdominales modificadas (Fig. 1G, H) (Uebelacker 1984).

Cuerpo. Externamente, el cuerpo tradicionalmente se ha dividido en una "región torácica" (7 a 9 setíferos) y una "región media" (Fig. 1A, B). Sin embargo, la estructura interna de los longosomátidos es desconocida (Fauchald & Rouse 1997) y los canales intersegmentales usualmente no son evidentes, por lo que la transición entre el "tórax" y la "región media" es difícil de distinguir. En este sentido, lo más adecuado es seguir la propuesta de Parapar *et al.* (2014, 2016) y no usar dichos términos para separar las secciones corporales; en su lugar, determinar la presencia del primer segmento alargado, que es un carácter diagnóstico (Parapar *et al.* 2014, 2016). Los límites entre los segmentos se determinan de acuerdo con la ubicación de las setas en el borde anterior del segmento y por tanto, la longitud de cada segmento es la distancia entre las ramas setales de segmentos sucesivos. A pesar de que la aparición del primer setífero alargado es muy variable entre las especies, los longosomátidos se distinguen por la presencia de 8 a 14 segmentos muy largos en la porción media del cuerpo, y por el incremento en la amplitud del fascículo setal (Fig. 1B). Aunque los organismos juveniles de *H. angolana* presentan segmentos cortos en la parte media del cuerpo, en comparación con los adultos, que podrían estar relacionados con la producción de gametos (Bochert & Zettler 2009).

Prostomio. El prostomio es pequeño, subcónico a subtriangular, ancho en su parte anterior; sin apéndices ni ojos. Con un par de órganos nucales eversibles en el margen posterior del prostomio. El peristomio porta un par de palpos largos y acanalados longitudinalmente, son extremadamente deciduos y rara vez han sido observados (Fig. 1A). El nivel de fusión del prostomio y del peristomio es incierto; según Fauchald & Rouse (1997) el peristomio se reduce a la región bucal y el primer segmento no posee setas, mientras que para Borowski (1994) el anillo aqueto atrás del prostomio corresponde al peristomio, ya que el par de palpos parece surgir de este segmento.

La probóscide es eversible, sin maxilas, blanda y en forma de saco.

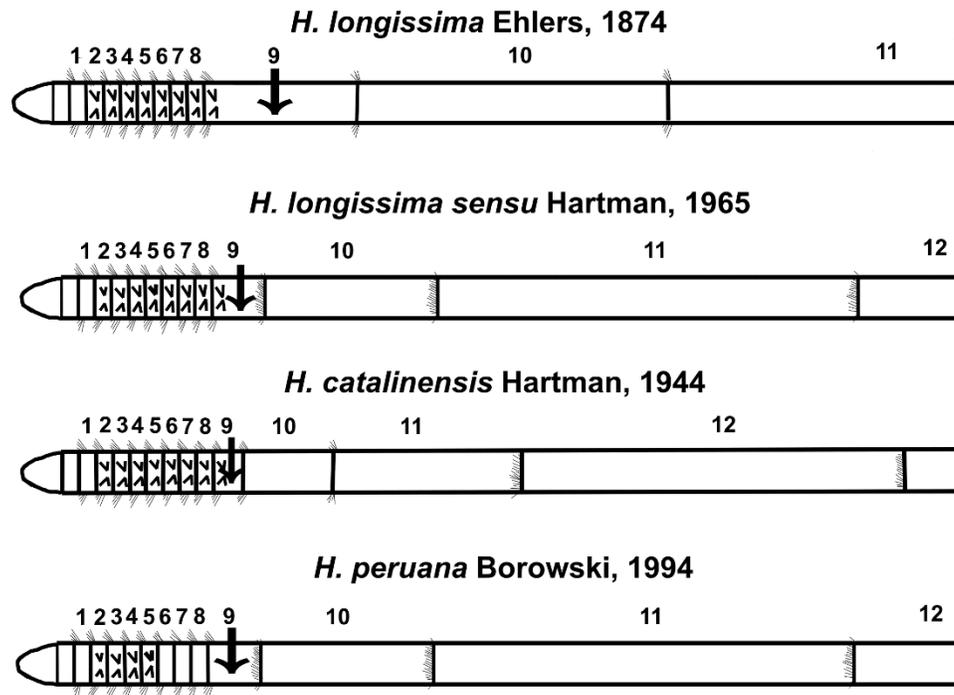


Figura 2. Diagrama (no a escala) de las especies de *Heterospio* registradas en los mares de América Tropical, los setígeros están numerados, vista dorsal. Las flechas indican la posición del primer setígero alargado según Parapar *et al.* (2014). Modificado de Laubier *et al.* (1972) y Parapar *et al.* (2014).

Parápodos. El primer segmento es similar en longitud a los siguientes setígeros pero sin parápodos. Los parápodos restantes son birrámeos con los rebordes post-setales bajos (Fig. 1A, B). Sin cirros dorsales ni ventrales. A partir del setígero 2 se presentan 3–8 pares de filamentos branquiales delgados, largos y cilíndricos, en posición dorsal (Fig. 1A, B). Sin acículas. Los parápodos de la región media del cuerpo se reducen en tamaño, de tal manera que las setas parecen emerger de la pared del cuerpo (Fig. 1E, F, G).

Setas. Los parápodos en la porción anterior del cuerpo portan numerosas setas capilares arregladas en forma de abanico en ambas ramas y pueden incluir setas capilares, subuncinos (Fig. 1H) y ganchos (Fig. 1D). En la mitad del cuerpo las setas capilares frecuentemente forman cinturas completas alrededor del cuerpo (Fig. 1F) y pueden estar acompañadas de setas modificadas en un número variable de segmentos (Fig. 1E, G). Sin embargo, las formas y la nomenclatura para designar estos tipos de setas modificadas son muy variables, e incluyen setas aristadas, capilares, capilares gruesos,

subuncinos, subuncinos transicionales como capilares, espinas y ganchos aciculares (Parapar *et al.* 2016). Estas variaciones setales necesitan ser revisadas con detalles, ya que podrían ser formas transicionales de un mismo tipo de seta (Borowski 1994).

La ocurrencia ocasional de los miembros de la familia Longosomatidae en los mares del mundo también se ve reflejada en los mares de América tropical, por lo que la clave taxonómica sólo incluye tres especies que se distribuyen preferentemente en aguas profundas: *Heterospio longissima* Ehlers, 1874, registrada en el norte y en la porción mexicana del golfo de México, y en aguas profundas de Bermudas (*sensu* Hartman 1965), *H. catalinensis* (Hartman, 1944) recolectada en aguas profundas del golfo de California (Méndez 2007) y *H. peruana* Borowski, 1994 descrita de la zona abisal al sur de las Islas Galápagos. Sin embargo, la especie *H. longissima* incluye dos formas: *sensu* Ehlers, 1874 y *sensu* Hartman, 1965, lo que ha provocado confusiones durante su proceso de identificación, por lo que en la clave taxonómica y en los diagramas de las

especies registradas en las costas de América tropical se incluyeron estas dos formas con el fin de ayudar en las futuras identificaciones de estos taxones. Las figuras de referencia se basaron en las ilustraciones del material tipo, mientras que las fotografías fueron tomadas con un Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de especímenes recolectados en aguas mexicanas.

Con el fin de orientar al usuario sobre la

distribución geográfica de las especies de longosomatidos y facilitar su identificación en las diferentes regiones de la América tropical, se anexa la Tabla 1, que incluye información sobre la presencia de cada especie en cuatro de las cinco grandes áreas marinas de América tropical: Pacífico este tropical, golfo de California, golfo de México y el resto del Atlántico oeste tropical, ya que esta familia no ha sido registrada en el Oeste de Baja California.

Clave para especies¹

- 1 Setígero 1 con ganchos neuropodiales (Fig. 1D); branquias en los setígeros 2–9 (Figs. 1B, 2) .
 *Heterospio catalinensis* (Hartman, 1944)
 – Setígero 1 sin ganchos neuropodiales 2
- 2(1) Ocho pares de branquias en adultos (Figs. 1B, 2) 3
 - Cuatro pares de branquias en adultos (Fig. 2) *H. peruana* Borowski, 1994
- 3(2) Setígero 9 casi de la misma longitud que todos los setígeros anteriores juntos (Figs. 1A, 2)
 *H. longissima* Ehlers, 1874
 - Setígero 9 claramente más corto que todos los setígeros anteriores juntos (Fig. 2)
 *H. longissima sensu* Hartman, 1965

Comentario

- 1) En todas las especies registradas en los mares de América tropical el setígero 9 es el primer setígero alargado (Fig. 1B).

Agradecimientos

Las fotografías del Microscopio Electrónico de Barrido fueron realizadas por Yolanda Hornelas Orozco, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Agradecemos las revisiones y comentarios de Julio Parapar y Wagner Magalhães que contribuyeron a mejorar el escrito.

Referencias

- Blake JA & Arnofsky PL 1999 Reproduction and larval development of the spioniform Polychaeta with application to systematics and phylogeny. *Hydrobiologia* 402: 57–106.
- Borowski C 1994 New records of Longosomatidae (Heterospionidae) (Annelida, Polychaeta) from the abyssal southeast Pacific, with description of *Heterospio peruana* sp. n. and general remarks on the family. *Mitt Hamb Zool Mus Inst* 92: 129–144.
- Bochert R & Zettler ML 2009 A new species of *Heterospio* (Polychaeta, Longosomatidae) from Offshore Angola, *Zool Sci* 26(10): 735 – 737.

- Ehlers E 1874 Beiträge zur Kenntniss der Verticalverbreitung der Borstenwürmer im Meere. *Zeits Wiss Zool Leipzig* 25: 1–102.
- Estcourt IN 1967 Distribution and associations of benthic invertebrates in a sheltered water soft bottom environment (Marlborough Sounds, New Zealand). *New Zealand J Mar Freshw Res* 1: 352–370.
- Fauchald K & Rouse GW 1997 Polychaetes systematics: past and present. *Zool Scr* 26: 71–138.
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 17: 193–284.
- Hartman O 1944 Polychaetous annelids, 6. Paraonidae, Magelonidae, Longosomidae, Ctenodrilidae and Sabellariidae. *Allan Hancock Pac Exped* 10: 311–389.
- Hartman O 1965 Deep-water Polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Allan Hancock Found Publ, Occ Pap* 28: 1–378.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2005 Seasonal variations of the Spionida (Palpata: Canalipalpata) in the sublittoral zone of the Gulf of California. *Mar Ecol* 26: 273–285.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Ann Rev Mar Sci* 7: 497–520.

- Méndez N 2007 Relationships between deep-water polychaete fauna and environmental factors in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Sci Mar* 71: 605–622.
- Parapar J, Aguirrezabalaga F & Moreira J 2014 First record of Longosomatidae (Annelida: Polychaeta) from Iceland with a worldwide review of diagnostic characters of the family. *J Nat Hist* 48(17–18): 983–998.
- Parapar J, Vijasure T, Moreira J & Sukumaran S 2016 A new species of *Heterospio* (Annelida, Longosomatidae) from the Indian Ocean. *Eur J Tax* 220: 1–17.
- Pettibone MH 1982 Annelida. *In*: Parker SP (ed) *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, New York, pp: 1–43.
- Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. *Zool Scr* 26: 139–204.
- Uebelacker JM 1984 Heterospionidae. *In*: Uebelacker JM & PG Johnson (eds) *Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama, pp: 10.1–10.6.
- Wilson RS 2000 Family Longosomatidae. *In*: PL Beesley, GJB Ross & CJ Glasby (eds) *Polychaetes & allies. The southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publ, Melbourne, p: 193.

Tabla 1. Lista faunística y distribución de las especies de Longosomatidae en América tropical.

Especie	Pacífico Este Tropical	Golfo de California	Golfo de México	Atlántico Oeste Tropical
<i>Heterospio</i> Ehlers, 1874				
<i>H. catalinensis</i> (Hartman, 1944)	X	X		
<i>H. longissima</i> Ehlers, 1874			X	
<i>H. longissima sensu</i> Hartman, 1965				X
<i>H. peruana</i> Borowski, 1994	X			

27. Lopadorrhynchidae Claparède, 1870

María Ana Fernández-Álamo

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

Introducción

Los lopadorrínquidos son poliquetos holopelágicos pequeños, de entre 5 y 50 mm de longitud. Su cuerpo es dorsoventralmente aplanado y generalmente se obtienen completos y en buenas condiciones de conservación en las muestras de zooplancton recolectadas mediante redes de arrastre (Fig. 1).



Figura 1. Ejemplar fijado de *Lopadorrhynchus brevis*.

Estos animales tienen una amplia distribución en todos los océanos y mares del planeta; sin embargo, se conoce poco sobre su biología y ecología. Tomando en consideración la morfología de los primeros pares de parapodos de las especies del género *Lopadorrhynchus*, Dales (1955) dedujo que son poliquetos depredadores; Fernández-Álamo (1983, 2002) y Fernández-Álamo & Farber (2006) hacen referencia a que *Pelagobia longicirrata* fue el lopadorrínquido más ampliamente distribuido en el Pacífico tropical oriental durante cinco periodos bimestrales, entre 1967 y 1968, con abundancias mayores en la Corriente de Perú y en o cerca de regiones con surgencias, como el Domo de Costa Rica y el Golfo de Tehuantepec, por lo que se podría asumir que su alimentación está relacionada con una importante productividad primaria.

Se desconocen los fenómenos involucrados en la reproducción de estos anélidos (Dales 1955), sólo en algunas especies de *Lopadorrhynchus* se han realizado estudios sobre su desarrollo embrionario; por ejemplo, Kleinenberg (1886) describió la anatomía de las larvas; Meyer (1901) observó que la mayor parte del tronco de los adultos deriva de las capas embrionarias externa y media (ectomesénquima) de la larva; Anderson (1966) hipotetizó que la musculatura de las vísceras (esplácnica) se forma de una región del mesodermo (capa embrionaria media) distinta al de los somitas larvarios y Åkesson (1967) realizó detallados estudios acerca de la ontogenia de la cabeza en *L. brevis* y *L. krohni*.

En México las especies de la familia Lopadorrhynchidae se han registrado en la costa occidental de Baja California, el Golfo de California, las costas de los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, las costas del golfo de México y las aguas del canal de Yucatán, así como en las costas del Caribe mexicano. También se han observado en aguas de

regiones adyacentes al país, y que por la dinámica oceánica tienen influencia sobre las costas mexicanas, como son la corriente de California, el Pacífico tropical oriental, considerado desde los 20° N hasta los 20° S y de las costas de América a los 120° longitud W y la región central del mar Caribe. En los últimos años se han hecho varios registros de las especies de lopadorrhynchidos en otros países tropicales de centro y Sudamérica, que contribuyen a conocer mejor su distribución. La literatura consultada en donde aparecen estos registros es la siguiente: Granata (1911), Chamberlin (1919), Treadwell (1943), Dales (1957), Fernández-Álamo & Segura (1979), Fernández-Álamo (1983, 1987, 1989, 1991, 1992, 1996, 2002, 2006, 2008), Fernández-Álamo *et al.* (2003, 2008), Salazar-Vallejo & Londoño (2004), Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005), Díaz-Díaz *et al.* (2009), Cárdenas-Oliva *et al.* (2010), Dean (2012), Márquez-Rojas *et al.* (2013) y Aguirre & Canales (2017).

Es importante resaltar el hecho de que dentro de esta familia existen especies de amplia distribución geográfica, incluyendo las verdaderamente cosmopolitas que se encuentran en todos los mares y océanos del mundo, como es el caso de *Pelagobia longicirrata* (Støp-Bowitz 1948, Dales 1957, Tebble 1960, 1962, Dales & Peter 1972, Ushakov 1972, Orensanz & Ramírez 1973).

Sistemática

Lopadorrhynchinae ha sido considerada como una subfamilia dentro de Phyllocidae por Reibisch (1895), Bergstöm (1914), Fauvel (1923), Benham (1929), Støp-Bowitz (1948), Dales (1957), Berkeley & Berkeley (1960), Tebble (1960, 1962), Berkeley (1967), Day (1967) y Ushakov (1972). Sin embargo, Hartman (1959) piensa que deben constituir una familia independiente, aunque deriven claramente del tronco de los filodócidos y esta posición es seguida por muchos autores. Pleijel & Dales (1991) consideran incierta su afinidad con otras familias, mientras que Rouse & Pleijel (2001) concuerdan con Ushakov (1972) en que este es un grupo polifilético con distintos orígenes dentro de los filodócidos, ya que *Lopadorrhynchus* se ha definido como taxón hermano de *Chaetoparia*, *Maupasia*, *Pelagobia Eteone* mientras que *Pedinosoma* tiene una posición incierta con Phyllocidae (Rouse & Pleijel 2003).

Eklöf *et al.* (2007) opinan que las relaciones filogenéticas de estos poliquetos, al igual que los de otras familias holopelágicas son aún inciertas. Ushakov (1972) y Rouse & Pleijel (2001, 2003) consideran que esta familia no es monofilética porque cada género puede representar clados separados.

Tebble (1960) y Dales & Peter (1972) reconocen cuatro géneros: *Lopadorrhynchus* Grube, 1855, *Maupasia* Viguier, 1886, *Pedinosoma* Reibisch, 1895 y *Pelagobia* Greef, 1879. Kim (1967) realiza una cuidadosa revisión de *Lopadorrhynchus* discutiendo la validez de las estructuras usadas en la separación de las especies y proporciona una clave para su determinación, la cual deja fuera una de las especies consideradas en este trabajo. Read & Fauchald (2019) dan el status de válido a la familia dentro del orden Phyllocida y el suborden Phyllociformia.

De la familia Lopadorrhynchidae se han descrito alrededor de 15 especies (Dales & Peter 1972), siendo bastante obvio que este grupo de poliquetos requiere un mayor estudio taxonómico a través de una cuidadosa revisión del material tipo.

Morfología

El cuerpo es corto, relativamente ancho, deprimido y musculoso, transparente o con coloraciones blanquecinas o amarillentas.

La cabeza está formada por un prostomio pequeño, dos pares de antenas y un par de ojos que pueden estar presentes o ausentes; Orrhage & Müller (2005) describieron para *Eulalia*, un filodócido, que el segundo par de antenas se derivan de los conectivos circunfaríngeos y por lo tanto se pueden considerar como palpos, lo cual también podría aplicar a la familia Lopadorrhynchidae. Dales (1955) menciona que los ojos se encuentran presentes en los estados jóvenes y tienden a reducirse en los adultos; algunas veces con un par de órganos nucales, difíciles de observar en los ejemplares fijados. La faringe es corta, inerte o con un par de pequeñas mandíbulas quitinosas, en *Pelagobia*, lisa o granulosa y rara vez se encuentra evertida en los organismos fijados, en *Lopadorrhynchus* tiene de tres a cuatro glándulas mucosas alargadas que se

abren en la región distal. Presentan dos o tres pares de cirros tentaculares, que se localizan en el primero y segundo segmento y que pueden o no llevar setas (Fig. 1 AI, BI, CI y DI).

El tronco comprende desde unos pocos segmentos hasta cerca de los 50. Los parápodos son unirrámeos, con lóbulos setíferos y cirros dorsales y ventrales de forma variable, cortos y cónicos, alargados o foliáceos. Las setas son de dos tipos, aciculares simples, algunas veces recurvadas en su porción distal y espiníferas compuestas, que son las predominantes (Fig. 1 AII,

BII, CIII y DII). En algunas especies, los dos o tres primeros pares de parápodos se modifican siendo diferentes al resto, con setas aciculares en forma de ganchos que posiblemente ayuden a capturar y manipular las presas de las que se alimentan (Dales 1955). El pigidio es pequeño y en la mayoría de las descripciones no se mencionan los cirros pigidiales.

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México y **C** para el Caribe.

Clave para los géneros y especies

(Modificada de Fauchald 1977)

- 1 Base de los cirros tentaculares sin setas 2
- Base de los cirros tentaculares con setas 3

- 2(1) Primeros dos o tres pares de parápodos modificados, setas largas y simples
 *Lopadorrhynchus* Grube, 1855 (Fig. 1AI)
- Todos los parápodos similares, setas de tipo espinífero y compuestas
 *Pedinosoma curtum* Reibisch, 1895 (Fig. 1BI)¹ (G, C)

- 3(1) Dos pares de cirros tentaculares en un segmento; cirros parapodiales largos y digitiformes
 *Pelagobia longicirrata* Greeff, 1879 (Fig. 1CI)² (B, P, G, C)
- Tres pares de cirros tentaculares en dos segmentos; cirros parapodiales cortos
 *Maupasias* Viguier, 1886 (Fig. 1DI)

Comentarios

- 1) Se encuentra en las aguas subtropicales del Atlántico, Pacífico e Índico. En México sólo ha sido observada en el golfo de California.
- 2) Es una especie descrita como cosmopolita ya que se ha registrado en todos los océanos, incluyendo el Ártico y el Antártico. En las costas mexicanas, también se ha registrado ampliamente distribuida, en el Pacífico, en el golfo de California, las costas de Baja California Sur, las costas de Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca y en las aguas del canal de Yucatán, en el golfo de México. Treadwell (1943) la registró como *P. viguieri* para la región central del Mar Caribe, en las costas de Costa Rica, Ecuador y Perú en el Pacífico. Fernández-Álamo (1983) la registró con una amplia distribución frente a las costas del Pacífico de Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador y Perú.

Clave para las especies

Lopadorrhynchus Grube, 1855

(Modificada de Fernández-Álamo & Thuesen 1999)

- 1 Primeros dos segmentos del tronco con parápodos modificados 2
- Primeros tres segmentos del tronco con parápodos modificados 3

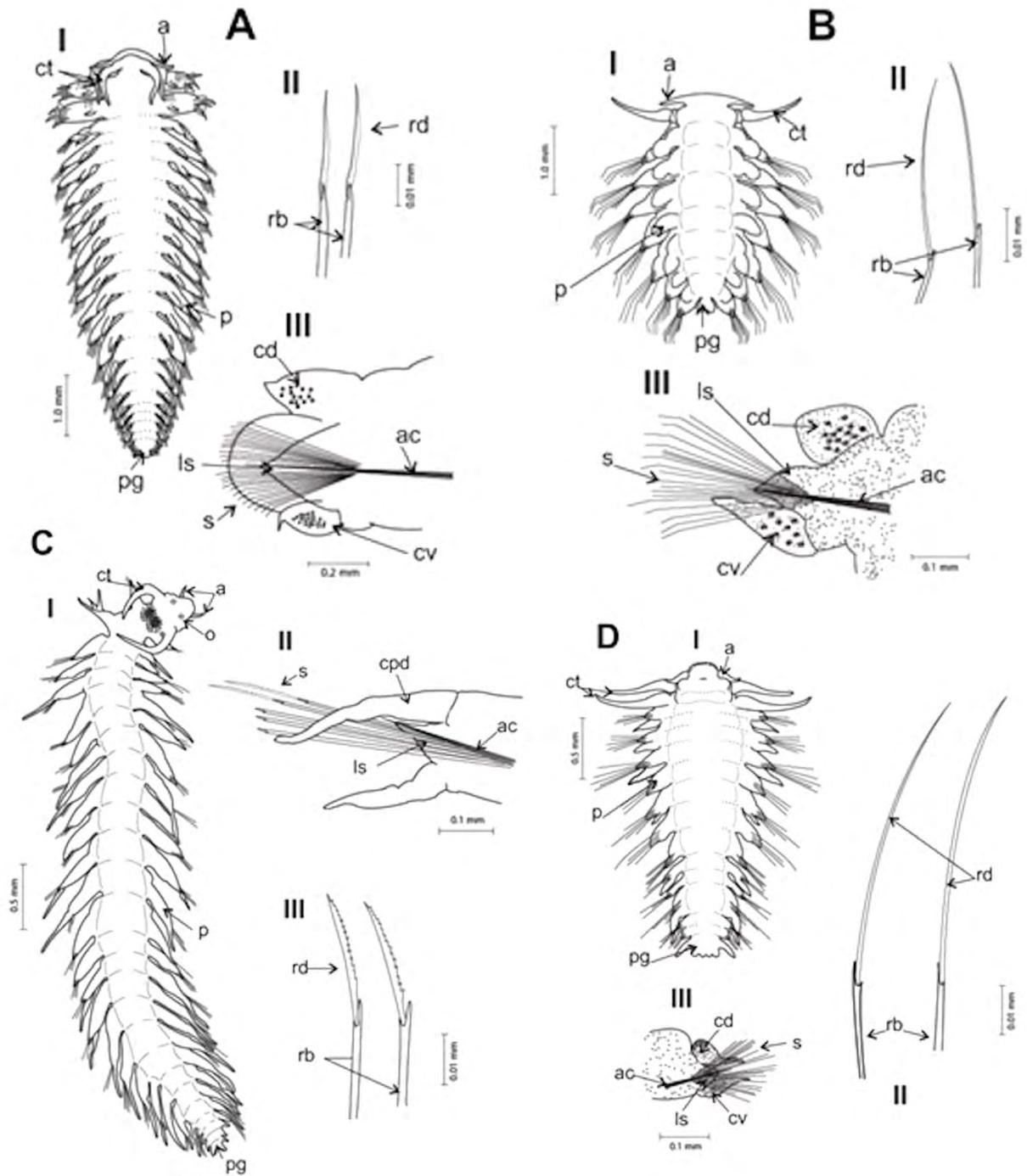


Figura 2. A. *Lopadorrhynchus uncinatus*. I. Organismo completo, vista dorsal. II. Setas espiníferas compuestas. III. Parápodo, vista lateral. B. *Pedinosoma curtum*. I. Organismo completo, vista dorsal. II. Setas espiníferas compuestas. III. Parápodo, vista lateral. C. *Pelagobia longicirrata*. I. Organismo completo, vista dorsal. II. Parápodo, vista lateral. III. Setas espiníferas compuestas. D. *Maupasia coeca*. I. Organismo completo, vista dorsal. II. Setas espiníferas compuestas. III. Parápodo, vista lateral. Abreviaciones: ac = acícula, a = antena, cd = cirro dorsal cpd = cirro parapodial digitiforme, ct = cirros tentaculares, cv = cirro ventral, ls = lóbulo setífero, p = parápodo, pg = pigídio, rb = región basal, rd = región distal, s = setas, o = ojos (Modificado de Fernández-Álamo 1983).

- 2(1)** Primeros dos pares de parápodos modificados más robustos y largos que los siguientes, con setas aciculares rodeadas en su base por una expansión del lóbulo setífero (collar); sin cirros ventrales *L. uncinatus* Fauvel, 1916¹ (B, P, G, C)
- Primeros dos pares de parápodos modificados robustos, del mismo largo que los siguientes, con setas sin collar ni cirros ventrales *L. krohni* Claparède, 1870² (B, P)
- Primeros dos pares de parápodos modificados robustos, más cortos que los siguientes con setas sin collar, con cirros ventrales parcialmente fusionados al margen inferior de los lóbulos setíferos *L. henseni* Reibisch, 1893³ (B, P, G, C)
- Primeros dos pares de parápodos modificados no robustos más cortos que los siguientes, con setas sin collar; los cirros ventrales del cuarto y subsecuentes parápodos con puntas alargadas como filamentos *L. appendiculatus* Southern 1909⁴ (P)
- 3(1)** Sin cirros ventrales *L. brevis* Grube, 1855⁵ (B, P, G, C)
- Con cirros ventrales, parcialmente fusionados en la región inferior de los lóbulos setíferos .
..... *L. nationalis* Reibisch, 1895⁶ (P, G,C)

Comentarios

- 1) Se considera con amplia distribución y se ha registrado en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En México se tienen registrados para la costa occidental de Baja California, en el golfo de California y en las costas de Guerrero y Oaxaca. Treadwell (1928) encontró a esta especie en las Islas Galápagos; Fernández-Álamo (1983) la registró frente a las costas de Perú y Márquez-Rojas *et al.* (2013) la observó en las costas de Venezuela.
- 2) Es una especie que se ha encontrado en las aguas cálidas y templadas de todos los mares y océanos. En México únicamente se tienen registros en las costas occidentales de Baja California y las costas de Guerrero
- 3) Esta especie se ha localizado en las regiones tropicales y subtropicales del Atlántico, Pacífico e Índico. En México se tienen registrados en la costa occidental de Baja California Sur, en el golfo de California, en las costas de Jalisco, Colima y Oaxaca, así como en las aguas del canal de Yucatán en el golfo de México. Fernández-Álamo (1983) la observó frente a las costas de Perú.
- 4) Es una especie que se ha observado en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, así como en el Mediterráneo. En México se ha registrado alejado de las costas de Colima, en el Pacífico Oriental.
- 5) Esta especie se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales del Atlántico, Pacífico y Mediterráneo. En México se ha registrado en las costas occidental de Baja California, en el Golfo de California, en las costas de Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca, así como en las aguas del canal de Yucatán en el Golfo de México.
- 6) Es una especie que se ha registrado en las aguas cálidas y templadas de los océanos Atlántico, Pacífico e Indico, así como en el mar Mediterráneo. En México se ha observado en el golfo de California y en las costas de Oaxaca. Chamberlin (1919) y Treadwell (1928) la registraron como *Lopadorhynchus nans* frente a Perú y en las Islas Galápagos, respectivamente. Fernández-Álamo (1983) la registró frente a las costas de Ecuador.

Maupasia Viguier, 1886 (Modificada de Day 1967)

- 1** Cirros dorsales en forma oval; cirros ventrales marcadamente adelgazados
..... *M. coeca* Viguier, 1886¹ (B, P, G)
- Cirros dorsales digitiformes o subovalados; cirros ventrales romos
..... *M. gracilis* Reibisch, 1893² (G)

Comentarios

- 1) Es una especie distribuida en el Atlántico, Mediterráneo, Pacífico e Índico. En México se ha registrado en las costas de Baja California Sur y Jalisco, así como en las aguas del canal de Yucatán en el golfo de México. Fernández-Álamo (1983) la registró frente a las costas de Panamá, Colombia y Ecuador.
- 2) Es una especie que se ha encontrado en las aguas cálidas y templadas del Atlántico, Pacífico e Índico. En las aguas mexicanas únicamente se ha registrado en el canal de Yucatán, en el golfo de México. Fernández-Álamo (1983) la registró frente a las costas del Pacífico de Colombia.

Agradecimientos

Un reconocimiento a Adrián Fernández por su ayuda en la digitalización de los dibujos y las fotografías y a Magali Roa Venicio por la actualización de las citas bibliográficas, así como la edición del manuscrito y la organización de las referencias.

Referencias

- Åkesson B. 1967. On the nervous system of the *Lopadorhynchus* larva (Polychaeta). *Ark Zool Ser* 2 (20):55-78.
- Anderson DT. 1966. The comparative embryology of the Polychaeta. *Acta Zool* 47:1-42
- Aguirre L y Canales R. 2017. Poliquetos de Perú: estado actual y perspectivas para la investigación. In: Díaz-Díaz, O., D. Bone, C.T. Rodríguez & V.H. Delgado-Blas (eds). Poliquetos de Sudamérica. Volumen Especial del Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela. Cumaná, Venezuela. pp. 101-114.
- Cárdenas-Oliva, A. V., Díaz-Díaz, O. & Márquez- Rojas, B. 2010. Caracterización taxonómica de los poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma norte de la Península de Paría y Golfo de Paría, Venezuela. *Bol Inst Oceanogr Venezuela*, 49(1):53-63.
- Benham, W. B. 1929. The pelagic Polychaeta. *British Antarctic (Terra Nova) Expedition, 1910. Brit Mus Nat Hist Zool* 7(3): 83-201.
- Bergstöm E. 1914. Zur Systematik des Polichaeten Familie der Phyllodociden. *Zool Bidrag Uppsala* 3: 37-324.
- Berkeley E. 1967. A checklist of Polychaeta recorded from British Columbia since 1923, with references to name changes, descriptions and synonymies. I Errantia. *Can J Zool* 45:1049-1059.
- Berkeley E & Berkeley C. 1960. Some Further Records of Pelagic Polychaeta from the North-East Pacific North of latitude 40°N and East of Longitude 175° W. *Can J Zool* 38:787-799.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. *Mem Mus Comp Zool Harvard* 48:1-514.
- Dales RP. 1955. The evolution of the pelagic alciopid and phyllodocid polychaetes. *Proc Zool Soc London* 125:411-420.
- Dales RP. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. *Bull Scripps Inst Oceanogr* 7:99-168.
- Dales RP. & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic polychaeta. *J Nat Hist* 6:55-92.
- Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of southern Africa. Part 1 Errantia. *Brit Mus (nat Hist) Publ* 656:1-458.
- Díaz-Díaz OF, R. Enriquez, E. Liñero-Arana y B Marin. 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida-Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. *Ciencia y Mar* XIII (38):15-26.
- Dean HK. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3596:1-86.
- Eklöf J, F Pleijel & P Sundberg. 2007. Phylogeny of benthic Phyllodocidae (Polychaeta) based on morphological and molecular data. *Mol Phyl Evol* 45:261-271.
- Fauchald K. 1977. The Polychaete Worms. Definitions and Keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus LA Cont Sci Ser* 28:1-188.
- Fauvel P. 1923. Polychètes errantes. *Faune de France* 5:183-230.
- Fernández-Álamo MA. 1983. Los poliquetos pelágicos (Annelida-Polychaeta) del Pacífico Tropical Oriental: Sistemática y Zoogeografía. *Tes Doc Univ Nal Autón México*, 481 pp.
- Fernández-Álamo MA. 1987. Distribución y abundancia de los poliquetos pelágicos (Annelida: Polychaeta) en el Golfo de Tehuantepec, México, In: S Gómez Aguirre & V Arenas Fuentes (eds) *Contrib Hidrobiol UNAM México DF*, pp 267-278.
- Fernández-Álamo MA. 1989. Una aportación al conocimiento del zooplancton del Golfo de California. *Mem VII Simp Intern Biol Mar. UABCS*, pp 17-22.
- Fernández-Álamo MA. 1991. The Holoplanktonic Polychaetes from the Gulf of California during August-September, 1977. *CalCOFI Rep* 32:97-104.
- Fernández-Álamo MA. 1992. Distribución y abundancia de los poliquetos holoplanctónicos en el Golfo de California durante marzo y abril de 1984. *Invest Mar CICIMAR* 7(1):75-89.
- Fernández-Álamo MA. 1996. Holoplanktonic polychaetes from the southwestern region of Baja California, México, in March, 1977. *An Inst Biol UNAM Ser Zool* 67(1):51-66.
- Fernández-Álamo MA. 2002. Composition and distribution of Lopadorhynchidae (Annelida-Polychaeta). In: J Faber (ed) *Oceanography of the Eastern Pacific. Vol 2. CICESE, Ensenada BC*, pp: 41-59.
- Fernández-Álamo MA. 2006. Composition, abundance and distribution of holoplanktonic polychaetes from the expedition "El Golfo 6311-12" of Scripps Institution of Oceanography. *Sci Mar* 70 S3:209-215.
- Fernández-Álamo MA. 2008. Diversidad de los poliquetos del holoplancton en el Océano Atlántico. *Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid*, pp 97-103.
- Fernández-Álamo MA & Segura L. 1979. Nota faunística sobre los poliquetos pelágicos de la Bahía de Acapulco, Guerrero, México. *VI Simp Lat Oceanogr Biol San José de Costa Rica Costa Rica*, pp 13.
- Fernández Álamo MA & Thuesen E. 1999 Polychaeta. In: D Boltovskoy (ed) *South Atlantic Zooplankton. Backhuys Leiden*, pp 595-620.
- Fernández-Álamo MA & Farber J. 2006. Zooplankton

- and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. In: P Fiedler & M Lavin (eds). A Review of Eastern Tropical Pacific Oceanography. ELSEVIER Progr Oceano 69: 318-359.
- Fernández-Álamo MA, L Sanvicente-Añorve & MA Alatorre-Mendieta. 2003. Changes in pelagic Polychaete Assemblages along the California Current System. *Hydrobiologia* 496: 329-336.
- Fernández-Álamo MA, I Ruiz-Bojiseauneau, ME Vicencio-Aguilar, O Castillo-Sandoval, K Naranjo-Zavaleta, MV Piña-González, AN Aranda-Rodríguez, M Galván-Delgado y AF Solano-Vargas. 2008. Listados de los sifonóforos, poliquetos, decápodos y quetognatos en el Golfo de California, México. *Actas XVII Biental de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid*, pp 105-113.
- Granata L. 1911. Annelidi Alciopidi e Fillocodici raccolte planktoniche fatte dalla RS Liguria nel vaggio di circamvignazione del 1903-1905 sotto il comando di SAR di Savoia Duca degli Abruzzi, *Pubbl R Inst Firenze* (2):49-69.
- Hartman O. 1959. Catalogue of the Polychaetous Annelids of the World. *Allan Hancock Found Occas Pap* 23:1-628.
- Kim IB. 1967. A study of the genus *Lopadorhynchus* (Polychaeta-Lopadorhynchidae). *Vidensk Meddr dansk naturh Foren* 130:2117-232.
- Kleinenberg N. 1886. Die Entstehung des Annelides aus der larvae vom *Lopadorhynchus*. *Z wiss Zool* 44:1-227.
- Márquez-Rojas B, Díaz-Díaz O & Balza MA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. *Pam-American J Aquat. Sci* 8 (3):160-165.
- Meyer E. 1901. Studien über den Körperbau der Anneliden. V Das Mesoderm der Ringelwürmer *Mitt Zool Neapel* 14:247-584.
- Orensanz JM & Ramírez FC. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico Sudoccidental. *Bol Inst Biol Mar del Plata* 21:1-86.
- Orrhage L. & Müller MCM. 2005. Morphology of the nervous system of Polychaeta (Annelida). *Hydrobiologia* 535/536: 79-111.
- Pleijel F & Dales RP. 1991. Polychaetes: British Phyllocoideans, Typhloscolecideans and Tomopteroideans. *Synop Brit Fauna N S* 45:1-202.
- Read G & Fauchald K. (Ed.). 2019. World Polychaeta database. *Lopadorhynchidae Claparède, 1870*. Consultado 28 de agosto de 2019. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=933>
- Reibisch JG. 1895. Die pelagischer Phyllocodiden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. *Ergeb Plankton-Exp Humboldt-Stift* 2:1-63.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press New York, pp 1-354.
- Rouse GW & Pleijel F. 2003. Problems in polychaetes systematics. *Hydrobiologia* 496:175-189.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. *An Inst Biol UNAM Ser Zool* 75(1):9-97.
- Støp-Bowitz C. 1948. Polychaeta. Rep "Michael Sars" North Atlantic Deep-Sea Exp 1910 5(8):1-91.
- Tebble N. 1960. Distribution of pelagic polychaetes in the South Atlantic Ocean. *Discovery Rep* 30:161-300.
- Tebble N. 1962. The distribution of pelagic polychaetes across the North Pacific Ocean. *Bull Brit Mus (nat Hist) Zool* 7:371-492.
- Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic Expedition. *Zoologica* 8 (8):449-468.
- Treadwell AL. 1943. Polychaetous annelids. *Biology* 4. Carnegie Inst Wash Dept Terrestrial Magnetism 555:31-59.
- Ushakov, PV. 1972. Fauna of the U.S.S.R. Polychaetes. Vol. 1. *Acad. Sc. U.S.S.R. Zool. Inst. New Series*, 102, 1-86.
- Vicencio-Aguilar ME & Fernández-Álamo MA. 2005. Radiolarios, Cnidarios, Anélidos, Crustáceos y Quetognatos del plancton en el Golfo de California. *Rev Soc Mex Hist Nat* 2 (1):91-106.

28. Lumbrineridae Schmarda, 1861

Luis F. Carrera-Parra

Departamento de Sistemática y Ecología Acuática
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal
lcarrera@ecosur.mx, carrera_parra@yahoo.com.mx

Introducción

Los lumbrinéridos son poliquetos de talla mediana a pequeña; tienen una amplia distribución mundial, desde las zonas intermareales hasta zonas abisales, siendo más comunes en las regiones templadas y tropicales (Carrera-Parra 2006a). Usualmente, son gusanos de vida libre, aunque pueden formar tubos temporales muy frágiles de sedimento y moco. Viven como excavadores en fango y arena, aunque algunas especies prefieren los sustratos duros como rocas coralinas o vivir asociados a otros invertebrados tales como esponjas, erizos, briozoos (Morgado & Amaral 1981, Carrera-Parra 2001a, 2006a, Ayyagari & Kondamudi 2014). Un caso particular de asociación se presenta en las especies del género *Helmutneris* Carrera-Parra, 2006, las cuales solo se encuentran asociadas a corales hermatípicos, donde construyen tubos transparentes (Zibrowius *et al.* 1975, Carrera-Parra 2006a). Existen corales fósiles con cicatrices formadas por los tubos construidos por los lumbrinéridos desde el Mioceno y Plioceno (Zibrowius *et al.* 1975).

Por sus hábitos alimenticios, los lumbrinéridos son considerados como carnívoros de varios invertebrados, cuestionablemente como herbívoros (Fauchald & Jumar 1979, Valderhaug 1985, Carrasco & Oyarzún 1988) y sedimentívoros (Petch 1986). Sin embargo, con base en análisis de isótopos estables ($\delta^{15}\text{N}$) en especies de los géneros *Hilbigneris* Carrera-Parra, 2006a, *Lumbrineris* de Blainville, 1828, *Lumbrinerides* Orensanz, 1973, y *Scoletoma* de Blainville, 1828, se ha desacreditado esta supuesta omnivoría, dando soporte a la actividad carnívora (Jumar *et al.* 2015).

Existe muy poca información sobre los aspectos reproductivos de este grupo. No obstante, se sabe que son gonocóricos sin dimorfismo sexual.

Se ha reportado ejemplares maduros de *Lumbrineris latreilli* Audouin & Milne Edwards, 1834 nadando en la columna de agua (Gravier & Dantan 1928); y en los pocos estudios existentes (Rouse 1988, Messina *et al.* 2005, Conti *et al.* 2011), se ha descrito la morfología del espermatozoide del tipo "ect-aquasperm" (sensu Rouse & Jamieson 1987), el cual se caracteriza por un acrosoma en forma de capucha, un núcleo sub-esférico, un pequeño número de mitocondrias redondeadas, y un flagelo con un axonema con un arreglo de microtuberculos 9+2. El tamaño de los oocitos en los lumbrinéridos es relativamente grande, pueden variar entre 100 y 300 μm (Osman *et al.* 2010, Martins *et al.* 2012).

Por medio de fertilización *in vitro* de *Scoletoma impatiens* (Claparède, 1868), Messina y colaboradores (2005) estudiaron los primeros estadios del desarrollo de la especie. Ellos observaron que 24h después de la fertilización aparece la larva Prototrocófora, la cual, tres días después se transforma en metatrocófora con una duración de unos siete días, tiempo en que se forman los primeros dos segmentos setíferos; para el octavo día inicia la fase post-larva béntica. Algunas especies carecen de larva pelágica, sus huevos son depositados en masas gelatinosas sobre el sustrato y los primeros estadios se desarrollan en ellas emergiendo a diferentes lapsos de tiempo como una larva béntica, lo que no les permite tener una gran capacidad de dispersión (Orensanz 1973, Nishihira *et al.* 1980, 1981, 1984).

Muy poco se conoce sobre la biología poblacional y ecología de los lumbrinéridos. Recientemente, se ha mostrado evidencia que algunas especies tienen preferencias por áreas enriquecidas con materia orgánica (Martins *et al.* 2012, García-Gómez *et al.* 2016, Katsiaras *et al.* 2018).

Algunas especies de lumbrinéridos son utilizadas como carnada en la pesca recreativa y de subsistencia, principalmente en la región del Mar Mediterráneo y norte de España, donde las especies *Scoletoma funchalensis* (Kinberg, 1865), *S. impatiens* (Claparède, 1868), *L. latreilli*, y *Kuwaita hannelorae* Arias & Carrera 2014 son intensamente recolectadas debido a su alto precio y demanda local (Osman *et al.* 2010, Arias & Carrera-Parra 2014, Font *et al.* 2018). En España, se a documentado problemas de dermatitis en pescadores cuando manipulan ejemplares de *L. latreilli* (Usamentiaga *et al.* 2005). En Japón, la especie *K. heteropoda* (Marenzeller, 1879) es también muy apreciada como carnada por los pescadores, quienes observaron que ciertos insectos morían al entrar en contacto con los gusanos. La muerte de estos insectos ocurre por contacto con una neurotoxina que se localiza en el integumento del lumbrinérido (Ruggeri 1976)

Sistemática

La primera especie de lumbrinérido fue descrita por Müller en 1976 como *Lumbricus fragilis* (actualmente *Scoletoma fragilis*). En el pasado, el grupo fue considerado por algunos autores como una subfamilia de Eunicida, pero actualmente se considera como una familia independiente (Carrera-Parra 2006a).

Tradicionalmente, se consideraba que los lumbrinéridos tenían una forma corporal muy simple, con una marcada reducción de caracteres morfológicos externos (Fig. 1A). Esta idea generó que muchas de las especies fueran agrupadas en unos cuantos géneros y que algunos géneros fueran considerados como sinónimos (Carrera-Parra 2001b). En los últimos años, la taxonomía de este grupo ha cambiado dándole un mayor enfoque al uso de los caracteres maxilares, propiciando la descripción de nuevos géneros, así como la enmendación de algunos otros (Orensanz 1990, Frame 1992, Carrera-Parra 2001a,b, Carrera-Parra & Orensanz 2002, Carrera-Parra 2006a).

Actualmente, la familia cuenta con 19 géneros y unas 280 especies. Tradicionalmente, se consideraba que los lumbrinéridos estaban estrechamente relacionados con Eunicidae y Onuphidae (Kielan-Jawarowska 1966, Hartman 1944). Posteriormente, Orensanz (1990) consideró que la

familia está filogenéticamente más relacionada con Oeononidae y otros géneros fósiles que con los eunicidos y onúfididos. Actualmente, con base en datos moleculares se observó que en efecto, los lumbrinéridos no constituyen el grupo hermano de eunicidos y onúfididos; al contrario, los lumbrinéridos comprenden el grupo más basal dentro de Eunicida, siendo el grupo hermano del clado constituido por Oeononidae, Dorvilleidae, Eunicidae, y Onuphidae (Struck *et al.* 2006), o el grupo hermano de Oeononidae (Struck *et al.* 2015).

Con respecto a las relaciones intragenéricas de la familia Lumbrineridae, hasta la fecha solo existe un estudio filogenético en el cual la familia se separa en cuatro clados principales, los cuales son soportados por caracteres del aparato maxilar (Carrera-Parra 2006a). Solamente existe un estudio filogenético sobre las relaciones interespecíficas en *Lumbricalus* Frame, 1992 (Carrera-Parra 2005). A la fecha, existen revisiones de los géneros *Kuwaita*, *Lumbricalus* y *Lumbrineris* (Carrera-Parra & Orensanz 2002; Carrera-Parra 2004, 2006b), pero aún hace falta la revisión de muchas de las especies de lumbrinéridos tomando en consideración la arquitectura del aparato maxilar para esclarecer su estatus genérico y generar la revisión completa de cada género.

Morfología

El estudio de este grupo de poliquetos requiere de una cuidadosa observación del aparato maxilar, debido a que su taxonomía está basada principalmente en las diferencias de esta estructura. Por lo cual es necesario realizar un corte anterodorsal para extraer el aparato maxilar, el cual deberá de ser estudiado bajo el microscopio para poder precisar el número de dientes por cada placa maxilar, considerando solo como un diente verdadero aquel que presente una cavidad pulpar.

Además del aparato maxilar, existen caracteres externos importantes en la taxonomía de este grupo, como la variación de la forma y desarrollo de los lóbulos setales de los parápodos a lo largo del cuerpo, ya que se ha observado que ocurren variaciones tanto en forma como en tamaño en los parápodos de las diferentes zonas corporales; además, se debe de examinar la distribución de los diferentes tipos de setas a lo largo del cuerpo con relación a la talla del ejemplar. Por lo que es

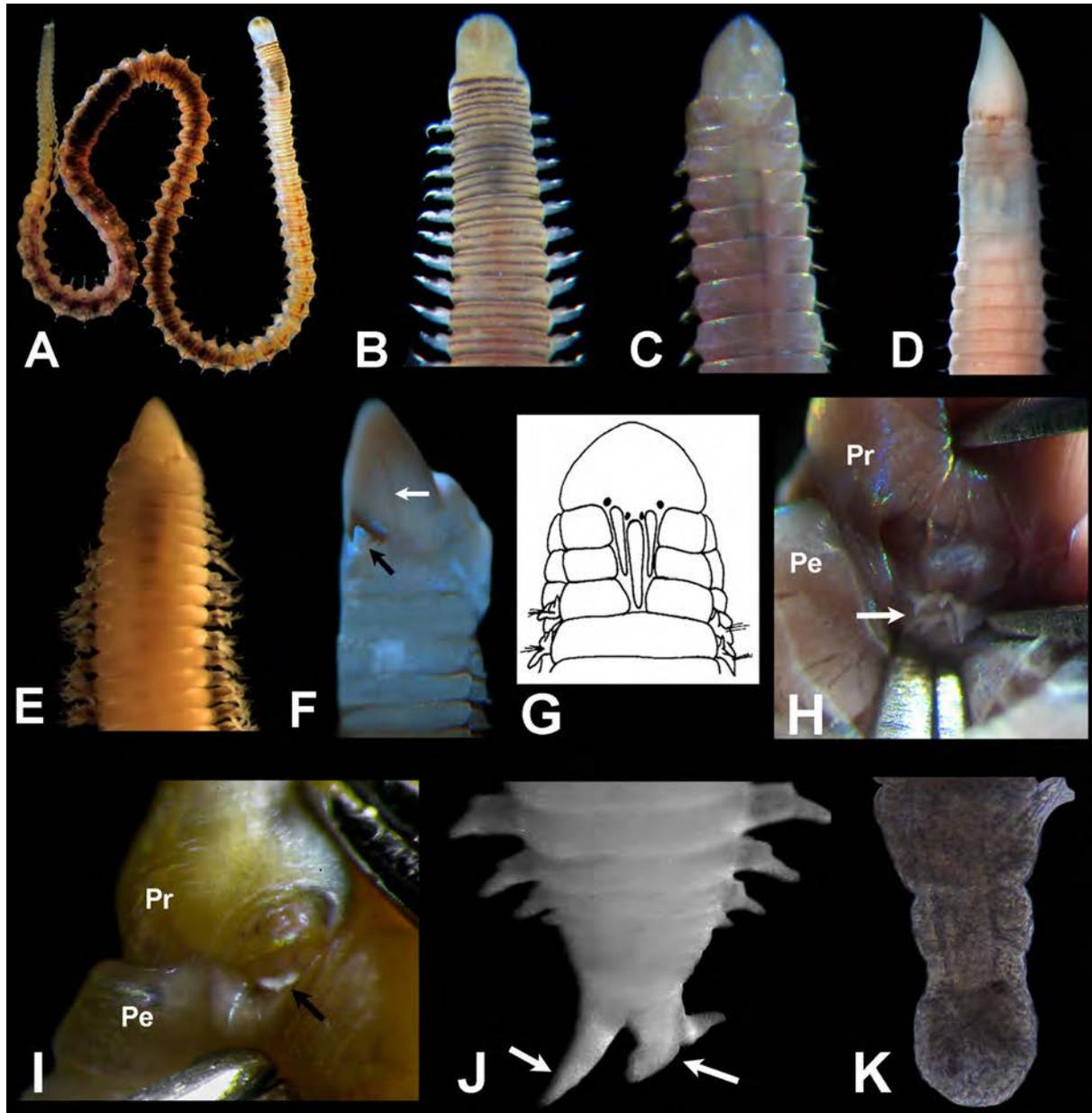


Figura 1. A) *Lumbrineris perkinsi*, ejemplar completo en vida VD; B) *Lumbrineris perkinsi*, extremo anterior en vida VD; C) *Scoletoma treadwelli*, extremo anterior en vida VD; D) *Lumbrinerides*, extremo anterior preservado VD; E) *Ninoe*, extremo anterior preservado VD; F) *Cenogenus*, extremo anterior preservado VD, flecha negra señala la antena, flecha blanca la línea laterodorsal oscura; G) *Lysarete raquelae*, extremo anterior VD; H) *Augeneria*, acercamiento al borde posterior del prostomio VD, flecha señala las antenas; I) *Kuwaita*, acercamiento al borde posterior del prostomio VD, flecha señala las antenas; J) *Lumbrineris*, pigdium VD, flechas señalan los cirros anales; K) *Lumbrinerides*, pigdium VD. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; Pr= prostomio; Pe= peristomio) (Fotos: A © L. Harris; B-C, H-I © H. Bahena; D-F, J-K © L.F. Carrera-Parra) (G modificado de Carrera-Parra 2001a).

recomendable, revisar el ejemplar completo bajo el microscopio, y por lo menos realizar cortes de tres parapodos en diferentes regiones corporales (anterior, media, y posterior).

Prostomio y peristomio. El prostomio de los lumbrinéridos puede variar de redondo a cónico (Fig. 1A-G). En la mayoría de los taxa carece de apéndices, con excepción de *Augeneria* Monro, 1930,

Lysarete Kinberg, 1865, y *Kuwaita* Mohammad, 1973 que tienen tres antenas, así como *Cenogenus* Chamberlin, 1919 y *Sergioneris* Carrera-Parra, 2006 que presentan una antena (Fig. 1F-I). Aunque normalmente *Augeneria* presenta 3 antenas, existen al menos dos especies — *A. polytentaculata* Imajima & Higuchi, 1975 (Japón) y *A. riojai* Aguirrezabalaga & Carrera-Parra 2007 (España)— que tienen múltiples pequeñas antenas (Fig. 1H). Las antenas están sitas en posición postero-dorsal y en la mayoría de los casos quedan ocultas por el pliegue del peristomio, por lo que es recomendable revisar desplazando hacia atrás el pliegue anterior del peristomio para buscar las antenas.

Lysarete es el único género en donde la presencia de dos pares de ojos ha sido bien documentada (Fig. 1G); típicamente, el resto de los géneros carecen de ojos (Fig. 1B-F).

En algunos géneros como en *Cenogenus*, *Ninnoe* Kinberg, 1865 y *Sergioneris* se ha observado en la parte dorsal y ventral del prostomio, la presencia de un par de bandas longitudinales oscuras de naturaleza desconocida (Fig. 1F). Además, En posición ventral presentan un par de labios bucales que en algunos casos pueden ser muy desarrollados.

El peristomio está bien desarrollado y carece de apéndices; consta de dos anillos peristomiales; dorsalmente, el peristomio es entero, excepto en *Lysarete*, donde es incompleto dando origen a un canal que puede llegar hasta el primer setígero (Fig. 1G). Ventralmente, el primer anillo peristomial es incompleto, y el segundo anillo peristomial se proyecta hacia delante formando un labio muscular.

Aparato maxilar y mandíbulas. El aparato maxilar de los lumbrinéridos (Fig. 2A) ha sido considerado como del tipo labidognato simétrico (ver Orensanz 1990, Carrera-Parra 2006); pero, recientemente, Paxton (2009) propuso el tipo simetrognato par diferencialos de los labidognatos asimétricos (eunícidos y onúfidós). Este aparato maxilar varía en el número de placas maxilares de la siguiente forma: *Lysarete* con 6 pares (Fig. 2F); *Arabelloneris* Hartmann-Schröder, 1979, *Eranno* Kinberg, 1865, *Hilbigneris*, *Kuwaita*, *Ninnoe*, *Lumbricalus*, *Lumbrineris*, y *Scoletoma* con 5 pares de maxilas (Fig. 2E, G-H); *Abyssoninoe* Orensanz, 1990, *Augeneria*, *Cenogenus*, *Gallardoneris* Carrera-Parra, 2006, *Gesaneris* Carrera-Parra, 2006, *Helmutneris*, *Loboneris* Carrera-Parra, 2006, *Lumbrinerides* Orensanz, 1973, *Lumbrineriopsis*

Orensanz, 1973, y *Sergioneris* con 4 pares de maxilas (Fig. 2I-L).

Todas las placas maxilares pueden tener ya sea una lamela accesoria (Fig. 2A-B), una placa conectora (Fig. 2E, L) o en algunos casos ambas estructuras; esto hace que los aparatos maxilares de los lumbrinéridos tengan una gran variedad de formas específicas para cada género. La mayoría de los géneros tienen los portadores maxilares unidos a las maxilas I a lo largo de toda la base, con excepción de *Loboneris* y *Lumbrineriopsis* en los que los portadores maxilares solo están unidos a la mitad de la base de las maxilas I (Fig. 2I); además, estos dos géneros junto con *Lysarete* son los únicos en la familia cuyos portadores maxilares son más largos que el resto del aparato maxilar.

Todos los géneros tienen la maxila I en forma de fórceps, pero en el caso de *Lysarete* y *Lumbrinerides* la maxila I tiene dientes accesorios internos (Fig. 2F), y en *Gallardoneris*, *Gesaneris*, y *Loboneris* la maxila I carece de lamela accesoria (Fig. 2I-K). La longitud de la maxila II es variable, siendo mucho más corta que la maxila I como en *Eranno*, *Gesaneris*, *Hilbigneris*, *Kuwaita*, *Lumbricalus*, y *Sergioneris* (Fig. 2E, K, L), o tan larga o de similar longitud que la maxila I como en el resto de los géneros. La lamela accesoria de la maxila II está ausente en *Gallardoneris* y *Loboneris*; cuando la lamela está presente (Fig. 2B), esta puede variar desde ser más ancha que la maxila II como en *Abyssoninoe*, *Arabelloneris*, *Augeneria*, *Cenogenus*, *Eranno*, *Lumbrineriopsis*, *Lumbrineris*, *Lysarete*, *Ninnoe*, *Sergioneris*, *Scoletoma*, y *Hilbigneris*, o ser estrecha como en *Gesaneris*, *Helmutneris*, *Kuwaita*, *Lumbricalus*, y *Lumbrinerides*. La longitud de la lamela accesoria de la maxila II puede variar de estar presente a lo largo de 2/3 del borde lateral de la maxila como en *Abyssoninoe*, *Arabelloneris*, *Augeneria*, *Eranno*, *Kuwaita*, *Lumbrinerides*, *Lumbrineriopsis*, *Lumbrineris*, *Lysarete*, *Ninnoe*, *Sergioneris*, y *Scoletoma*; estar presente a lo largo de la mitad del borde lateral como en *Cenogenus* y *Hilbigneris*, o a lo largo de 1/3 del borde lateral como en *Gesaneris* y *Helmutneris*.

Las placas conectoras que unen a la maxila II con la Maxila I pueden ser de dos tipos, 1) anchas, conectando la maxila I con casi la totalidad del borde lateral de la maxila II como en *Kuwaita*, *Lumbricalus*, *Sergioneris* y *Hilbigneris*, en donde además está fuertemente esclerotizada (Fig. 2E, L), y en *Lumbrineris* y *Scoletoma* que la presentan poco

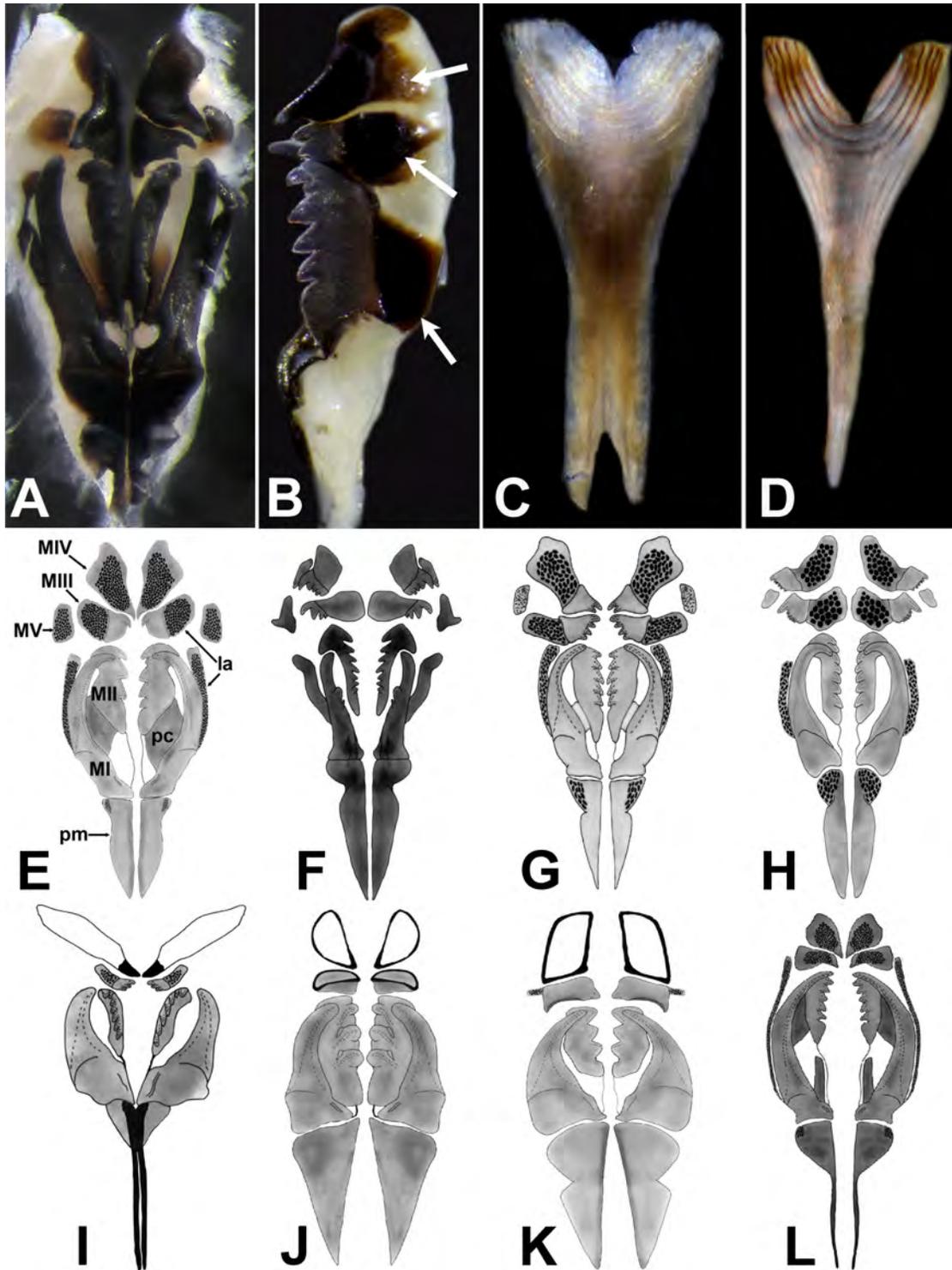


Figura 2. A) *Scoletoma treadwelli*, aparato maxilar VD; B) *S. treadwelli*, maxilas II-IV VV, flechas señalan las lamelas accesorias de cada maxila; C) *Lumbrineris*, mandíbula VV; D) *Lumbrinerides*, mandíbula VV; E) *Hilbigneris*, aparato maxilar VD; F) *Lysarete*, aparato maxilar VD; G) *Lunbrineris*, aparato maxilar VD; H) *Ninoe*, aparato maxilar VD; I) *Loboneris*, aparato maxilar VD; J) *Gallardonneris* aparato maxilar VD; K) *Gesaneris* aparato maxilar VD; L) *Sergioneris* aparato maxilar VD. (Abreviaturas: VD= vista dorsal; VV= vista ventral; M= maxila, el número romano corresponde a la posición de la maxila desde una vista dorsal; pm= portador maxilar; pc=placa conectora; la= lamela accesorias). Figuras modificadas de: F y H Carrera-Parra (2001a); E, I-L Carrera-Parra (2006a); G Carrera-Parra (2006b) (Fotos: A-D © L.F. Carrera-Parra).

esclerotizada (Fig. 2A, G). 2) estrecha, con la placa conectando la base de la maxila II con la parte basal de la maxila I como en *Eranno* y *Sergioneris*, con la diferencia que la placa conectora en el último género no alcanza la base de la maxila II (Fig. 2L).

La maxila III está típicamente pigmentada en su totalidad, con excepción de *Helmutneris* donde la parte central es blanquecina. La lamela accesoria es ancha (Fig. 2B) en la mayoría de los géneros con excepción de *Augeneria*, *Cenogenus*, *Eranno*, *Gallardoneris*, *Gesaneris*, y *Lumbrinerides* (Fig. 2K). Puede estar a lo largo de todo el borde lateral como en la mayoría de los géneros (Fig. 2B, E, G-H), con excepción de *Cenogenus*, *Lumbrinerides* y *Lumbrineriopsis* donde solamente está presente en la mitad del borde lateral posterior, y *Gallardoneris*, *Gesaneris* y *Helmutneris* en donde únicamente abarca 1/4 del borde lateral posterior (Fig. 2J-K).

La maxila IV normalmente tiene un solo diente o máximo dos, con excepción de *Lumbrineriopsis* y *Ninnoe* donde la maxila es multidentada (Fig. 2H); además, esta placa maxilar está totalmente pigmentada, con excepción de *Augeneria*, *Gallardoneris*, *Gesaneris*, *Helmutneris*, y *Loboneris* en donde la parte central es blanquecina (Fig. 2I-K). En la mayoría de los géneros esta placa maxilar tiene su lamela accesoria bien desarrollada, con excepción de *Augeneria*, *Gallardoneris*, *Gesaneris*, *Helmutneris*, y *Lumbrinerides* donde la lamela es estrecha. La maxila V puede estar ubicada ya sea anterior a la maxila IV como en *Lysarete* (Fig. 2F), o desplazada libremente, lateral a la maxila III y IV como en todos los géneros que tienen cinco pares de maxilas (Fig. 2A, E, G-H), con excepción de *Eranno* que la tiene parcialmente fusionada a la maxila IV.

Las mandíbulas pueden tener una parte distal ancha estrechándose hacia la parte posterior como en la mayoría de los géneros, con excepción de *Augeneria* que tiene las mandíbulas con los extremos anteriores y posteriores divergentes. Los únicos géneros que tienen la mandíbula totalmente fusionada son *Gallardoneris* y *Lumbrinerides* (Fig. 2D); en el resto de los géneros, la longitud en la cual están fusionadas las mandíbulas puede variar desde la mitad de su longitud hasta 3/4 de su longitud (Fig. 2C).

Parápodos y branquias. Todos los parápodos son similares en forma a lo largo del cuerpo, no existe un cambio radical en la forma de estos, aunque puede existir diferencias tanto en el tamaño como en la

forma de los lóbulos parapodiales a lo largo del cuerpo. En algunas especies existe una reducción en el tamaño de los primeros 3-8 parápodos.

Los parápodos son subbirrameos (Fig. 3A-F), con el notópodo reducido a un cirro dorsal globular muy pequeño (Fig. 3A), con excepción de *Kuwaita* donde el cirro dorsal es fácilmente observable y *Lysarete* donde se aprecia el mayor desarrollo del cirro dorsal en el grupo (Fig. 3C). El neurópodo está constituido por los lóbulos presetal, setal y postsetal, los cuales pueden variar tanto en forma como en tamaño a lo largo del cuerpo; carece de cirro ventral. La mayoría de los lumbrinéridos carecen de branquias, pero cuando éstas ocurren pueden ser de dos tipos, branquias dorsales sitas dorsal al notópodo como en *Kuwaita* (Fig. 3F), y branquias parapodiales cuyo desarrollo ocurre ligado al parápodo como en *Cenogenus* y *Ninnoe* (Fig. 3D-E, G).

Kuwaita es el único género que tiene papilas nefridiales que emergen ventralmente de la pared corporal en los segmentos medio-posteriores (Fig. 3F, H), las cuales podrían tener la función de liberar los gametos (Carrera-Parra & Orensanz 2002)

Setas. Las setas de los lumbrinéridos incluyen limbadas, las cuales están presentes en todos los géneros, siendo el único tipo de setas que se presentan en *Arabelloneris* y *Lysarete*. Un tipo característico de setas de este grupo de poliquetos son los ganchos encapuchados, los cuales pueden ser de cuatro tipos:

- 1) ganchos encapuchados simples multidentados, los cuales pueden tener el capuchón corto, cubriendo la parte distal hasta un poco por debajo del cuello del gancho (Fig. 4C), o con capuchón largo, el cual cubre hasta cerca de la mitad de la longitud del gancho (Fig. 4D). Estos ganchos están presentes en *Abyssoninnoe*, *Augeneria*, *Cenogenus*, *Eranno*, *Gallardoneris*, *Gesaneris*, *Helmutneris*, *Hilbigneris*, *Kuwaita*, *Loboneris*, *Lumbricalus*, *Lumbrineris*, *Ninnoe*, *Sergioneris*, y *Scoletoma*.
- 2) ganchos encapuchados simples bidentados (Fig. 4E) presentes exclusivamente en *Lumbrinerides* y *Lumbrineriopsis*.
- 3) ganchos limbados simples multidentados (Fig. 4G), los cuales solo están presentes en *Abyssoninnoe* y se restringen a los setíferos anteriores.
- 4) ganchos encapuchados compuestos multidentados. Estos ganchos pueden tener hojas

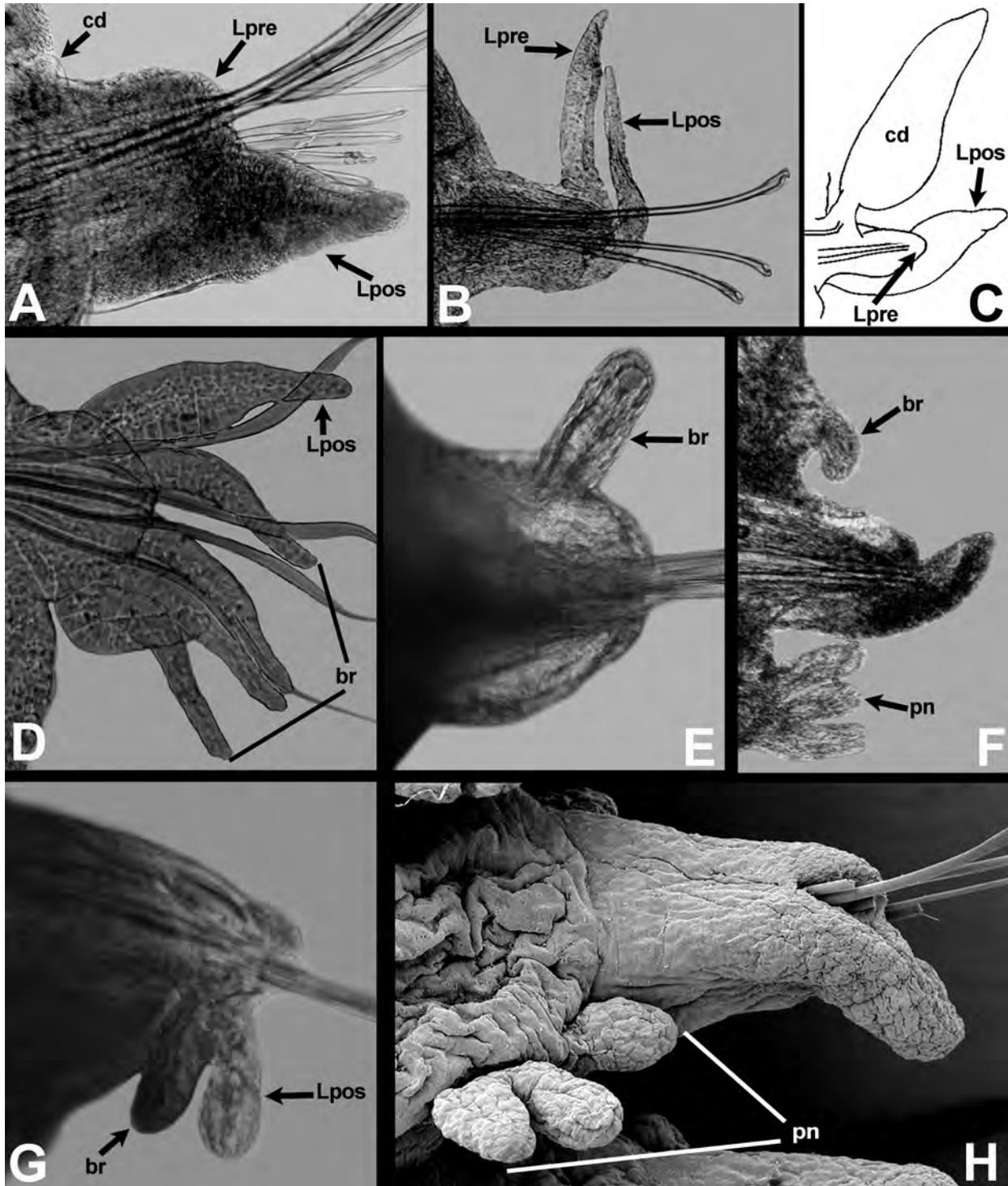


Figura 3. A) *Lumbrineris* parápodo anterior VF; B) *Eranno* parápodo posterior VF; C) *Lysarete* parápodo posterior VF; D) *Ninoe* parápodo anterior VF; E) *Cenogenus* parápodo anterior VF; F) *Kuwaita* parápodo posterior VF; G) *C. eliae* (paratipo LACM-AHF-poly2172) parápodo 57 VF; H) *Kuwaita* parápodo posterior VV. (Abreviaturas: VF= vista frontal, VV= vista ventral; cd= cirro dorsal; Lpre= lóbulo presetal; Lpos= lóbulo postsetal; br= branquias; pn= papila nefridial). Figura C modificada de Carrera-Parra (2001a) (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

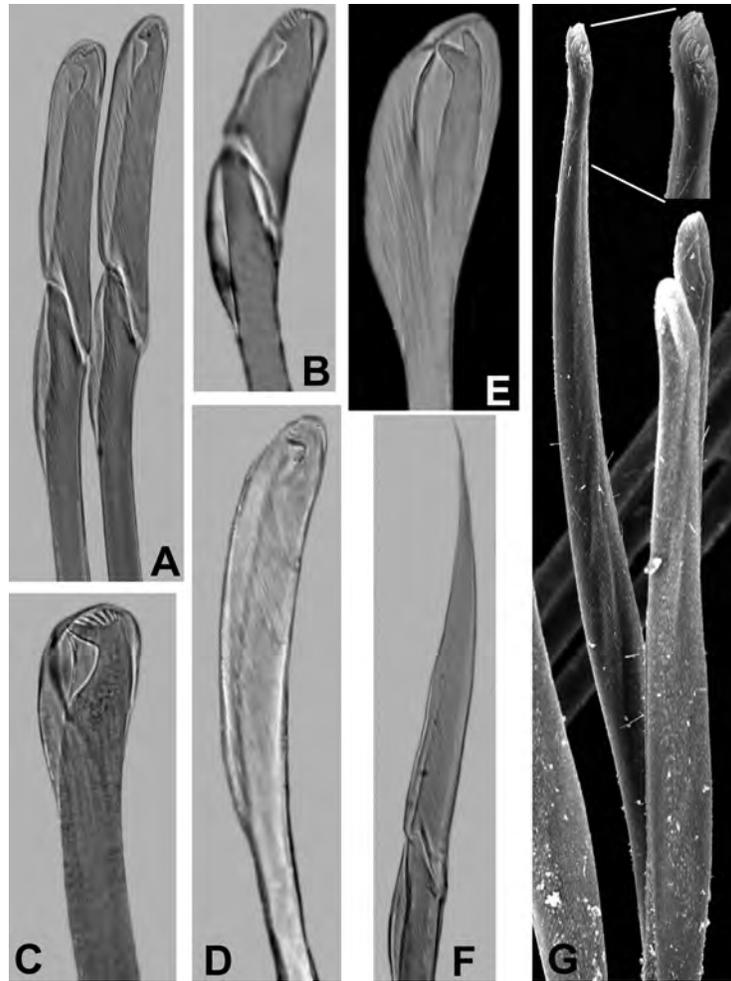


Figura 4. A) Gancho encapuchado compuesto multidentado con hoja larga; B) Gancho encapuchado compuesto multidentado con hoja corta; C) Gancho encapuchado simple multidentado con capuchón corto; D) Gancho encapuchado simple multidentado con capuchón largo; E) Gancho encapuchado simple bidentado; F) Espinígero compuesto; G) Gancho limbado simple multidentado. (Fotos: © L.F. Carrera-Parra).

largas (ca. 11 veces más largas que anchas) (Fig. 4A), o hojas cortas (ca. 5 veces más largas que anchas) (Fig. 4B). La presencia de estos ganchos está limitada a los setíferos anteriores y están presentes en *Augeneria*, *Gallardoneris*, *Hilbigneris*, *Loboneris*, *Lumbricalus*, *Lumbrineris*, y *Sergioneris*.

Otro tipo de seta presente en los lumbrinéridos son los espinígeros compuestos (Fig. 4F), los cuales solo se presentan en *Lumbricalus*.

Pigidio. El pigidio en los lumbrinéridos se caracteriza por tener dos pares de cirros anales (Fig. 1J), con excepción de *Gallardoneris*, *Lumbrinerides* y *Lumbrineriopsis* que carecen de cirros anales (Fig. 1K). Se desconoce la forma del pigidio en *Gesaneris*, ya

que a la fecha no se ha reportado ningún ejemplar completo.

Claves

La clave a géneros incluye todos los géneros considerados como válidos para la familia a pesar de no haber sido registrados aún en la región de América tropical. Las claves a especies incluyen las especies registradas en América tropical y se basan en lo publicado previamente en la primera edición (Carrera-Parra 2009), así como en trabajos posteriores con registros de especies de lumbrinéridos.

La distribución de las especies se indica con una **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México, y **C** para la región del Caribe, incluyendo hasta el litoral central de Brasil. Una **Q** indica un registro cuestionable, dichos registros han sido considerados cuestionables principalmente por las diferencias geográficas y ecológicas existentes entre el área de estudio con la localidad tipo de la especie; en caso de existir otro dato adicional se señalará

como una nota al final de la clave. El * señala los géneros no registrados en el área de estudio.

Se recomienda enfáticamente leer la sección de morfología antes de usar las claves. Estas claves solo son una herramienta para ayudar a identificar los especímenes; siempre podremos llegar a un nombre; sea precavido y compare detalladamente sus ejemplares contra la diagnosis de la especie antes de incluir un nombre a la lista de la fauna local.

Clave para géneros

- 1 Peristomio incompleto dorsalmente (Fig. 1G) *Lysarete* Kinberg, 1865 Maxila I con dos dientes accesorios; maxila III con cinco dientes; maxila IV con cuatro dientes
 *L. raquelae* Carrera-Parra, 2001 (G, C)
 – Peristomio dorsalmente entero (Fig. 1A-F) **2**
- 2(1) Aparato maxilar con cinco pares de maxilas (Fig. 2A,E, G-H) **3**
 – Aparato maxilar con cuatro pares de maxilas (Fig. 2I-L) **10**
- 3(2) Sin ganchos encapuchados *Arabelloneris* Hartmann-Schröder, 1979*
 – Con ganchos encapuchados simples o compuestos, o ambos (Fig. 4A-E) **4**
- 4(3) Parápodos anteriores con branquias parapodiales (Fig. 3D); maxila IV con borde multidentado (Fig. 2H) *Ninoe* Kinberg, 1865
 – Parápodos anteriores sin branquias; maxila IV con hasta dos dientes **5**
- 5(4) Maxila II de similar tamaño a la maxila I (Fig. 2G) **6**
 – Maxila II con la mitad de la longitud de maxila I (Fig. 2E, K-L) **7**
- 6(5) Con ganchos encapuchados simples y compuestos (Fig. 4A-D)
 *Lumbrineris* de Blainville, 1828
 – Sólo con ganchos encapuchados simples (Fig. 4 C-D) *Scoletoma* de Blainville, 1828
- 7(5) Maxila II solo con placas conectoras amplias (Fig. 2E) **8**
 – Maxila II solo con placas conectoras estrechas *Eranno* Kinberg, 1865
 – Maxila II con placas conectoras amplias y estrechas (Fig. 2L)
 *Sergioneris* Carrera-Parra, 2006*
- 8(7) Con ganchos encapuchados simples y compuestos; sin antenas; parápodos sin papilas nefridiales y branquias **9**
 – Solo con ganchos encapuchados simples; con tres antenas (Fig. 1I); parápodos con papilas nefridiales y branquias (Fig. 3F, H) *Kuwaita* Mohammad, 1973¹ Ganchos simples encapuchados desde el primer setígero, todos con capuchón corto (Fig. 4C); maxila III bidentada; papilas nefridiales desde setígeros 45–55, con hasta 4 papilas
 *K. dolichognata* (Rioja, 1941) (P)
- 9(8) Con espinígeros compuestos (Fig. 4F) *Lumbricalus* Frame, 1992
 – Sin espinígeros compuestos *Hilbigneris* Carrera-Parra, 2006 Maxilas III y IV bidentadas; ganchos encapuchados compuestos multidentados con hojas cortas (Fig. 4B); acículas amarillas *H. salazari* (Carrera-Parra, 2001) (G)

- 10(2)** Con ganchos encapuchados simples limbados multidentados (Fig. 4G) en setígeros anteriores; maxila IV con forma peculiar, la lamela accesoria rectangular con una extensión lateral *Abyssoninoe* Orensanz, 1990
 – Sin ganchos encapuchados simples limbados multidentados; maxila IV de otra forma **11**
- 11(10)** Con ganchos encapuchados simples bidentados (Fig. 4E); pigidio sin cirros anales (Fig. 1K) **12**
 – Sin ganchos encapuchados simples bidentados; pigidio con cirros anales (Fig. 1 J) **13**
- 12(11)** Maxila IV multidentada; portadores maxilares unidos a lo largo de la mitad de la base de la maxila I; maxila I como fórceps, sin dientes accesorios internos; mandíbulas fusionadas en hasta $\frac{3}{4}$ de su longitud total
 *Lumbrineriopsis* Orensanz, 1973 Peristomio con un anillo; maxila III unidentada; ganchos encapuchados simples bidentados desde el setígero 1 *L. paradoxa* (de Saint-Joseph, 1888) (G, Q)
 – Maxila IV con hasta un diente; portadores maxilares unidos en su totalidad a la base de la maxila I; maxila I como fórceps, con dientes accesorios internos; mandíbulas totalmente fusionadas *Lumbrinerides* Orensanz, 1973
- 13(11)** Maxila IV con el área central blanquecina (Fig. 2I-K); sin branquias **14**
 – Maxila IV totalmente pigmentada; parápodos anteriores con branquia parapodial (Fig. 3E, G)..... *Cenogenus* Chamberlin, 1919
- 14(13)** Con ganchos encapuchados simples y compuestos (Fig. 4A-D) **15**
 – Sólo con ganchos encapuchados simples (Fig. 4 C-D)..... **17**
- 15(14)** Con tres o más antenas (Fig. 1H); maxilas I y II con lamela accesoria; mandíbulas con la porción anterior y posterior divergentes *Augeneria* Monro, 1930
 – Sin antenas; maxilas I y II sin lamela accesoria (Fig. 2I-J); mandíbulas con la porción distal amplia, estrechándose hacia la parte posterior **16**
- 16(15)** Portadores maxilares unidos a lo largo de la mitad de la base de la maxila I, más largos que maxila I; maxila III con lamela accesoria bien desarrollada a lo largo de todo el borde posterior (Fig. 2I); mandíbulas fusionadas hasta en $\frac{3}{4}$ de su longitud total (Fig. 2C)
 *Loboneris* Carrera-Parra, 2006*
 – Portadores maxilares unidos a lo largo de todo el borde posterior de la maxila I, más cortos que maxila I; maxila III con lamela accesoria poco desarrollada, situada sólo en $\frac{1}{4}$ del borde posterior (Fig. 2J); mandíbulas totalmente fusionadas (Fig. 2D).....
 *Gallardoneris* Carrera-Parra, 2006*
- 17(14)** Maxila I con lamela accesoria; maxila II tan larga como maxila I; maxila III con área central blanquecina *Helmutneris* Carrera-Parra, 2006*
 – Maxila I sin lamela accesoria; maxila II mucho más corta que maxila I; maxila III totalmente pigmentada (Fig. 2K) *Gesaneris* Carrera-Parra, 2006*

Comentario

- 1) Rioja (1941) describió dos especies (*Ninoe moorei* y *N. spinosa*) que podrían pertenecer a *Kuwaitia*; desafortunadamente, los materiales tipos de estas especies están perdidos y no existe ningún otro material para definir el estatus de estas especies (Carrera-Parra & Orensanz 2002).

Claves para especies**Augeneria Monro, 1930**

- 1 Parápodos con lóbulo presetal siempre más corto que el postsetal *A. bidens* (Ehlers, 1887) (G)
 – Parápodos posteriores con lóbulo presetal ligeramente más largo que el postsetal *A.? eugeniae* (Fauchald, 1970)¹ (B, P)

Comentario

- 1) Fauchald (1970) describió *Lumbrineris eugeniae*, la especie fue caracterizada con la presencia de una antena occipital. La presencia de la antena deja a la especie fuera del género *Lumbrineris*, ya que éste género carece de dicho apéndice (Carrera-Parra 2006a). Con base en la revisión del material tipo (LACM-AHF-Poly1486), el cual se encuentra en muy malas condiciones, es probable que esta especie forme parte de *Augeneria*, por el tipo de aparato maxilar. Hace falta la revisión de materiales adicionales para poder corroborar esta afirmación. La especie se incluye tentativamente en la clave de *Augeneria*.

Cenogenus Chamberlin, 1919

- 1 Branquias restringidas a parápodos anteriores 2
 – Branquias en parápodos medio-posteriores *C. eliae* Hernández-Alcántara, Pérez-Mendoza & Solís-Weiss, 2006¹ (P)
- 2(1) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el primer setífero 3
 – Ganchos encapuchados simples multidentados en setíferos posteriores al 40 4
- 3(2) Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón largo (Fig. 4D) en setíferos anteriores y corto (Fig. 4 C) en posteriores; maxila II con 3 dientes *C. brevipes* (McIntosh, 1903) (G, Q)
 – Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón corto (Fig. 4 C); maxila II con 4 dientes *C. fuscoides* (Fauchald, 1972) (P)
- 4(2) Parápodos 2 a 5 con acículas en posición dorsal, curvas *C. fusca* (Moore, 1911) (B, P)
 – Todos los parápodos con acículas en posición media, rectas *C. descendens* Chamberlin, 1919 (P)

Comentario

- 1) *Cenogenus eliae* fue caracterizada con una antena y branquia en parápodos medio-posteriores, esta última característica la separa de todas las especies del género, las cuales tienen la branquia en parápodos anteriores. En los paratipos examinados (LACM-AHF-poly2172) no se observó la presencia de la antena típica de *Cenogenus*. Por otro lado, en *Cenogenus* el origen de la branquia es dorsal emergiendo desde el parápodo (Fig. 2E), mientras que en *C. eliae* el origen de la branquia está ligado directamente a la base del lóbulo postsetal (Fig. 2F). Además, la arquitectura del aparato maxilar de *C. eliae* difiere de la del género, principalmente en el desarrollo de las lamelas accesorias. La especie se incluye en la clave con la salvedad de que su estatus genérico tiene que ser reevaluado.

Eranno Kinberg, 1865

- 1 Acícula negra 2
 – Acícula amarilla *E. lagunae* (Fauchald, 1970) (B, P)

- 2(1)** Parápodos anteriores con lóbulo postsetal auricular *E. bicirrata* (Treadwell, 1929) (B, P)
 – Parápodos anteriores con lóbulo postsetal digitiforme con la base inflada *E. bilabiata* (Treadwell, 1901) (C)

Lumbricalus **Frame, 1992**

- 1** Ganchos encapuchados simples multidentados de dos tamaños, preaciculares más grandes *L. viviannae* Carrera-Parra, 2004 (P)
 – Ganchos encapuchados simples multidentados de similar tamaño *L. januarii* (Grube, 1878) (G, C)

Lumbrinerides **Orensanz, 1973**

- 1** Maxila I con dientes accesorios **2**
 – Maxila I sin dientes accesorios **6**
- 2(1)** Maxila I con un diente accesorio **3**
 – Maxila I con dos dientes accesorios **4**
- 3(2)** Diente accesorio ubicado en la parte distal, cerca del diente principal; ganchos encapuchados simples bidentados, ambos dientes dirigidos distalmente *L. acuta* (Verrill, 1875) (P, Q)
 – Diente accesorio ubicado en la parte media, separado del diente principal; ganchos encapuchados simples bidentados con diente proximal dirigido lateralmente *L. cressicephala* (Hartman, 1965) (G, C)
- 4(2)** Dientes accesorios muy cercanos entre si **5**
 – Dientes accesorios separados ampliamente uno del otro *L. acutiformis* (Gallardo, 1968) (P, Q)
- 5(4)** Dientes accesorios pequeños, ubicados cerca de la parte distal de la maxila I *L. platypygos* (Fauchald, 1970) (B, P)
 – Dientes accesorios robustos, ubicados en la región media de la maxila I *L. dayi* Perkins, 1979 (G, C)
- 6(1)** Maxila II con todos los dientes en el borde interno longitudinal; con ganchos encapuchados compuestos y simples *L. uebelackerae* Carrera-Parra, 2001 (G)
 – Maxila II con dos dientes posteriores en paralelo de modo transversal; con ganchos encapuchados simples *L. jonesi* Perkins, 1979 (C)

Lumbrineris **de Blainville, 1828¹**

- 1** Maxila III unidentada **2**
 – Maxila III bidentada **7**
 – Maxila III multidentada (con 3 o 4 dientes) **12**
- 2(1)** Setas limbadas muy largas en setígeros medios *L. cedroensis* Fauchald, 1970 (B)
 – Setas limbadas de similar tamaño en todos los setígeros **3**

3(2) Acículas amarillas	4
– Acículas negras	<i>L. pallida</i> Hartman, 1944 (B)
4(3) Lóbulo postsetal en parápodos anteriores auricular	5
– Lóbulo postsetal en parápodos anteriores digitiforme	6
5(4) Lóbulo presetal en parápodos anteriores inconspicuo, redondeado	<i>L. cruzensis</i> Hartman, 1944 (B, P)
– Lóbulo presetal en parápodos anteriores notorio, auricular	<i>L. californiensis</i> Hartman, 1944 (B, P)
6(4) Parápodos posteriores con lóbulo presetal más largo que el postsetal; ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja corta (<i>ca.</i> 5 veces más larga que ancha) (Fig. 4B)	<i>L. nonatoi</i> Ramos, 1976 (G, Q)
– Parápodos posteriores con lóbulo presetal más corto que el postsetal; ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja larga (<i>ca.</i> 11 veces más larga que ancha)(Fig. 4A)	<i>L. paucidentata</i> Treadwell, 1921 (C)
7(1) Acícula amarilla	8
– Acícula negra	11
8(7) Ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja larga (<i>ca.</i> 11 veces más larga que ancha) (Fig. 4A)	9
– Ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja corta (<i>ca.</i> 5 veces más larga que ancha) (Fig. 4B)	10
9(8) Parápodos posteriores con lóbulo postsetal digitiforme; parápodos más largos en segmentos anteriores	<i>L. nasuta</i> Verrill, 1900 (G, C)
– Parápodos posteriores con lóbulo postsetal digitiforme, basalmente ensanchados; parápodos más largos en segmentos posteriores	<i>L. limicola</i> Hartman, 1944 (B, P)
10(8) Ganchos simples multidentados de similar tamaño	<i>L. floridana</i> Ehlers, 1887 (G, C)
– Ganchos simples multidentados de dos tamaños, preaciculares más grandes	<i>L. annulata</i> Hartmann-Schröder, 1960 ² (P)
11(7) Ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja larga (<i>ca.</i> 11 veces más larga que ancha) (Fig. 4A)	<i>L. index</i> (Moore, 1911) (P)
– Ganchos encapuchados compuestos multidentados con hoja corta (<i>ca.</i> 5 veces más larga que ancha) (Fig. 4B)	<i>L. japonica</i> (von Marenzeller, 1879) (B, P, Q en ambas)
12(1) Maxila III tridentada; prostomio dorsalmente sin pigmentación aparente; segundo anillo peristomial ventralmente dividido transversalmente	<i>L. inflata</i> Moore, 1911 (B, P)
– Maxila III con cuatro dientes (Fig. 2G); prostomio dorsalmente con par de bandas oscuras longitudinales, cuerpo con líneas oscuras transversas (Fig. 1A-B); segundo anillo peristomial entero	<i>L. perkinsi</i> Carrera-Parra, 2001 (G, C)

Comentarios

- 1) *L. latreilli* ha sido una especie considerada como cosmopolita y ampliamente reportada tanto en el Pacífico como en el Gran Caribe. Bajo este nombre han quedado incluidas otras especies descritas de localidades muy distantes a la de *L. latreilli*. Carrera-Parra (2006b) demostró que *L. latreilli* no está presente en el Gran Caribe y que dichos registros correspondían a *L. nasuta*, especie que había sido sinonimizada con *L. latreilli*. Hace falta la revisión de los materiales del Pacífico, para esclarecer a que especie corresponden realmente. *L. latreilli* no ha sido incluida en la clave.

- 2) La distribución de *L. annulata* había sido reportada desde el norte de Chile hasta la parte central de Perú (Carrera-Parra 2006b). Posteriormente, Dean *et al.* (2012) reportó la especie para la Isla del Coco, ubicada a unos 500 km de la costa en el Pacífico oriental tropical.

Ninoe Kinberg, 1865¹

1 Maxila III unidentada	2
– Maxila III multidentada (Fig. 2H).....	5
2(1) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el setígero 1	3
– Ganchos encapuchados simples multidentados desde setígeros postbranquíferos	
..... <i>N. foliosa</i> Fauchald, 1972 (B, P)	
3(2) Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón largo (Fig. 4D) en setígeros anteriores y corto (Fig. 4C) en posteriores	4
– Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón de similar tamaño en todos los setígeros	
..... <i>N. longibranchia</i> Fauchald, 1972 (P)	
4(3) Acículas negras; con hasta 6 filamentos branquiales	<i>N. nigripes</i> Verrill, 1873 (G, C)
– Acículas café-amarillentas; con hasta 12 filamentos branquiales	
..... <i>N. jessicae</i> Hernández-Alcántara, Pérez-Mendoza & Solís-Weiss, 2006 ² (P)	
5(1) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el setígero 1-4	6
– Ganchos encapuchados simples multidentados desde setígeros postbranquíferos	
..... <i>N. vargasi</i> Carrera-Parra, 2001 (G)	
6(5) Maxila III con tres dientes cónicos	<i>N. tridentata</i> Hilbig, 1995 (B)
– Maxila III con diente distal grande curvo, seguido por un borde dentado	7
7(6) Maxila II con hasta 8 dientes; branquias con hasta 4 filamentos branquiales	
..... <i>N. gemmea</i> Moore, 1911 (B, P)	
– Maxila II con hasta 4 dientes; branquias con hasta 9 filamentos branquiales	
..... <i>N. marthae</i> Hernández-Alcántara, Pérez-Mendoza & Solís-Weiss, 2006 (P)	

Comentarios

- 1) Los registros de *N. chilensis* para el Pacífico Oriental Tropical no son considerados como válidos. Monro (1933) y Fauchald (1977) describieron sus ejemplares con ganchos simples multidentados desde los primeros setígeros, mientras que en *N. chilensis* el inicio de los ganchos es posterior a la región branquial, por lo cual dichos ejemplares no pueden pertenecer a *N. chilensis*.
- 2) *Ninoe jessicae* fue descrita con ganchos simples multidentados con capuchón largo desde el primer setígero. La revisión de parte del material tipo (paratipos LACM-AHF-POLY 2171) permitió esclarecer que la especie tiene dos tipos de ganchos simples multidentados, unos con capuchón largo presentes en la región branquifera y otros con capuchón corto presentes en la región postbranquifera. Además, la especie tiene la maxila IV multidentada y no unidentada como fue descrita.

Scoletoma de Blainville, 1828¹

1 Maxila III edentada	<i>S. candida</i> (Treadwell, 1921) (C)
– Maxila III unidentada	2
– Maxila III bidentada	10
2(1) Acículas negras	3
– Acículas amarillas	5

3(2) Con setas limbadas muy largas en algunos setígeros	4
– Todas las setas limbadas de similar tamaño	<i>S. biuncinata</i> (Hartmann-Schröder, 1960) (P)
4(3) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el primer setígero	<i>S. longensis</i> (Hartman, 1960) (B, P)
– Ganchos encapuchados simples multidentados desde el setígero 23	<i>S. moorei</i> (Hartman, 1942) (B, P)
5(2) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el primer setígero	6
– Ganchos encapuchados simples multidentados nunca antes del setígero 10	9
6(5) Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón largo en setígeros anteriores (Fig. 4D), con capuchón corto en setígeros medio-posteriores (Fig. 4C)	7
– Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón corto (Fig. 4C) en todos los setígeros	8
7(6) Lóbulo postsetal más desarrollado en parápodos posteriores	<i>S. verrilli</i> (Perkins, 1979) (G, C)
– Lóbulo postsetal más corto en parápodos posteriores .	<i>S. testudinum</i> (Augener, 1922) (G, C)
8(6) Lóbulo postsetal en parápodos anteriores redondeado, digitado en posteriores, mucho más largo en parápodos posteriores	<i>S. crassidentata</i> (Fauchald, 1970) (P)
– Lóbulo postsetal siempre digitiforme de similar longitud en todos los parápodos	<i>S. uncinigera</i> (Hartmann-Schröder, 1959) (P)
9(5) Parápodos posteriores con lóbulo presetal más largo que el postsetal	<i>S. minima</i> (Hartman, 1944) (B, P)
– Parápodos posteriores con lóbulo presetal igual o más corto que el postsetal	<i>S. tenuis</i> (Verrill, 1873) (G, C)
10(1) Ganchos encapuchados simples multidentados desde el primer setígero	11
– Ganchos encapuchados simples multidentados nunca antes del setígero 18	13
11(10) Lóbulo postsetal mucho más largo que el presetal	<i>S. tetraura</i> (Schmarda, 1861) (B, P); <i>S. sarsi</i> (Kinberg, 1865) ² (P)
– Lóbulo postsetal ligeramente más largo que el presetal	12
12(11) Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón largo (Fig. 4D) en los setígeros anteriores, y con capuchón corto en posteriores (Fig. 4C)	<i>S. treadwelli</i> (Hartman, 1956) (G, C)
– Ganchos encapuchados simples multidentados con capuchón corto en todos los setígeros (Fig. 4C)	<i>S. zonata</i> (Johnson, 1901) (B, P)
13(10) Lóbulos parapodiales de similar tamaño en todos los parápodos	14
– Lóbulo postsetal más largo en parápodos posteriores	16
14(13) Ganchos encapuchados simples multidentados desde setígeros 40–48	<i>S. simplicis</i> (Hartman, 1959) (P)
– Ganchos encapuchados simples multidentados desde setígeros 18–26	15
15(14) Lóbulo postsetal adelgazado	<i>S. penascensis</i> (Fauchald, 1970) (P)
– Lóbulo postsetal muy robusto	<i>S. monroi</i> (Fauchald, 1970) (P)

- 16(13)** Lóbulo postsetal de parápodos posteriores dirigidos lateralmente
 *S. ernesti* (Perkins, 1979) (G, C)
 – Lóbulo postsetal de parápodos posteriores erectos
 *S. erecta* (Moore, 1904) (B, P) (G, C, Q en ambas),

Comentarios

- 1) Hartmann-Schröder (1959) describió *S. magnanuchalata* para el estero Jaltepeque en El Salvador. La especie fue caracterizada con la presencia de una antena postero dorsal, por lo cual no podría asignarse a *Scoletoma*. Hace falta una redescrición detallada de la especie para corroborar la presencia de la antena, así como una detallada caracterización del aparato maxilar para poder establecer su identidad. Por el momento la especie no es incluida en la clave. Ferrando & Méndez (2010) reportaron la especie *Scoletoma luti* para el estero de Urías en Sinaloa (como *Lumbrineris luti* Berkely & Berkeley, 1945); sin embargo, esa especie fue descrita de la costa oeste de Canadá por lo cual no ha sido incluida en la clave.
- 2) Con la escasa información existente para ambas especie fue imposible poder encontrar algún carácter que las diferencie. Se requiere de la redescrición de ambas especies para esclarecer su estatus.

Agradecimientos

Los comentarios de Joana Zanol (Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional) y Pablo Hernández Alcántara (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM) ayudaron a mejorar la claridad del texto. La primera edición de esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Arias A & Carrera-Parra LF. 2014. First record of the genus *Kuwaita* (Annelida: Lumbrineridae) in Europe with the description of a new species and new ultramorphological data for the genus. *Zootaxa* 3887: 68–78.
- Ayyagari A & Kondamudi RB. 2014. Ecological significance of the association between *Stomopneustes variolaris* (Echinoidea) and *Lumbrineris latreilli* (Polychaeta) from Visakhapatnam Coast, India. *J Mar Biol* 2014: 640784.
- Carrasco FD & Oyarzún C. 1988. Diet of the polychaete *Lumbrineris tetraura* (Schmarda) (Lumbrineridae) in a polluted soft-bottom environment. *Bull Mar Sci* 42: 358–365.
- Carrera-Parra LF. 2001a. Lumbrineridae (Annelida: Polychaeta) from the Grand Caribbean with description of six new species. *J Mar Biol Assoc UK* 81: 599–621.
- Carrera-Parra LF. 2001b. Recognition of *Cenogenus* Chamberlin, 1919 (Polychaeta: Lumbrineridae) based on type material. *Proc Biol Soc Wash* 114: 720–724.
- Carrera-Parra LF. 2004. Revision of *Lumbricalus* (Polychaeta: Lumbrineridae). *J Mar Biol Assoc UK* 84: 81–91.
- Carrera-Parra LF. 2005. Phylogenetic relationship of *Lumbricalus* Frame, 1992 (Polychaeta: Lumbrineridae), with ecological and distribution data. *Mar Ecol* 26: 166–170.
- Carrera-Parra LF. 2006a. Phylogenetic analysis of Lumbrineridae Schmarda, 1861 (Annelida: Polychaeta). *Zootaxa* 1332: 1–36.
- Carrera-Parra LF. 2006b. Revision of *Lumbrineris* de Blainville, 1828 (Polychaeta: Lumbrineridae). *Zootaxa* 1336: 1–64.
- Carrera-Parra LF. 2009. Lumbrineridae Schmarda, 1861. In: JA de León-González, Bastida-Zavala JR, Carrera-Parra LF, García-Garza ME, Peña-Rivera A, Salazar-Vallejo SI & Solís-Weiss V (eds) *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp. 263–275.
- Carrera-Parra LF & Orensanz JM. 2002. Revision of *Kuwaita* Mohammad, 1973 (Annelida, Polychaeta, Lumbrineridae). *Zoosystema* 24: 273–281.
- Conti G, Loy F, Diana M & Messina P. 2001. The spermatozoon of *Lumbrineris (Scoletoma) impatiens* (Claparède, 1868) (Polychaeta, Lumbrineridae). *Ital J Zool* 78: 215–218.
- Dean HK, Sibaja-Cordero JA & Cortés J. 2012. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific, Costa Rica. *Pac Sci* 66: 347–386.
- Fauchald K. 1970. Polychaetous annelids of the families Eunicidae, Lumbrineridae, Iphitimidae, Arabellidae, Lysaretidae and Dorvilleidae from Western Mexico. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 5: 1–335.
- Fauchald K. 1977. Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water

- records. *Smithson Contrib Zool* 221: 1–81.
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanog Mar Biol Ann Rev* 17: 193–284.
- Ferrando A & Méndez N. 2010. Checklist of soft-bottom polychaetes (Annelida: Polychaeta) of the coastal lagoon Estero de Urias (Sinaloa, Mexico). *Mar Biodivers Rec* 3: e91.
- Font T, Gil J & Lloret J. 2018. The commercialization and use of exotic baits in recreational fisheries in the north-western Mediterranean: Environmental and management implications. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 28: 651–661.
- Frame AB. 1992. The lumbrinerids (Annelida: Polychaeta) collected in two northwestern Atlantic surveys with descriptions of a new genus and two new species. *Proc Biol Soc Wash* 105: 185–218.
- García Gómez SC, Carrera-Parra LF, Mas FA, Freitas R & Martins R. 2016. Novel insights on the diversity and ecology of the Family Lumbrineridae (Polychaeta) along the Iberian Peninsula coasts. *J Mar Biol Assoc UK* 96: 1427–1435.
- Gravier C & Dantan JL. 1928. Pêchés nocturnes à la lumière dans la Baie d'Alger. *Annélides polychètes. Ann Inst Ocean* 5: 1–187.
- Hartman O. 1944. Polychaetous Annelids. 4 Eunicia. *Allan Hancock Pac Exped* 10: 1–237.
- Hartmann-Schröder G. 1959. Zur Ökologie der Polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. *Beitr Neotrop Fauna* 1: 69–183.
- Jumar PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Annu Rev Mar Sci* 7: 497–520.
- Katsiaras N, Rousou M, Carrera-Parra LF, García-Gómez SC, Simboua N, Louizidou P, Chintiroglou CC & Martins R. 2018. Taxonomy, ecology and geographic distribution of *Gallardoneris iberica* (Polychaeta, Lumbrineridae) in southern Europe. *J Mar Biol Assoc UK* 98: 1609–1618.
- Kielan-Jaworowska Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. *Palaeont Pol* 16: 1–152.
- Martins R, Carrera-Parra LF, Quintino V & Rodrigues AM. 2012. Lumbrineridae (Polychaeta) from the Portuguese continental shelf (NE Atlantic) with the description of four new species. *Zootaxa* 3416: 1–21.
- Messina P, Di Filippo M, Gambi MC & Zupo V. 2005. In vitro fertilization and larval development of a population of *Lumbrineris (Scoletoma) impatiens* (Claparède) (Polychaeta, Lumbrineridae) of the Gulf of Naples (Italy) in relation to aquaculture. *Invertebr Reprod Dev* 48: 31–40.
- Monro CCA. 1933. The polychaeta errantia collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. St. George. *Proc Zool Soc Lond* 1933: 1–96.
- Morgado, EH & Amaral ACZ. 1981. Anélidos poliquetos asociados a um briozoário 1. Eunicidae, Lumbrineridae, Lysaretidae e Dorvilleidae. *Inheringia, Ser Zool* 60: 33–54.
- Nishihira M, Tsuchiya M & Sato M. 1980. Ecological aspect of the breeding of the polychaete, *Lumbrineris latreilli* (Audouin et Milne-Edwards) at Asamushi, Northern Japan. *Bull Mar Biol Stn Asamushi* 16: 201–212.
- Nishihira M, Tsuchiya M & Sato M. 1981. Distribution and spawning site selection of the polychaete *Lumbrineris latreilli* (Audouin et Milne-Edwards) at Asamushi, Northern Japan. *Bull Mar Biol Stn Asamushi* 17: 17–28.
- Nishihira M, Tsuchiya M & Sato M. 1984. Dispersal and recruitment of juveniles of the polychaete *Lumbrineris latreilli* (Audouin et Milne-Edwards). *Bull mar biol Stn Asamushi* 17: 191–203.
- Orensanz JM. 1973. Los anélidos poliquetos de la provincia biogeográfica Argentina, 4 Lumbrineridae. *Physis A* 33: 325–342.
- Orensanz JM. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With addenda to the Eunicemorphs of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. *Antarctic Res Ser* 52: 1–183.
- Osman I, Gabr H, Saito H & El-Etreby S. 2010. Reproductive biology of the highly commercial polychaetes in the Suez Canal. *J Mar Biol Assoc UK* 90: 281–290.
- Paxton, H. 2009. Phylogeny of Eunicida (Annelida) based on morphology of jaws. *Zoosymposia* 264: 241–264.
- Petch DA. 1986. Selective deposit-feeding by *Lumbrineris* cf. *latreilli* (Polychaeta: Lumbrineridae), with a new method for assessing selectivity by deposit-feeding organisms. *Mar Biol* 93: 443–448.
- Pleijel F. 2001. Lumbrineridae Schmarda, 1861. In: GW Rouse & F Pleijel (eds) *Polychaetes* Oxford University Press, Oxford, pp 164–168.
- Rioja E. 1941. Estudios Anelidológicos. 3. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas del Pacífico de México. *An Inst Biol México* 1266: 9–746.
- Rouse GW. 1988. An ultrastructural study of the spermatozoa of *Eulalia* sp. (Phyllodocidae), *Lepidonotus* sp. (Polynoidae), *Lumbrineris* sp. (Lumbrineridae) and *Owenia fusiformis* (Oweniidae). *Helgol Meeres* 42: 67–78.
- Rouse GW & Jamieson BGM. 1987. An ultrastructural study of the spermatozoa of the polychaetes *Eurythoe complanata* (Amphinomidae), *Clymenella* sp., and *Micromaldane* sp. (Maldanidae), with definition of sperm types in relation to reproductive biology. *J Submicrosc Cytol* 19: 573–584.
- Ruggeri GD. 1976. Drugs from the Sea. Marine organisms with novel chemical constituents are excellent sources of new drugs. *Science* 194: 491–497.

- Struck T, Purschke G & Halanych K. 2006. Phylogeny of Eunicida (Annelida) and exploring data congruence using a Partition Addition Bootstrap Alteration (PABA) Approach. *Syst Biol* 55: 1–20.
- Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke F.A, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM. 2015. The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. *Curr Biol* 25: 1993–1999.
- Usamentiaga P, Rodríguez F, Martín-Gil D, Saiz N, Morchon E, Alonso S, Jerez J & Bartolomé B. 2005. Protein contact dermatitis by fishing bait (*Lumbrineris latreilli*). *Contact Dermatitis* 53: 236–237.
- Valderhaug VA. 1985. Population structure and reproduction of *Lumbrineris fragilis* (Polychaeta: Lumbrineriade) in the Oslofjord (Norway) with a note on metal content of jaws. *Mar Biol* 86: 203–211.
- Zibrowius H, Southward EC & Day JH. 1975. New observations on the little-known species of *Lumbrineris* (Polychaeta) living on its recent and fossil scleractinian host. *J Mar Biol Assoc UK* 55: 83–108.

29. Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888

Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México
pabloh@cmarl.unam.mx

Introducción

Los Magelonidae son una familia de poliquetos bénticos largos, cilíndricos y delgados (Fig. 1A), que se reconocen fácilmente por la presencia de un prostomio comprimido dorso-ventralmente en forma de espátula (cabeza de pala) (Fig. 1A, B, D), y dos palpos largos con papilas digitiformes (Fig. 1C) insertados ventralmente, únicos en esta familia (Fig. 1B) (Mills & Mortimer 2018). Como grupo ha sido difícil relacionarlos con otros poliquetos, aunque son muy parecidos a las familias de los espionimorfos por la forma de sus parapodos y sus estructuras setales (Fauchald 1977), se diferencian de ellos, precisamente, por la presencia del par de palpos ventro-laterales papilosos (Wilson 2000). Los adultos miden menos de 1 mm de ancho pero pueden alcanzar los 150 mm de longitud y tener hasta 150 segmentos, aunque se fragmentan fácilmente durante la recolección y es usual la captura de especímenes incompletos (Rouse y Pleijel 2001).

Los miembros de esta familia son de vida libre y se distribuyen principalmente en las zonas litorales y en la plataforma continental (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2009), son menos comunes en ambientes de aguas profundas. Son excavadores activos y están bien adaptados a vivir en madrigueras de lodo y arena (Blake 1996); no forman propiamente tubos (Fauchald & Jumars 1979), aunque mantienen las madrigueras revestidas de mucus (Jones 1968). Se ha registrado que varias especies construyen tubos (Mortimer *et al.* 2012, Mortimer 2017), sin embargo, no hay registros de la permanencia de los tubos (Mills & Mortimer 2018). El prostomio característico de los magelónidos (cabeza de pala) presenta cuatro bandas musculares en forma de anillos longitudinales a partir del centro (Fig. 1B), que les permite moverse en todas direcciones. Este atributo permitiría que el prostomio fuera utilizado en la construcción de las madrigueras,

sin embargo, las observaciones realizadas hasta el momento muestran que únicamente la probóscide participa en este proceso (Wilson 2000).

Los magelónidos son consumidores de depósito de superficie (Jones 1968, Fauchald & Jumars 1979), aunque *Magelona johnstoni* y otros magelónidos han sido consideradas especies filtradoras (Mortimer & Mackie 2014). Jumars *et al.* (2015) sugirieron que la alimentación subsuperficial y la carnivoría podrían ser comunes en esta familia. Aparentemente no consumen sedimento subsuperficial mientras construyen sus madrigueras (Jones 1968). Los palpos papilados intervienen directamente en las actividades alimenticias al ser arrastrados sobre la superficie del sedimento, y si bien no tienen un canal ciliado, sí presentan un margen interno cubierto con papilas adhesivas (Fig. 1C). Las partículas orgánicas se adhieren a las papilas distales, después son transferidas a las papilas proximales y finalmente a la boca. Los magelónidos aparentemente pueden seleccionar las partículas, aunque este proceso no está bien documentado, y prefieren los tamaños de grano mayores; en sedimentos bien clasificados dicha selección puede no ocurrir (Fauchald y Jumars 1979). Según Jones (1968), los palpos también tienen una función respiratoria, facilitada por los movimientos sinuosos del cuerpo dentro de la madriguera. Los magelónidos ingieren principalmente diatomeas, detritus y pequeños organismos de la meiofauna adheridos a las partículas sedimentarias (Fauchald & Jumars 1979).

Los sexos son separados. Aunque se conoce poco sobre sus hábitos reproductivos, la fertilización es aparentemente externa y liberan los gametos directamente en la columna de agua (Blake 1996). Wilson (1982) presenta información detallada sobre el tiempo de maduración sexual, el tamaño y forma de los huevos, el desarrollo

larval, y la presencia de larvas planctónicas de tres especies del género *Magelona* F. Müller, 1858 en aguas británicas. Uebelacker & Jones (1984) y Magalhaes *et al.* (2018) han observado especímenes ovígeros de *Magelona* con los huevos en las cavidades de los segmentos abdominales.

En la actualidad, la familia Magelonidae está integrada por dos géneros: *Magelona* F. Müller, 1858 con nueve setíferos torácicos, y *Octomagelona* Aguirrezabalaga, Ceberio & Fiege, 2001 con ocho setíferos torácicos. *Magelona* es el género más diverso con alrededor de 74 especies y una subespecie válidas (Mortimer & Mackie 2003, Read & Fauchald, 2019), y 12 especies identificadas y descritas, pero sin nombres formales, por Uebelacker & Jones (1984) para el norte del golfo de México. Sin embargo, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2000) y Aguado & San Martín (2003) describieron nuevas especies para las costas de América tropical, tres de las cuales poseen caracteres diagnósticos que corresponden con las características morfológicas presentadas por algunas de las especies registradas por Uebelacker & Jones (1984). Por su parte, *Octomagelona* es un género uniespecífico: *O. bizkaiensis* Aguirrezabalaga, Ceberio & Fiege, 2001 recolectada en la zona abisal (1000-1040 m) de la bahía de Biscaya. El género *Meredithia* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 fue descrito para ubicar a las especies con grandes espinas recurvadas o ganchos recurvados en algunos setíferos abdominales, sin embargo, la validez de este género fue cuestionada por Mortimer & Mackie (2003) y es considerada como un sinónimo de *Magelona*.

Sistemática

En 1858, Fritz Müller, después de analizar los ejemplares de poliquetos recolectados por él mismo en la isla Santa Catarina, sur de Brasil, describió a un nuevo género *Magelona*, aunque sin definir su posición a nivel de familia. A pesar de que las especificaciones sobre la morfología de este taxón fueron muy generales, y que las ilustraciones se limitaron a un cordón vascular en forma de rizo a lo largo de la lamela lateral y a un gancho cubierto sin detalles de su dentición, la descripción fue suficiente para definir al género (*vide* Jones 1977). A nivel de especie, sin embargo, la descripción fue insuficiente para diagnosticar

adecuadamente a la especie *Magelona papillicornis* F. Müller, 1858, además de que este autor sólo mencionó "Insel Santa Catharina" como la localidad tipo y no hizo referencia al lugar donde fue depositado el material tipo.

Posteriormente, Claparède (1863) describió algunos estadios larvales planctónicos considerándolos como especies europeas del género *Magelona*, a pesar de que las formas adultas nunca fueron recolectadas. Un par de años después, se publicó un catálogo póstumo de Johnston (1865, diez años después de su muerte) sobre los gusanos del museo británico, en el cual se incluyó una descripción no ilustrada de un nuevo género, *Maea*, ubicado en una nueva familia: Maeadae (*sic*). Aparentemente, la especie de Johnston, *Maea mirabilis*, es una especie que pertenece al género *Magelona* de F. Müller (*vide* Jones 1977). Carrington (1865) describió la misma especie de Johnson para Southport, Reino Unido, aunque, al no tener a su disposición la descripción de Johnston (1865), describió a los ejemplares con el nombre provisional de *Rhynophylla bitentaculata*, sólo en caso de que fueran distintos de *Maea mirabilis*. Estas confusiones taxonómicas iniciales y la ausencia de ilustraciones de *Maea mirabilis* llevaron a Fiege *et al.* (2000) a realizar una revisión de los magelónidos de Europa, redescubriendo *Magelona mirabilis* y estableciendo su neotipo, y describiendo a la especie *Magelona johnstoni*, frecuentemente confundida con *M. mirabilis*.

McIntosh (1875) aceptó durante algún tiempo la propuesta de Johnston (1865) para catalogar a estos poliquetos como *Maea* (Familia Maeadae), sin embargo, en sus publicaciones de 1877a, b, y 1878, se refirió a estos organismos como *Magelona*, o en su caso, como *Magelona papillicornis*. Las exhaustivas observaciones anatómicas y las detalladas ilustraciones realizadas por McIntosh en los trabajos citados, junto con su monografía sobre los anélidos de las costas británicas (1915), sirvieron como base para que Cunningham & Ramage (1888) reconocieran a los Magelonidae como un grupo inusual entre los poliquetos y establecieron formalmente su presencia como una verdadera familia, distinta de los espionimorfos.

La familia Magelonidae fue considerada monotípica (*Magelona*) por más de 100 años. Desde luego, la homogeneidad morfológica de las

especies que integran este taxón ha contribuido a que un solo nombre genérico haya sido utilizado. Rouse & Pleijel (2001) tomaron en cuenta esta notable similitud morfológica y utilizaron la designación de *Magelona* como un grupo de especies, evitando adoptar el nombre de Magelonidae, ya que la condición monogenérica haría el epíteto familia redundante. Posteriormente, fueron descritos dos nuevos géneros *Meredithia* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 y *Octomagelona* Aguirrezabalaga, Ceberio & Fiege, 2001, aunque el primero fue posteriormente sinonimizado con el género *Magelona* (Mortimer & Mackie, 2003). A pesar de que la designación de nuevos géneros basados en características morfológicas sin información filogenética puede ser discutible, y que su inclusión podría sugerir que la familia no sea monofilética, es necesario realizar un análisis más detallado de las estructuras morfológicas diagnósticas y de la filogenia de la familia para verificar la asignación de estos géneros y si su sinonimización es correcta.

Los análisis filogenéticos realizados por Rouse & Fauchald (1997) ubicaron a esta familia dentro del clado Spionida, y las evidencias de su monofilia estuvieron relacionadas con los palpos redondeados en sección transversal que poseen un área expandida cubierta con papilas, el prostomio en forma de espátula, y el setígero 9 frecuentemente con lamelas modificadas o con setas modificadas distintas a las que portan los setígeros adyacentes. Sin embargo, algunos análisis filogenéticos y el registro fósil de los Annelida indican que ciertos grupos de anélidos considerados recientes evolutivamente, como los Magelonidae, podrían ser tan antiguos como los Sipuncula, por lo que estos linajes estarían separados desde el Cámbrico Temprano del resto de los Annelida (Wegert *et al.* 2014).

La diversidad de los magelónidos ha sido subestimada y la idea de que un elevado número de especies aún falta por ser descritas es compartido por varios autores (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2000, Wilson 2000, Rouse & Pleijel 2001). A partir de los estudios clásicos de Jones (1963, 1968, 1971, 1977, 1978), no es rara la descripción de nuevas especies en todos los mares del mundo: en la plataforma continental del norte del golfo de México (Uebelacker & Jones 1984); en la zona intermareal de Brasil (Bolívar & Lana

1986); en las islas Seychelles (Mortimer & Mackie 2003), océano Índico; en Tailandia (Nateewathana & Hylleberg 1991); en el Pacífico mexicano (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2000); en aguas europeas (Fiege *et al.* 2000); en el Parque Coiba, costa Atlántica de Panamá (Aguado & San Martín 2003); en la bahía de Biscaya (Atlántico noreste) (Aguirrezabalaga *et al.* 2001), entre otros.

Morfología

El cuerpo de los magelónidos es muy uniforme y a partir de los trabajos y revisiones de la familia Magelonidae realizados por Wilson (1958, 1959), Jones (1963, 1971, 1977, 1978), Uebelacker & Jones (1984), Bolívar & Lana (1986), Nateewathana & Hylleberg (1991), Fiege *et al.* (2000) y Mortimer & Mackie (2006), se han establecido las bases para definir los principales caracteres diagnósticos que determinan y separan a las especies de magelónidos: 1) presencia/ausencia de cuernos frontales en el prostomio; 2) relación longitud/ancho del prostomio; 3) morfología de las lamelas laterales torácicas; 4) presencia/ausencia de setas especializadas en el setígero 9; 5) estructura y morfología de los ganchos abdominales; 6) presencia/ausencia de lóbulos medios en los parápodos torácicos; 7) presencia/ausencia de bolsas laterales en segmentos abdominales anteriores. A pesar de que aún falta mucho por analizar, algunas especies muestran patrones de coloración característicos con verde de metilo y ha sido utilizado para separar especies relacionadas (Nateewathana & Hylleberg 1991; Mortimer & Mackie 2006, Mortimer *et al.* 2011, 2012, Magalhaes *et al.* 2018). Desafortunadamente, para las especies registradas en los mares de América tropical, hasta el momento solo se ha registrado el patrón de coloración para *Magelona pacifica*, realizado por Mortimer *et al.* (2012) durante la re-descripción de esta especie originalmente descrita para la isla Gorgona, Panamá.

Cuerpo. El cuerpo de los magelónidos se divide en una región anterior (tórax) y una posterior (abdomen) debido a una constricción en el setígero 9 (en el setígero 8 en *Octomagelona*) (Fig. 1A). El tórax está formado por el prostomio, un segmento sin setas referido como peristomio (restringido a la región bucal) y los primeros 9 setígeros (8 setígeros en *Octomagelona*), mientras que la región abdominal es larga con muchos setígeros. Sin branquias. El

estomodeo consiste de un órgano bucal eversible y el intestino en forma de un tubo recto. La probóscide es eversible, sin maxilas, en forma de saco (Fig. 1A), que es evertida por efecto de la presión hidrostática de la sangre y no por la acción muscular (Jones 1968). Portan un par de palpos largos insertados ventro-lateralmente en la base del prostomio (Fig. 1B), redondeados en sección transversal, con una región subdistal papilada y ligeramente expandida (Fig. 1C). Los palpos son evidentemente peristomiales, se desarrollan a partir de los tentáculos larvales, que en su momento son extensiones de la larva prototroca (Wilson 1982). Sin embargo, su posición única como estructuras ventro-laterales indica que no pueden ser fácilmente comparables con los palpos de otros poliquetos; su morfología también es única y a pesar de no presentar un canal ciliado, sí presentan un margen interno cubierto con papilas adhesivas (Fig. 1C). El pigidio es pequeño y usualmente posee un par de cirros (McIntosh 1915). El sistema circulatorio es cerrado (Jones 1968); una forma equivalente al corazón ha sido observada en las larvas (Buchanan 1895), que desaparece en los estadios larvarios posteriores (Rouse & Pleijel 2001). El pigmento sanguíneo en los magelónidos es haemeritrina (Wells & Dales 1974).

Prostomio. El prostomio espatulado puede tener el margen anterior liso (Figs. 1A, 4A) o crenulado (Fig. 1D), puede presentar extensiones laterales en forma de cuernos con varios niveles de desarrollo (Fig. 1B, D), por lo que es necesario examinar cuidadosamente la presencia de cuernos frontales rudimentarios. Los ojos y órganos nucales no han sido observados en adultos, aunque son visibles en los estadios larvarios (Rouse & Pleijel 2001). La forma del prostomio y sus dimensiones relativas son constantes dentro de cada especie. Regularmente se ha considerado que el prostomio está fusionado posteriormente con el peristomio, que porta la boca ventral. Jones (1968) se refiere a esta región entre el prostomio y el primer setífero de los adultos como el peristomio, sin embargo, este anillo presenta setas provisionales en larvas (Claparède 1863), por lo que debería ser considerado como el primer segmento. De hecho, Fauchald & Rouse (1997) mencionaron que el peristomio en los magelónidos se restringe a la región bucal.

Parápodos torácicos. Los parápodos de la región anterior son birrámeos (Fig. 2A), sin acículas, algunas veces cambian de tamaño y forma a lo largo del tórax; el setífero 9 (setífero 8 en *Octomagelona*) es usualmente más pequeño, constreñido lateralmente y a veces con una amplia separación entre las ramas de los parápodos (Fig. 1A). El primer segmento no presenta parápodos ni setas (en adultos); los segmentos restantes son birrámeos. Laterales a las hileras de setas, en la parte ventral de los notópodos, se presentan lóbulos foliosos llamados lamelas laterales notopodiales (Fig. 2A), que pueden ser lisas o tener crenulaciones; sobre cada uno de los notópodos puede presentarse también un pequeño lóbulo cirriforme llamado lóbulo medio dorsal (Fig. 2A). Los neurópodos presentan un lóbulo neuropodial en posición ventral y anterior a las setas; en las dos ramas de los parápodos se pueden observar lóbulos post-setales con diferente nivel de desarrollo. Algunas especies presentan prominentes hendiduras oblicuas en posición dorso-lateral de uno o más setíferos torácicos (*Magelona polydentata* Jones, 1963), su función se desconoce.

Parápodos abdominales. Los parápodos abdominales presentan las ramas bien separadas entre sí. El notópodo porta una lamela en su margen inferior, mientras que el neurópodo posee una lamela en su margen superior, por lo que parecen un par de lamelas entre las ramas setales, llamadas, precisamente, lamelas laterales (Fig. 2G, H). El nivel de desarrollo de estas lamelas es muy variable, en algunas especies pueden ser grandes y expandidas. Los lóbulos medios dorsales y ventrales tienen forma de papila y están presentes en el margen superior e inferior de los noto- y neurópodos (Fig. 2G); debido a su pequeño tamaño, algunas veces son difíciles de observar, sin embargo, éste es un carácter constante en la familia. Algunas especies presentan interlamelas postsetales en los parápodos abdominales anteriores.

Es conveniente enfatizar que los parápodos de los magelónidos no presentan cirros dorsales ni ventrales, ya que los lóbulos situados en posición dorsal y ventral (lóbulos medios dorsales y lóbulos medios ventrales) (Fig. 2G) deben ser considerados como parte de los lóbulos post-

setales y por tanto, no son homólogos con los cirros dorsales y ventrales de otros poliquetos (Fauchald & Rouse 1997). Con órganos laterales entre las ramas de los parápodos. La presencia de bolsas laterales puede ser un carácter diagnóstico importante, sin embargo, en varias especies pueden ocurrir sólo en segmentos abdominales medios (alrededor del setífero 30) y por tanto, no pueden ser observadas en especímenes fragmentados (Uebelacker & Jones 1984).

Setas. Las notosetas torácicas son capilares simples uni- y bilimbadas (Fig. 4B, C) y no son consideradas como un carácter diagnóstico, con excepción de las setas del setífero 9, que pueden ser capilares modificados, con la parte distal bilimbada asimétrica y claramente expandida (Fig. 4F, H), ó con un mucrón (Fig. 4D). Las setas abdominales incluyen ganchos cubiertos dentados y en algunas especies también espinas curvadas unidentadas (Fig. 1F, G). Su morfología es muy importante a nivel de especie. Los ganchos se pueden clasificar de acuerdo con su dentición en bi- o tridentados (Fig. 2B, C), aunque formas multidentadas pueden estar presentes (Fig. 2D); las espinas unidentadas son adicionales a los ganchos bidentados. Los ganchos están arreglados en dos hileras y pueden presentar el *rostrum* en la misma dirección o en direcciones opuestas (Fig. 2G, H). Los ganchos cubiertos pueden tener diferente tamaño y forma en una misma especie (Fig. 2C) y es una característica importante para su identificación.

En términos generales, el cuerpo de los magelónidos es relativamente uniforme en apariencia, por lo que las fotografías y las ilustraciones de referencia utilizadas en la presente clave taxonómica respectiva, en muchas ocasiones no corresponden directamente a cada una de las especies identificadas, ya que la estructura de las figuras tiene el objetivo práctico de mostrar el detalle morfológico del carácter o la combinación de los caracteres diagnósticos que definen y separan a las especies, y no es un catálogo de ilustraciones de cada una de las especies. La terminología utilizada para describir los parápodos de los magelónidos es única en el grupo, sobre todo la referente a las lamelas y lóbulos, y ha cambiado a lo largo del tiempo dependiendo de los autores (Jones 1971, 1978, Uebelacker & Jones 1984, Nateewathana &

Hylleberg 1991, Fiege *et al.* 2000). En este capítulo, tratando de incorporar los criterios proporcionados por dichos autores y con la idea de servir de guía, se presenta un parápodo tipo que incluye la terminología de referencia para las estructuras diagnósticas con las que se determinan a las especies (Fig. 2A). En este sentido, muchos de los detalles morfológicos que se describen en la clave están conectados con esta figura. Las fotografías de referencia fueron tomadas con un microscopio electrónico de barrido (SEM) de especímenes recolectados en aguas mexicanas.

En los mares de América tropical se han registrado 23 especies y una subespecie de magelónidos, 11 de las cuales se distribuyen en el océano Pacífico: ocho especies en el golfo de California, cuatro en la parte occidental de la península de Baja California y siete en el sur del Pacífico este tropical. En las costas orientales de América tropical se han registrado 14 especies y una subespecie de magelónido: diez especies en el golfo de México y ocho especies en el Caribe, cuatro de las cuales se distribuyen ampliamente en toda esta región marina (Tabla 1). *Magelona marianae*, *M. tehuatensis*, *M. spinifera*, las tres especies descritas por Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2000) para el golfo de California y sur del Pacífico mexicano, *M. magnahamata* Aguado y San Martín, 2003 descrita para el Parque Nacional Coiba, Panamá, *M. riojai* Jones, 1963 descrita para Veracruz, y *M. nonatoi* y *M. variolamellata* descritas por Bolívar & Lana (1986) para las costas tropicales de Brasil, son las seis especies de Magelonidae que tienen su *locus typicus* en aguas de América tropical (Hernández-Alcántara *et al.* 2008). Esto muestra que el 25% de las especies de magelónidos registradas en el presente capítulo fueron descritas originalmente de esta región geográfica.

Con el fin de orientar al usuario sobre la distribución geográfica de las especies de magelónidos y facilitar su identificación en las diferentes regiones de la América tropical, se anexa la tabla 1, que incluye información sobre la presencia de cada especie en las cuatro grandes áreas marinas de América tropical: Costa Occidental de Baja California (B), Pacífico Oriental Tropical (incluyendo el golfo de California) (P), Golfo de México (G) y Caribe (C). Esta referencia a la distribución geográfica también se incluye en la

clave taxonómica para cada una de las especies, y la abreviatura Q indica que la presencia de la

especie es dudosa en la región.

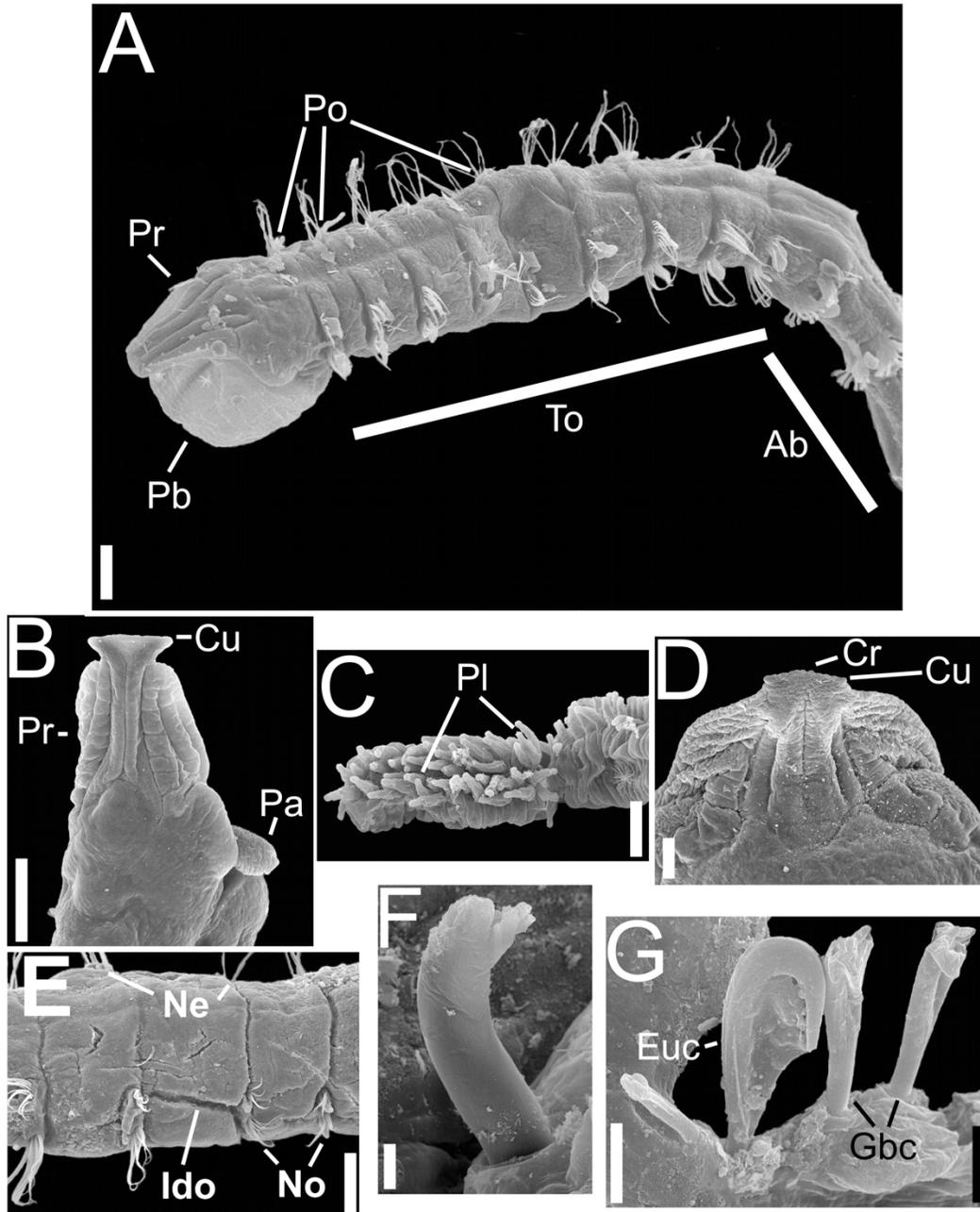


Figura 1. *Magelona pettiboneae*, A) Región anterior, VD; *Meredithithia uebelackerae*, B) Prostomio, VD; C) Palpo; *Magelona polydentata*, D) Prostomio, VD, E) Setíferos 6-8, VD; *Meredithithia spinifera*, F) Gancho abdominal; *M. uebelackerae*, G) Gancho abdominal. (Abreviaturas: Ab= abdomen; Cr= crenulación; Cu= cuerno; Ido= incisión dorsal obliqua; Ne= neurópodo; No= notópodo; Pa= palpo; Pb= probósce; Pl= papila; Pr= prostomio; To= tórax; VD= vista dorsal). Escala: A, B, D= 0.1 mm; C, F, G= 0.01 mm; E= 0.02 mm.

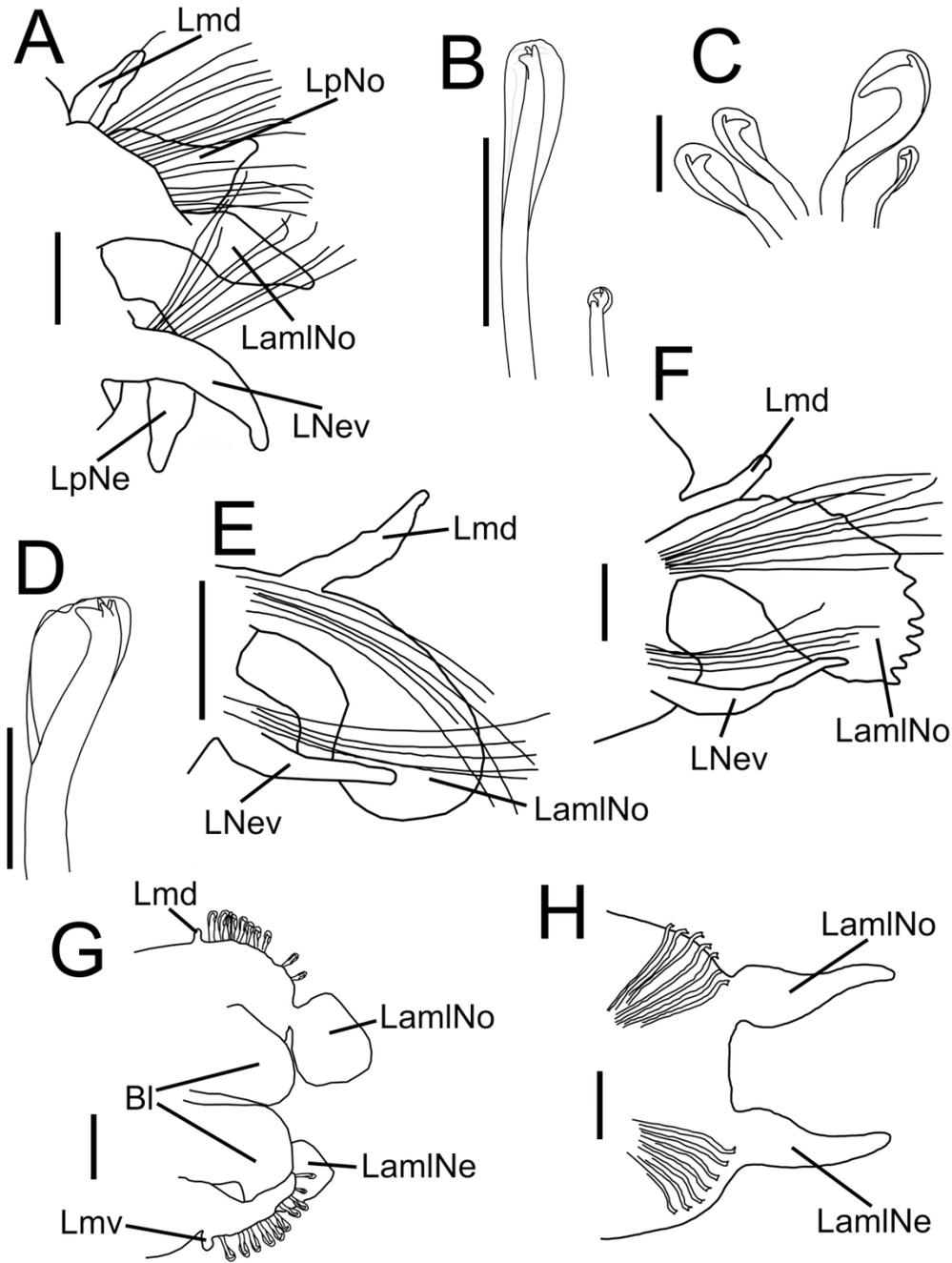


Figura 2. A) Parápodo torácico; *Magelona pitelkai*, B) Ganchos cubiertos tridentados; *Magelona magnahamata*, C) Ganchos cubiertos bidentados; *Magelona polydentata*, D) Gancho cubierto cuatridentado; *Magelona tehuanensis*, E) Setígero 4; *Magelona marianae*, F) Setígero 1; *Magelona* sp. G, G) Setígero 48; *Magelona cerae*, H) Setígero 15. (Abreviaturas: LamiNe= lamela lateral neuropodial; LamiNo= lamela lateral notopodial; Lmd= lóbulo medio dorsal; Lmv= lóbulo medio ventral; Lnev= lóbulo neuropodial ventral; LpNe= lóbulo post-setal neuropodial; LpNo= lóbulo post-setal notopodial). Escala: A= 0.1 mm; B= 0.05 mm; C= 0.035 mm; D= 0.03 mm; E, F, G, H= 0.1 mm. Modificados de A) *Magelona* sp. B y G) *Magelona* sp. G: Uebelacker & Jones (1984); B) *M. pitelkai*: Hartman (1944); C) *M. magnahamata*: Aguado & San Martín (2003); D) *M. polydentata*: Jones (1963); E) *M. Tehuanensis* y F) *M. marianae*: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2000); H) *M. cerae*: Hartman & Reish (1950).

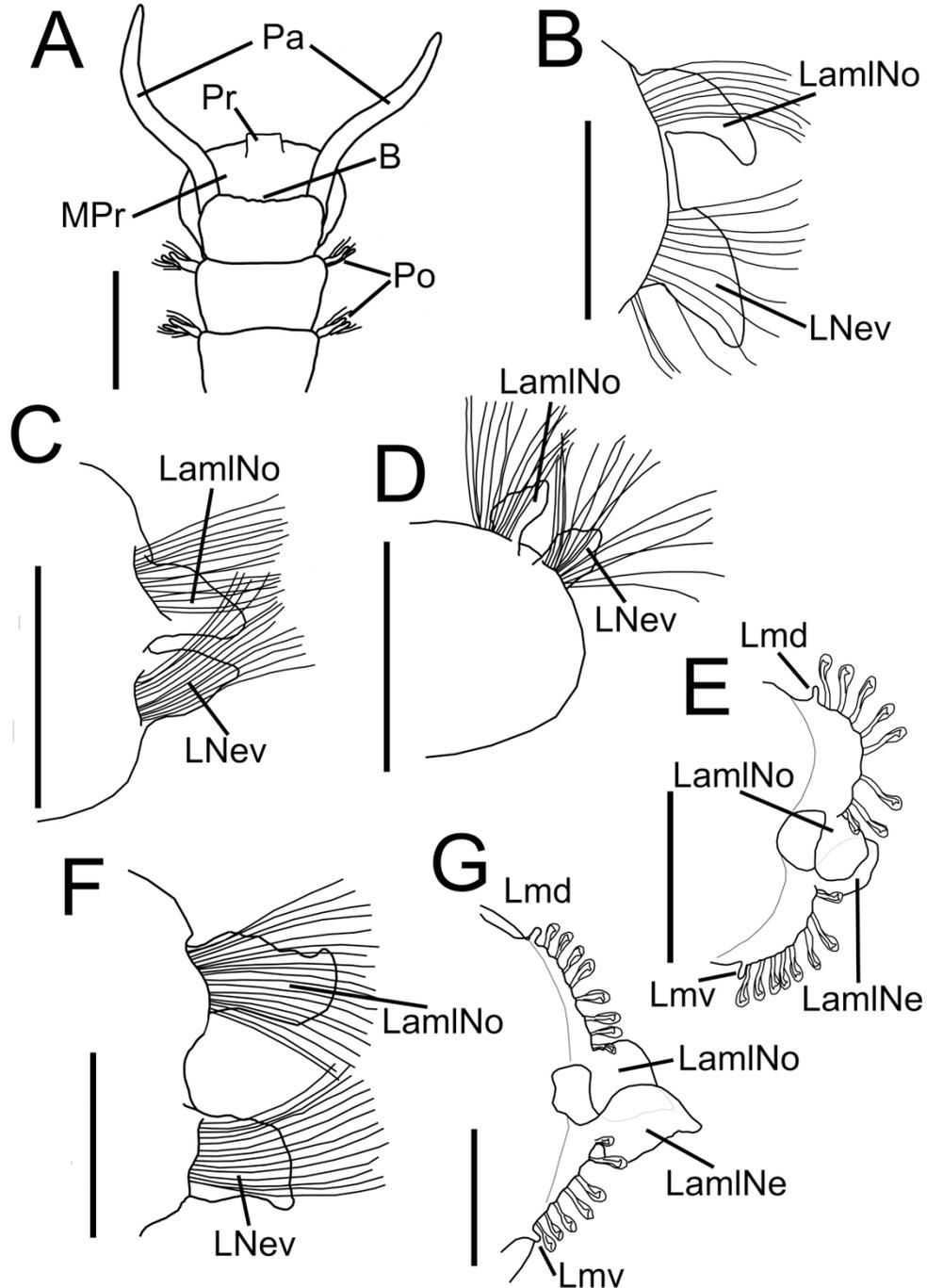


Figura 3. *Magelona capax*, A) Región anterior, VV; *Magelona californica*, B) Setígero 9; *Magelona papillicornis*, C) Setígero 9; *Magelona pettiboneae*, D) Setígero 15, E) Setígero 18; *Magelona pettiboneae lanceolata*, F) Setígero 5, G) Setígero 18. (Abreviaturas: LamiNe= lamela lateral neuropodial; LamiNo= lamela lateral notopodial; LNev= lóbulo neuropodial ventral; Lmd= lóbulo medio dorsal; Lmv= lóbulo medio ventral; MPr= membrana prostomial; Pa= palpo; Po= parapodo; Pr= prostomio; VV= vista ventral). Escala: A= 1 mm; B= 0.1 mm; C, D, E, F, G= 0.25 mm. Modificados de A) *M. capax*: Hartman (1965); B) *M. californica*: Hartman (1944); C) *M. papillicornis*: F. Müller (1858); D), E) *M. Pettiboneae* y F), G) *M. pettiboneae lanceolata*: Jones (1963).

Clave para géneros y especies

- 1** Con 8 setígeros torácicos Género *Octomagelona*¹
 – Con 9 setígeros torácicos (Fig. 1A) Género *Magelona*.....**2**
- 2(1)** Setígeros abdominales con espinas curvadas cubiertas (Fig. 1F, G), además de los ganchos cubiertos bidentados (Fig. 2C)**3**
 – Setígeros abdominales sin espinas curvadas cubiertas, sólo con ganchos cubiertos bi-, tri- o multidentados (Fig. 2B, C, D).....**4**
- 3(2)** Setígeros abdominales anteriores (10 al 17) con espinas cubiertas curvadas (Fig. 1F)
 *M. spinifera* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 **P**
 – Setígeros abdominales medios y posteriores (a partir del 36) con espinas cubiertas extremadamente curvadas en forma de garfio (Fig. 1G)..*M. uebelackerae* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 **G**
- 4(2)** Ganchos cubiertos de la región abdominal bidentados (Fig. 2C).....**5**
 – Ganchos cubiertos de la región abdominal tridentados o multidentados (Fig. 2B, D)**14**
- 5(4)** Prostomio con cuernos frontales (Fig. 1B, D).....**6**
 – Prostomio redondeado anteriormente, sin cuernos frontales (Figs. 1A, 4A)**9**
- 6(5)** Lamelas laterales notopodiales del tórax con el margen crenulado (Fig. 2F).....
 *M. marianae* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 **P**
 – Lamelas laterales notopodiales del tórax con el margen liso (Fig. 2A, E)**7**
- 7(6)** Tórax con lamelas laterales notopodiales y los lóbulos neuropodiales ventrales de tamaño similar (Fig. 2A); lamelas laterales del abdomen lanceoladas (Fig. 2H)
 *M. cerae* Hartman & Reish, 1950² (**Q**)
 – Tórax con lamelas laterales notopodiales más grandes que los lóbulos neuropodiales ventrales (Fig. 2E); lamelas laterales del abdomen ovales o subovales (Fig. 2G).....**8**
- 8(7)** Con un par de bolsas laterales a partir de los setígeros 27-28 (Fig. 2G).....
 *Magelona* sp. G Uebelacker & Jones, 1984 (**G**)
 – Parápodos abdominales sin bolsas laterales (3E).....*M. pacifica* Monro, 1933 (**P**)
- 9(5)** Prostomio ligeramente ensanchado en la parte anterior; con una membrana prostomial voluminosa, en forma de capa, más ancha que el tórax (Fig. 3A); parápodos torácicos con lóbulos medios dorsales (Fig. 2A)*M. capax* Hartman, 1965 (**C**)
 – Prostomio redondeado en su parte anterior (Fig. 1A) sin membrana prostomial; parápodos torácicos sin lóbulos medios dorsales (Fig. 3B).....**10**
- 10(9)** Ganchos bidentados en los setígeros abdominales anteriores de tres tamaños claramente distintos entre sí (Fig. 2C).....*M. magnahamata* Aguado & San Martín, 2003 (**P, G**)
 – Ganchos bidentados en los setígeros abdominales anteriores similares en tamaño, o de dos tamaños distintos (los ubicados cerca de la base de la lamela son más pequeños)**11**
- 11(10)** Tórax con lóbulos neuropodiales ventrales más grandes que las lamelas laterales notopodiales (Fig. 3B)..... *M. californica* Hartman, 1944 (**B, P**)
 – Tórax con lóbulos neuropodiales ventrales y lamelas laterales notopodiales de tamaño similar (Fig. 3C).....**12**
- 12(11)** Tórax con lamelas laterales notopodiales ovales, con la punta redondeada (Fig. 3C).....
 *M. papillicornis* F. Müller, 1858 (**G**)
 – Tórax con lamelas laterales notopodiales erectas, sub-lanceoladas, con la punta truncada (Fig. 3D, F)**13**

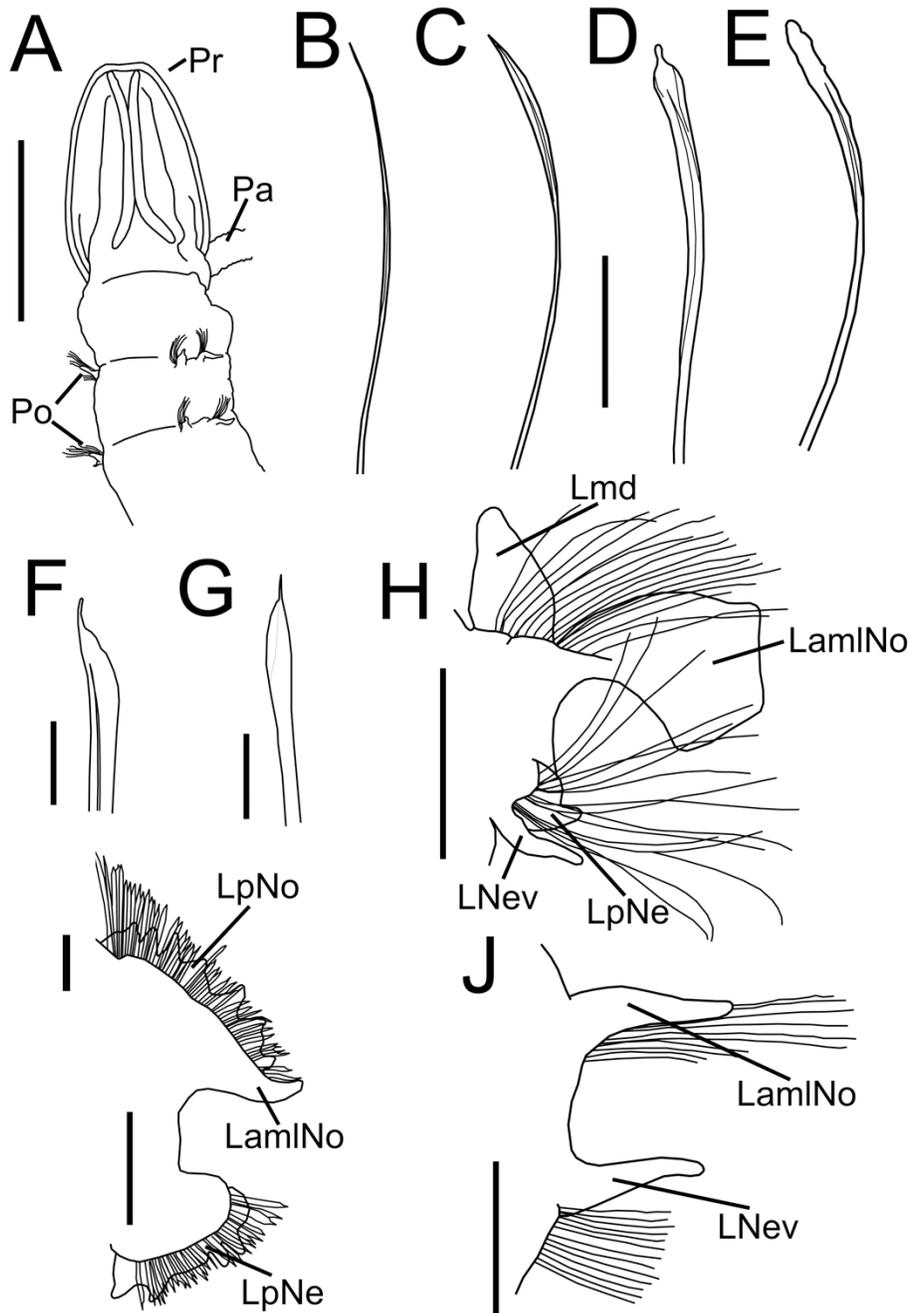


Figura 4. *Magelona riojai*: A) Extremo anterior, VD, B) Capilar limbado, setífero 5, C) Capilar bilimbado, setífero 9, D) Seta mucronada, setífero 9; E) Seta bilimbada modificada, setífero 9; F) *Magelona pitelkai*, seta bilimbada modificada, setífero 9; G) *Magelona* sp. L, setífero 7; H) *Magelona sacculata*, seta bilimbada modificada, setífero 9; I) *Magelona japonica*, setífero 5; J) *Magelona* sp. B, setífero 9. (Abreviaturas: LamiNo= lamela lateral notopodial; Lmd= lóbulo medio dorsal; Lnev= lóbulo neuropodial ventral; LpNe= lóbulo post-setal neuropodial; LpNo= lóbulo post-setal notopodial; Pa= palpo; Po= parapodo; Pr= prostomio). Escala: A= 1 mm; B, C, D, E= 0.05 mm; F, H= 0.025 mm; G, I, J= 0.2 mm. Modificados de A–E) *M. riojai*: Jones (1963), F) *M. pitelkai*: Hartman (1944), G) *Magelona* sp. L: Uebelacker & Jones (1984), H) *M. sacculata*: Hartman (1961), I) *M. japonica*: Okuda (1937), J) *Magelona* sp. B: Uebelacker & Jones (1984).

- 13(12)** Parápodos anteriores insertados dorso-lateralmente (Fig. 3D), alrededor del setígero 8 se ubican en posición lateral; lamelas laterales de los primeros parápodos abdominales constreñidas en su base, tendiendo a una forma oval (Fig. 3E).....*M. pettiboneae* Jones, 1963 (G, C)
 – Todos los parápodos de la región torácica en posición lateral (Fig. 3F); lamelas laterales de los primeros parápodos abdominales lanceoladas, terminando en punta (Fig. 3G).....
*M. pettiboneae lanceolata* Jones, 1963 (G, C)
- 14(4)** Ganchos cubiertos de la región posterior con más de tres dientes accesorios (pueden tener hasta cinco) sobre el diente principal (Fig. 2D); con una incisión dorsal obliqua entre los notópodos 6 y 7 (Fig. 1E) *M. polydentata* Jones, 1963 (G, C)
 – Ganchos cubiertos de la región posterior con dos dientes accesorios sobre el diente principal (Fig. 2B); sin incisión dorsal obliqua en los notópodos torácicos **15**
- 15(14)** Prostomio con cuernos frontales (Fig. 1B, D); sin setas especializadas en el setígero 9 (Fig. 4B) **16**
 – Prostomio redondeado en la porción anterior, sin cuernos frontales (Fig. 4A); con setas simples especializadas en el setígero 9: bilimbadas (Fig. 4E, F) y/o mucronadas (Fig. 4D) . **22**
- 16(15)** Parápodos torácicos con lóbulos medios dorsales y lóbulos neuropodiales ventrales (Fig. 2A); parápodos torácicos 1 a 8 con lamelas laterales notopodial anchas y lanceoladas, y lóbulos neuropodiales ventrales digitiformes (Fig. 4H) **18**
 – Parápodos torácicos sin lóbulos medios dorsales ni lóbulos neuropodiales ventrales; setígeros 1 a 8 con lamelas laterales notopodiales y lóbulos neuropodiales ventrales digitiformes (Fig. 4J) **17**
- 17(16)** Con cuernos frontales bien desarrollados (Fig. 1A); noveno setígero con lamelas laterales notopodiales y lóbulos neuropodiales ventrales de longitud similar (Fig. 2A); segmentos torácicos de tamaño similar (Fig. 4J) con una coloración púrpura del setígero 5 a la parte anterior del setígero 8...
 *M. japonica* Okuda, 1937 (P)
 – Con cuernos frontales poco desarrollados; noveno setígero con lamelas laterales notopodiales más largos que los lóbulos neuropodiales ventrales (Fig. 2A); cuerpo engrosado entre los setígeros 5 y 8 con una banda de color rojizo *M. variolamellata* Bolivar & Lana, 1986 (C)
- 18(16)** Noveno setígero con lóbulos medios dorsales papiliformes y con lóbulos neuropodiales ventrales (Figs. 2A, 4H) **19**
 – Noveno setígero sin lóbulos medios dorsales ni lóbulos neuropodiales ventrales **20**
- 19(18)** Lamelas laterales notopodiales foliáceas, gradualmente toman una forma auricular hacia la parte posterior; segmentos torácicos similares en forma y tamaño; margen anterior del prostomio liso o ligeramente crenulado*Magelona* sp. J Uebelacker & Jones, 1984 (G)
 – Lamelas laterales notopodiales foliáceas y de tamaño similar a lo largo del tórax; segmentos torácicos con surcos laterales y ventrales longitudinales, y líneas intersegmentales curvadas; margen anterior del prostomio liso*M. nonatoi* Bolivar & Lana, 1986 (C)
- 20(18)** Margen anterior del prostomio crenulado (Fig. 1D) **21**
 – Margen anterior del prostomio liso (Fig. 1B) *M. berkeleyi* Jones, 1971 (B, P)
- 21(20)** Parápodos torácicos 1–8 con lóbulos medios dorsales digitiformes (Fig. 2E).....
 *M. tehuansensis* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000 (P)
 – Parápodos torácicos 1–8 con lóbulos medios dorsales cónicos o triangulares (Fig. 4H)
*Magelona* sp. L Uebelacker & Jones, 1984 (G)
- 22(15)** Lóbulos post-setales notopodiales del setígero 9 crenulados (Fig. 4I).....
 *Magelona* sp. B Uebelacker & Jones, 1984 (G)
 – Lamelas post-setales notopodiales del setígero 9 lisas (Fig. 2A) **23**

- 23(22)** Ganchos cubiertos tridentados de un solo tipo (similares en tamaño); setífero 9 con setas mucronadas (Fig. 4D) y capilares bilimbadas modificadas con la parte distal redondeada (Fig. 4E) **24**
- Ganchos cubiertos tridentados de dos tipos: la mayoría similares en tamaño y un gancho corto ubicado cerca de la base de la lamela lateral (Fig. 2B); setífero 9 sin setas mucronadas, capilares bilimbados modificados terminando en punta (Fig. 4F) *M. pitelkai* Jones, 1978 (B, P)
- 24(23)** Prostomio al menos tan largo como ancho (Fig. 1A); parte distal de las setas bilimbadas modificadas puntiaguda (Fig. 4G).....*M. sacculata* Hartman, 1961 (B, P)
- Prostomio 1.5 ó 2 veces más largo que ancho (Fig. 4A); parte distal de las setas bilimbadas modificadas redondeada (Fig. 4E) *M. riojai* Jones, 1963 (P, G, C)

Comentarios

1 El género *Octomagelona* se distribuye en profundidades abisales del Atlántico Noreste y no ha sido registrado en los mares de México.

2 *Magelona cerae* fue originalmente descrita para el Pacífico Noreste, frente a la Bahía Coos, Óregon (Hartman & Reish 1950), por lo que su distribución en el Mar Caribe es cuestionable.

Agradecimientos

Las fotografías del Microscopio Electrónico de Barrido fueron realizadas gracias al apoyo y las facilidades otorgadas por Yolanda Hornelas Orozco del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Agradecemos la valiosa revisión y acertados comentarios de María Emilia Díez de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Argentina, que contribuyeron en forma importante a mejorar el escrito.

Referencias

- Aguado MT & San Martín G. 2003. A new species of *Magelona* Müller, 1858 (Polychaeta: Magelonidae). *Proc Biol Soc Wash* 116(3): 542–547.
- Aguirrezabalaga FA, Ceberio A & Fiege D. 2001. *Octomagelona bizkaiensis* (Polychaeta: Magelonidae) a new genus and species from the Capbreton Canyon (Bay of Biscay, north-east Atlantic). *J Mar Biol Ass UK* 81: 221–224.
- Blake JA. 1996. Family Magelonidae Cunningham and Ramage, 1888. *In*: Blake JA, B Hilbig & PH Scott (eds.) *Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and western Santa Barbara Channel*. Vol 6. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp: 253–261.
- Bolivar GA & Lana PC. 1986. Magelonidae (Annelida: Polychaeta) do litoral sudeste do Brasil. *Neritica* 1: 131–147.
- Buchanan F. 1895. On a blood-forming organ in the larva of *Magelona*. *Rep Br Ass Advmt Sci* 1895: 469–470.
- Carrington B. 1865. On the chaetopod annelides of the Southport sands. *Proc lit Phil Soc Manchr* 4: 176–188.
- Claparède E. 1863. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungs-geschichte wirbelloser Thiere an der küste von Normandie angestellt. Leipzig. 120 pp.

- Cunningham JT & Ramage GA. 1888. The Polychaeta sedentaria of the Firth of Forth. *Trans r Soc Edinb* 33: 635–684.
- Fauchald K. 1977. The Polychaete Worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus Los Angeles Cty, Sci Ser* 28: 1–190.
- Fauchald K & Rouse GW. 1977. Polychaetes systematics: past and present. *Zool Scr* 26: 71–138.
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 17: 193–284.
- Fiege D, Licher F & Mackie ASY. 2000. A partial review of the European Magelonidae (Annelida: Polychaeta): *Magelona mirabilis* redefined and *M. johnstoni* sp. nov. distinguished. *J Mar Biol Ass UK* 80: 215–234.
- Hartman O. 1944. Polychaetous annelids from California, including the descriptions of two new genera and nine new species. *Allan Hancock Pac Exped* 10(2): 239–307.
- Hartman O. 1961. Polychaetous annelids from California. *Allan Hancock Pac. Exped* 25: 1–226.
- Hartman O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Allan Hancock Found Occas Pap* 28: 1–384.
- Hartman O. & Reish DJ. 1950. The marine annelids of Oregon. *Oregon State Monographs Studies in Zoology* 6: 1–64.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2000. Magelonidae from the Mexican Pacific and northern Gulf of Mexico, with the description of a new genus (*Meredithia*) and four new species. *Bull Mar Sci* 67(1): 625–644.
- Hernández-Alcántara P, Tovar-Hernández MA & Solís-Weiss V. 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described for the Mexican Pacific: an historical review and an updated checklist. *Lat Am J Aquat Res* 36(1): 37–61.
- Johnston G. 1865. A catalogue of the British non-parasitical worms in the collection of the British Museum. *Trustees British Mus.* 365 pp.

- Jones ML. 1963. Four new species of *Magelona* (Annelida, Polychaeta) and a redescription of *Magelona longicornis* Johnson. *Amer Mus Novit* (2164): 1–31.
- Jones ML. 1968. On the morphology, feeding, and behaviour of *Magelona* sp. *Biol Bull* 134: 272–297.
- Jones ML. 1971. *Magelona berkeleyi* n. sp. from Puget Sound (Annelida: Polychaeta), with a further description of *Magelona longicornis* Johnson and a consideration of recently described species of *Magelona*. *J Fish Res Bd Canada* 28: 1445–1454.
- Jones ML. 1977. A redescription of *Magelona papillicornis* F. Müller. *In*: Reish DJ & K Fauchald (eds) *Essays on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. Olga Hartman*. Allan Hancock Found, pp: 247–266.
- Jones ML. 1978. Three new species of *Magelona* (Annelida, Polychaeta) and a redescription of *Magelona pitelkai* Hartman. *Proc Biol Soc Wash* 91: 336–263.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Ann Rev Mar Sci* 7: 497–520.
- Magalhaes WF, Bailey-Brock J & Watling L. 2018. Four new species of *Magelona* (Annelida: Magelonidae) from Eastern Island, Guam and Hawaii. *Zootaxa* 4457(3): 379–396.
- McIntosh WC. 1875. The marine invertebrates and fishes of St. Andrews. A. and C. Black Edimburg. 186 pp.
- McIntosh WC. 1877a. On the structure of *Magelona*. *Proc Roy Soc London* 25: 559–564.
- McIntosh WC. 1877b. On the structure of *Magelona*. *Ann Mag Nat Hist, Ser 4* 20: 147–152.
- McIntosh WC. 1878. Beiträge zur Anatomie von *Magelona*. *Z Wiss Zool* 31: 401–472.
- McIntosh WC. 1915. A monograph of the British marine annelids. Vol. 3. Polychaeta Opheliidae to Ammocharidae. London Ray Society. 368 pp.
- Mills K & Mortimer K. 2018. Observations on the tubicolous annelid *Magelona alleni* (Magelonidae), with discussions on the relationship between morphology and behaviour of European magelonids. *J Mar Biol Assoc UK* 1–13.
- Mortimer K. 2017. Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888. *In*: Purschke G & W Westheide (eds) *Handbook of Zoology (Online)*. Berlin: De Gruyter.
- Mortimer K & Mackie ASY. 2003. The Magelonidae (Annelida: Polychaeta) from the Seychelles, with the description of three new species. *Hydrobiologia* 496: 163–173.
- Mortimer K & Mackie ASY. 2006. The Magelonidae (Annelida: Polychaeta) from the Seychelles. 2. Description of four additional species, three new to science. *Sci Mar* 70(S3): 125–137.
- Mortimer K & Mackie ASY. 2014. Morphology, feeding and behaviour of British *Magelona* (Annelida: Magelonidae), with discussions on the form and function of abdominal lateral pouches. *Mem Mus Vic* 71, 177–201.
- Mortimer K, Gil J & Fiege D. 2011. Portuguese *Magelona* (Annelida: Magelonidae) with a description of a new species, a re-description of *Magelona wilsoni* Glémarec, 1966 and a key to adult Magelonidae from European waters. *Ital J Zool* 78 (S1): 124–139.
- Mortimer K, Cassà S, Martin D & Gil J. 2012. New records and new species of Magelonidae (Polychaeta) from the Arabian Peninsula, with a re-description of *Magelona pacifica* and a discussion on the magelonid buccal region. *Zootaxa* 3331: 1–43.
- Müller F. 1858. Einiges über die Anneliden Fauna der Insel St. Catharina an der Brazilianischen Küste. *Arch Naturgesch Berlin* 24: 211–220.
- Nateewathana A & Hylleberg J. 1991. Magelonid polychaetes from Thailand, the Andaman Sea, with descriptions of eight new species. *Ophelia Supp* 5: 169–184.
- Okuda S. 1937. Polychaetous annelids from the Palau Islands and adjacent waters, the South Sea Islands. *Bull Biogeogr Soc Jpn* 7(12): 257–315.
- Read G & Fauchald K (eds). 2019. World Polychaeta database. *Magelona* F. Müller, 1858. Consultado el 22 de abril de 2019. Acceso: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdet&allsyid=129341> on 2019-04-22
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scr* 26: 139–204.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford Univ Press: USA. 354 pp.
- Uebelacker JM & Jones ML. 1984. Chapter 7. Magelonidae. *In*: Uebelacker JM & PG Johnson (eds) *Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. Final Report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A. Vittor and Associates. Inc., Mobile, Alabama, pp: 7.1–7.29.
- Weigert A, Helm C, Meyer M, Nickel B, Arendt D, Hausdorf B, Santos SR, Halanych KM, Purschke G, Bleidorn C & Struck TH. 2014. Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. *Mol Biol Evol* 31(6): 1391–1401.
- Wells RMG & Dales RP. 1974. Oxygenational properties of haemerythrin in the blood of *Magelona papillicornis* Müller (Polychaeta: Magelonidae). *Comp Biochem Physiol* 49: 57–64.
- Wilson DP. 1958. The polychaeta *Magelona alleni* n. sp. and a re-assessment of *Magelona cincta* Ehlers. *J Mar Biol Assoc UK* 37: 617–626.
- Wilson DP. 1959. The polychaete *Magelona filiformis* sp. nov. and notes on other species of *Magelona*. *J Mar Biol Assoc UK* 38: 547–556.
- Wilson DP. 1982. The larval development of three species of *Magelona* (Polychaeta) from localities near Plymouth. *J Mar Biol Ass UK* 62: 385–401.
- Wilson RS. 2000. Family Magelonidae. *In*: Beesley PL, GJB Ross & CJ Glasby (eds) *Polychaetes & allies. The southern synthesis. Fauna of Australia*. Vol. 4. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ, Melbourne, pp: 194–195.

Tabla 1. Lista faunística y distribución de las especies de Magelonidae en América Tropical. (Q: Distribución cuestionable).

Especie	Costa Occidental de Baja California	Pacífico Oriental Tropical	Golfo de México	Caribe
<i>Magelona</i> F. Müller, 1858				
<i>M. berkeleyi</i> Jones, 1971	X	X		
<i>M. californica</i> Hartman, 1944	X	X		
<i>M. capax</i> Hartman, 1965				X
<i>M. cerae</i> Hartman & Reish, 1950				Q
<i>M. japonica</i> Okuda, 1937		X		
<i>M. magnahamata</i> Aguado & San Martín, 2003		X	X	
<i>M. marianae</i> Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2000		X		
<i>M. nonatoi</i> Bolivar & Lana, 1986				X
<i>M. pacifica</i> Monro, 1933		X		
<i>M. papillicornis</i> F. Müller, 1858				X
<i>M. pettiboneae</i> Jones, 1963			X	X
<i>M. pettiboneae lanceolata</i> Jones, 1963			X	X
<i>M. pitelkai</i> Hartman, 1944	X	X		
<i>M. polydentata</i> Jones, 1963			X	X
<i>M. riojai</i> Jones, 1963		X	X	X
<i>M. sacculata</i> Hartman, 1961	X	X		
<i>M. tehuansensis</i> Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2000		X		
<i>Magelona spinifera</i> (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2000)		X		
<i>M. uebelackerae</i> (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 2000)			X	
<i>M. variolamellata</i> Bolivar & Lana, 1986				X
<i>Magelona</i> sp. B Uebelacker & Jones, 1984			X	
<i>Magelona</i> sp. G Uebelacker & Jones, 1984			X	
<i>Magelona</i> sp. J Uebelacker & Jones, 1984			X	
<i>Magelona</i> sp. L Uebelacker & Jones, 1984			X	