

48. Sabellidae Latreille, 1825

María Ana Tovar-Hernández¹ & Kirk Fitzhugh²

¹Laboratorio de Biosistemática, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León

²Los Angeles County Museum of Natural History, California
maría_ana_tovar@yahoo.com

Introducción

Sabellidae se caracteriza por agrupar a gusanos tubícolas con un prostomio modificado en forma de corona radiolar y constituyen una de las familias más vistosas (Fig. 1). Aproximadamente unas 500 especies han sido descritas en el mundo, mismas que la ubican en la séptima familia más especiosa dentro de los poliquetos (Pamungkas *et al.* 2019).

Los sabélidos se distribuyen en todos los océanos del mundo, desde la zona intermareal, hasta profundidades abisales. Además de los representantes marinos y estuarinos, la familia también contiene representantes en agua dulce (*Caobangia*, *Brandtika*, *Manayunkia*, *Monroika*, y algunas especies de *Laonome*); simbioses de moluscos gasterópodos y bivalvos (*Caobangia*, *Terebrasabella*) y especies invasoras (*Branchiomma*, *Laonome*, *Parasabella* y *Pseudobranchiomma*).

Mundialmente, Sabellidae consta de 56 géneros: 17 en Fabriciinae y 40 en Sabellinae. En América tropical se han registrado 95 especies y 29 géneros: 12 especies y siete géneros en Fabriciinae y 83 especies y 22 géneros en Sabellinae (Lista de especies).

Este capítulo contiene una reseña de la sistemática de la familia, la descripción de la morfología, una clave de identificación para todos los géneros del mundo y una clave para todas las especies registradas en América tropical.

La descripción de la morfología fue basada principalmente en Fitzhugh (1989), Tovar-Hernández (2009), Capa *et al.* (2019) y Bick (2020).

El capítulo proporciona una lista de las especies de sabélidos descritas y/o registradas en América tropical hasta el 2020. En ella se incorporaron nombres de especies cuyos registros fueron posteriores a Tovar-Hernández (2009),

Dean (2012), o no incluidos en el primer trabajo por descuido, y se incluye la referencia de esos registros.

Los registros cuestionables o dudosos son incluidos en la Tabla 1. Información adicional puede consultarse en Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) para el Pacífico oriental tropical y en Tovar-Hernández & Salazar-Silva (2008) y Dean (2012) para el Gran Caribe.

En la sección de referencias no se incluyen las citas para géneros o especies, éstas se pueden consultar en WoRMS (Read & Fauchald 2020); pero se incluyen las citas de los nuevos registros indicados en la Lista de especies.

Sistemática

Hace ya casi 100 años de que Rioja (1923) dividiera a Sabellidae en tres subfamilias: Fabriciinae, caracterizada por sus uncinos torácicos aciculares (con manubrios largos), Myxicolinae (sólo *Myxicola*) con uncinos abdominales formando cinturones completos alrededor del cuerpo, y Sabellinae con uncinos torácicos aviculares (en forma de ave, con manubrios cortos y curvos). Como es de esperar, este arreglo ha sido sujeto a modificaciones como a continuación se resume.

Johansson (1927) cambió el esquema de Rioja (1923) para incluir *Myxicola* dentro de Fabriciinae. Fauchald (1977) siguió el arreglo de Rioja (1923) pero también reconoció a Caobangiidae y Sabellongidae como familias independientes.

Después, el análisis cladístico de Fitzhugh (1989) sustentó el reconocimiento de sólo dos subfamilias: Fabriciinae Rioja, 1923 y Sabellinae Latreille, 1825. Además, Fitzhugh (1989) transfirió algunos géneros de Fabriciinae a Sabellinae (*Chone*,

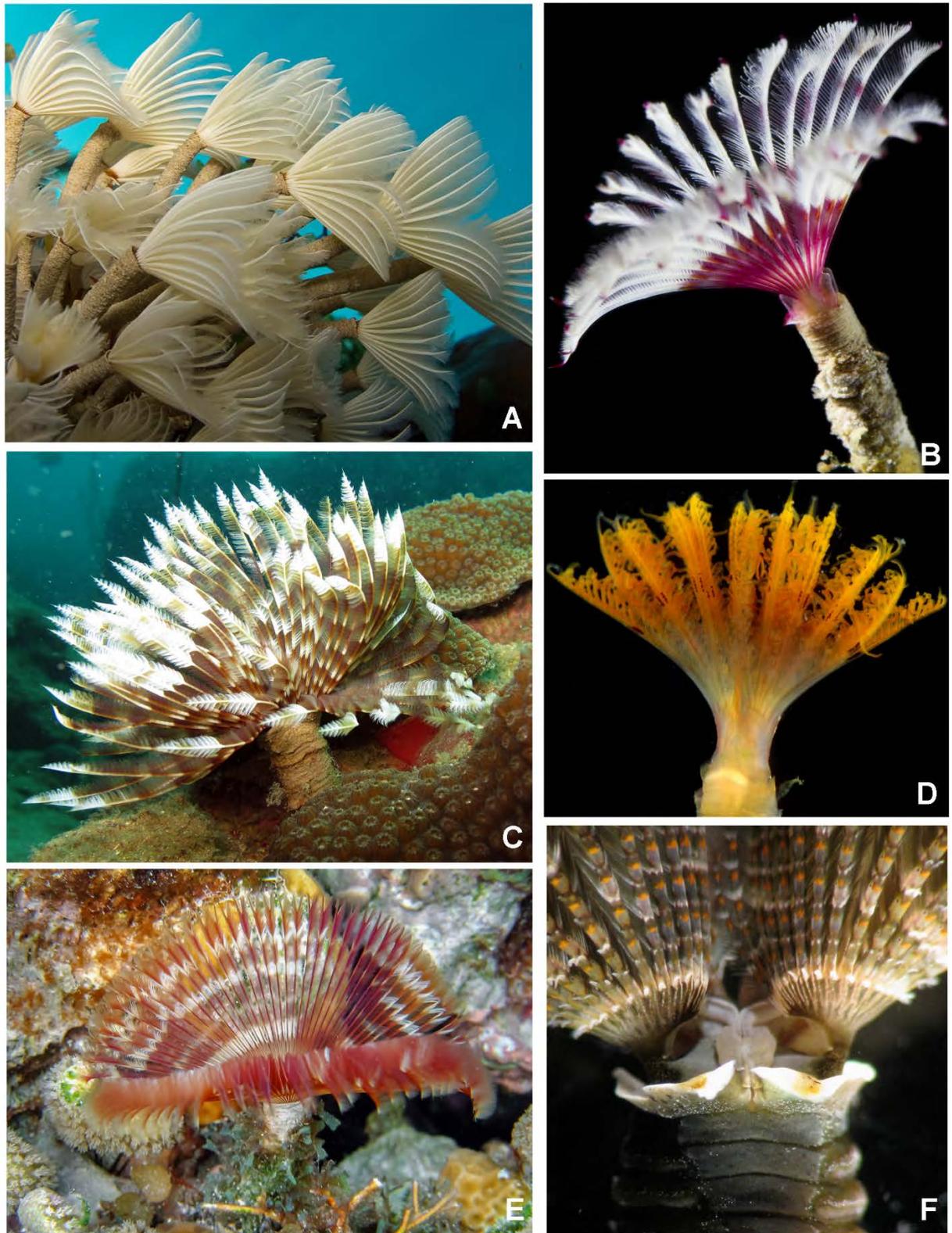


Figura 1. Representantes de Sabellidae en vivo. A) *Bispira brunnea*, B) *Anamobaea orstedii*, C) *Sabellastarte magna*, D) *Notaulax californica*, E) *Anamobaea* sp., F) *Branchiomma coheni*. A, C–E: Humberto Bahena, B: Michael Bok, F: Beatriz Yáñez.

Desdemona, *Euchone*, *Jasmineira* y *Fabrisabella*); ubicó a *Caobangia* dentro de Fabriciinae, y a *Myxicola* y Sabellongidae dentro de Sabellinae. Su estudio permitió reconocer varias sinapomorfias en Fabriciinae, como por ejemplo la presencia de uncinos abdominales con forma de raspadores de hielo, la pérdida de labios ventrales y la separación dorsal de los lóbulos radiolares (excepto en *Caobangia*). Por su parte, Sabellinae agrupaba a especies que presentan un esqueleto radiolar compuesto por dos o más hileras de células.

Un par de años después, Fitzhugh (1991) sugirió la reubicación de *Caobangia* dentro de Sabellinae y con esa consideración redefinió las dos subfamilias. Fabriciinae fue definida por la presencia de corazones radiolares y uncinos abdominales con un manubrio alargado, mientras que en Sabellinae se hallaron dos sinapomorfias: la fusión dorsal de los lóbulos radiolares y la presencia del esqueleto radiolar.

Luego, Rouse & Fauchald (1997) incluyeron a Sabellidae como fue concebida por Fitzhugh (1989) dentro del clado "Canalipalpata" (clasificación no Linneana). En 1998, Fitzhugh proporcionó un análisis de todos los géneros conocidos hasta ese entonces en Fabriciinae. Con el establecimiento de *Terebrasabella*, Fitzhugh & Rouse (1999) reconocieron a *Caobangia* como una subfamilia con ubicación incierta dentro del análisis filogenético que proporcionaron.

Después, Nogueira *et al.* (2010) con el establecimiento de *Sabellomma*, mantuvieron a Fabriciinae y Sabellinae como subfamilias de Sabellidae y *Caobangia* fue reconocido como un género apomórfico dentro de Sabellinae.

Algunos estudios filogenéticos han concluido que las relaciones a nivel familia dentro de Sabellida son de la forma (Sabellinae (Fabriciinae, Serpulidae)), con base en secuencias de datos moleculares únicamente (Kupriyanova & Rouse 2008), o en una combinación de morfología y secuencias de datos (Huang *et al.* 2011, Capa *et al.* 2011, 2019). Los resultados de dichos estudios justificaron la decisión de reconocer y limitar Sabellidae a los miembros de lo que originalmente era Sabellinae (cf. Fitzhugh & Rouse 1999; Nogueira *et al.* 2010), y la elevación de Fabriciinae como familia Fabriciidae. Este capítulo sigue los análisis previos (p. ej. Fitzhugh 1989, 1998, Rouse &

Fitzhugh 1994, Fitzhugh & Rouse 1999, Nogueira *et al.* 2010) para continuar reconociendo a Sabellidae con dos clados a nivel de subfamilia: Fabriciinae y Sabellinae. Sin embargo, mientras se editaba este capítulo, se publicó un estudio de transcriptómica que también reconoce a Fabriciidae como familia, y grupo hermano de Sabellidae + Serpulidae, y reconoce dos subfamilias en Sabellidae: Myxicolinae y Sabellinae. La primera con dos tribus: Amphiglenini y Myxicolini (Tilic *et al.* 2020).

A continuación, resumiremos brevemente nuestras razones por las cuales no consideramos las hipótesis filogenéticas basadas en secuencias de datos (véase también Nogueira *et al.* 2017 para un debate similar).

El objetivo de la investigación científica no es sólo describir fenómenos, sino también intentar comprender la causa o las causas que han producido esos fenómenos (Hempel 1965, Salmon 1984, Van Fraassen 1990, Hoyningen-Huene 2013). Como campo de ciencia, la sistemática biológica pretende describir a los organismos y sistematizar las observaciones de acuerdo con las inferencias de una variedad de hipótesis explicativas, llamadas *taxones* (Fitzhugh 2005, 2008, 2009, 2012, 2013, 2015) a través de teorías evolutivas disponibles. Como el nombre lo implica, sistemática es sobre sistematización, no clasificación (Hoyningen-Huene 2013). Así, las acciones de la sistematización biológica dependen de una variedad de teorías evolutivas para inferir taxones como hipótesis específicas y filogenéticas (Fitzhugh 2006, 2012, 2016a, b, c).

Las inferencias de hipótesis explicativas que contabilizan los caracteres morfológicos son directas, porque la selección natural o la deriva genética, como, teorías pueden ser aplicadas sin duda al explicar los caracteres morfológicos (Fitzhugh 2016a). Sin embargo, explicar los nucleótidos o aminoácidos compartidos diferencialmente requiere una consideración más cuidadosa (Fitzhugh 2016b). Las secuencias de datos moleculares pueden ser explicadas fácilmente por la deriva genética, pero es bien sabido que la selección natural no opera a nivel de nucleótidos o aminoácidos directamente, ya que las diferencias en la eficacia biológica (= aptitud) no son consecuencias directas de la presencia de esos caracteres. En cambio, las diferencias en la eficacia biológica ocurren en los niveles más altos de

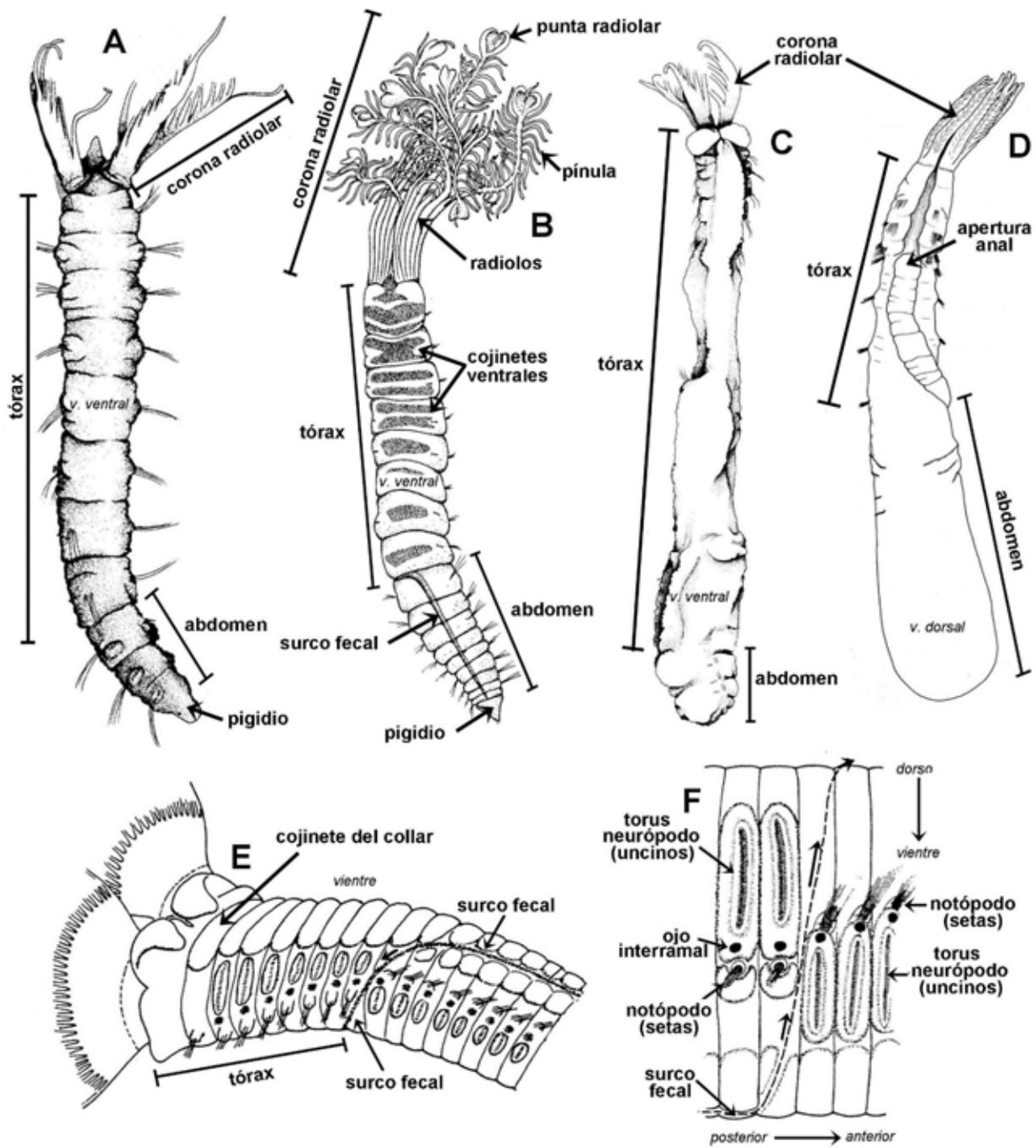


Figura 2. Representantes de la variabilidad morfológica en Sabellidae e inversión setal. A) Fabriciinae (*Novafabricia*), B–D) Sabellinae (*Euchone*, *Terebrasabella*, *Caobangia*), E–F) inversión setal (*Branchiomma*). Modificados de: A) Fitzhugh (1998), B) Cochrane (2002), C) Fitzhugh & Rouse (1999), D) Jones (1974), E–F) Berrill (1979).

organización entre los fenotipos producidos en parte, o completamente, por algún conjunto de secuencias de datos (Griffiths & Stotz 2013). Por lo tanto, cuando el factor causal que explica *directamente* la presencia de un carácter

morfológico se atribuye a la selección natural, puede haber también una selección *indirecta* del conjunto de secuencias de datos asociados con ese carácter; un fenómeno conocido como "causalidad descendente" (Fitzhugh 2016b y referencias

contenidas en él; Gillet 2016, Paoletti & Orilia 2017).

Reconocer la causalidad descendente en los sistemas biológicos tiene una limitante: las secuencias de datos no pueden ser introducidas indiscriminadamente en una matriz de datos y tener un algoritmo informático que produzca hipótesis filogenéticas. Además, sería poco realista explicar todos los datos de una secuencia por medio de la deriva genética, pues sabemos que la selección natural opera en una variedad de niveles de fenotipos que, por medio de la causalidad descendente, determinan el paso de esos nucleótidos de una generación a la siguiente. Entonces, con el fin de introducir secuencias de datos en inferencias de hipótesis filogenéticas, primero tendríamos que decidir qué nucleótidos o aminoácidos particulares se explican sólo a través de la deriva genética. Así, las secuencias de datos que se explicarían indirectamente mediante la selección natural quedarían excluidas de la matriz de datos, ya que esos caracteres tendrían que explicarse mediante la causalidad descendente con relación a los caracteres fenotípicos directamente asociados que se explicarían por selección natural.

Sin embargo, si un sistemático no puede segregarse la secuencia de datos de acuerdo con la deriva genética o con la selección natural, —y sería incluso bastante raro que esto suceda—, el grado de dificultad es mayor, pues no sería factible el intentar dar explicaciones de esos datos mediante las inferencias de hipótesis específicas o filogenéticas. Por ello, las secuencias de datos deben ser excluidas de las inferencias de esas hipótesis. Consecuentemente, las hipótesis filogenéticas que afirman explicar las secuencias de datos deben tratarse con suma cautela. Por estas razones, no reconocemos las hipótesis filogenéticas que han intentado explicar las secuencias de datos (Sabellidae (Fabriciidae, Serpulidae)), y optamos por mantener el reconocimiento de las hipótesis filogenéticas que reconocen a Sabellidae: Fabriciinae + Sabellinae sustentadas con los caracteres morfológicos.

Por otro lado, en la última década han sucedido algunos cambios en la nomenclatura a nivel de género de los sabélidos: *Demonax* Kinberg, 1867 y *Megalomma* Johansson, 1925 son homónimos de coleópteros, por lo que *Parasabella* Bush, 1905 fue reintroducido para reemplazar al género *Demonax* (Tovar-Hernández & Harris, 2010), y

Acromegalomma fue propuesto para sustituir a *Megalomma* (Gil & Nishi 2017). Por su parte, el género *Aracia* fue introducido para reemplazar a *Kirkia* Nogueira, López & Rossi, 2004, pues es un homónimo de un molusco (Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010). También se han establecido tres nuevos géneros de fabricinos: *Bansella* Fitzhugh, 2010, *Echinofabricia* (como género A en literatura previa) y *Rubifabriciola*, ambos por Huang, Fitzhugh & Rouse (2011), y tres sabélinos: *Euchoneira* Licciano, Giangrande & Gambi, 2009, *Sabellomma* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010, y *Euchonoides* Magalhães, Bailey-Brock & Tovar-Hernández, 2020.

Morfología

Los sabélidos tienen el cuerpo heterómero, reconociéndose una corona radiolar derivada del prostomio, un tórax, un abdomen y un pigidio (Figs. 2A–D, 3A, 10C–D). El tórax y el abdomen se distinguen por el fenómeno de inversión setal, en el que las notosetas cambian de una posición dorsal en el tórax, a una ventral en el abdomen; mientras que las neurosetas (uncinos) cambian de una posición ventral en el tórax, a una dorsal en el abdomen (Figs. 2E–F, 8A–B). Esta inversión es fácilmente distinguible por la presencia del surco fecal (Fig. 3K), un canal ciliado cuya función, como su nombre lo indica, es la remoción de las heces fecales hacia fuera del tubo (Figs. 2B, E–F, 9A). El canal parte de la parte ventral del ano, que es terminal y se localiza en el pigidio (Fig. 9O), y corre a través del abdomen para después girar hacia el lado dorsal del cuerpo (Fig. 2E–F), atravesando el tórax y terminando justo en el peristomio. Esta modificación corporal en Sabellidae, compartida también por la familia Serpulidae, se debe posiblemente a que sus miembros construyen tubos con una sola apertura para el retiro eficaz de las heces fecales sin contaminar el área bucal.

Corona radiolar

La cabeza de los sabélidos está muy transformada, con el prostomio modificado en una corona radiolar (Figs. 2A–D, 10C–D); esta última tiene dos lóbulos en su base que están unidos al peristomio, se encuentran a cada lado de la boca y están fusionados dorsalmente en sabélinos (Fig. 5A), dando una forma de "U" invertida (Fig. 3B–C), o los lóbulos pueden estar completamente separados uno del otro, como sucede con los fabricinos.

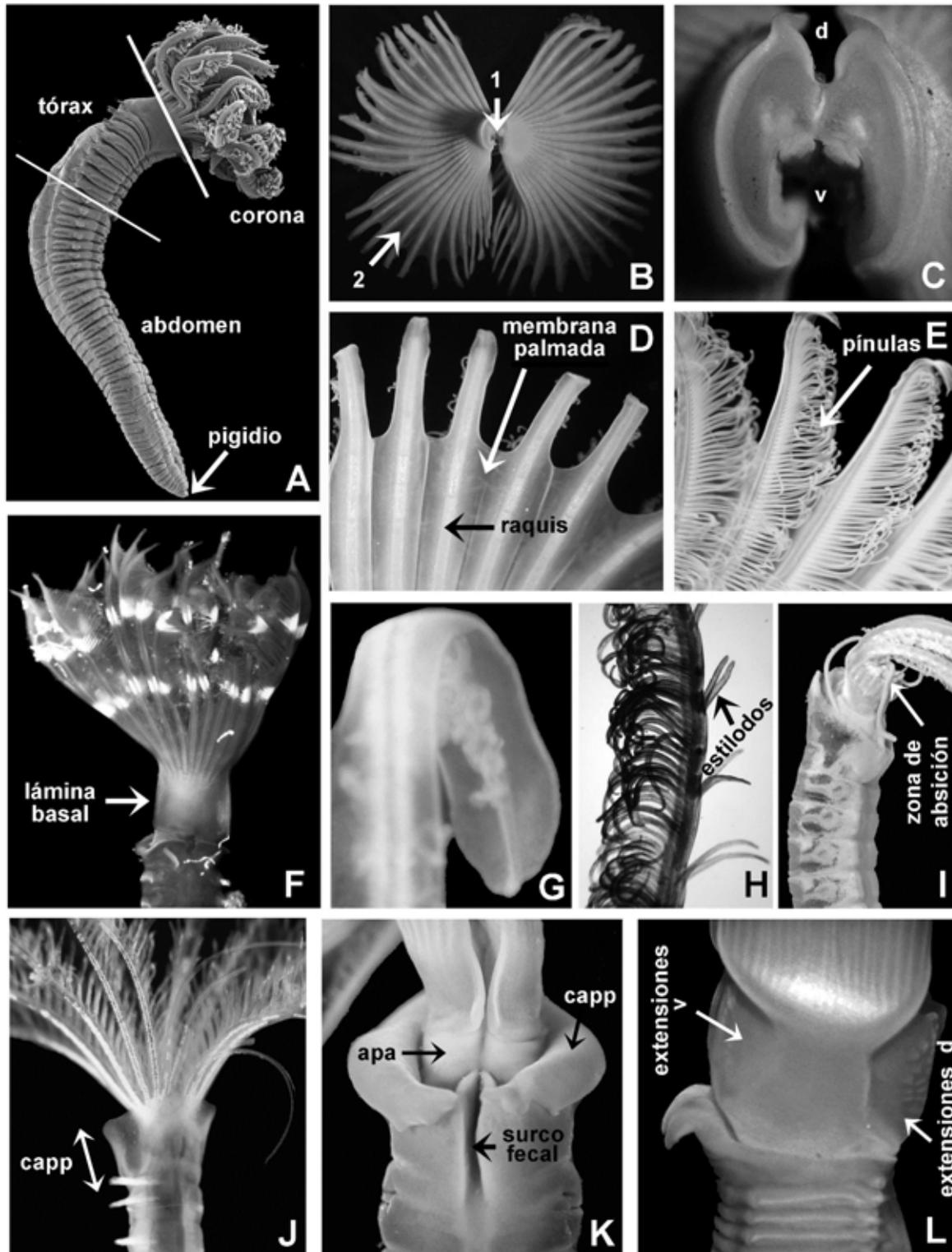


Figura 3. División corporal, corona y peristomio. A) Cuerpo entero, B) corona invertida, vista posterior, C) lóbulos radiolares invertidos, vista posterior, D) membrana palmada y raquis radiolar, E) pínulas, F) corona, G) extensiones radiolares, H) estilodos, I) zona de abscisión, J) corona y primeros setígeros torácicos, K) peristomio en un sabelino, L) extensiones de la lámina basal. Abreviaturas: *apa*= anillo peristomial anterior; *capp*= collar del anillo peristomial posterior; *d*= dorsal; *v*= ventral; *1*= lóbulos radiolares; *2*= radiolos. Fotos F: Humberto Bahena, J: Leslie Harris.

La base de la corona radiolar o lámina basal (Fig. 5B–C) puede ser muy corta en algunos géneros, mientras que en otros resulta ser larga (e.g. *Anamobaea*, *Hypsicomus* y *Notaulax* (Fig. 3F). La base de la corona puede tener extensiones dorsales como en *Pseudopotamilla* (Fig. 5E) y *Notaulax* (Fig. 5D), o extensiones dorsales y ventrales como en *Anamobaea* (Figs. 1B, 3L, 5F, 13P), que se denominan extensiones basales dorsales y ventrales, respectivamente.

A lo largo del margen de la base de la corona se proyectan, en forma de "C" o en espiral (como en algunos *Sabellastarte* y *Eudistylia*), unos tentáculos llamados radiolos (Fig. 5A–C), cuyo número es altamente variable: desde sólo dos radiolos en *Terebrasabella* (Fig. 2C), o tres pares en *Caobangia* (Fig. 2D), *Euchonoides*, algunas especies de *Euchone* y *Fabriciinae* (Figs. 2A, 10C–D), hasta cientos de ellos en *Sabellastarte*. El margen externo o raquis de los radiolos (Fig. 3D), puede ser plano o curvo (e.g. *Sabella*, *Schizobranchia*). En *Acromegalomma*, el par más dorsal de radiolos es notablemente más largo y grueso que el resto (Fig. 4L). En contraste, en *Aracia*, el par de radiolos más dorsal es más corto que el resto, sus pínulas son el doble de largas que las de otros radiolos y esta modificación le permite incubar sacos de embriones (Fig. 11M). En general, cada radiolo contiene pínulas en cada uno de sus márgenes laterales (derecho-izquierdo) (Figs. 3A, 5A, K–L). Las pínulas tienen dos tipos de arreglo: "plumero" (Fig. 5G) y "copo de nieve" (Fig. 5H). En el primer arreglo, las pínulas de cada margen se originan al mismo nivel; es decir, en pares y es el tipo más común en Sabellinae (Fig. 5M). El segundo arreglo es común en *Euchonoides* y algunos *Euchone* y está presente en todos los fabriciinos; en este arreglo las pínulas a cada margen del raquis están alternadas (Fig. 5A). En general, las pínulas pueden tener la misma longitud a lo largo del radiolo, o ser más largas en la parte media del radiolo, o en el último tercio del radiolo.

En algunos géneros, los radiolos pueden estar unidos por una membrana basal (membrana palmada) que es transparente (Fig. 3D), delgada y muy frágil (Fig. 5C, I–J). En algunos géneros la membrana está bien desarrollada y puede extenderse hasta tres cuartas partes de la corona (Fig. 3D), lo que le da la apariencia de cono (e.g. *Amphicorina*, *Euchone*, *Notaulax*, *Myxicola*), mientras que en otros es muy corta y suele romperse con

facilidad (e.g. *Perkinsiana* y *Potamilla*). Los radiolos pueden tener extensiones radiolares que pueden ser: 1) extensiones laterales del epitelio, transparentes y frágiles, anchas o delgadas, continuas como en *Paradialychnone* (Figs. 3G, 5J, 6J, 12A, 14P, W), o discontinuas en algunos *Notaulax* y *Bispira*; o 2) extensiones sostenidas por un esqueleto cartilaginoso (algunas especies de *Bispira*). *Branchiomma*, por su parte, se caracteriza por tener radiolos con estilodos, que son proyecciones del epitelio (Figs. 3H, 5K, 13R–W). Los estilodos se distribuyen en pares, pueden ser cilíndricos o aplanados (Fig. 5K), simétricos o asimétricos (Fig. 13S), digitiformes (Fig. 13R), filiformes (Fig. 13W), foliosos (Fig. 13S), o en forma de lengua (Fig. 13T). Por otra parte, *Pseudobranchiomma* presenta extensiones radiolares, que son proyecciones poco conspicuas del epitelio (Fig. 5L), también distribuidos en pares, y pueden tener formas serradas o escalonadas (Fig. 12M).

En la mayoría de los sabélidos la punta de los radiolos es entera (Figs. 2A, 5L), pero en *Schizobranchia* es bifurcada (Fig. 5O), al igual que en los adultos de *Eudistylia*, aunque un estudio reciente demuestra que las bifurcaciones suelen estar asociadas a eventos de regeneración (Brown & Emler 2020), lo que explica por qué algunos ejemplares cuentan con radiolos bifurcados mientras que otros no. La forma y longitud de las puntas radiolares es muy variable, inclusive entre especies del mismo género. En *Claviramus* las puntas son foliáceas o acorazonadas (Fig. 2B) pero a menudo se encuentran enrolladas (Fig. 5M–N); en otros géneros, las puntas radiolares son filiformes y pueden ser tan largas como la corona, tal como ocurre en algunas especies de *Euchone* y *Amphicorina*. *Fabrisabella* y *Jasmineira* tienen una zona con puntos de ruptura especializados en los radiolos dorsales, cerca de la base de la corona radiolar, que se denomina zona de autotomía, de abscisión o de autoamputación (Figs. 3I, 12D–E) y funciona para la pérdida deliberada de apéndices en esos puntos de ruptura. Por ello, es común encontrar numerosos ejemplares en muestras de sedimentos cuyas coronas tienen un corte perfecto en los radiolos dorsales, cerca de la base de la corona (Fig. 12D–E); cuando esto sucede es muy factible que los ejemplares correspondan a *Jasmineira*.

En Sabellidae hay fotoreceptores, ocelos y

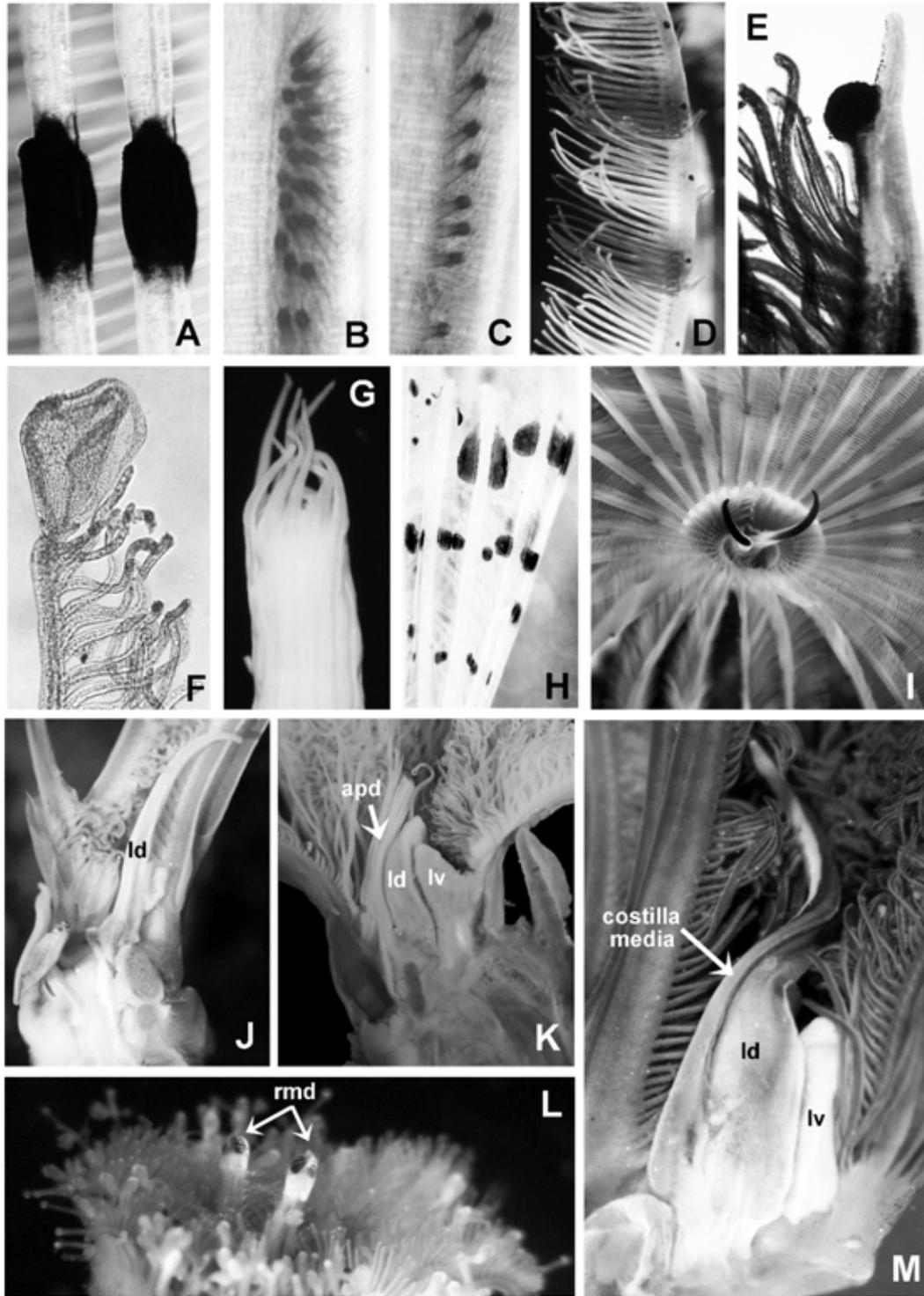


Figura 4. Ojos y estructuras internas de la corona radiolar. A) ojos compuestos pareados y pigmentación bandeada, B) ojos simples en grupo, C) ojos simples en hilera, D) ojos compuestos pareados (solo se muestra una hilera), E) ojos compuestos subdistales, F) puntas radiolares con extensiones foliosas, G) puntas radiolares filiformes, H) pigmentación radiolar (no manchas oculares), I) labios dorsales, J–K, M) estructuras internas de la corona, L) par de radiolos más dorsal notoriamente largo y equipado con ojos compuestos subdistales. A, I) *Bispira*, B–C) *Notaulax*, D) *Branchiomma*, E, L–M) *Acromegalomma*, F) *Claviramus*, G, J–K) *Chone*, H) *Dialychone*. Abreviaciones: *apd*= apéndices pinulares dorsales; *ld*= labio dorsal; *lv*= labio ventral; *rmd*= radiolos más dorsales. Fotos A, I: Leslie Harris.

ojos simples y compuestos. Los fotorreceptores son células sensoriales sensibles a la luz y son la unidad primaria en un sistema visual. Si los fotorreceptores están asociados a células pigmentarias para generar una sensibilidad direccional, estos se llaman ocelos y pueden tener lentes que varían en forma y número. Los ojos tienen el potencial de formar imágenes verdaderas. Los ojos simples se forman de un ocelo con muchos fotorreceptores que comparten una sola copa pigmentaria, mientras que los ojos compuestos se forman de varios ocelos agrupados y localizados en una sola matriz (Bok *et al.* 2016). Los ojos en Sabellidae no son homólogos y estos han surgido varias veces en la historia evolutiva y, como se verá párrafos más adelante, los ocelos u ojos no solo están presentes en la corona, sino también en el peristomio (ojos peristomiales) (Figs. 10F, 11G, M), en segmentos del tórax y abdomen (ojos interranciales) (Fig. 7F), e incluso en el pigidio (ojos pigidiales) (Fig. 9N–O).

Algunos géneros tienen ojos compuestos en los radiolos, aunque puede darse el caso de que no todas las especies de un género los presenten. Así, en *Acromegalomma* (todas las especies), *Myxicola* (algunas especies) y en *Stylomma* (excepto en *S. juani*), los ojos compuestos son subdistales (Figs. 4E, L, 6A, E, 13G–H). En *Pseudopotamilla* los ojos casi siempre están en la mitad basal de los radiolos, excepto en el par más dorsal, que carece de ellos (Figs. 5E, 6D). En algunas especies de *Bispira* (Fig. 6C), *Branchiomma* (Figs. 5K, 6B) (todas las especies) y *Pseudobranchiomma* (todas las especies) los ojos compuestos son pareados y se distribuyen a lo largo del radiolo (Figs. 4D, 13S). Sin embargo, en *Bispira*, los ojos a menudo se localizan sobre bandas fuertemente pigmentadas lo que dificulta su examinación (Fig. 4A). Otros géneros presentan ojos simples distribuidos en hileras (Figs. 4C, 6F) o en grupo (Figs. 4B, 6G) como en *Notaulax* o *Sabellomma*. Algunas especies pueden presentar manchas oculares o fotorreceptores en los radiolos, que a menudo tienden a confundirse con la pigmentación radiolar (Fig. 4H).

Dentro de la corona, en su base, se encuentran los labios dorsales y labios ventrales (Figs. 4H–K, M, 6H–I). Fabriciinae carece de labios ventrales aunque hay unos procesos reminiscentes parecidos a los labios ventrales (Fig. 10I), mientras que Sabellinae presenta ambos apéndices: labios dorsales y ventrales, excepto *Amphiglena*, *Euchonoides*, *Terebrasabella* y *Caobangia* que carecen

de labios ventrales. La forma y extensión de los labios dorsales varían enormemente, éstos pueden ser redondeados o pequeños, en forma de lóbulo, o triangulares, largos y erectos (Figs. 4H–K, M, 6H–I). Los labios dorsales en Sabellinae pueden presentar un eje medio, referido frecuentemente como costilla media o apéndice radiolar dorsal (Figs. 4M, 6I), que corre a su largo y su función es de soporte. Cuando el eje está presente, el labio dorsal forma una lamela lateral a cada lado del eje, cuya forma y longitud es variable entre los géneros.

Algunas especies pueden contar con apéndices pinulares dorsales que son pínulas modificadas (Figs. 4K, 6I) y/o apéndices radiolares ventrales, que son radiolos sin pínulas (Fig. 6L). Su número y longitud dependen de la talla del organismo, por lo que no se considera de importancia taxonómica, pero su presencia o ausencia sí. Los Fabriciinae pueden tener apéndices filamentosos ventrales, vascularizados (Fig. 10G, I–I') o no vascularizados como en *Pseudofabricia* (Fig. 10H–H'), ramificados como en *Augeneriella* (Fig. 10I–I') o no ramificados como en *Pseudofabriciella* (Fig. 10G) o *Pseudoaugeneriella*, y corazones radiolares ubicados en la base de la corona (Figs. 10G–H, J, 11A, K–L).

Los fabricínicos carecen de esqueleto radiolar (células cartilaginosas de soporte) y en sabelinos el esqueleto radiolar y pinular está formado por un número variable de células en sección transversal (Fig. 5A), pero en *Terebrasabella* y en *Euchonoides* el esqueleto parece estar reducido: la base de los radiolos tiene dos células en paralelo en sección transversal y luego sólo una hilera simple.

Bansella tiene espermatecas pigmentadas claramente visibles en los lóbulos radiolares. Los lóbulos radiolares adyacentes al margen ventral de los labios dorsales son muy anchos en *Raficiba*, se extienden hacia el ventrum de la corona, lo cual es un fenómeno raro en Fabriciinae (Fig. 11A).

Peristomio

El peristomio de los sabelidos tiene dos anillos, uno anterior y otro posterior, llamados anillo peristomial anterior y anillo peristomial posterior. Las diferencias del peristomio en Fabriciinae y en Sabellinae se esquematizan en la Fig. 6M–N y se describen a continuación:

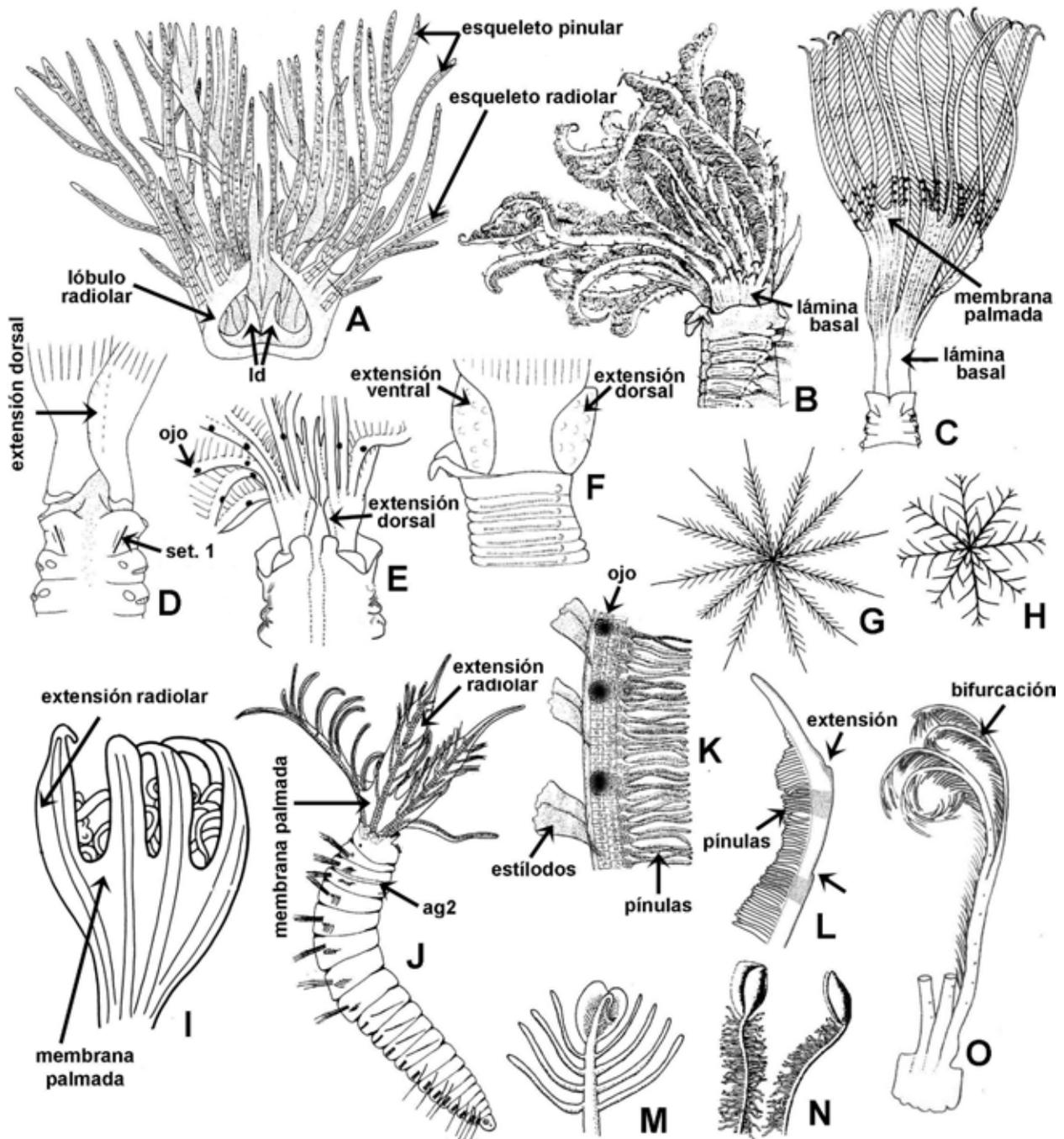


Figura 5. Estructuras de la corona. A) Lóbulos radiolares fusionados dorsalmente, B–C, I) coronas, D–F) extensiones de la base de la corona, G) patrón tipo plumero, H) patrón tipo copo de nieve, J) cuerpo entero, K–L, O) radiolos, M–N) puntas radiolares foliosas. Abreviaturas: ag2: anillo glandular en el setígero 2; lb: labio dorsal; set 1: setígero 1. Modificados de: A) *Euchone*: Cochrane (2002), B) *Branchiomma*: Rouse (2000), C) *Notaulax paucoculata*: Perkins (1984), D) *Notaulax californica*: Perkins (1984), E) *Pseudopotamilla*: Knight-Jones *et al.* (2017), F) *Anamobaea orstedii*: Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), G–H) Cochrane (2002), I) *Notaulax bahamensis*: Perkins (1984), J) *Amphicorina annea*: Rouse (1994), K) *Branchiomma*: Rioja (1923), L) *Pseudobranchiomma emersoni*: Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), M) *Claviramus*: Cochrane (2002), N) *Claviramus*: Grube (1863), O) *Schizobranchia*: Hartman (1969).

En Fabriciinae, el margen anterior del anillo peristomial anterior es muy variable, pudiendo ser: 1) un collar membranoso o, mejor dicho, collar del anillo peristomial anterior, que es una extensión del anillo anterior del peristomio (e.g. *Fabriciola*, *Manayunkia*, *Pseudofabriciola*) (Fig. 10D–F); 2) un lóbulo ventral ancho y triangular (e.g. *Augeneriella*, *Fabricia*, *Novafabricia*) (Figs. 10C, H', K, 11E), o 3) un lóbulo pequeño (e.g. *Fabricinuda*, *Brifacia*) (Fig. 11D). El anillo peristomial posterior es visible (Figs. 6M, 10D, H', K, 11G, M–N), pudiendo ser muy corto o tan largo como el anillo peristomial anterior. Sin embargo, la subfamilia no presenta el collar del anillo peristomial posterior como ocurre en Sabellinae (Fig. 6M).

En la mayoría de los géneros de Sabellinae no es evidente la división del peristomio en dos anillos, debido a que la anulación que divide el anillo peristomial anterior del anillo peristomial posterior, generalmente es interna, por lo que no es visible, o es parcialmente visible (Fig. 6N) (Fitzhugh, 1989). En cambio, en *Desdemonia*, *Amphiglena* y algunas especies de *Amphicorina*, ambos anillos son claramente visibles (Fig. 12A). El anillo peristomial anterior casi siempre se encuentra cubierto, ya sea total (Fig. 6O) o parcialmente (Fig. 6J–K) por una extensión del anillo peristomial posterior que indistintamente se le ha llamado collar, aunque es más adecuado referirse a ella como collar del anillo peristomial posterior (Fig. 3K). En algunas especies, el collar del anillo peristomial posterior es semi-transparente en ejemplares vivos, lo que permite visualizar el anillo peristomial anterior a través del epitelio (Fig. 3J); pero en ejemplares fijados tal división no es clara.

En los sabélinos el margen anterior del anillo peristomial anterior puede ser: 1) un lóbulo ventral ancho y redondeado (*Desdemonia*) (Fig. 6L); 2) un lóbulo ventral ancho, triangular, entero (Fig. 6J), bifido (Figs. 6K, 14C), o trifido (e.g. *Amphicorina*, *Chone*, *Sabella*) que puede, o no, estar expuesto sobre el margen anterior del collar del anillo peristomial posterior; 3) un borde somero o superficial (*Potamilla*); o 4) en algunos *Acromegalomma*, puede haber una carúncula central, justo arriba de la boca que es innervada directamente del ganglio cerebral (Fig. 13D, M). A diferencia de Fabriciinae, el collar del anillo peristomial posterior está presente en todos los sabélinos, excepto en *Caobangia*, *Desdemonia* y

Amphiglena (Fig. 12A), en los que el anillo peristomial posterior es semejante al de los fabricinos. En los casos en que el collar del anillo peristomial posterior está presente, su longitud es variable entre los géneros y en algunos el margen anterior puede ser más alto en la parte dorsal que en la ventral, o viceversa (Fig. 12A), o de la misma altura.

En algunos géneros que presentan un collar del anillo peristomial posterior bien desarrollado, también es común la presencia de sacos dorsales o bolsillos (Fig. 6O), que son huecos entre el collar y el dorso y pueden presentar márgenes enteros o incisos. Su extensión y grado de fusión con el surco fecal es de utilidad taxonómica en especies de *Acromegalomma*.

En Sabellinae, el margen anterior del collar del anillo peristomial posterior es casi siempre liso, salvo en algunas especies por ejemplo de *Amphicorina*, que puede ser crenulado (Fig. 5J).

Laonome y algunas especies de *Amphicorina*, presentan parches ciliados en la parte ventral del anillo peristomial posterior (Fig. 12B). Su forma y extensión es variable y aunque tal carácter no se ha considerado para fines taxonómicos, su inclusión en estudios filogenéticos podría dar una mejor resolución de los géneros e inclusive podría ayudar a distinguir entre especies del mismo género. Para observar tal estructura con microscopía de luz, es necesario teñir los ejemplares con verde de metilo. El área que ocupa la banda ciliada se tiñe menos que el resto del epitelio.

Hypsicomus presenta dos pares de lamelas accesorias en forma de orejas en el anillo peristomial anterior (Fig. 9C). Algunos Sabellinae presentan ojos en el anillo peristomial anterior – ojos peristomiales– (Fig. 11M). Todos los Fabriciinae presentan ojos peristomiales que pueden ser negros o rojos, aún en ejemplares preservados (Figs. 10F, 11G–H), y por tanto han sido empleados en las claves taxonómicas. Así, por ejemplo, *Rubifabriciola* presenta ojos peristomiales rojos (como los ojos pigidiales) aún después de fijados.

Algunos géneros presentan otolitos en el anillo peristomial anterior, como en *Chone* y *Panoumethus* (Fig. 9D). Su función es desconocida pero podrían ayudar en el balance y movimiento

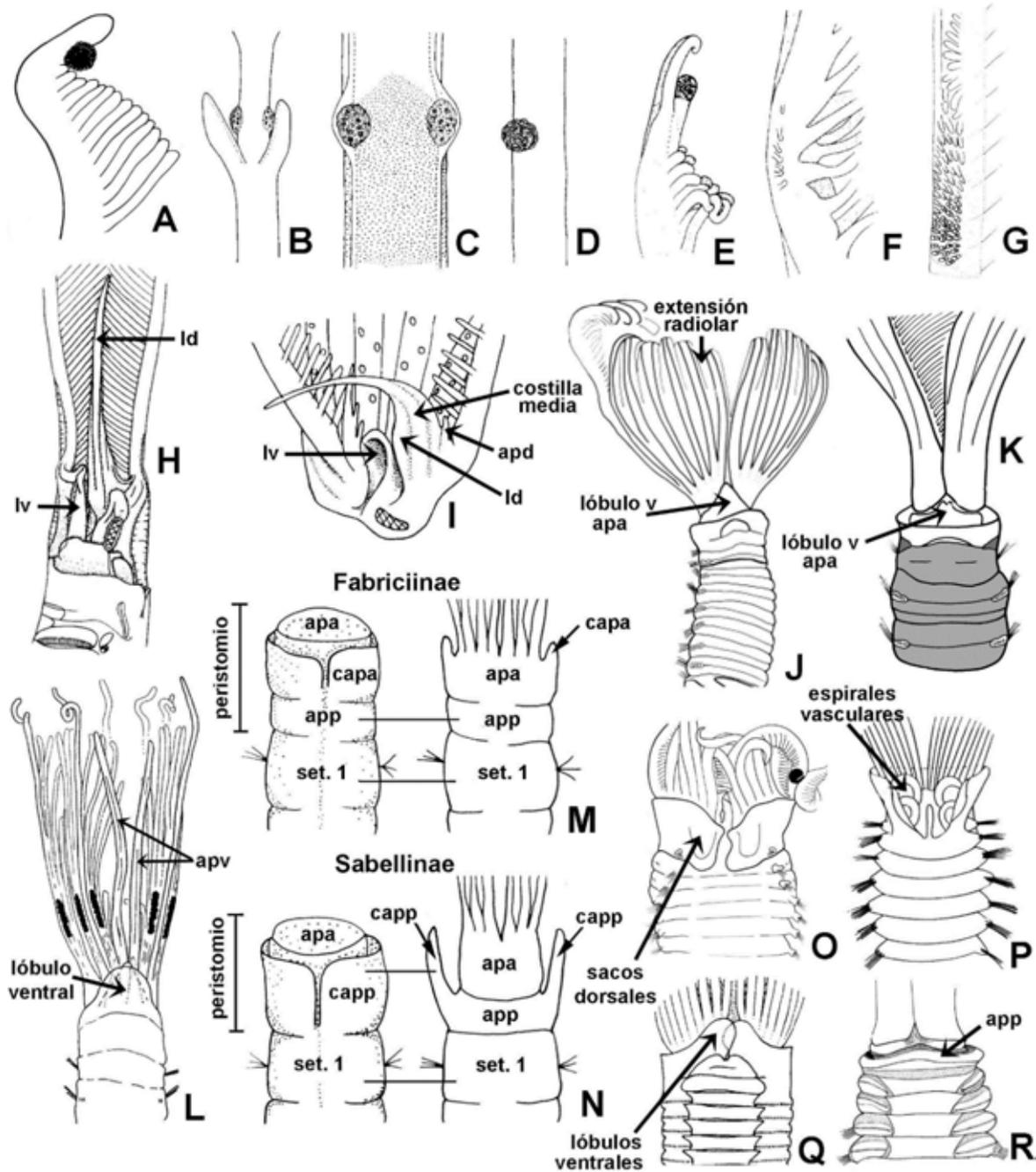


Figura 6. Estructuras de la corona y peristomio. A) Ojo subdistal, B–C) ojos pareados, D) ojo impar, E) ojo distal pedunculado, F) ojos en hilera, G) ojos en grupo, H–I) labios dorsales y ventrales en Sabellinae, J–K) lóbulo ventral expuesto, entero y bifurcado, respectivamente, L) lóbulo ventral del anillo peristomial anterior, M) división del peristomio en Fabriciinae, N) división del peristomio en Sabellinae, O) sacos dorsales del collar, P) espirales vasculares, Q) margen ventral del collar inciso, R) margen ventral del collar entero. Abreviaturas: apa: anillo peristomial anterior, apd: apéndice pinular dorsal, app: anillo peristomial posterior, apv: apéndices pinulares ventrales, capa: collar del anillo peristomial posterior, ld: labio dorsal, lv: labio ventral, set. 1: setígero 1, v: ventral. Modificados de: A, O) Tovar-Hernández & Carrera-Parra (2011), B–D) Knight-Jones & Ergen (1991), E) Knight-Jones & Perkins (1998), F–H, R) Perkins (1984), I) Knight-Jones (1983), J) Tovar-Hernández (2005), K) *Dialychone*: Tovar-Hernández *et al.* (2007), L) Banse (1957), M–N) Cochrane (2002), P) Hartman (1969), Q) Knight-Jones (1983), R) Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006).

de los gusanos, *Fabrisabella* y *Euchone* presentan espirales vasculares dorsales en el anillo peristomial anterior (Figs. 6P, 14I–J), cuya función es aún desconocida, pero podrían ser estatocistos verdaderos. Varios géneros de Sabellinae tienen un cojinete ventral en el collar del anillo peristomial posterior, comúnmente llamado cojinete ventral del collar (Figs. 2E, 6Q), cuya forma y grado de desarrollo son de utilidad en sistemática. Algunos sabelinos presentan sacos ventrales o "sacos de arena" como *Anamobaea*, *Bispira*, *Branchiomma*, *Sabella*, *Sabellastarte* y *Stylomma* (Fig. 9B), que pueden estar expuestos o no, fuera de la corona.

En Sabellinae, el anillo peristomial posterior porta al setífero 1 (setífero del collar). Este setífero puede formar un círculo compacto del que emergen las setas como en *Hypsicomus* (Fig. 9E), o puede formar un setífero largo y alineado, como en *Panousea* y *Notaulax* (Fig. 9F). En *Notaulax*, este setífero también puede ser en forma de C, C-invertida, J, o diagonal, pero siempre largo. En todos los Sabellidae el setífero 1 sólo presenta notosetas limbadas (Fig. 8U) y carece de uncinos.

Tórax

El tórax tiene un número variable de segmentos, regularmente ocho, pero algunos géneros presentan cuatro como en *Pseudobranchiomma*, 12 en *Amphiglena*, más de 20 en *Perkinsiana*, o hasta 74 en *Anamobaea*. No obstante, el número de segmentos puede ser variable en una misma especie y algunas veces está asociado a fenómenos de regeneración, por lo que actualmente no se considera un carácter taxonómico. En *Euchonoides* es notoria la presencia del tercer segmento torácico alargado (Fig. 14J).

En Sabellinae y Fabriciinae, desde el setífero 2 y segmentos siguientes cuentan con setas (Fig. 7I) y uncinos (Fig. 7H), mismos que el gusano utiliza como apoyo para retraerse en el interior del tubo, fijando los uncinos a la pared interior del tubo. Las setas se localizan en el notópodo, mientras que los uncinos en el neurópodo, estos últimos se agrupan como tori (torus en singular) (Figs. 2F, 7F, 8A–B).

Las notosetas torácicas forman generalmente dos grupos: superior e inferior (Figs. 7I, 8A–B). En Fabriciinae las setas inferiores de todos los setíferos son largas, limbadas pero con el limbo muy delgado (Fig. 10L), o reemplazadas en

algunos setíferos por setas pseudo-espatuladas (Figs. 8O–O', 10M) o limbadas con el limbo ancho (Fig. 8U'). En Sabellinae, las notosetas torácicas inferiores pueden formar un grupo anterior, uno posterior o ambos (Fig. 8A). Las setas contenidas en dichos grupos pueden ser de diferente forma (bajo microscopio): limbadas, con el limbo delgado (Fig. 8U) o ancho (Fig. 8U'); tipo espina (Fig. 8Y); paleadas con o sin mucrón (extension distal tipo aguja que puede ser lisa o serrada) (Fig. 8V–V'); en forma de bayoneta (Fig. 8S); y setas acompañantes que se ubican justo delante de la hilera de uncinos (Fig. 8A). Las setas acompañantes presentan una membrana en forma de gota, ya sea simétrica o asimétrica (Fig. 8P–Q'). En *Glomerula*, las setas acompañantes son en forma de gancho (Fig. 8P–P') y en *Parasabella* la membrana de las setas acompañantes es muy fina, como aguja (Fig. 8R). En ejemplares de gran talla (+4 cm), la presencia de setas acompañantes es fácilmente detectable a simple vista en cada torus torácico, ya que forman una hilera de puntos anterior y paralela a la hilera de uncinos (Fig. 8A). Por el contrario, la membrana de las setas acompañantes es difícil de observar debido a la posición en que son montadas en el portaobjetos y también porque se rompen con facilidad. En algunos sabelidos como *Acromegalomma* o *Branchiomma*, las setas emergen de unos lóbulos cónicos que asemejan mucho a los parápodos de los poliquetos errantes, incluso presentan lóbulos pre-setales y post-setales bien desarrollados, mientras que, en la gran mayoría, las setas parecen emerger directamente del tegumento.

En Fabriciinae los uncinos torácicos son aciculares (forma de acícula), con un pecho delgado y manubrios largos, con capucha (Fig. 8C); en cambio, en los Sabellinae los uncinos del tórax están dentro de un torus. Los tori pueden ser cortos o largos, y pueden estar o no, en contacto con los cojinetes ventrales. Los uncinos en Sabellinae pueden ser aciculares sin capucha (Fig. 8L), aviculares (en forma de pato) (Fig. 8F–G, K) o palmados (Fig. 8J–J'). *Terebrasabella* presenta una combinación única de los tres tipos de uncinos en el tórax: aviculares, aciculares y palmados (Fig. 8G, J–J', L). En *Potaspina*, los uncinos torácicos de los setíferos 5–7 son reemplazados por espinas (Fig. 8T). En ambas subfamilias, los uncinos están equipados con varias hileras de dientes sobre el diente principal (Fig. 8F–G, K–L); sin embargo, su número, tamaño, distribución y extensión sobre el

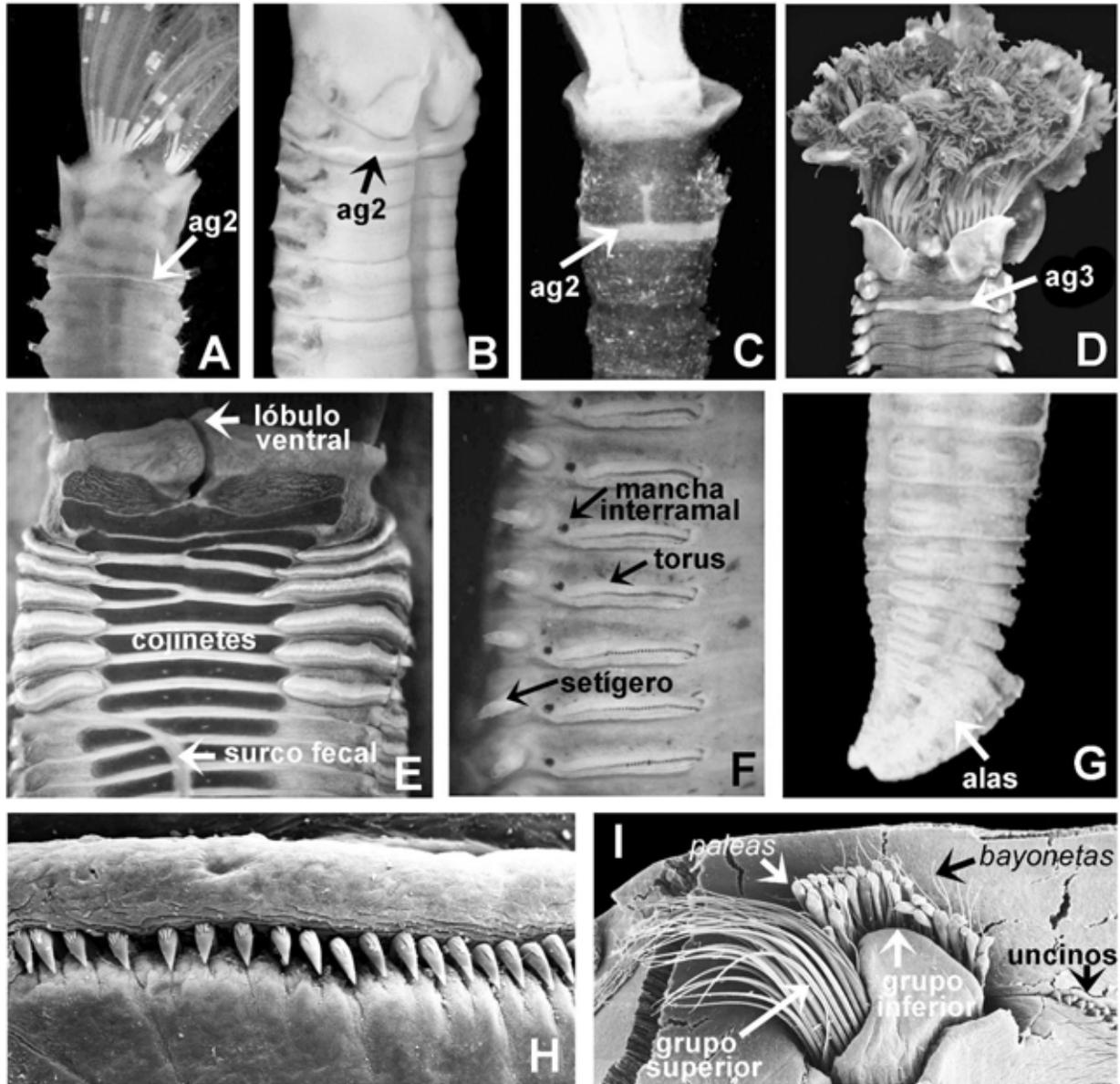


Figura 7. Estructuras del tórax, abdomen y setas. A–C) Anillo glandular en el setífero 2, D) anillo glandular en el setífero 3, E) tórax en vista ventral, F) setíferos abdominales, G) depresión pre-pigial, H) uncinos, I) notópodo torácico. A) *Paradialychone paramollis*, B, G) *Euchone* sp., C) *Dialychone trilineata*, D) *Acromegalomma coloratum*, E–F) *Sabellastarte magnifica*, H–I) *Chone*. Abreviaciones: ag2= anillo glandular en el setífero 2; ag3= anillo glandular en el setífero 3. Foto A: Leslie Harris.

diente principal es muy variable, y se recomienda observarlos tanto en vista lateral como en vista frontal.

Algunos géneros presentan un anillo glandular en el setífero 2 (Figs. 5J, 7A–C), como *Amphicorina*, *Chone* y géneros cercanos, *Myxicola*, *Panousea*, *Potamethus* y *Panoumethus* (Fig. 9D). En

algunas especies dicho anillo es muy delgado y homogéneo todo alrededor, pero en otras, particularmente en especies de los géneros *Dialychone* y *Paradialychone*, el anillo puede ser muy ancho en la parte dorsal, lateral o ventral, como en *D. veleronis* (Tovar-Hernández, 2007), que tiene una forma peculiar como lentes de sol (Fig. 9A). Algunas especies de *Acromegalomma* presentan un

anillo en el segundo o tercer segmento, como *A. coloratum* (Chamberlin, 1919) (Fig. 7D); *Parafabricia ventricingulata* Fitzhugh, 1992, presenta un anillo glandular en el setífero 5; en *Bispira paraporifera* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006, el tórax presenta un epitelio esponjoso prominente en la parte dorsal (Fig. 13Q). Algunos géneros tienen cojinetes ventrales glandulares bien desarrollados como *Acromegalomma* (Fig. 7E), *Claviramus* (Fig. 2B), *Branchiomma* (Fig. 2E), *Euchone* y *Euchoneira*, mientras que en otros, el epitelio puede ser completa o parcialmente glandular. En géneros cuyos cojinetes ventrales glandulares están presentes, el grado de desarrollo y si están divididos o no en cada segmento, pueden ser de utilidad sistemática. Los géneros *Bispira*, *Branchiomma*, *Pseudobranchiomma*, *Sabellastarte* y *Stylomma*, y algunas especies de *Acromegalomma*, presentan ojos simples entre el notópodo y el neurópodo, referidos como ojos interramales en todos los segmentos del tórax (Figs. 2E–F, 7F).

Abdomen

El abdomen, al igual que el tórax, está formado por un número variable de segmentos: desde dos segmentos en *Brandtika* hasta cuatro en otros Fabriciinae (Figs. 2A, 10C–D), o en algunos casos hasta más de 100 en Sabellinae (e.g. *Sabella*). En el abdomen, la posición de setas y uncinos se invierte con respecto al tórax, los notópodos tienen uncinos y los neurópodos setas (Fig. 2F, 8A–B). En Fabriciinae las setas son limbadas, con el limbo delgado y muy alargadas (Fig. 10L), mientras que los uncinos son generalmente en forma de raspadores de hielo (Fig. 10D). En Sabellinae los fascículos neurosetales se presentan en un grupo anterior, en uno posterior, o ambos: los uncinos abdominales pueden ser como raspadores de hielo con pechos poco desarrollados (*Desdemonia*, *Amphicorina*) (Fig. 8E, H) o con manubrios bien desarrollados (*Caobangia*), o aviculares con pechos expandidos (Fig. 4K) o reducidos (Fig. 8I) y manubrios ausentes (*Laonome*) (Fig. 8M–N) o presentes (Fig. 8K). En *Myxicola*, los tori abdominales forman cinturones completos alrededor del cuerpo (Fig. 12C). En *Sabellonga*, los uncinos abdominales de los últimos cinco setíferos son reemplazados por espinas aciculares falcadas (Fig. 8T).

Echinofabricia presenta espículas epidérmicas que están presentes en todo el cuerpo,

pero son más notorias en el abdomen. Éstas son secretadas por las células epidérmicas del fabricino, su papel no es claro aún, pero podrían ser de defensa (Huang *et al.* 2011).

Bispira, *Branchiomma*, *Pseudobranchiomma*, *Sabella*, *Sabellastarte* y *Stylomma*, y algunas especies de *Acromegalomma* y *Parasabella* presentan ojos simples interramales entre el notópodo y el neurópodo en todos los segmentos del abdomen (Figs. 2A–B, 8B), cuyo tamaño decrece paulatinamente hacia la región posterior.

Algunos miembros de *Dialychone* y *Euchone* tienen anillos glandulares en los segmentos del abdomen anterior, similares a los presentes en el segundo segmento torácico (Fig. 9A). En *Euchonoides* hay un cinturón grueso y oblicuo en el tercer setífero abdominal, muy parecido al clitelo de las lombrices de tierra (Fig. 14J).

La región posterior en algunos sabélidos (e.g. *Euchone*, *Euchonoides*, *Dialychone*, *Laonome* y *Paradialychone*) sufre una depresión pre-pigidial dorsoventral, tradicionalmente referida como depresión anal, misma que puede ser simple (Fig. 9I) o tener alas laterales (Figs. 7G, 9J, 14F). El número de segmentos que forma esta depresión pre-pigidial ha sido de utilidad para reconocer especies. Algunas especies presentan una banda glandular longitudinal en la región posterior del abdomen. En ejemplares preservados la banda es desapercibida; sin embargo, con tinción con verde de metilo, la banda se percibe blancuzca. En la gran mayoría de los sabélinos, las setas de la región posterior son hasta dos veces más largas que las del abdomen anterior y se encuentran dirigidas anteriormente.

Pigidio y apertura anal

El pigidio es terminal y porta el ano, por lo general forma un lóbulo semi-esférico o triangular (Fig. 9A, I–O), aunque en algunas especies éste puede ser bilobulado, tetra-lobulado (Fig. 9M), presentar papilas anales (Fig. 9K), un cirro anal (Fig. 9L) y/u ojos (Fig. 9N–O). En *Caobangia*, la apertura anal es inicial o anterior; es decir, desemboca dorsalmente en la región anterior del tórax (Fig. 2D); este es un género perforador de moluscos de agua dulce, por lo que posiblemente esta modificación es una adaptación a su estilo de vida como simbiote.

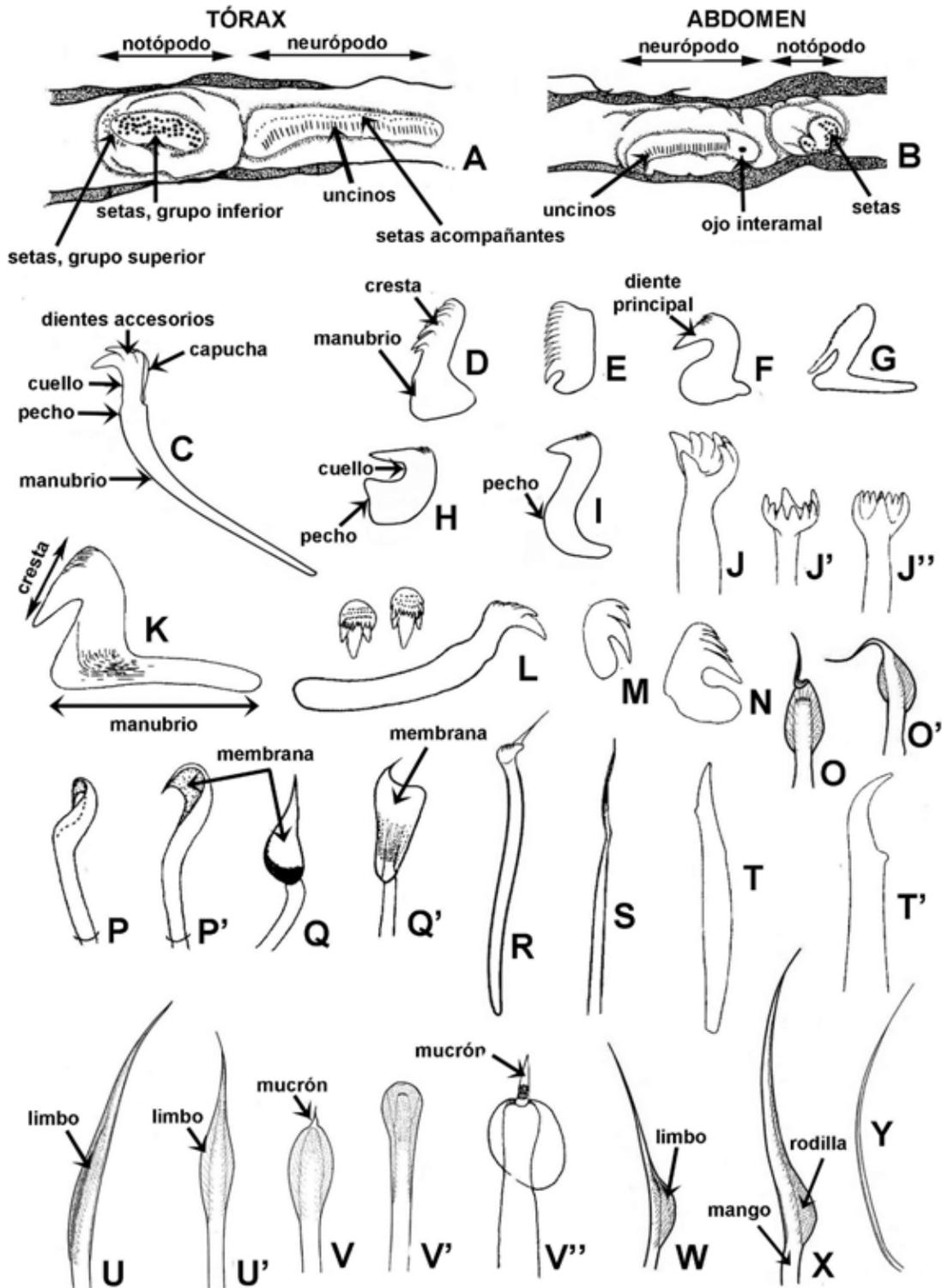


Figura 8. Distribución y diversidad de setas y uncini. A) Distribución de las setas en el tórax, B) distribución de las setas en el abdomen, C, L) uncini aciculares, D-E) uncini raspadores de hielo, F-I, K, M-N) uncini aviculares, J) uncini palmados, O-O') pseudo-espátulas, P-R) setas acompañantes, S) bayoneta, T-T') espinas, U-U', W-X) setas limbadas, V-V'') setas paleadas, Y) seta tipo aguja. Modificados de: A-F, H-I, K, O-S, U-Y: Fitzhugh (1989), G, L: *Terebrasabella*: Fitzhugh & Rouse (1999), J-J'': *Caobangia*: Jones (1974), M-N: Fitzhugh (2002), P-P': *Glomerula*: Perkins (1991), T-T': *Potaspina* y *Sabellonga*: Hartman (1969).

Claves de identificación

La clave contiene todos los géneros de Sabellidae y no sólo los registrados en América tropical pues se espera que permita a los usuarios llegar a una aproximación más precisa. En aquellos casos en los que algún género esté representado por una sola especie, ésta es incorporada en la clave a los géneros, mientras que la clave para las especies en los géneros con más de una especie, se presenta en orden alfabético.

Después de cada especie se encuentra una o varias letras entre paréntesis, que indican la región o regiones en las que ha sido registrada: **B**: costa occidental de la península de Baja California, **C**: Caribe (mar Caribe hasta el norte de Brasil), **G**: golfo de México (incluye la costa de Alabama, Mississippi, Louisiana, Texas y el territorio mexicano hasta Puerto Progreso Yucatán), **P**: Pacífico oriental tropical (desde el golfo de California hasta el norte de Perú, incluyendo la zona insular). En algunas especies se incluyen comentarios particulares que están señalados con un exponente.

Clave a subfamilias de Sabellidae

- 1** Lóbulos radiolares separados; gusanos usualmente pequeños (~1 mm, rara vez 1 cm); abdomen con 2–4 segmentos (Figs. 2A, 10C–D); 2–3 pares de radiolos (Fig. 2A); con corazones radiolares (Figs. 10G–H, J, 11A, K–L); radiolos sin esqueleto Fabriciinae Rioja, 1923
- Lóbulos radiolares fusionados dorsalmente (Fig. 5A); gusanos de talla variable (~1 mm hasta 45 cm); segmentos abdominales numerosos (Figs. 2B, 5J, 9A) excepto *Terebrasabella* (tres segmentos, Fig. 2C); pares de radiolos numerosos (Figs. 2B, 5B–C) excepto *Terebrasabella* (dos pares, Fig. 2C), *Euchonoides* y *Caobangia* (tres pares, Fig. 2D); sin corazones radiolares; radiolos con esqueleto (células cartilaginosas en una, dos, o más hileras) (Fig. 5A) Sabellinae Latreille, 1825

Clave a géneros de Fabriciinae de América tropical¹
(modificada de Fitzhugh 1998 y 2001)

- 1** Corona radiolar con dos pares de radiolos **2**
– Corona radiolar con tres pares de radiolos **3**
- 2(1)** Tres setíferos abdominales (Fig. 10D); uncinos torácicos con dientes que disminuyen gradualmente su tamaño distalmente (Fig. 10A) *Manayunkia* Leidy, 1859
– Dos setíferos abdominales; uncinos torácicos con un diente más grande fuera de la línea media, y seguido por una serie de dientes pequeños hacia la parte distal (Fig. 6B) *Monroika* Hartman, 1951
- 3(1)** Collar del anillo peristomial con un lóbulo bien desarrollado y alto, márgenes laterales y dorsal más bajos (Fig. 10C) **4**
– Collar del anillo peristomial anterior con una membrana homogénea, de la misma altura todo alrededor (Fig. 10D–F) **14**
- 4(3)** Con apéndices filamentosos ventrales (Fig. 10G) **5**
– Sin apéndices filamentosos ventrales **9**
- 5(4)** Apéndices filamentosos ventrales no vascularizados (Fig. 10H–H') *Pseudofabricia* Cantone, 1972
– Apéndices filamentosos ventrales vascularizados (Fig. 10G, I) **6**

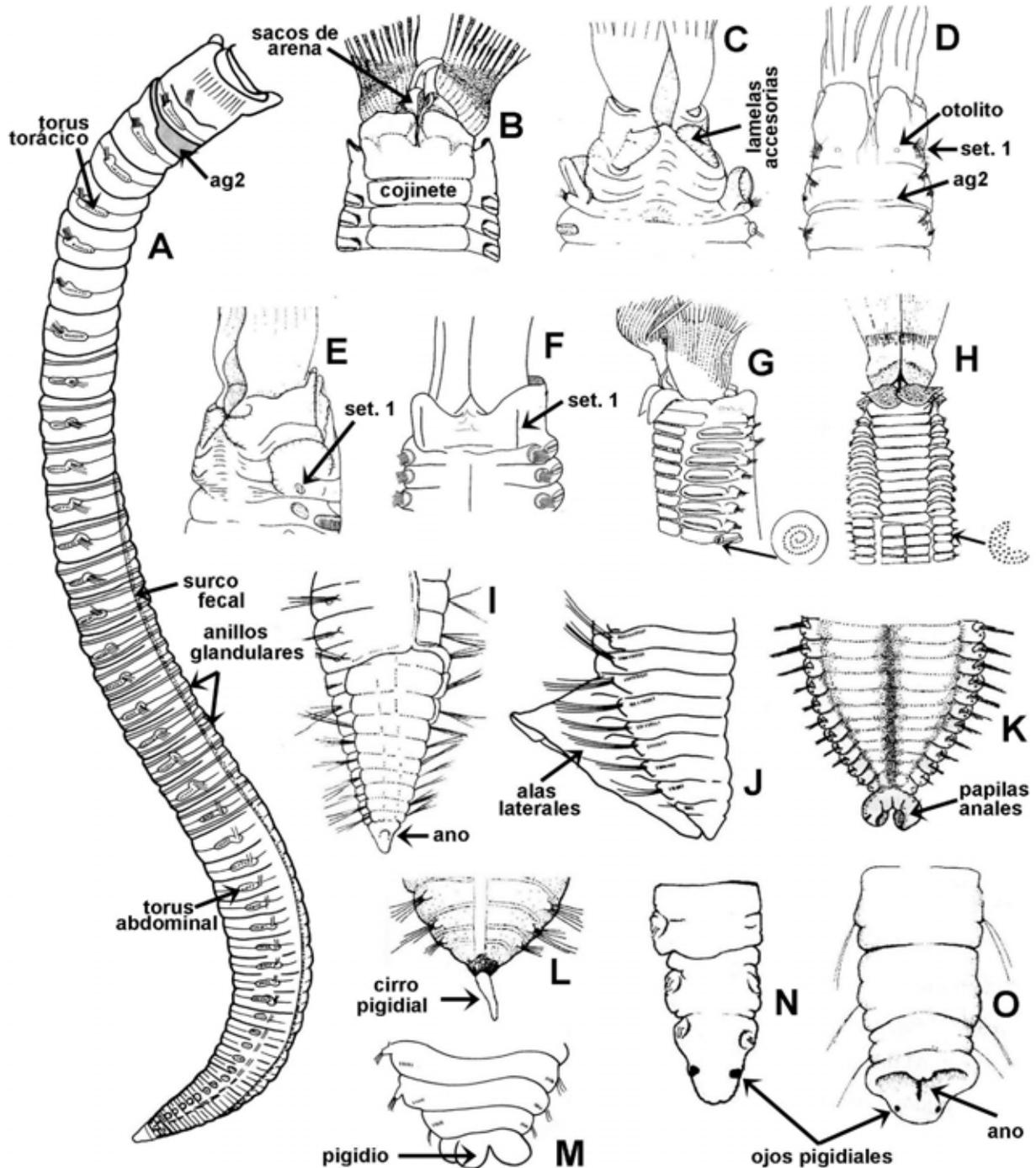


Figura 9. Estructuras corporales. A) Anillo glandular en el setígero 2 y anillos glandulares en el abdomen, B) sacos ventrales (sacos de arena), C) lamelas accesorias, D) otolito, E-F) forma del setígero 1, G) distribución de setas en espiral, H) distribución de setas en forma de "C", I) depresión pre-pigidial simple, J) depresión pigidial con alas laterales, K) papilas anales, L) cirro pigidial, M) pigidio tetra-lobulado, N-O) ojos pigidiales. Abreviaturas: ag2: anillo glandular en el setígero 2, set. 1: setígero 1. Modificados de: A) *Dialychone*: Tovar-Hernández (2007), B) *Bispira*: Knight-Jones & Perkins (1998), C, E) *Hypsicomus*: Perkins (1984), D) *Panoumethus*: Fitzhugh (2002), F) *Notaulax midoculi*: Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), G-H) *Sabella* y *Bispira*: Knight-Jones & Perkins (1998), I) *Euchone*: Hartman (1969), J) *Euchone*: Banse (1972), K) *Sabella*: Nicol (1931), L) *Chone*: Southern (1914), M) *Bispira*: Tovar-Hernández & Pineda-Vera (2008), N) *Fabricia*: Fitzhugh (1989), O) *Pseudofabriciola*: Fitzhugh et al. (1994).

- 6(5)** Apéndices filamentosos ventrales ramificados (Fig. 10I–I') ... *Augeneriella* Banse, 1957
 uncinos abdominales con manubrio dos veces más largo que la región dentada (Fig. 7B); notosetas torácicas inferiores pseudo-espatuladas en los setíferos 3–6 (Fig. 10M)
 *A. hummelincki* Banse, 1957 (C)
 – Apéndices filamentosos ventrales no ramificados (Fig. 10H–H') 7
- 7(6)** Ojos peristomiales y pigidiales negros en ejemplares vivos y preservados ...
Pseudoaugeneriella Fitzhugh, 1998 ... collar con un lóbulo ventral cuadrangular; uncinos abdominales con manubrio 1.5 más largo que la región dentada
 *P. spongicola* Giangrande, Licciano & Gambi, 2007 (C)
 – Ojos peristomiales y pigidiales rojos, o ausentes 8
- 8(7)** Ojos peristomiales y pigidiales rojos en ejemplares vivos, ausentes en ejemplares preservados; superficie corporal con espículas notorias en casi toda su superficie ...
Echinofabricia Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011 abdomen con cuatro segmentos; uncinos torácicos con dientes pequeños de tamaño similar
 *E. goodhartorum* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011 (C)
 – Ojos peristomiales y pigidiales rojos tanto en ejemplares vivos como preservados; superficie corporal sin espículas ... *Rubifabriciola* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011 ...
 notosetas torácicas inferiores con limbos anchos en los setíferos 2–8; collar del anillo peristomial anterior con una depresión redondeada en la región proximal
 *R. flammula* (Rouse, 1993) (C)
- 9(4)** Labios dorsales bien desarrollados, triangulares y distintos del radiolo dorsal (Fig. 10J) 10
 – Labios dorsales poco desarrollados, bajos, fusionados con la pínula más proximal del radiolo dorsal (Fig. 10K) ... *Novafabricia* Fitzhugh, 1990 ... manubrio de los uncinos abdominales dos veces más largo que la región dentada (Fig. 7B); collar indistinto dorsalmente, separado por el surco fecal *N. infratorquata* (Fitzhugh, 1983) (C)
- 10(9)** Neurosetas torácicas inferiores sólo incluyen setas con limbos delgados en todos los setíferos (Fig. 10L); espermateca pigmentada en los lóbulos radiolares
 *Bansella* Fitzhugh, 2010
 – Neurosetas torácicas inferiores pseudo-espatuladas (Fig. 10M); sin espermateca pigmentada en los lóbulos radiolares 11
- 11(10)** Neurosetas torácicas inferiores pseudo-espatuladas en los setíferos 3–7; lóbulos radiolares adyacentes al margen ventral de los labios dorsales delgados, no se extienden hacia la zona ventral de la corona (Fig. 10J) 12
 – Neurosetas torácicas inferiores pseudo-espatuladas en los setíferos 2–8; lóbulos radiolares adyacentes al margen ventral de los labios dorsales muy anchos, se extienden hacia la zona ventral de la corona (Fig. 11A, indicado con flechas) *Raficiba* Fitzhugh, 2001
- 12(11)** Uncinos abdominales con manubrios por lo menos dos veces más largos que la región dentada (Fig. 11B) *Fabricia* Blainville, 1828
 – Uncinos abdominales con manubrios de la misma longitud que la región dentada (Fig. 11C) 13
- 13(12)** Lóbulo ventral del collar del anillo peristomial anterior bajo y triangular (Fig. 11D) ..
 *Brifacia* Fitzhugh, 1998
 – Lóbulo ventral del collar del anillo peristomial anterior redondeado, tan ancho como largo (Fig. 11E) *Parafabricia* Fitzhugh, 1992

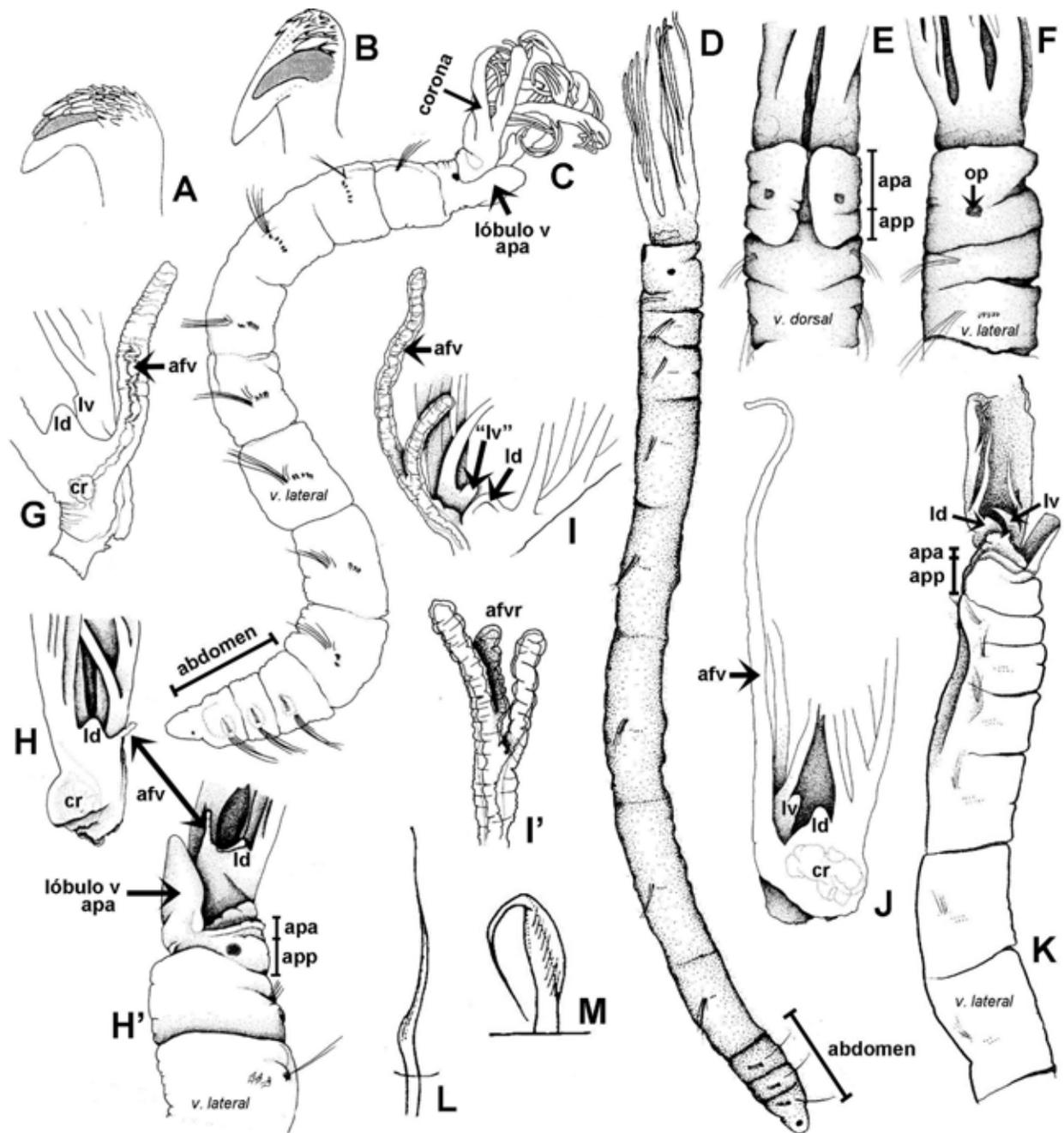


Figura 10. Características morfológicas de Fabriciinae. A–B) Dentición uncinos torácicos, C–D) cuerpos enteros, E–F) collar membranoso, G) apéndice filamentoso vascularizado, H–H') apéndice filamentoso ventral no vascularizado, I–I') apéndice filamentoso ventral vascularizado y ramificado, J) labios dorsal y ventral bien desarrollados, K) labio dorsal poco desarrollado. Abreviaturas: afv: apéndice filamentoso ventral, afvr: apéndice filamentoso ventral ramificado, apa: anillo peristomial anterior, app: anillo peristomial posterior, cr: corazón radiolar, ld: labio dorsal, lv: labio ventral, op: ojo peristomial, v: ventral. Modificados de: A) *Manayunkia*: Fitzhugh (1998), B) *Monroika*: Fitzhugh (1998), C) *Raficiba*: Fitzhugh (2001), D–F, J) *Fabriciola*: Fitzhugh (1999), G) *Pseudofabriciola*: Fitzhugh (2002), H–H') *Pseudofabricia*: Fitzhugh (1995), I–I') *Augeneriella hummelincki*: Fitzhugh (1990), K) *Novafabricia*: Fitzhugh (1993), L) *Bansella*: Fitzhugh (2010), M) *Novafabricia*: Fitzhugh (1998).

- 14(3)** Collar del anillo peristomial anterior con lóbulos cónicos alargados a cada lado de la línea medio-dorsal (Fig. 11F, J); neurosetas torácicas inferiores pseudo-espatuladas en los setíferos 3–8 *Fabricinuda* Fitzhugh, 1990
 – Collar del anillo peristomial anterior sin lóbulos cónicos alargados a cada lado de la línea medio-dorsal **15**
- 15(14)** Collar del anillo peristomial anterior incompleto medio-dorsalmente (Fig. 10E); con apéndices filamentosos ventrales no vascularizados *Fabriciola* Friedrich, 1939
 – Collar del anillo peristomial anterior completo medio-dorsalmente (algunas especies con una pequeña incisión en el margen del collar (Fig. 11G) o con la superficie medio-dorsal con un surco longitudinal); apéndices filamentosos ventrales cuando están presentes son vascularizados *Pseudofabriciola* Fitzhugh, 1990

Comentario

- 1) No incluye a *Brandtika* Jones, 1974, pues de acuerdo con Fitzhugh (2001) los ejemplares tipo se encuentran mal preservados y tanto la corona radiolar como el collar del anillo peristomial anterior no fueron descritos adecuadamente. El género tampoco fue incluido en los estudios de Fitzhugh (2010) y Huang *et al.* (2011).

Clave para las especies de Fabriciinae de América tropical

Fabricinuda Fitzhugh, 1990

- 1** Corona radiolar desplazada dorsalmente (Fig. 11H) **2**
 – Corona radiolar no desplazada dorsalmente **3**
- 2(1)** Con apéndices filamentosos ventrales vascularizados; con labios dorsales
 *F. rosaelenae* López & Rodríguez, 2008 (C)
 – Sin apéndices filamentosos ventrales vascularizados; sin labios dorsales
 *F. trilobata* (Fitzhugh, 1983) (C)
- 3(1)** Anillo peristomial anterior sin lóbulos digitados en la región medio-dorsal (Fig. 11I)
 *F. limnicola* (Hartman, 1951) (P, B)
 – Anillo peristomial anterior con dos lóbulos digitados en la región medio-dorsal (Fig. 11J)
 *F. pseudocollaris* Fitzhugh, 1990 (C)

Pseudofabriciola Fitzhugh, 1990

- 1** Con apéndice filamentosos ventral vascularizado; labios dorsales distintivos (lóbulo pronunciado entre el apéndice filamentosos ventral y la pínula basal del radiolo dorsal); margen anterior del anillo peristomial anterior ligeramente más alto ventralmente (Fig. 11G) *P. quasiincisura* Fitzhugh, 1996 (C)
 – Sin apéndice filamentosos ventral; labios dorsales indistintos (lóbulo poco pronunciado debajo de la pínula basal del radiolo dorsal) **2**
- 2(1)** Anillo peristomial anterior con una estructura cónica grande, dorsal a la boca (Fig. 11M); uncinos abdominales con manubrio 2.5 veces más largo que la región dentada
 *P. sofla* Fitzhugh, 1996 (C)
 – Anillo peristomial anterior sin estructura cónica (Fig. 11N); uncinos abdominales con manubrio tan largo como la región dentada *P. longa* Fitzhugh, 1990 (C)

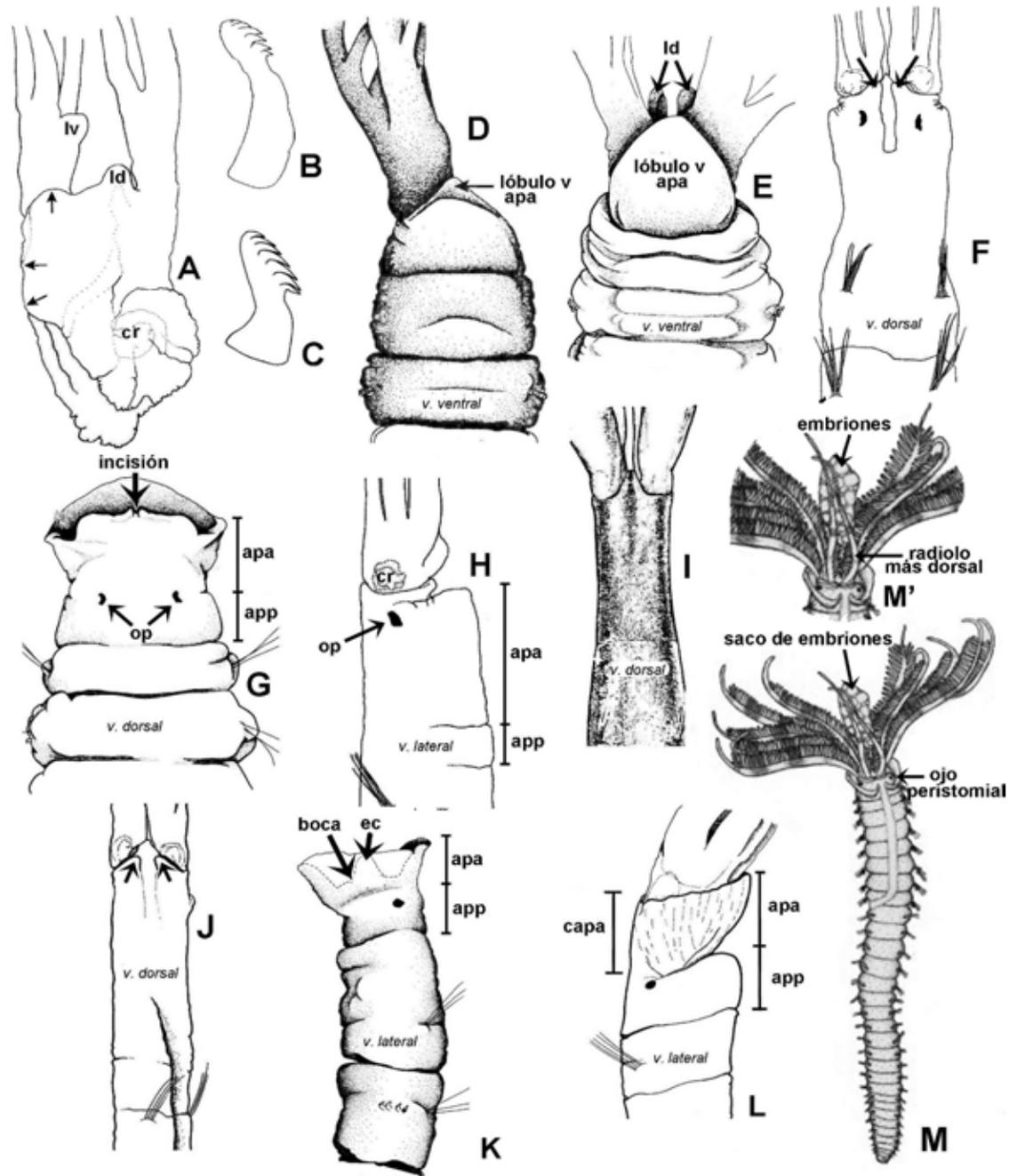


Figura 11. Características morfológicas de Fabriciinae y Aracia. A) Lóbulos radiolares desplazados hacia la parte ventral, B) uncinos abdominales con manubrios largos, C) uncinos abdominales con manubrios cortos, D-E) lóbulo ventral del anillo peristomial anterior, F) lóbulos cónicos del collar, G) incisión dorsal del collar, H) corona radiolar desplazada dorsalmente, I) anillo peristomial anterior sin lóbulos digitados, J) anillo peristomial anterior con lóbulos digitados, K) estructura cónica del anillo peristomial anterior, L) anillo peristomial anterior sin estructura cónica, M) cuerpo de *Aracia*, M') detalle del saco de embriones y radiolo modificado. Abreviaturas: afv: apéndice filamentoso ventral, apa: anillo peristomial anterior, app: anillo peristomial posterior, capa: collar del anillo peristomial anterior, cr: corazón radiolar, ec: estructura cónica, ld: labio dorsal, lv: labio ventral, op: ojo peristomial, pd: pínula desplazada, p1: pínula del radiolo más dorsal, p2: pínula del radiolo más ventral, v: ventral. Modificados de: A) Fitzhugh (2001), B, F, H) Fitzhugh (1983), C, J) Fitzhugh (1990), D) Fitzhugh (1998), E) Fitzhugh (1992), G, K) Fitzhugh (1996), I) Hartman (1969), L) Fitzhugh (1990), M) Nogueira *et al.* (2004).

Clave a géneros de Sabellinae

(modificada de Tovar-Hernández 2010)

- 1** Tórax sin tori (uncinos); apertura anal inicial en la región anterior del tórax, en la parte dorsal (Fig. 2D); perforadores de conchas de moluscos de agua dulce *Caobangia* Giard, 1863
- Tórax con tori (uncinos) (Figs. 2E, 8A); apertura anal terminal: en el último segmento abdominal; es decir, en el pigidio (Figs. 2B, 9I); perforadores de conchas de moluscos marinos o en cualquier otro hábitat **2**
- 2(1)** Con un anillo glandular en el setífero 2 (Figs. 5J, 7A–C, 9A, D); uncinos torácicos sólo aciculares (Fig. 8C) **3**
- Sin un anillo glandular en el setífero 2; uncinos torácicos de otro modo (excepto en *Terebrasabella*, que además de aciculares, tiene otros dos tipos diferentes: aviculares y palmados) **17**
- 3(2)** Los uncinos abdominales forman cinturones casi completos alrededor del cuerpo (Fig. 12C); uncinos abdominales con 2-3 dientes sobre el diente principal (Fig. 8M) *Myxicola* Renier en Meneghini, 1847
- Los uncinos abdominales forman tori discretos, cortos (Figs. 2E, 9A); uncinos abdominales con numerosas hileras de dientes sobre el diente principal (Fig. 8E–F) **4**
- 4(3)** Sin membrana basal (membrana palmada) **5**
- Con membrana basal (membrana palmada) (Fig. 5C, I–J) **9**
- 5(4)** Sin setas acompañantes **6**
- Con setas acompañantes (Fig. 8A, P–R) **8**
- 6(5)** Puntas de los radiolos con extensiones distales anchas, foliosas o acorazonadas (Figs. 2B, 4F, 5M–N) *Claviramus* Fitzhugh, 2002
- Puntas de los radiolos sin extensiones distales foliosas o acorazonadas (Figs. 4G, 5L) **7**
- 7(6)** Sin anillo peristomial posterior (collar) (Fig. 12A); margen ventral del anillo peristomial anterior alto, muy desarrollado, como un lóbulo ancho (Fig. 6L) *Desdemona* Banse, 1957
- Con anillo peristomial posterior (collar) (Fig. 6N, O); corona radiolar con una zona de abscisión presente en su base (Figs. 3I, 12D–E) ... *Jasmineira* Langerhans, 1880 ... lóbulos ventrales del collar redondeados *J. bilobata* Day, 1973 (C)
- 8(5)** Con setas tipo bayoneta (Fig. 8S); fascículo setal del collar (setífero 1) alargado, las setas emergen formando una hilera longitudinal larga *Panousea* Rullier & Amoureux, 1970
- Sin setas tipo bayoneta; fascículo setal del collar (setífero 1) corto, las setas emergen formando una hilera longitudinal corta (Fig. 9D) *Panoumethus* Fitzhugh, 2002
- 9(4)** Uncinos del abdomen anterior y posterior similares **10**
- Uncinos del abdomen posterior diferentes (Fig. 12I–J) a los del abdomen anterior **14**
- 10(9)** Espirales vasculares en los sacos dorsales del collar (Fig. 6P) *Fabrisabella* Hartman, 1969
- Sin espirales vasculares dorsales en el collar **11**

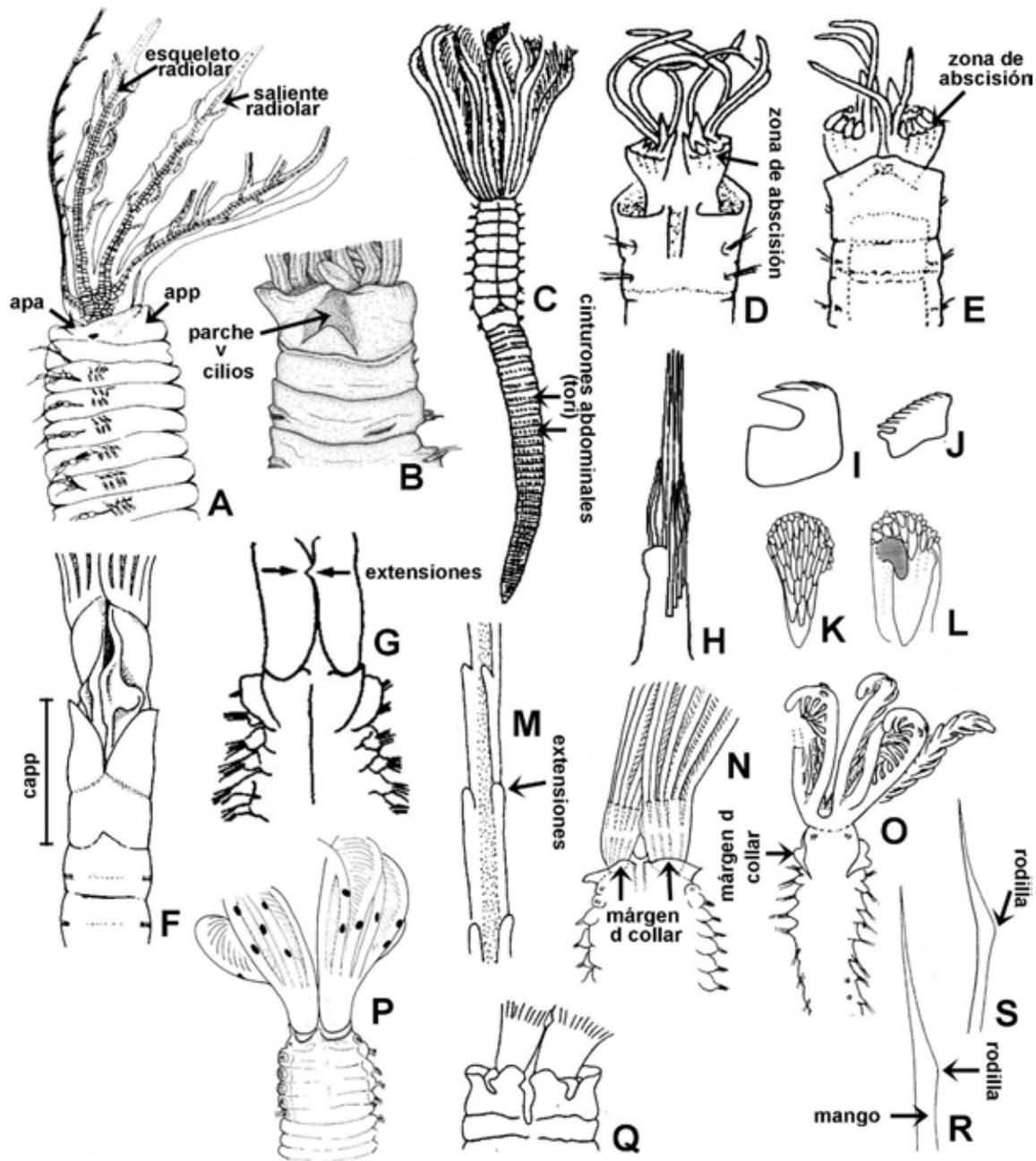


Figura 12. Características morfológicas de Sabellinae. A) Peristomio sin collar, B) parche ventral de cilios, C) cinturones abdominales, D–E) zona de abscisión, F) collar alargado, G) extensiones en forma de “S”, H) neurópodo abdominal cónico, I) uncino abdominal anterior, J) uncino abdominal posterior, K) uncino con dientes similares sobre el diente principal, L) uncino con un diente alargado, seguido de dientes pequeños, M) extensiones radiolares digitiformes, N) márgenes del collar fusionados al surco fecal, O) márgenes del collar no fusionados al surco fecal, P) márgenes dorsales del collar enteros, Q) márgenes dorsales del collar incisos, R–S) setas abdominales. Abreviaturas: apa: anillo peristomial anterior, app: anillo peristomial posterior, capp: collar del anillo peristomial posterior, d: dorsal, v: ventral. Modificados de: A) Rouse (1993), B) Bick *et al.* (2019), C, G) Tovar-Hernández (2010), D–E) Knight-Jones (1990), F) Knight-Jones (1983), H) Knight-Jones & Perkins (1998), I–J) Tovar-Hernández (2007), K–L) Fitzhugh (1998), M) Tovar-Hernández & Dean (2014), N) Nogueira & Knight-Jones (2002), O) Knight-Jones & Giangrande (2003), P) Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), Q) Moore (1905), R–S) Knight-Jones & Mackie (2003).

- 11(10)** Uncinos torácicos sin capucha; anillo peristomial posterior (collar) notoriamente alargado (Fig. 12F), tan largo como dos veces la longitud del setífero 2 ... *Potamethus* Chamberlin, 1919 ... lóbulos ventrales del collar muy prolongados *P. spathiferus* (Ehlers, 1887) (C)
- Uncinos torácicos con capucha (Fig. 8C) **12**
- 12(11)** Uncinos abdominales con manubrios desarrollados y pechos redondeados (Fig. 8I) ..
..... *Euchoneira* Licciano, Giangrande & Gambi, 2009
- Uncinos abdominales sin manubrios y con pechos en forma de gancho (Fig. 8E) o cuadrangulares (Fig. 4H) **13**
- 13(12)** Uncinos abdominales con numerosas hileras verticales de dientes; la dentición ocupa por lo menos 3/4 de la longitud del diente principal (como raspadores de hielo); pechos redondeados (Fig. 8E) *Amphicorina* Claparède, 1864
- Uncinos abdominales con el diente principal equipado con pocas hileras de dientes; la dentición ocupa 1/4 de la longitud del diente principal; pechos cuadrangulares (Fig. 8H) *Chone* Krøyer, 1856
- 14(9)** Depresión pre-pigidial con alas laterales (Fig. 9J) o con un borde distintivo que delimita los márgenes anterior y laterales de la depresión (Fig. 9I) **15**
- Depresión pre-pigidial simple (sin alas laterales ni borde distintivo) (Fig. 9I) **16**
- 15(14)** Con un cinturón grueso y oblicuo (tipo clitelo) en el tercer segmento abdominal (Fig. 14J); tercer segmento torácico alargado (Fig. 14J)
..... *Euchonoides* Magalhães, Bailey-Brock & Tovar-Hernández, 2020
- Sin cinturón grueso y oblicuo (tipo clitelo) en el tercer segmento abdominal; tercer segmento torácico no alargado (de la misma longitud que el resto)
..... *Euchone* Malmgren, 1866
- 16(14)** Uncinos del abdomen anterior con dientes de tamaño uniforme (Fig. 12K)
..... *Dialychone* Claparède, 1870
- Uncinos del abdomen anterior con un diente grande sobre el diente principal, seguido de una serie de dientes pequeños (Fig. 12L) *Paradialychone* Tovar-Hernández, 2008
- 17(2)** Con 2–3 tipos de uncinos torácicos: aciculares (Fig. 8L), aviculares (Fig. 8G) y palmados (Fig. 8J–J’); abdomen con tres setíferos (Fig. 2D)
..... *Terebrasabella* Fitzhugh & Rouse, 1999
- Uncinos torácicos de un sólo tipo; abdomen con numerosos segmentos **18**
- 18(17)** Neuropodios abdominales como lóbulos cónicos, erectos y elevados (Fig. 12H) **19**
- Neuropodios abdominales planos **25**
- 19(18)** Con setas acompañantes (Fig. 8A, P–R) **20**
- Sin setas acompañantes **23**
- 20(19)** Base de la corona radiolar larga, con una saliente dorsal en forma de “S” (Fig. 12G); sin setas abdominales anteriores; radiolos con ojos compuestos pedunculados (Fig. 6E) (ausentes en una especie) *Stylomma* Knight-Jones, 1997
- Base de la corona radiolar corta, sin saliente dorsal; con setas abdominales anteriores; sin ojos compuestos pedunculados **21**

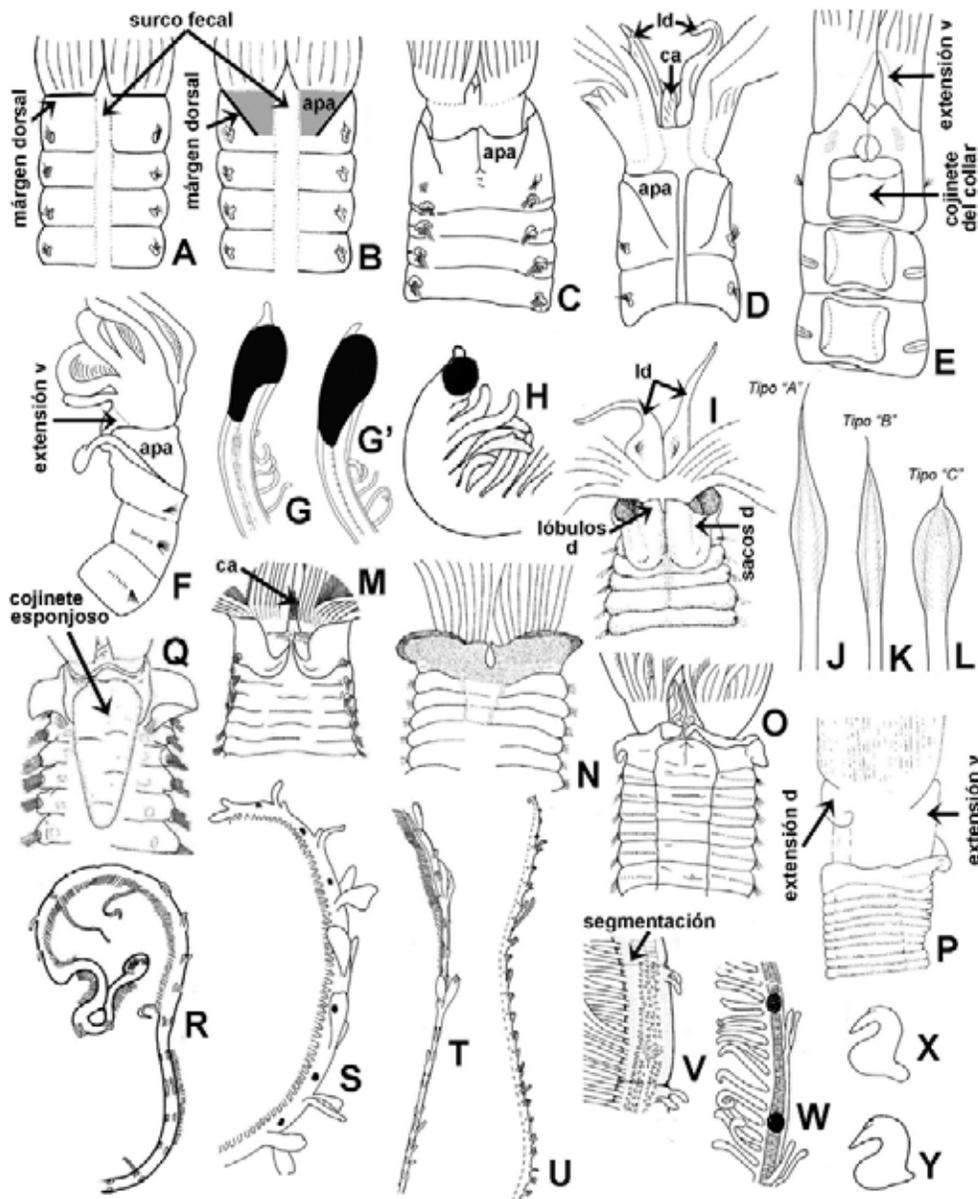


Figura 13. Características de Sabellinae. A) Margen dorsal del collar fusionado al surco fecal, B–D) margen dorsal del collar no fusionado al surco fecal, E) extensión ventral de la base de la corona y cojinete ventral, F) exposición lateral del anillo peristomial anterior, G–G') ojos espiralados, H) ojo esférico, I) collar dorsal con sacos y lóbulos, J) seta torácica inferior tipo "A", K) seta torácica inferior tipo "B", L) seta torácica inferior tipo "C", M) carúncula, N) collar dorsal, O) collar ventral y segmentos torácicos, P) extensiones dorsales y ventrales de la base de la corona, Q) cojinete esponjoso dorsal, R–W) estilodos, X) uncino torácico con un diente sobre el diente principal, Y) uncino torácico con dos dientes. Abreviaturas: apa: anillo peristomial anterior, ca: carúncula, d: dorsal, Id: labio dorsal, v: ventral. Modificados de: A–H, O) Tovar-Hernández & Carrera-Parra (2011), I) Giangrande *et al.* (2007), J–L) Fitzhugh (1989), M) Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2008), N, P–Q) Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo (2006), R–Y) Tovar-Hernández & Knight-Jones (2006).

- 21(20)** Setas acompañantes en forma de gancho (Fig. 8P–P'), uncinos torácicos y abdominales sin manubrio; construyen tubos calcáreos *Glomerula* Nielsen, 1931
 – Setas acompañantes en forma de gota (Fig. 8Q); uncinos torácicos y abdominales con manubrios (Fig. 8G, K); construyen tubos de arena **22**

- 22(21)** Las neurosetas abdominales emergen del epitelio formando una espiral apretada (Fig. 9G); sin ojos radiolares *Sabella* Linnaeus, 1767
 – Las neurosetas abdominales emergen del epitelio formando un arco en forma "C" (Fig. 9H); radiolos con ojos compuestos pareados a lo largo de la longitud del radiolo (rara vez son ojos simples y cuatro especies carecen de ellos) (Fig. 6C) *Bispira* Krøyer, 1856
- 23(19)** Radiolos con estilodos (Fig. 5K) o extensiones radiolares escalonadas o digitiformes (Figs. 5L, 12M) **24**
 – Radiolos sin estilodos *Sabellastarte* Krøyer, 1856
- 24(23)** Radiolos con extensiones radiolares (Fig. 5L); ojos compuestos radiolares pueden estar presentes (sólo en cinco de 13 especies), ya sea pareados o en forma irregular *Pseudobranchiomma* Jones, 1962
 – Radiolos con estilodos (Fig. 5K); ojos compuestos radiolares siempre presentes, pareados (Fig. 6C) *Branchiomma* Kölliker, 1858
- 25(18)** Abdomen con neurosetas paleadas, con mucrón (Fig. 8V) **26**
 – Abdomen sin neurosetas paleadas **28**
- 26(25)** Base de la corona radiolar con extensiones dorsales y ventrales, erectas y firmes (Fig. 5F) *Anamobaea* Krøyer, 1856
 – Base de la corona radiolar sin extensiones **27**
- 27(26)** Fascículo setal del setífero 1 (collar) alargado (tan largo como 1/2 a 3/4 la longitud de collar), plano, las setas emergen formando hileras longitudinales (Fig. 9F), diagonales (Fig. 5D), en forma de "C", C-inversa o "J"; los ojos radiolares forman una hilera continua (Figs. 3C, 6F), o dos hileras, o grupos de ojos (Figs. 4B, 6G); los ojos pueden estar presentes a cualquier altura del radiolo (excepto en la membrana basal o membrana palmada) *Notaulax* Tauber, 1879
 – Fascículo setal del setífero 1 (collar) corto (menos de 1/4 de la longitud del collar), abultado, las setas emergen como ramillete de flores (Fig. 9E); los ojos radiolares son dispersos, se ubican en la parte proximal de la corona, cerca de la membrana basal o palmada *Hypsicomus* Grube, 1870
- 28(25)** Radiolos con ojos compuestos subdistales (en la punta radiolar) (Fig. 4E) o con ojos simples a lo largo del radiolo, o sin ninguno de esos dos; notosetas torácicas inferiores paleadas (Fig. 8V-V') o limbadas y anchas (Fig. 8U') **29**
 – Radiolos con ojos compuestos limitados a la región proximal de los radiolos, o sin ellos; notosetas torácicas inferiores sólo paleadas (Fig. 8V-V') **31**
- 29(28)** Ojos compuestos subdistales (en el margen interno del radiolo, cerca de la punta) (Fig. 4E), por lo menos en el radiolo más dorsal (Figs. 4L, 6A) *Acromegalomma* Gil & Nishi, 2017
 – Radiolos sin ojos compuestos subdistales; radiolos con manchas o con ojos simples a lo largo del margen externo de los radiolos **30**
- 30(28)** Setas acompañantes con membranas anchas en forma de gota, ligeramente asimétricas (Fig. 8Q); ojos interramales en todos los segmentos ... *Sabellomma* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010 ... radiolos con dos hileras irregulares de ojos simples a lo largo del margen lateral; sin membrana basal ni extensiones radiolares *S. collinae* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010 (C)
 – Setas acompañantes con membranas delgadas en forma de espinas largas y puntiagudas (Fig. 8R); sin ojos interramales *Parasabella* Bush, 1905

- 31(28)** Con ojos compuestos radiolares no pareados, limitados a la región proximal de los radiolos (Figs. 5E, 6D) **32**
 – Sin ojos radiolares compuestos **34**
- 32(31)** Radiolos muy numerosos (más de 20 pares); algunas veces ramificados dicotómicamente (Fig. 5O) ... *Eudistylia* Bush, 1905¹ ... ojos negros formando una hilera; base de la corona radiolar con muescas laterales *E. polymorpha* (Johnson, 1901) (P, B)
 – Radiolos no espiralados, menos de 20 pares **33**
- 33(32)** Radiolos ramificados (Fig. 5O) *Schizobranchia* Bush, 1905
 – Radiolos no ramificados *Pseudopotamilla* Bush, 1905
- 34(31)** Radiolos unidos en su base por una membrana basal corta
 *Potamilla* Malmgren, 1866
 – Radiolos libres en su base; todos los segmentos torácicos con uncinos o los últimos tres segmentos torácicos con espinas **35**
- 35(34)** Uncinos torácicos reemplazados por espinas gruesas en los setíferos 5–7 (Fig. 8T)
 *Potaspina* Hartman, 1969
 – Uncinos torácicos no reemplazados por espinas (todas las neurosetas torácicas son uncinos de forma similar) **36**
- 36(35)** Uncinos de los últimos cinco setíferos abdominales reemplazados por espinas falcadas, largas y gruesas (Fig. 8T') ... *Sabellonga* Hartman, 1969 ... con 13 segmentos torácicos; notosetas torácicas paleadas; con setas acompañantes
 *S. disjuncta* Hartman, 1969 (B)
 – Todos los uncinos abdominales de forma similar **37**
- 37(36)** Sin collar: el anillo peristomial posterior no forma un collar (Fig. 12A)
 *Amphiglana* Claparède, 1864
 – Con collar: el anillo peristomial posterior forma un collar **38**
- 38(37)** Uncinos torácicos con manubrios de longitud variable, 2–5 veces la longitud del diente principal ... *Perkinsiana* Knight-Jones, 1983 ... con más de 20 setíferos torácicos; lóbulos ventrales triangulares muy largos *P. fonticula* (Hoagland, 1919) (C)
 – Uncinos torácicos sin manubrios o con manubrios reducidos (Fig. 8N) **39**
- 39(38)** Uncinos torácicos y abdominales con manubrios muy cortos ... *Aracia* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010 ... el par de radiolos más dorsal es más corto que el resto, modificado para sostener un saco de embriones (Fig. 11M); escudo del collar rectangular
 *A. sinaloae* Tovar-Hernández, 2014 (P)
 – Uncinos torácicos y abdominales sin manubrio (Fig. 8N) *Laonome* Malmgren, 1866

Comentario

- 1) Los caracteres empleados en la clave fueron tomados de la literatura original; no obstante, estos dependen de la ontogenia de los ejemplares, por lo que debe tomarse con cautela. Por otro lado, Knight-Jones *et al.* (2017) describieron detalladamente las similitudes entre *Schizobranchia*, *Eudistylia* y *Pseudopotamilla*, sugiriendo una posible sinonimia. Así, necesaria la revisión del material tipo, así como estudios detallados de la ontogenia para corroborar esta hipótesis.

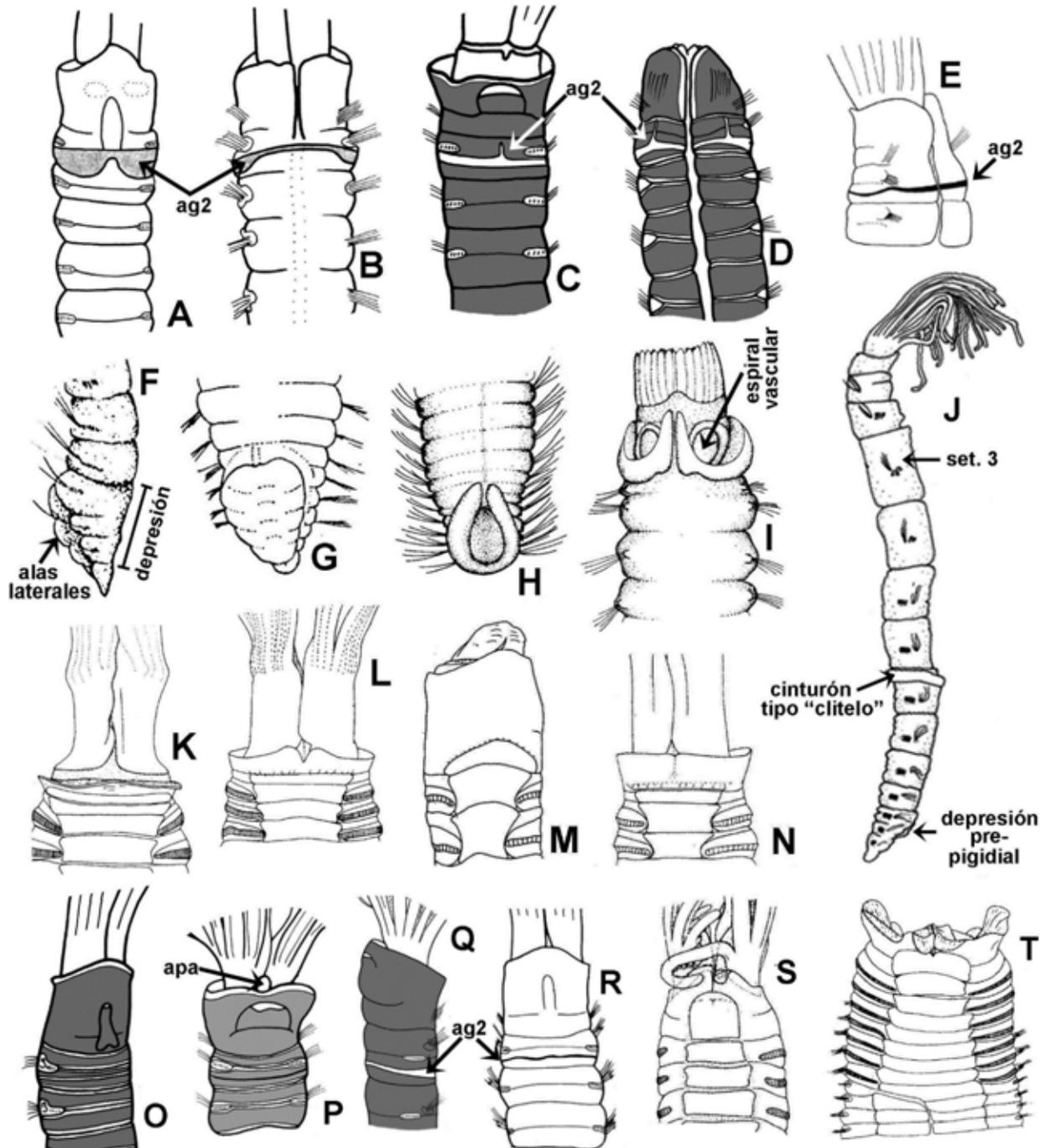


Figura 14. Características morfológicas de Sabellinae. A–E, S–T) Anillo glandular en el setífero 2, F–H) depresiones pre-pigiales, I) espirales vasculares, J) cinturón abdominal tipo “clitelo”, K–T) márgenes ventrales del collar y segmentos torácicos anteriores, T) puntas radiolares. Abreviaturas: ag2: anillo glandular en el setífero 2, apa: anillo peristomial anterior, set. 3: setífero 3. Modificados de: A–B) *Dialychnone veleronis*: Tovar-Hernández (2007), C–D) *D. trilineata*: Tovar-Hernández (2007), E) *D. perkinsi*: Tovar-Hernández (2005), F) *Euchone incolor*: Hartman (1965), G) *E. arenae*: Hartman (1966), H) *E. magna*: Fauchald (1972), I) *Fabrisabella similis*: Fauchald (1972), J) *Euchonoides* Magalhães et al. (2020), K) *Notaulax nudicollis*: Perkins (1984), L) *N. occidentalis*: Perkins (1984), M) *N. bahamensis*: Perkins (1984), N) *N. paucoculata*: Perkins (1984), O) *Paradialychnone eiffelturris*: Tovar-Hernández (2007), P) *P. ecaudata*: Tovar-Hernández (2007); Q) *P. paracincta*: Tovar-Hernández (2007), R) *P. farringtonae*: Tovar-Hernández (2005), S) *Parasabella lacunosus*: Perkins (1984), T) *P. medius*: Perkins (1984).

Claves para especies de Sabellinae de América tropical

Acromegalomma Gil & Nishi, 2017

(modificada de Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011)¹

- 1** Ojos presentes sólo en el par de radiolos más dorsal **2**
 – Ojos presentes no sólo en el par de radiolos más dorsal **5**
- 2(1)** Márgenes dorsales del collar fusionados al surco fecal (Fig. 13A); anillo peristomial anterior no expuesto *A. modestum* (de Quatrefages, 1866) (P)
 – Márgenes dorsales del collar no fusionados al surco fecal (Fig. 13B–D); anillo peristomial anterior expuesto (Fig. 13B–D, F) **3**
- 3(2)** Cojinete ventral del collar dividido transversalmente en dos partes (Fig. 13E); con carúncula (Fig. 13D) *A. pigmentum* (Reish, 1968) (P, B)
 – Cojinete ventral del collar entero; sin carúncula **4**
- 4(3)** Anillo peristomial anterior expuesto dorsalmente (Fig. 13C); sin extensiones basales ventrales; setas torácicas inferiores tipo “B”: puntas adelgazadas progresivamente (Fig. 13K) *A. bioculatum* (Ehlers, 1887) (C)
 – Anillo peristomial anterior expuesto dorsal y lateralmente (Fig. 9F); con extensiones basales ventrales (Fig. 13F); setas torácicas inferiores tipo “C”: paleadas (Fig. 13L)
 *A. gesae* (Knight-Jones, 1997) (P)
- 5(1)** Ojos sólo en 2–7 pares de radiolos **6**
 – Ojos en la mayoría de los radiolos **8**
- 6(5)** Ojos espiralados alrededor de la punta del radiolo (Fig. 13G–G’); márgenes dorsales del collar redondeados posteriormente, mostrando parcialmente el anillo peristomial anterior *A. splendidum* (Moore, 1905) (P, B)
 – Ojos esféricos (Fig. 13H) **7**
- 7(6)** Con lóbulos dorsales (Fig. 13I); ojos en varios radiolos: en el radiolo más dorsal y en radiolos laterales *A. fauchaldi* (Giangrande, Licciano y Gambi, 2007) (C)
 – Sin lóbulos dorsales; ojos en dos pares de radiolos: radiolo más dorsal y quinto par de radiolos; con un anillo glandular ancho en el setífero 3 (Fig. 7D)
 *A. coloratum* (Chamberlin, 1919) (P, B)
- 8(5)** Con lóbulos dorsales; setas torácicas inferiores tipo “A”: puntas adelgazadas abruptamente (Fig. 13J) *A. perkinsi* (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006) (C)
 – Sin lóbulos dorsales; setas torácicas inferiores tipo “B”: puntas adelgazadas progresivamente (Fig. 13K) o tipo “C”: paleadas (Fig. 13L) **9**
- 9(8)** Con carúncula (Fig. 13M); ojos interramales en tórax y abdomen; setas torácicas inferiores tipo “B”: puntas adelgazadas progresivamente (Fig. 13K) **10**
 – Sin carúncula; sin ojos interramales; setas torácicas inferiores tipo “C”: paleadas (Fig. 13L) **11**

- 10(9)** Márgenes dorsales del collar indentados, en forma de U, mostrando parcialmente el anillo peristomial anterior (Fig. 13M) *A. carunculatum* (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2008) (P)
 *A. lobiferum* (Ehlers, 1887) (C)
 – Márgenes dorsales del collar no indentados, horizontales respecto a la base de la corona, cubriendo completamente el anillo peristomial anterior (Fig. 13N)
 *A. lobiferum* (Ehlers, 1887) (C)
- 11(9)** Tori torácicos en contacto con los cojinetes ventrales (Fig. 13O); con sacos del collar dorsales y sacos de arena (sacos ventrales) *A. pacifici* (Grube, 1859) (P)
 – Tori torácicos separados de los cojinetes ventrales **12**
- 12(11)** Radiolos y parte anterior del tórax con máculas de diferente diámetro; sin sacos ventrales *A. heterops* (Perkins, 1984) (C)
 – Radiolos y parte anterior del tórax sin máculas; con sacos ventrales
 *A. circumspectum* (Moore, 1923) (P, B)

Amphicorina Claparède, 1864

- 1** Margen lateral del collar crenulado (Fig. 5J) *A. annea* (Rouse, 1994) (C)
 – Margen del collar liso **2**
- 2(1)** Lóbulo ventral del anillo peristomial anterior entero; seis a ocho setíferos abdominales *A. perkinsi* Capa & López, 2004 (P)
 – Lóbulo ventral del anillo peristomial anterior bilobulado; cinco setíferos abdominales o hasta 12 **3**
- 3(2)** Cinco setíferos abdominales *A. androgyne* Rouse, 1994 (C)
 – Siete a 12 setíferos abdominales *A. bichaeta* Capa & López, 2004 (P)

Amphiglena Claparède, 1864

- 1** Uncinos torácicos con manubrios largos (2.5 veces la longitud del diente principal); uncinos abdominales con manubrios de tamaño medio (1.5 veces la longitud del diente principal) *A. lindae* Rouse & Gambi, 1997 (C)
 – Uncinos torácicos con manubrios de tamaño medio (menos de dos veces la longitud del diente principal); uncinos abdominales con manubrios cortos (menos de 1.5 veces la longitud del diente principal) *A. jimenezi* Capa & López, 2004 (P)

Anamobaea Krøyer, 1856

- 1** Base de la corona radiolar con extensiones dorsales en forma de riñón (Fig. 13P), lisas (sin papilas) *A. phyllisae* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006 (C)
 – Base de la corona radiolar con extensiones dorsales rectas, rugosas (con papilas) (Fig. 5F)
 *A. orstedii* Krøyer, 1856 (Fig. 1B) (C)

Bispira Krøyer, 1856

- 1** Radiolos con ojos, dispuestos en pares (Fig. 6C) **2**
 – Radiolos sin ojos **3**

- 2(1)** Ojos interramales bien desarrollados, notorios; radiolos con extensiones: radiolos no espiralados *B. melanostigma* (Schmarda, 1861) (C)
 – Ojos interramales vestigiales o ausentes; radiolos sin extensiones; radiolos espiralados
 *B. monroi* (Hartman, 1961) (P, B)
- 3(1)** Tórax con cojinete esponjoso dorsal (Fig. 13Q); collar con lóbulos ventrales cortos y redondeados (no alcanzan la base interradiolar)
 *B. paraporifera* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006 (C)
 – Tórax sin cojinete esponjoso dorsal; collar con lóbulos ventrales largos y triangulares (cubren la base interradiolar) *B. brunnea* (Treadwell, 1917) (Fig. 1A) (C)

Branchiomma Kölliker, 1858

- 1** Estilodos con la parte distal más ancha que la basal (Fig. 13S) **2**
 – Estilodos de otra forma (Fig. 13R, U–W) **3**
- 2(1)** Todos los estilodos con la parte distal más ancha que la base y de apariencia foliosa (Fig. 13S); estilodos medios asimétricos; lóbulos ventrales triangulares
 *B. coheni* Tovar-Hernández & Knight-Jones, 2006 (P)
 – Dos o tres pares de estilodos con la parte distal más ancha que la basal, ubicados a la mitad distal del radiolo, con los pares vecinos más pequeños (entre 1–4 a 1/2 la longitud de los más largos) y digitiformes (Fig. 13T); lóbulos ventrales en hemicírculo
 *B. conspersum* (Ehlers, 1887) (C)
- 3(1)** Estilodos digitiformes cortos (microestilodos: tan largos como el ancho del raquis) (Fig. 13R, V) **4**
 – Estilodos digitiformes largos (macroestilodos: más largos que el ancho del raquis en varios órdenes de magnitud) (Fig. 13W) **5**
- 4(3)** Raquis radiolar de apariencia segmentada (Fig. 13V); uncinos torácicos con un diente sobre el diente principal (Fig. 13X) *B. nigromaculatum* (Baird, 1865) (C, P)
 – Raquis radiolar de apariencia no segmentada; uncinos torácicos con dos dientes sobre el diente principal (Fig. 13Y) *B. costaricensis* Tovar-Hernández & Dean, 2014 (P)
- 5(3)** Dos o tres pares de estilodos notoriamente más largos que el resto a la mitad del radiolo (3–4 veces más largos que los estilodos proximales) (Fig. 13U); ojos radiolares pequeños, lóbulos ventrales del collar pequeños y separados *B. bairdi* (McIntosh, 1885) (C, P)
 – Estilodos de tamaño similar a lo largo del radiolo (Fig. 13W); ojos radiolares grandes (más grandes que el ancho del esqueleto radiolar) (Fig. 13W); lóbulos ventrales del collar triangulares y largos *B. illifei* Tovar-Hernández & Knight-Jones, 2006 (C)

Chone Krøyer, 1856

- 1** Setas paleadas sin mucrón (Fig. 8V'); lóbulo ventral del anillo peristomial anterior expuesto sobre el collar (Fig. 6J) *C. mollis* (Bush In: Moore, 1904) (P, B)
 – Setas paleadas con mucrón largo; lóbulo ventral del anillo peristomial anterior no expuesto sobre el collar *C. gracilis* Moore, 1906 (P, B)

Dialychone Claparède, 1870

- 1** Con anillos glandulares en el abdomen (Fig. 9A) **2**
 – Sin anillos glandulares en el abdomen **3**
- 2(1)** Anillo glandular en el setígero 2 delgado *D. albocincta* (Banse, 1972) (B)
 – Anillo glandular en el setígero 2 hipertrofiado (Fig. 9A), ventralmente en forma de lentes
 (Fig. 14A–B) *D. veleronis* (Banse, 1972) (B)
- 3(1)** Anillo glandular en el setígero 2 del mismo grosor alrededor del cuerpo; anillo
 peristomial anterior no expuesto sobre el collar; puntas de los radiolos notoriamente
 largas (1/2 de la longitud de la corona radiolar)
 *D. blakei* Tovar-Hernández & Dean, 2010 (C)
 – Anillo glandular en el setígero 2 más grueso dorsalmente (Fig. 14D–E, S) o con diferente
 forma ventralmente (Fig. 14C) **4**
- 4(3)** Anillo glandular en el setígero 2 con una línea perpendicular ventral (Figs. 7C, 14C) y
 dos en la parte dorsal (Fig. 14D); anillo peristomial anterior expuesto sobre el collar
 *D. trilineata* (Tovar-Hernández, 2007) (B)
 – Anillo glandular en el setígero 2 engrosado dorsalmente (Fig. 14E); anillo peristomial
 anterior no expuesto sobre el collar *D. perkinsi* (Tovar-Hernández, 2005) (C)

Euchone Malmgren, 1866

- 1** Depresión pre-pigidial formada por tres setígeros, con alas laterales (Fig. 14F); con anillo
 glandular en el tercer setígero abdominal *E. incolor* Hartman, 1965 (P, B)
 – Depresión pre-pigidial formada por 6–7 setígeros sin alas laterales (Fig. 14G); sin anillo
 glandular en el tercer setígero abdominal **2**
- 2(1)** Depresión pre-pigidial formada por seis setígeros, con un borde anterior bien definido
 (Fig. 14G); incisión medio-ventral del collar somera *E. arenae* Hartman, 1966 (P, B)
 – Depresión pre-pigidial formada por siete setígeros, en forma de herradura (Fig. 14H),
 incisión medio-ventral del collar profunda *E. magna* (Fauchald, 1972) (P)

Fabrisabella Hartman, 1969

- 1** Márgenes medio-dorsales del collar indentados en forma de hoz; vasos peristomiales
 vasculares expuestos dorsal y lateralmente sobre el collar (Fig. 14I)
 *F. similis* Fauchald, 1972 (P)
 – Márgenes medio-dorsales del collar indentados en forma de “U”; vasos peristomiales
 vasculares expuestos sólo dorsalmente sobre el collar (Fig. 6P)
 *F. vasculosa* Hartman, 1969 (P)

Notaulax Tauber, 1879

- 1** Margen ventral del collar entero (Fig. 14K, M) **2**
 – Margen ventral del collar inciso (Fig. 14L) **4**

- 2(1)** Collar tan largo como el siguiente segmento torácico (Fig. 14K); 30–70 ojos radiolares por grupo (Fig. 6G) *N. nudicollis* (Krøyer, 1856) (C)
 – Collar tan largo como los siguientes tres o más segmentos torácicos (Fig. 14M); menos de 30 ojos radiolares por grupo **3**
- 3(2)** Margen lateral del collar entero; extensiones radiolares con una interrupción (ausentes) en el área ocular (Fig. 5I); *N. bahamensis* Perkins, 1984 (C)
 – Margen lateral del collar entero o con una muesca; extensiones radiolares presentes a lo largo del radiolo (sin interrupción en el área ocular)
 *N. nigroincrustedata* Tovar-Hernández, García-Garza & de León-González, 2020 (P)
- 4(1)** Segmentos del abdomen con manchas interramales
 *N. punctulata* Tovar-Hernández, García-Garza & de León-González, 2020 (P)
 – Segmentos del abdomen sin manchas interramales **5**
- 5(4)** Margen ventral del collar con incisión corta (Fig. 14N); radiolos con 4–5 ojos en grupos pequeños (Fig. 5C) *N. paucocolata* Perkins, 1984 (C)
 – Margen ventral del collar con una incisión pronunciada (Fig. 14L) **6**
- 6(5)** Tórax con 13 setíferos; radiolos con más de 50 ojos por hilera
 *N. circumspiciens* (Ehlers, 1887) (C)
 – Tórax con ocho setíferos; radiolos con hasta 30 ojos por hilera **7**
- 7(6)** Con numerosos ojos (30 por hilera) *N. occidentalis* (Baird, 1865) (C)
 – Con pocos ojos (menos de una docena por hilera) (Fig. 6F) **8**
- 8(7)** Margen dorsal (Fig. 9F) y ventral del collar se extienden hasta la base de la corona; setas acompañantes con cubiertas largas y delgadas *N. midoculi* (Hoagland, 1919) (C)
 – Margen dorsal y ventral del collar no se extiende hasta la base de la corona (Fig. 5D); setas acompañantes con cubiertas cortas y anchas *N. californica* (Treadwell, 1906) (B, P)

Paradialychone Tovar-Hernández, 2008

- 1** Con anillos glandulares en el abdomen anterior; cojinete ventral del collar triangular, con forma de la torre Eiffel (Fig. 14O) *P. eiffelturris* (Tovar-Hernández, 2007) (P, B)
 – Sin anillos glandulares en el abdomen anterior; cojinete ventral del collar hemicircular (Fig. 6J) **2**
- 2(1)** Lóbulo del anillo peristomial anterior expuesto ventralmente sobre el collar (Fig. 14P) ..
 **3**
 – Lóbulo del anillo peristomial anterior no expuesto ventralmente sobre el collar **4**
- 3(2)** Lóbulo del anillo peristomial anterior triangular, completamente expuesto sobre el collar (Fig. 6J) *P. diazi* (Tovar-Hernández, 2005) (C)
 – Lóbulo del anillo peristomial anterior digitiforme, sólo la punta está expuesta sobre el collar (Fig. 14P) *P. ecaudata* (Moore, 1923) (P, B)
- 4(2)** Anillo glandular del setífero 2 delgado en la región ventral, ensanchado lateral y dorsalmente (Fig. 14S) *P. paracincta* (Hartmann-Schröder, 1962) (P)
 – Anillo glandular del setífero 2 uniformemente delgado **5**

- 5(4)** Con cirro anal (Fig. 9L); extensiones radiolares delgadas, membrana basal se extiende hasta la mitad de la corona *P. americana* (Day, 1973) (C)
 – Sin cirro anal 6
- 6(5)** Setas paleadas sin mucrón (Fig. 8V')
 *P. paramollis* (Tovar-Hernández, 2007) (Fig. 7A) (P, B)
 – Setas paleadas con mucrón (Fig. 8V) 7
- 7(6)** Cojinete ventral del collar en forma de "U" invertida (Fig. 14R), tres veces más largo que ancho; puntas radiolares muy largas *P. farringtonae* (Tovar-Hernández, 2005) (C)
 – Cojinete ventral del collar en forma de "U" invertida, tan largo como ancho 8
- 8(7)** Extensiones radiolares anchas; puntas radiolares largas (de la longitud de 14 pínulas)
 *P. uebelackerae* (Tovar-Hernández, 2005) (C)
 – Extensiones radiolares delgadas; puntas radiolares de tamaño medio (de la longitud de ocho pínulas) *P. johnstonae* (Tovar-Hernández, 2005) (C)

Parasabella Bush, 1905

- 1** Cojinete ventral del collar tan ancho como largo (Fig. 14S) .. *P. lacunosa* (Perkins, 1984) (C)
 – Cojinete ventral del collar más ancho que largo (Fig. 14T) 2
- 2(1)** Margen anterior del cojinete ventral del collar entero, recto
 *P. flecata* (Hoagland, 1919) (C)
 – Margen anterior del cojinete del collar inciso en la región media (Fig. 14T) 3
- 3(2)** Cojinete ventral del collar dos veces más ancho que largo; radiolos sin ojos; corona radiolar tan larga como la mitad del cuerpo 4
 – Cojinete ventral del collar más de tres veces más ancho que largo 5
- 4(3)** Radiolos con cinco bandas transversales de pigmento
 *P. jamaicensis* (Augener, 1922) (C)
 – Radiolos con numerosas manchas relativamente circulares a lo largo del radiolo 6
- 5(3)** Cojinete ventral del collar tres veces más ancho que largo; dorso del abdomen rugoso; radiolos en dos hileras concéntricas *P. rugosa* (Moore, 1904) (P, B)
 – Cojinete ventral del collar cinco veces más ancho que largo; dorso del abdomen liso; radiolos en una hilera *P. leucaspis* Kinberg, 1867 (P)
- 6(4)** Radiolos con extensiones distales anchas; radiolos con menos de 10 células cartilaginosas en corte transversal en la base *P. pallida* (Moore, 1923) (B)
 – Radiolos con extensiones distales delgadas; radiolos con 20–60 células cartilaginosas en corte transversal en la base *P. media* (Bush, 1904) (P, B)

Pseudobranchiomma Jones, 1962

- 1** Radiolos con extensiones laterales serradas bien definidas en toda su longitud (Fig. 9G) ...
 2
 – Radiolos con extensiones laterales reducidas o sin ellas 3

- 2(1)** Márgenes laterales del collar no cubren el peristomio (peristomio expuesto parcialmente); radiolos con extensiones laterales escalonadas (Fig. 9G); uncinos torácicos con 5–6 hileras de dientes sobre el diente principal . *P. emersoni* Jones, 1962 (C)
 – Márgenes laterales del collar cubren el peristomio (peristomio no expuesto); radiolos con extensiones laterales digitiformes (Fig. 12M); cuatro hileras de dientes sobre el diente principal *P. schizogenica* Tovar-Hernández & Dean, 2014 (P)
- 3(1)** Márgenes dorsales del collar fusionados al surco fecal (Fig. 14B) *P. punctata* (Treadwell, 1906)² (P)
 – Márgenes dorsales del collar libres (no fusionados al surco fecal) (Fig. 14C) *P. perkinsi* Knight-Jones & Giangrande, 2003 (C)

Pseudopotamilla **Bush, 1904**³

- 1** Margen dorsal del collar entero, sin muescas en forma de "V" (Fig. 12P) *P. fitzhughii* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006 (C)
 – Margen dorsal del collar inciso, con muescas en forma de "V" (Fig. 12Q) **2**
- 2(1)** Con dos ojos por radiolo *P. intermedia* Moore, 1905 (P, B)
 – Con uno, tres o más ojos por radiolo **3**
- 3(2)** Ojos limitados a los radiolos laterales (con uno a 4–5 ojos por radiolo) *P. socialis* Hartman, 1944 (P, B)
 – Ojos en los radiolos dorsales (tres ojos por radiolo) *P. debilis* Bush, 1904 (P, B)

Sabellastarte **Krøyer, 1856**⁴

- 1** Setas abdominales con mangos gruesos (tan anchos como la rodilla) (Fig. 12R); fascículos torácicos muy densos con más de 100 setas *S. magnifica* (Shaw, 1800) (Figs. 1C, 7E) (C)
 – Setas abdominales con mangos delgados (más delgados que la rodilla) (Fig. 12S); fascículos torácicos delgados con más de 60 setas *S. spectabilis* (Grube, 1878) (P)

Comentarios

- 1) No incluye *Acromegalomma roulei* Gravier, 1907, una especie descrita originalmente sin figuras para Payta (Perú). Después, Gravier (1909) ilustró ojos, setas y uncinos pero no se conocen caracteres suficientes para incluirla en la clave.
- 2) La localidad tipo de la especie es Hawaii. El registro en el Pacífico oriental tropical (POT) (Bastida-Zavala *et al.* 2016) pudiera ser erróneo y corresponder a *Pseudobranchiomma schizogenica*, una especie descrita tres años antes por Tovar-Hernández & Dean (2014) para la misma marina. Capa & Murray (2016) con estudios de ADN demostraron la presencia de una especie introducida en Australia y en Hawaii, referida como "*P. cf. schizogenica*", que quizá pueda tratarse de *P. punctata* y tal vez el registro del POT sea correcto. La especie se incorporó en la clave con esta precaución.
- 3) Excepto por *Pseudopotamilla fitzhughii*, el resto de las especies requieren ser re-descritas, pues sus descripciones originales omitieron caracteres diagnósticos que permitirían distinguirlos. El número de ojos es subjetivo, pues depende de la ontogenia.
- 4) No existen otros caracteres morfológicos distintivos de cada especie a parte de los indicados en la clave. El estudio de Capa *et al.* (2010) encontró diferentes linajes entre la especie caribeña y la pacífica.

Agradecimientos

Agradecemos la meticulosa revisión de María Capa (Universidad de las Islas Baleares, España) y de Rolando Bastida-Zavala (Universidad del Mar, México), pues sus sugerencias mejoraron el contenido de este 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). Humberto Bahena (ECOSUR-Chetumal), Michael Bok (Lund University, Sweden) y Beatriz Yáñez (CIAD, Mazatlán) nos facilitaron sus fotografías incluidas en la Figura 1.

Referencias

- Amoureux L 1985. Annelides benthiques récoltées a l'entree de la lagune de la Manche-a-Eau, Guadeloupe (Antilles). Bull. Mus.Nat. d'Hist Nat, Paris 7: 93–107.
- Armendáriz LC, Paola A & Rodrigues-Capítulo A 2011 *Manayunkia speciosa* Leidy (Polychaeta: Sabellidae): introduction of this nonindigenous species in the Neotropical Region (Uruguay river, South America). Biol Invasions 13: 281–284.
- Báez DP & Ardila NE 2003 Poliquetos (Annelida, Polychaeta) del Mar Caribe Colombiano. Biota Colombiana 4: 89–109.
- Banse K 1979 Sabellidae (Polychaeta) principally from the northeast Pacific Ocean. J Fish Res Board Canada 36: 869–882.
- 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 4: 11–39.
- Bastida-Zavala JR, Rodríguez-Buelna AS, de León-González JA, Camacho-Cruz KA & Carmona I 2016 New records of sabellids and serpulids (Polychaeta: Sabellidae, Serpulidae) from the Tropical Eastern Pacific. Zootaxa 4148(3): 401–457.
- Bell SS 1982 On the population biology and meiofaunal characteristics of *Manayunkia aestuarina* (Polychaeta: Sabellidae: Fabriciinae) from a South Carolina salt marsh. Estuar Coast Shelf Sci 14: 215–221.
- Berkeley E & Berkeley C 1939 On a collection of Polychaeta, chiefly from the west coast of México. Ann Mag Nat Hist Series 12, 3(38): 321–346.
- Bick A 2020 7.4.8 Fabriciidae Rioja, 1923. In: Handbook of Zoology, Annelida, Vol. 3: Pleistoannelida, Sedentaria III and Errantia I. Purschke G, Böggemann M. & Westheide, W. (eds). De Gruyter, Germany. 1–33.
- Bishop TD 1984 A range extension for *Manayunkia aestuarina* (Bourne, 1883) (Polychaeta: Sabellidae) to the Gulf Coast of the United States with a review of previous habitat information. Gulf Research Reports 7: 389–392.
- Bok MJ, Capa M & Nilsson D-E 2016 Here, there and everywhere: The radiolar eyes of fan worms (Annelida, Sabellidae). Int Comp Biol 66(5): 784–795.
- Brehm WT 1978 First Gulf of Mexico coast record of *Manayunkia speciosa* (Polychaeta: Sabellidae). Northeast Gulf Sci 2(1): 73–75.
- Brown SD & Emler RB 2020 Natural radiole damage and regeneration in the feather fuster worm *Schizobranhia insignis*. Inv Biol e12307.
- Cabanillas R, Advíncula O & Gutiérrez C 2016 Diversidad de Polychaeta (Annelida) en el intermareal de los esteros del Santuario Nacional los Manglares de Tumbes, Perú. Rev Per Biol 23(2): 117–126.
- Capa M, Bybee DR & Bybee SM 2010 Establishing species and species boundaries in *Sabellastarte* Krøyer, 1856 (Annelida: Sabellidae): an integrative approach. Org Div Evol 10(5): 351–371.
- Capa M, Giangrande A, Nogueira JMM & Tovar-Hernández MA 2019 7.4.6 Sabellidae Latreille, 1825. In: Handbook of Zoology, Annelida, Vol. 2: Pleistoannelida, Sedentaria II. Purschke G, Böggemann M. & Westheide, W. (eds). De Gruyter, Germany. 164–212.
- Capa M, Hutchings P, Aguado MT & Bott NJ 2011 Phylogeny of Sabellidae (Annelida) and relationships with other taxa inferred from morphology and multiple genes. Cladistics 7(5): 449–469.
- Capa M, Pons J, Hutchings P 2013 Cryptic diversity, intraspecific phenetic plasticity and recent geographical translocations in *Branchiomma* (Sabellidae, Annelida). Zool Scrip 42: 637–655.
- Cubit J & Williams S 1983 The invertebrates of Galeta Reef (Caribbean Panama): A species list and bibliography. Atoll Res Bull 269: 1–45.
- Day JH 1967 A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus Nat Hist Publ 656: 1–878.
- de León-González JA, Leija-Tristán A & Salazar-Vallejo SI 1994 (1993) Epifauna del ostión espinoso *Spondylus princeps unicolor* (Mollusca: Bivalvia), de Puerto Escondido, Golfo de California, México. Rev Biol Trop 41: 877–881.
- Dean HK 2012 A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.
- Dean HK 2017 Some intertidal and shallow water polychaetes of the Caribbean coast of Costa Rica. Rev Biol Trop 65(1): 127–152.
- 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.
- del Pasqua MD, Schulze A, Tovar-Hernández MA, Keppel E, Lezzi M, Gambi MC. et al. 2018 Clarifying the taxonomic status of the alien species *Branchiomma*

- bairdi* and *Branchiomma boholense* (Annelida: Sabellidae) using molecular and morphological evidence. Plos One 13: e0197104.
- Díaz Díaz O & Liñero Arana I 2003a Epifaunal polychaetes on *Pinctada imbricata* Roding, 1798 (Bivalvia: Pteriidae) from the Gulf of Cariaco, Venezuela. Interciencia 28: 298–301.
- Díaz Díaz O & Liñero Arana I 2003b Poliquetos asociados a *Isognomon alatus* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Isognomonidae) en la costa nororiental de Venezuela. Iberus 21: 61–65.
- Dueñas-Ramírez P & Dueñas-Lagos A 2016 Primer registro de *Branchiomma coheni* (Polychaeta: Sabellidae) en las costas del Caribe colombiano. Rev Cien Mar Cost 8(2): 101–105.
- El Haddad M, Capaccioni-Azzati R & Garcia-Garrascosa M 2008 *Branchiomma luctuosum* (Polychaeta: Sabellidae): a non±indigenous species at Valencia Port (western Mediterranean Sea, Spain). Mar Biod Rec 1, e61
- Fauchald K 1977a The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. Nat Hist Mus LA County Sci Ser 28: 1–190.
- Fauchald K 1977b Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. Smith Contr Zool 221: 1–81.
- Fauvel P 1953 Annélides Polychètes de la Croisière du "Président Théodore Tissier" aux Antilles (1951). Bull Inst Océanogr 1033: 1–23.
- Fernández-Rodríguez V, Londoño-Mesa MH & Ramírez-Restrepo J 2016 Polychaetes from red mangrove (*Rhizophora mangle*) and their relationship with the water conditions in the Gulf of Urabá, Colombian Caribbean. Acta Biol Col 21(3): 611–618.
- Fitzhugh K 1989 A systematic revision of the Sabellidae – Caobangiidae - Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). Bull Am Mus Nat Hist 192: 1–104.
- Fitzhugh K 1991 Further revisions of the Sabellidae subfamilies and cladistic relationships among the Fabriciinae (Annelida: Polychaeta). Zool J Linn Soc 102: 305–332.
- Fitzhugh K 1998 New fan worm genera and species (Polychaeta, Sabellidae, Fabriciinae) from the Western Pacific, and cladistic relationships among genera. Zool Scr 27:209–245.
- Fitzhugh K 2001 A new deep-water genus and species of Fabriciinae fanworm (Polychaeta: Sabellidae) from Antarctica. NHM LA County Contr Sci 491: 1–8.
- Fitzhugh K 2005 The inferential basis of species hypotheses: the solution to defining the term 'species'. Mar Ecol 26: 155–165.
- Fitzhugh K 2006 The abduction of phylogenetic hypotheses. Zootaxa 1145: 1–110.
- Fitzhugh K 2008 Abductive inference: implications for 'Linnean' and 'phylogenetic' approaches for representing biological systematization. Evol Biol 35: 52–82.
- Fitzhugh K 2009 Species as explanatory hypotheses: refinements and implications. Acta Biotheor 57: 201–248.
- Fitzhugh K 2010 Revised systematics of *Fabricia oregonica* Banse, 1956 (Polychaeta: Sabellidae: Fabriciinae): an example of the need for a uninominal nomenclatural system. Zootaxa 2647: 35–50.
- Fitzhugh K 2012 The limits of understanding in biological systematics. Zootaxa 3435: 40–67.
- Fitzhugh K 2013 Defining 'species', 'biodiversity', and 'conservation' by their transitive relations. In: Pavlinov IY (ed) The species problem—Ongoing problems. InTech, New York, pp: 93–130.
- Fitzhugh K 2015 What are species? Or, on asking the wrong question. Festivus 47: 229–239.
- Fitzhugh K 2016a Ernst Mayr, causal understanding, and systematics: an example using sabelliform polychaetes. Invertebr Biol 135: 302–313.
- Fitzhugh K 2016b Sequence data, phylogenetic inference, and implications of downward causation. Acta Biotheor 64: 133–60.
- Fitzhugh K 2016c Dispelling five myths about hypothesis testing in biological systematics. Org Divers Evol 16:443–65.
- Fitzhugh K & Rouse GW 1999 A remarkable new genus and species of fan worm (Polychaeta: Sabellidae: Sabellinae) associated with marine gastropods. Invertebr Biol 118: 357–390.
- Giangrande A, Cosentino A, Presti CL & Licciano M 2012 Sabellidae (Annelida) from the Faro coastal lake (Messina, Ionian Sea), with the first record of the invasive species *Branchiomma bairdi* along the Italian coast. Med Mar Sci 13(2): 283–293.
- Gil J & Nishi E 2017 Nomenclatural checklist for *Acromegalomma* species (Annelida, Sabellidae), a *nomen novum* replacement for the junior homonym *Megalomma* Johansson, 1926. ZooKeys 677: 131–150.
- Gillett C 2016 Reduction and emergence in Science and Philosophy. Cambridge University Press, New York.
- Gómez P, Mercado JA, Mitchell LM & Salazar-Vallejo SI 1997 Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca, México. Rev Biol Trop 45: 1067–1074.
- Griffiths P & Stotz K 2013 Genetics and Philosophy: An introduction. Cambridge University Press, New York.
- Hartman O 1969 Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.
- Hempel CG 1965 Aspects of scientific explanation and other essays in the Philosophy of Science. The Free Press, New York.
- Hernández-Alcántara P. & Solís-Weiss V 1993 New records of sedentariate polychaetous annelids from the continental shelf of the Gulf of California. Bull Mar Sci 53: 1027–1041.
- 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(2): 25–38.

- 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. *Bull South Cal Assoc* 102: 1–16.
- Hobson KD & Banse K 1981 Sedentariate and archiannelid polychaetes of British Columbia and Washington. *Can J Fish Aq Sci* 209: 1–144.
- Hoyningen-Huene P 2013 *Systematicity: The nature of Science*. Oxford University Press, New York.
- Huang D, Fitzhugh K & Rouse GW 2011 Inference of phylogenetic relationships within Fabriciidae (Sabellida, Annelida) using molecular and morphological data. *Cladistics* 27(4): 356–379.
- Ibarzábal DR 1986 Lista de especies de poliquetos bentónicos cubanos. Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología 45: 1–17.
- Imajima M & Hartman O 1964 The polychaetous annelids of Japan. *Occ Pap Allan Hancock Found* 26: 1–452.
- Jiménez-Cueto MS & Salazar Vallejo SI 1990 Anélidos poliquetos de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. *In*: Navarro D & Robinson JG (eds) *Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an*, vol 1. CIES & CIQROO, pp: 147–150.
- Johansson KE 1927 Beiträge zur Kenntnis der Polychaeten-Familien Hermellidae Sabellidae und Serpulidae. *Zool bid från Uppsala* 11: 1–184.
- Keppel E, Tovar-Hernández MA & Ruiz G 2015 First record of *Branchiomma coheni* (Polychaeta: Sabellidae) along the US East coast and update of non indigenous species. *Zootaxa* 4058(4): 499–518.
- Keppel E, Tovar-Hernández MA & Ruiz G 2018 New records of the non-indigenous species *Branchiomma bairdi* and *B. conspersum* (Polychaeta: Sabellidae) on the Pacific coast of North America. *BioInvasions Rec* 7(3): 229–236.
- Keppel E, Keith I, Ruiz GM & Carlton JT 2019 New records of native and non-indigenous polychaetes (Annelida: Polychaeta) in the Galapagos Islands. *Aquat Invasions* 14(1): 59–84.
- Knight-Jones P 1994 Two new species of *Branchiomma* (Sabellidae) with redescription of closely related species and comments on *Pseudobranchiomma* and *Sabellastarte*. *In*: Dauvin J-C, Laubier L & Reish DJ (eds) *Actes de la 4ème Conférence internationale des Polychètes*. *Mém Mus Natl Hist Nat* 162: 191–198.
- Knight-Jones P, Darbyshire T, Petersen ME & Tovar-Hernández MA 2017 What is *Pseudopotamilla reniformis* (Sabellidae)? Comparisons of populations from Britain, Iceland and Canada with comments on *Eudistylia* and *Schizobranchia*. *Zootaxa* 4254(2): 201–220.
- Kupriyanova EK & Rouse GW 2008 Yet another example of paraphyly in Annelida: Molecular evidence that Sabellidae contains Serpulidae. *Mol Phyl Evol* 46: 1174–1181.
- 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 Biodivers* 87(4): 1212–1224.
- Nogueira JMM, Fitzhugh K, Hutchings P & Carrerette O 2017 Phylogenetic analysis of the family Telothelepodidae Nogueira, Fitzhugh & Hutchings, 2013 (Annelida: Terebelliformia). *Mar Biol Res* 13: 671–692.
- Nogueira JMM, Fitzhugh K & Rossi MCS 2010 A new genus and new species of fan worms (Polychaeta: Sabellidae) from Atlantic and Pacific Oceans—the formal treatment of taxon names as explanatory hypotheses. *Zootaxa* 2603: 1–52.
- Nogueira JMM, Rossi MCS & López E 2006 Intertidal species of *Branchiomma* Kolliker and *Pseudobranchiomma* Jones (Polychaeta: Sabellidae: Sabellinae) occurring on rocky shores along the state of Sao Paulo, southeastern Brazil. *Zool Stud* 45: 586–610.
- 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.
- Paola A, Armendáriz L & Rodríguez-Capitulo A 2013 External ultrastructure of *Manayunkia speciosa* (Fabriciidae) from Uruguay River, Argentina. *Rev Mex Biod* 84: 521–529.
- Paoletti MP & Orilia F 2017 Downward causation: an opinionated introduction. *In*: Paoletti MP & Orilia F (eds) *Philosophical and scientific perspectives on downward causation*. Routledge, New York, pp: 1–21.
- Perkins TH 1984 Revision of *Demonax* Kinberg, *Hypsicomus* Grube and *Notaulax* Tauber, with a review of *Megalomma* Johansson from Florida. *Proc Biol Soc Wash* 97: 285–368.
- Read G & Fauchald K 2020 World Polychaeta database. Sabellidae Latreille, 1825. Consultado el 21 de enero de 2020 en: World Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxde tails&id=985> on 2020-01-21
- Rioja E 1923 Estudio sistemático de las especies ibéricas del suborden Sabelliformia. *Trab MNCN, Madrid, Ser Zool* 29: 1–111.
- Rioja E 1947 Estudios Anelidológicos. XVII. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. *An Inst Biol Ser Zool UNAM* 18: 197–224.
- Rioja E 1963 Estudios Anelidológicos. XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. *An Inst Biol Ser Zool UNAM* 33: 131–229.
- Rouse GW 1996 New *Fabriciola* and *Manayunkia* species (Fabriciinae: Sabellidae: Polychaeta) from Papua New Guinea. *J Nat Hist* 30: 1761–1778.
- Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. *Zool Scr* 26(2): 139–204.
- Rouse GW & Fitzhugh K 1994 Broadcasting fables: Is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes. *Zool Scrip* 23: 271–312.

- Salazar-Vallejo SI, de León-González JA, Góngora-Garza G & Salices Polanco H 1987 (1986) Nuevos registros y extensiones del ámbito de poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. *Inv Mar CICIMAR* 3: 29–38.
- 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.
- Salmon WC 1984 Scientific explanation and the causal structure of the World. Princeton University Press, Princeton.
- Steinbeck J & Ricketts EF 1941 *Sea of Cortez*. A leisurely journal of travel and research. New York: Viking Press.
- Suárez AM 1981 Poliquetos bentónicos cubanos II. Sedentaria. *Rev Inv Mar* 2: 3–47.
- Tilic E, Sayyari E, Mirarab S, Rouse G 2020 More is needed — Thousands of loci are required to elucidate the relationships of the ‘flowers of the sea’ (Sabellida, Annelida). *Mol Phyl Evol* 151: 106892.
- Tovar-Hernández MA 2007 On some species of *Chone* Krøyer, 1856 (Polychaeta: Sabellidae) from world-wide localities. *Zootaxa* 1518: 31–68.
- Tovar-Hernández MA 2009 42 Sabellidae Latreille, 1825. *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 de América Tropical. UANL, Monterrey, México, III: 489–520.
- Tovar-Hernández MA 2010 Taxonomic update of the sabellids from Chile (Polychaeta: Sabellidae) and taxa established by Prof. Ernst Ehlers, with a key to genera of Sabellinae. *An Inst Pat* 38(2): 7–29.
- Tovar-Hernández MA 2014 *Aracia sinaloae* n. sp., a new brooding, simultaneous hermaphroditic fan worm from southern Gulf of California (Polychaeta, Sabellidae). *Zootaxa* 3784(4): 389–400.
- Tovar-Hernández MA & Carrera-Parra LF 2011 *Megalomma* Johansson, 1925 (Polychaeta: Sabellidae) from America and other world-wide localities, and phylogenetic relationships within the genus. *Zootaxa* 2861: 1–71.
- Tovar-Hernández MA & Dean H 2010 New species of feather duster worms (Polychaeta: Sabellidae) from worldwide localities. *Sci Mar* 74(4): 815–826.
- Tovar-Hernández MA & Dean H 2014 A new gregarious sabellid worm from the Gulf of California reproduced by spontaneous fission (Polychaeta, Sabellidae). *J Mar Biol Assoc UK* 94(5): 935–946.
- Tovar-Hernández MA & Harris LH 2010 *Parasabella* Bush, 1905, replacement name for the polychaete genus *Demonax* Kinberg, 1867 (Annelida, Polychaeta, Sabellidae). *ZooKeys* 60: 13–19.
- Tovar-Hernández MA & Knight-Jones P 2006 Species of *Branchiomma* (Polychaeta: Sabellidae) from the Caribbean Sea and Pacific coast of Panama. *Zootaxa* 1189: 1–37.
- Tovar-Hernández MA & Salazar-Silva P 2008 Catalogue of Sabellidae Latreille, 1825 (Polychaeta) from the Grand Caribbean. *Zootaxa* 1894: 1–22.
- Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA 2019 Biodiversidad de gusanos poliquetos en la Bahía de La Paz (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. *Rev Mex Biod.* 90: e902764.
- Tovar-Hernández MA & Sosa-Rodríguez T 2006 Redescription of *Chone infundibuliformis* Krøyer, 1856 (Polychaeta: Sabellidae) and histology of the branchial crown appendages, collar and glandular ridge. *Zootaxa* 1115: 31–59.
- Tovar-Hernández MA, Yáñez-Rivera B & Bortolini-Rosales JL 2011 Reproduction of the invasive fan worm *Branchiomma bairdi* (Polychaeta: Sabellidae). *Mar Biol Res* 7(7): 710–718.
- Tovar-Hernández MA, Yáñez-Rivera B, Villalobos-Guerrero TF, Aguilar-Camacho JM & Ramírez-Santana ID 2014 Detección de invertebrados exóticos en el Golfo de California. *In*: Low Pfeng AM, Quijón P & Peters E (eds) Especies invasoras acuáticas: casos de estudio en ecosistemas de México. Segunda parte: distribución de especies invasoras: casos de estudio. SEMARNAT, INECC, UPEI, pp: 381-409.
- Van der Heiden AM & Hendrickx ME 1982 Inventario de la fauna marina y costera del sur de Sinaloa, México. Segundo informe. Instituto de Ciencias Marinas y Limnología, UNAM 135 pp.
- Van Fraassen BC 1990 The scientific image. Clarendon Press, New York.
- Yáñez-Rivera B, Tovar-Hernández MA, Galván-Villa CM, Ríos-Jara E 2020 Tubicolous polychaete worms (Annelida) from Bahía de Chamela Islands Sanctuary, Mexico, with the description of a new bamboo worm. *Biod Data J* 8: e57572.

Lista. Especies de Sabellidae conocidas en América tropical. El asterisco indica registros posteriores a la versión previa de este capítulo (Tovar-Hernández 2009).

Subfamilia Fabriciinae Rioja, 1923

Género *Augeneriella* Banse, 1957

* *Augeneriella hummelincki* Banse, 1957: Gran Caribe. Huang *et al.* 2011: Belice

Género *Echinofabricia* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011

* *Echinofabricia goodhartorum* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011: Gran Caribe (Belice)

Género *Fabricinuda* Fitzhugh, 1990

Fabricinuda limnicola (Hartman, 1951): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

* *F. rosaelenae* López & Rodríguez, 2008: Gran Caribe (Venezuela)

F. pseudocollaris Fitzhugh, 1990: Gran Caribe

* *F. trilobata* (Fitzhugh, 1983): Gran Caribe. Huang *et al.* 2011: Venezuela y Panamá

Género *Novafabricia* Fitzhugh, 1990

* *Novafabricia infratorquata* (Fitzhugh, 1983): Gran Caribe. Huang *et al.* 2011: Belice

Género *Pseudoaugeneriella* Fitzhugh, 1998

* *Pseudoaugeneriella spongicola* Giangrande, Licciano & Gambi, 2007: Gran Caribe (Belice)

Género *Pseudofabriciola* Fitzhugh, 1990

Pseudofabriciola longa Fitzhugh, 1990: Gran Caribe

P. quiasincisura Fitzhugh, 1996: Gran Caribe

P. sofla Fitzhugh, 1996: Gran Caribe

Género *Rubifabriciola* Huang, Fitzhugh & Rouse, 2011

* *Rubifabriciola flammula* (Rouse, 1993): Gran Caribe. Huang *et al.* 2011: Belice y Panamá

Subfamilia Sabellinae Latreille, 1825

Género *Acromegalomma* Gil & Nishi, 2017

Acromegalomma bioculatum (Ehlers, 1887): Gran Caribe

* *A. carunculatum* (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2008): Pacífico oriental tropical (Guerrero, México); Bastida-Zavala *et al.* 2016: golfo de California, Guerrero y Oaxaca

* *A. circumspectum* (Moore, 1923): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Baja California, México; California, EUA; Tovar-Hernández *et al.* 2019: golfo de California; Yáñez-Rivera *et al.* 2020: Chamela, Jalisco, México

* *A. coloratum* (Chamberlin, 1919): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: golfo de California

A. fauchaldi Giangrande, Licciano & Gambi, 2007: Gran Caribe

* *A. gesae* (Knight-Jones, 1997): Pacífico oriental tropical. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Panamá

* *A. heterops* (Perkins, 1984): Gran Caribe. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Gran Caribe: Caribe mexicano, Venezuela, Panamá

* *A. lobiferum* (Ehlers, 1887): Gran Caribe. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Caribe mexicano, Florida, Puerto Rico, Panamá

* *A. modestum* (de Quatrefages, 1866): Pacífico oriental tropical. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Oaxaca (México), Panamá, Ecuador, Perú

* *A. pacifici* (Grube, 1959): Pacífico oriental tropical. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Oaxaca y Guerrero (México), Costa Rica, Panamá; Dean *et al.* 2012: Costa Rica

* *A. perkinsi* (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006): Gran Caribe. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: Florida, Panamá (ubicación en el Pacífico o en el Caribe incierta); Dean 2017: Costa Rica (Manzanillo, Caribe)

* *A. pigmentum* (Reish, 1963): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011: golfo de California, Costa Rica

A. roulei (Gravier, 1907): Pacífico oriental tropical

A. splendidum (Moore, 1905): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

Género *Amphicorina* Claparède, 1864

Amphicorina androgyne Rouse, 1994: Gran Caribe

* *A. annea* (Rouse, 1994): Gran Caribe. Díaz-Díaz & Liñero Arana 2009: Venezuela

A. bichaeta Capa & López, 2004: Pacífico oriental tropical

A. perkinsi Capa & López, 2004: Pacífico oriental tropical

Género *Amphiglana* Claparède, 1864

Amphiglana jimenezi Capa & López, 2004: Pacífico oriental tropical

* *A. lindae* Rouse & Gambi, 1997: Gran Caribe (Belice)

Género *Anamobaea* Krøyer, 1856

Anamobaea orstedii Krøyer, 1856: Gran Caribe

A. phyllisae Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006: Gran Caribe

Género *Aracia* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010

* *Aracia sinaloae* Tovar-Hernández, 2014: Pacífico oriental tropical

Género *Bispira* Krøyer, 1856

* *Bispira brunnea* Treadwell, 1917: Gran Caribe. Dávila-Jiménez *et al.* 2017: Caribe mexicano

* *B. melanostigma* (Schmarda, 1861): Gran Caribe, Pacífico oriental tropical. Dean *et al.* 2012, 2017: tanto Atlántico como Pacífico de Costa Rica

* *B. monroi* (Hartman, 1961): Pacífico oriental tropical. Yáñez-Rivera *et al.* 2020: Chamela, Jalisco, México

B. paraporifera Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006: Gran Caribe

Género *Branchiomma* Kölliker, 1859

* *Branchiomma bairdi* (McIntosh, 1885): Gran Caribe, Pacífico oriental tropical (introducida), Provincia californiana (introducida). Tovar-Hernández *et al.* 2012, 2014; Bastida-Zavala *et al.* 2016: golfo de California y Oaxaca (México); Keppel *et al.* 2019: Galápagos (Ecuador)

* *B. coheni* Tovar-Hernández & Knight-Jones, 2006: Caribe (introducida), Pacífico oriental tropical. Keppel *et al.* 2015: golfo de California, Florida. Dueñas & Dueñas 2016: Colombia

B. conspersum (Ehlers, 1887): Gran Caribe

* *B. costaricensis* Tovar-Hernández & Dean, 2010: Pacífico oriental tropical (Costa Rica). Dean *et al.* 2012: Costa Rica

B. iliffi Tovar-Hernández & Knight-Jones, 2006: Gran Caribe

* *B. nigromaculatum* (Baird, 1865): Gran Caribe. Gómez-Paiva *et al.* 2016: Venezuela

Género *Chone* Krøyer, 1856

Chone gracilis Moore, 1906: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

* *C. mollis* (Bush *In* Moore, 1904): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Yáñez-Rivera *et al.* 2020: Chamela, Jalisco, México

Género *Dialychone* Claparède, 1870

Dialychone albocincta (Banse, 1972): Provincia californiana

* *D. blakei* Tovar-Hernández & Dean, 2010: Gran Caribe

D. perkinsi (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe

D. trilineata (Tovar-Hernández, 2007): Provincia californiana

D. veleronis (Banse, 1972): Provincia californiana

Género *Euchone* Malmgren, 1866

Euchone arenae Hartman, 1966: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

E. incolor Hartman, 1965: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

E. magna (Fauchald, 1972): Pacífico oriental tropical

Género *Eudistylia* Bush, 1904

Eudistylia polymorpha (Johnson, 1901): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

Género *Fabrisabella* Hartman, 1969

Fabrisabella similis Fauchald, 1972: Pacífico oriental tropical

F. vasculosa Hartman, 1969: Pacífico oriental tropical

Género Jasmineira Langerhans, 1880

Jasmineira bilobata Day, 1973: Gran Caribe

Género Notaulax Tauber, 1879

Notaulax bahamensis Perkins, 1984: Gran Caribe

* *N. californica* (Treadwell, 1906): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Yáñez-Rivera *et al.* 2020: Chamela, Jalisco, México

N. circumspiciens (Ehlers, 1887): Gran Caribe

* *N. midoculi* (Hoagland, 1919): Gran Caribe. Miranda Salinas *et al.* 2016

* *N. nigroincrustedata* Tovar-Hernández, García-Garza & de León-González, 2020: Pacífico oriental tropical

* *N. nudicollis* (Krøyer, 1856): Gran Caribe. Dean 2017: Costa Rica

* *N. occidentalis* (Baird, 1865): Gran Caribe. Dean 2017: Costa Rica

N. paucoculata Perkins, 1984: Gran Caribe

* *N. punctulata* Tovar-Hernández, García-Garza & de León-González, 2020: Pacífico oriental tropical

Género Paradialychone Tovar-Hernández, 2008

Paradialychone americana (Day, 1973): Gran Caribe

* *P. diazi* (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe. Gómez-Paiva *et al.* 2016: Venezuela

P. ecaudata (Moore, 1923): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

P. eiffelturris (Tovar-Hernández, 2007): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

P. farringtonae (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe

P. johnstonae (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe

P. paracincta (Hartmann-Schröder, 1962): Pacífico oriental tropical

P. paramollis (Tovar-Hernández, 2007): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

P. uebelackerae (Tovar-Hernández, 2005): Gran Caribe

Género Parasabella Bush, 1905

Parasabella flecata (Hoagland, 1919): Gran Caribe

* *P. jamaicensis* Augener, 1922: Gran Caribe. Gómez-Paiva *et al.* 2016: Venezuela; Dean 2017: Costa Rica (Caribe)

* *P. lacunosa* (Perkins, 1984): Gran Caribe. Fernández-Rodríguez *et al.* 2016: Colombia

* *P. leucaspis* (Kinberg, 1867): Pacífico oriental tropical. Cabanillas *et al.* 2016: Perú

P. media (Bush, 1904): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

* *P. pallida* Moore, 1923: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Bastida-Zavala *et al.* 2016 y Tovar-Hernández *et al.* 2019: golfo de California. Yáñez-Rivera *et al.* 2020: Chamela, Jalisco, México

P. rugosa (Moore, 1904): Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

Género Perkinsiana Knight-Jones, 1983

Perkinsiana fonticula (Hoagland, 1919): Gran Caribe

Género Potamethus Chamberlin, 1919

Potamethus spathiferus (Ehlers, 1887): Gran Caribe

Género Pseudobranchiomma Jones, 1962

Pseudobranchiomma emersoni Jones, 1962: Gran Caribe

P. perkinsi Knight-Jones & Giangrande, 2003: Gran Caribe

* *P. punctata* (Treadwell, 1906): Pacífico oriental tropical. Bastida-Zavala *et al.* 2016: golfo de California

* *P. schizogenica* Tovar-Hernández & Dean, 2014: Pacífico oriental tropical (golfo de California). Tovar-Hernández *et al.* 2019: golfo de California; Keppel *et al.* 2019: Galápagos (Ecuador); Yáñez-Rivera *et al.* 2020: Chamela, Jalisco, México

Género Pseudopotamilla Bush, 1905

Pseudopotamilla debilis Bush, 1904: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

* *P. fitzhughii* Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo, 2006: Gran Caribe. Dean 2017: Costa Rica

P. intermedia Moore, 1905: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana

* *P. socialis* Hartman, 1944: Pacífico oriental tropical, Provincia californiana. Tovar-Hernández *et al.* 2019: golfo de California

Género Sabellastarte Krøyer, 1856

Sabellastarte magnifica (Shaw, 1800): Gran Caribe

S. spectabilis (Grube, 1878): Pacífico oriental tropical

Género Sabellomma Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010

* *Sabellomma collinae* Nogueira, Fitzhugh & Rossi, 2010: Gran Caribe (Florida, Puerto Rico, Panamá)

Género Sabellonga Hartman, 1969

Sabellonga disjuncta Hartman, 1969: Provincia californiana

Tabla 1. Registros de sabélidos no incluidos en la clave (registros revisados y/o dudosos).

Taxón	Registros previos	Comentarios
Fabriciinae		
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1837)	Provincia californiana: Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004)	Localidad tipo: Helgoland, mar del Norte. Hartman (1969) la registró para California central (Estados Unidos). Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) la incluyeron en el listado del Pacífico oriental tropical (POT) pero las referencias citadas por dichos autores no registran la especie para el POT: Banse (1979); Hartman (1969); Hobson & Banse (1981); Imajima & Hartman (1964)
<i>Manayunkia aestuarina</i> (Bourne, 1883)	Golfo de México: Bishop (1984)	Localidad tipo: isla de Sheppey (Inglaterra) y boca del Liffey (Irlanda). Se trata de fabricinos muy pequeños cuyos caracteres distintivos son bastante difíciles de examinar e interpretar (apéndices de la corona radiolar). Es una especie ampliamente registrada en Europa y en Estados Unidos: Mississippi (Bishop 1984), Carolina del Sur (Bell 1982) y Maryland (Rouse 1995). Es necesaria una revisión detallada del registro en el norte del golfo de México.
<i>Manayunkia speciosa</i> Leidy, 1859	Golfo de México: Brehm (1978)	Localidad tipo: Schuylkill River, Pennsylvania. Se ha reportado en diversos cuerpos de agua dulce de Norte América, desde los grandes Lagos en el Este hasta Oregon y Alaska en el oeste; en el norte del golfo de México y en el río Uruguay (Paola <i>et al.</i> 2013), en este último adjudicando su presencia a su potencial invasor (Armendáriz <i>et al.</i> 2011). El registro de Argentina pudiera corresponder a <i>Manayunkia brasiliensis</i> Banse, 1956 y el del Caribe podría ser una especie indescrita. Es necesario la revisión detallada de los registros.
Sabellinae		
<i>Acromegalomma mushaense</i> (Gravier, 1906)	Pacífico oriental tropical: Monro (1933); Steinbeck & Ricketts (1941); Rioja (1947); Bastida-Zavala (1993) como <i>Megalomma</i>	Localidad tipo: Mar Rojo. Es posible que los registros de <i>A. mushaense</i> para el Pacífico mexicano correspondan a <i>A. coloratum</i> , que ha sido encontrada desde Ensenada (Provincia californiana) hasta Nayarit (POT) (Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011). El registro de Monro (1933) para las Galápagos no corresponde a <i>A. mushaense</i> (Keppel <i>et al.</i> en proceso).
<i>Acromegalomma quadrioculatum</i> (Willey, 1905)	Pacífico oriental tropical: Hernández- Alcántara & Solís- Weiss (1993) como <i>Megalomma</i>	Localidad tipo: Ceylán, océano Índico. Su registro para el POT es cuestionable; podría tratarse de <i>A. coloratum</i> , especie local que presenta ojos en los radiolos dorsales (radiolos 1 al 5), como <i>A. quadrioculatum</i> .
<i>Acromegalomma vesiculosum</i> (Montagu, 1813)	Pacífico oriental tropical: Salazar- Vallejo & Londoño- Mesa (2004) y Caribe: Amoureux (1985); Fauchald (1977b) como <i>Megalomma</i>	Localidad tipo: Devonshire, Inglaterra. Fue incluida en el listado del POT de Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004), aunque las referencias citadas por dichos autores no registran la especie para el POT (Day 1967; Fitzhugh 1989). Ejemplares de California, depositados en el Museo de Historia Natural de Los Angeles, están etiquetados como <i>A. vesiculosum</i> pero corresponden a <i>M. circumspectum</i> (Tovar-Hernández & Carrera-Parra 2011).

Taxón	Registros previos	Comentarios
<i>Amphicorina armandi</i> (Claparède, 1864)	Pacífico oriental tropical: Rioja (1947) como <i>Oridia</i>	Localidad tipo: Mediterráneo. Los registros del POT podrían tratarse de <i>Amphicorina perkinsi</i> o <i>A. bichaeta</i> .
<i>Bispira crassicornis</i> (Sars, 1851)	Pacífico oriental tropical: van der Heiden & Hendrickx (1982) y Provincia californiana Hartman (1969) como <i>Sabella</i>	Localidad tipo: South Devon, Inglaterra. La especie se distribuye en el Ártico (Harris & Tovar-Hernández, trabajo inédito). Los registros para el POT y Provincia californiana podrían corresponder a <i>Bispira monroi</i> y/o especies indecritas.
<i>Branchiomma cingulatum</i> (Grube, 1870)	Pacífico oriental tropical: Bastida-Zavala (1993)	Localidad tipo: Fiji, Pacífico central. <i>Branchiomma</i> contiene varias especies invasoras. Es necesario confirmar el registro y/o compararlo adecuadamente con <i>B. bairdi</i> , <i>B. boholense</i> y <i>B. conspersum</i> (las tres presentan macroestilodos). La presencia de <i>B. bairdi</i> (Bermuda) ha sido confirmada en el POT, en la Provincia californiana, en Hawaii, en Australia y en el Mediterráneo (Capa <i>et al.</i> 2013; del Pasqua <i>et al.</i> 2018; Keppel <i>et al.</i> 2018, 2019). <i>Branchiomma boholense</i> (Bohol islands, Filipinas) ha sido confirmada en el Mediterráneo (del Pasqua <i>et al.</i> 2018). <i>Branchiomma conspersum</i> (Florida) ha sido confirmada en el Pacífico de Panamá, Hawaii y Australia (Keppel <i>et al.</i> 2018).
<i>Branchiomma curtum</i> (Ehlers, 1901)	Caribe: Tovar-Hernández & Knight-Jones (2006)	Localidad tipo: Masatierra, Chile. Keppel <i>et al.</i> (2015) reconocen que los registros de la especie en el Caribe podrían ser erróneos, puesto que tanto los sintipos como los ejemplares del Caribe corresponden a estadios juveniles, reproducidos por fisión, y con un bajo número de segmentos torácicos, fenómeno que es común en <i>Branchiomma</i> (Tovar-Hernández <i>et al.</i> 2011).
<i>Branchiomma nigromaculatum</i> (Baird, 1865)	Pacífico oriental tropical: Salazar-Vallejo <i>et al.</i> (1987); Bastida-Zavala (1993)	Localidad tipo: Antillas. <i>Branchiomma</i> contiene varias especies invasoras, aparentemente <i>B. nigromaculatum</i> es una de ellas, pero es necesario confirmar el registro y/o compararlo adecuadamente con especies que presentan microestilodos, como es el caso de <i>B. luctuosum</i> , que también es invasora en Brasil y el Mediterráneo (Nogueira <i>et al.</i> 2006; el Haddad <i>et al.</i> 2008; Giangrande <i>et al.</i> 2012).
<i>Chone fauveli</i> McIntosh, 1916	Pacífico oriental tropical: Berkeley & Berkeley (1939)	Localidad tipo: Inglaterra. Berkeley & Berkeley (1939) la registraron para la bahía de La Paz (Golfo de California) como <i>C. infundibuliformis</i> var. <i>fauveli</i> . Su distribución fue restringida para el mar de Norte (Tovar-Hernández 2007).
<i>Chone infundibuliformis</i> Krøyer, 1856	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara <i>et al.</i> (2003)	Localidad tipo: Groenlandia. La distribución de <i>C. infundibuliformis</i> fue restringida para el océano Ártico (Tovar-Hernández & Sosa-Rodríguez 2006).
<i>Laonome salmacidis</i> (Claparède, 1869)	Pacífico oriental tropical: de León-González <i>et al.</i> 1994(1993) como <i>Euratella</i>	Localidad tipo: Golfo de Nápoles. Es probable que la especie corresponda a un taxón indecrito, pues no existe ninguna especie de <i>Laonome</i> en la región.

Taxón	Registros previos	Comentarios
<i>Myxicola infundibulum</i> (Renier, 1804)	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (1993, 1999)	Localidad tipo: Mediterráneo. El género necesita revisión mundial. <i>Myxicola infundibulum</i> se ha registrado como cosmopolita, pero no hay evidencias que lo sustenten. Los registros del POT podrían tratarse de una especie indescrita, pues se han encontrado ejemplares con ojos en la punta de los radiolos (de León-González, com. pers.), mismos que no están presentes en <i>M. infundibulum</i> .
<i>Notaulax nudicollis</i> (Krøyer, 1856)	Pacífico oriental tropical: de León-González <i>et al.</i> 1994(1993); Gómez <i>et al.</i> (1997)	Localidad tipo: Saint-Thomas, Caribe. La distribución en el POT es cuestionable. Perkins (1984) dibujó ejemplares del Pacífico y del Caribe bajo el nombre de <i>nudicollis</i> , pero hay diferencias notorias en la forma del collar y caracteres de la corona radiolar. La revisión de <i>Notaulax</i> para América está en proceso (Tovar-Hernández).
<i>Notaulax occidentalis</i> (Baird, 1865)	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara <i>et al.</i> (2003)	Localidad tipo: Saint-Vincent, Mar Caribe. Los registros para el POT son cuestionables. La revisión de <i>Notaulax</i> para América está en proceso (Tovar-Hernández).
<i>Notaulax phaeotenia</i> (Schmarda, 1861)	Pacífico oriental tropical: Rioja (1947, 1963) y Gran: Fauvel (1953); Fauchald (1977b) como <i>Hypsicomus</i> ; Suárez (1981); Cubit & Williams (1983); Ibarzábal (1986); Jiménez-Cueto & Salazar-Vallejo (1990); Báez & Ardila (2003); Díaz Díaz & Liñero Arana (2003a, 2003b)	Localidad tipo: Sri Lanka. Perkins (1984) mencionó que muchas especies han sido referidas como <i>N. phaeotenia</i> , pero con base en la comparación de las diagnósticas y dibujos de cada una de ellas, es evidente que se trata de un complejo de especies.
<i>Potamilla neglecta</i> (Sars, 1851)	Pacífico oriental tropical: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (1991) y Provincia californiana: Hartman (1969)	Localidad tipo: Noruega. Los ejemplares que Hartman (1969) registró como <i>P. neglecta</i> se diferencian de aquellos provenientes de la localidad tipo (Noruega), en que estos últimos no tienen ojos, por lo que el registro de California podría tratarse de una especie indescrita.
<i>Pseudobranchiomma picta</i> (McIntosh, 1885)	Pacífico oriental tropical: Berkeley & Berkeley (1939) como <i>Dasychone</i>	Localidad tipo: Kobe, Japón. Knight-Jones (1994:197) mencionó que la especie corresponde al género <i>Pseudobranchiomma</i> . El registro de Berkeley & Berkeley (1939) podría tratarse de <i>P. schizogenica</i> .
<i>Pseudopotamilla reniformis</i> (Bruguière, 1789)	Caribe: Cubit & Williams (1983); Fauchald (1977) y Pacífico oriental tropical: Fauchald (1977); de León-González <i>et al.</i> (1994(1993)); Gómez <i>et al.</i> (1997)	Localidad neotipo: Sandgerdi, Islandia. En el pasado fue considerada cosmopolita. Su distribución se restringió a Gran Bretaña, Islandia, Nueva Escocia y Terranova (Canadá) (Knight-Jones <i>et al.</i> 2017). Los registros para el Caribe corresponden a <i>P. fitzhughii</i> mientras que los del POT a <i>P. socialis</i> (Tovar-Hernández <i>et al.</i> 2019).

49. Scalibregmatidae Malmgren, 1867

Alexandra E. Rizzo¹ & Sergio I. Salazar-Vallejo²

1) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
aerizzo@gmail.com

2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Los miembros de esta familia son tan poco abundantes que generalmente no son capturados durante los estudios de monitoreo ambiental. Son excavadores en fondos no consolidados, arenosos a fangosos y se pueden encontrar desde la región intermareal hasta las zonas más profundas, donde son más comunes (Kudenov & Blake 1978). Son comedores de depósitos subsuperficiales (Jumars *et al.* 2015).

Los escalibregmátidos adultos tienen menos de 6 cm de longitud. El tegumento tiene una apariencia areolada porque los segmentos se subdividen en series con hasta 6 anillos. El cuerpo es usualmente hinchado anteriormente y puede ser largo por lo que se denominan arenicoliformes, o corto y se les llama larviformes debido a su semejanza con las larvas de moscas. Además de la forma del cuerpo, las características morfológicas distintivas incluyen la forma del prostomio, generalmente en forma de T, la presencia de cirros dorsales y ventrales en los parápodos posteriores, la presencia de branquias y setas aciculares en los parápodos anteriores, y la forma de las branquias y del pigidio.

Unas 70 especies se distribuyen entre los 16 géneros considerados válidos. Sin embargo, varios géneros son monotípicos como *Mucibregma*, *Proscalibregma*, *Speleobregma*, *Sclerobregma* y *Scalibregmella* (Read & Fauchald 2019). *Asclerocheilus* es el género con más especies descritas (15 spp.) y *Scalibregma inflatum* Ratke 1843, descrita para Noruega, es el escalibregmátido con la distribución geográfica más amplia y podría ser un complejo de especies. Sin embargo, falta la serie tipo para hacer una revisión comparativa (Mackie 1991). Miembros de *Axiokebutia* y *Speleobregma* tienen menos de 1 cm de largo y viven en grietas o grava. Estos difieren

de los otros escalibregmátidos por tener palpos ciliados por lo que pueden ser suspensívoros, además de tener glándulas adhesivas en el pigidio (Martínez *et al.* 2013).

Sistemática

El primer escalibregmátido fue descrito por Ratke (1843), *Scalibregma inflatum*, quien lo colocó cerca de *Arenicola* hasta que Malmgren (1867) propuso una nueva familia, Scalibregmatidae (sic). Bertelsen & Weston (1980:708, nota al pie) corrigieron el nombre a Scalibregmatidae porque la raíz griega correcta es *bregmat-*, que significa "el frente de la cabeza". Por su parte, *skalis* significa azadón (Brown 1956), por lo que el nombre del género tipo de la familia significaría con un azadón en el frente de la cabeza, lo que reflejaría las proyecciones laterales del prostomio.

Ashworth (1901) realizó la primera revisión de la familia, seguida por Furreg (1925). Claves de identificación fueron proporcionadas por Chamberlin (1919), Fauvel (1928) y Day (1967), y una tabla comparativa de géneros por Pocklington & Fournier (1987). Kudenov & Blake (1978) revisaron la familia, discutieron los géneros y también describieron nuevas especies de Australia. Otros estudios específicos incluyen los de Blake (1981) para Sudamérica y Antártica, Kudenov (1985) para el Golfo de México, Mackie (1991) para Europa, Blake (2000) para California, y Díaz & Liñero-Arana (2004) para Venezuela.

Scalibregmatidae es miembro de Scolecida, ya que tienen parápodos con ramas similares y 2 o más pares de cirros pigidiales (Rouse & Pleijel 2001, Blake 2016). Los análisis moleculares y morfológicos han posicionado esta familia cerca de Arenicolidae/Maldanidae o incluso Capitellidae y Opheliidae, aunque no hay

características apomórficas que apoyen la monofilia del taxón (Rouse & Pleijel 2001; Martínez *et al.* 2013). Sin embargo, entre los Scalibregmatidae, *Axiokebuita* y *Speleobregma* forman un clado cuyas sinapomorfias son palpos ciliados y pigidio adhesivo, que difieren de los otros escalibregmátidos (Martínez *et al.* 2013). Los palpos ciliados facilitan la suspensión, mientras que un pigidio adhesivo, globular y bilobulado proporciona adhesión a las hendiduras de cuevas rocosas o entre la grava.

Por otro lado, *Travisia* Johnston, 1840 se ha ubicado, en función de las similitudes morfológicas, en los Opheliidae (Sene Silva 2007) o en los Scalibregmatidae (Blake 2000, Rouse & Pleijel 2001). La ubicación en los escalibregmátidos se confirmó por análisis moleculares (Bleidorn *et al.* 2003, Persson & Pleijel 2005). No obstante, Blake & Maciolek (2015), basándose en las diferencias morfológicas entre *Travisia* y los escalibregmátidos, decidieron proponer un nuevo estatus y ubicar al género en su propia familia, Traviidae. Estamos de acuerdo por lo que la consideramos en otro capítulo.

Neolipobranchius Hartman & Fauchald 1971 es un *nomen dubium* porque probablemente se describió con base en juveniles (Blake 2015, Read & Fauchald 2019) y, por lo tanto, no se incluirá aquí.

Morfología

Cuerpo. El cuerpo puede ser largo, con la extremidad anterior hinchada (arenicoliforme, Fig. 2N) o corta y robusta (larviforme, Fig. 1A). Para Blake (2016), la variación corporal puede ser un artefacto de preservación y también porque la expansión anterior ocurre más tarde durante el desarrollo ontogenético. Sin embargo, la forma del cuerpo largo/corto todavía se usa, junto con otras características, para separar los géneros de escalibregmátidos. Los segmentos tienen cojines elevados y anulaciones secundarias (hasta 6 anillos por segmento), lo que le da al tegumento una apariencia areolada, que puede ser de importancia taxonómica (Blake 2016, Fig. 1K, 2H). No hay papilas epidérmicas. Un surco medioventral longitudinal se puede encontrar en varias especies.

Prostomio y peristomio. El prostomio puede ser en forma de T o bifido, con cuernos laterales o frontales en el margen anterior (Fig. 1A, F, K, P), o de otro modo (Fig. 1T). *Axiokebuita* y *Speleobregma* tienen cuernos largos y muy ciliados. Las expansiones laterales del margen anterior del prostomio de los adultos surgen tarde durante el desarrollo ontogenético (Blake 2016). Por lo tanto, los juveniles con un prostomio diferente pueden ser formas inmaduras de adultos con prostomios en forma de T o bifidos, que pueden ocasionar identificaciones erróneas. Ojos pueden estar presentes (Figs 1K, 2E, I, V) o ausentes (Figs 1F, P, 2A, X). Si se presentan, pueden ser pequeños o grandes, estos últimos probablemente formados por ocelos fusionados (Fig. 1K). Los órganos nucleales pueden ser manchas discretas o lobos ciliados bastante evidentes entre el prostomio y el peristomio. El peristomio consiste en un anillo dorsal y 1–3 ventrales que se fusionan para formar los labios bucales. La faringe es eversible y débilmente multilobulada (Tzetlin & Zhadan 2009).

Parápodos. Los parápodos son birrámeos, con ramas bien separadas (Figs 1B, G, L, R, 2B, R). Los parápodos anteriores están menos proyectados que los posteriores. Los lóbulos parapodiales son simples, aunque algunos tienen láminas postsetales en setíferos posteriores. Los cirros dorsales y ventrales, cuando presentes (Fig. 1C), se encuentran solo en los parápodos medianos y posteriores. Algunos géneros como *Axiokebuita*, *Parasclerocheilus*, *Sclerocheilus* y *Speleobregma*, solo tienen cirros ventrales. En algunos géneros, como *Scalibregma*, o *Pseudoscalibregma*, los cirros dorsales y/o ventrales pueden tener glándulas tubulares con poros distales cuya función se desconoce (Blake 1981, Bakken *et al.* 2014).

Branquias. Se pueden encontrar en los géneros *Scalibregma*, *Sclerobregma*, *Cryptosclerocheilus*, *Parasclerocheilus* y *Polyphysia* (Figs 1B, R, 2B). Son estructuras arborescentes, ramificadas en el lado posterior del notópodo en los setíferos 4 a 6. Como pueden aparecer tarde durante el desarrollo ontogenético, la identificación de juveniles sin branquias puede ser complicada. En *Sclerobregma branchiata*, las branquias son pectinadas (Blake 2016).

Setas. Las setas son todas simples; incluye espinas aciculares en los setíferos 1–4 (Figs 1D, H, N, S,

2D, F, T, Y), setas capilares delgadas (Figs 1I, 2P) y setas furcadas (Figs 1E, J, M, Q, 2C, G, K, O, U, W, Z). Las setas aciculares son distalmente espinosas a lo largo del eje (Figs 1D, H, 2L, T, Y), mientras que las furcadas tienen extremos iguales o desiguales, con espinulas a lo largo del margen interno (Figs 1E, J, M, Q, 2C, G, K, U, W, Z). *Speleobregma* tiene neuroganchos en todos los setígeros.

Pigidio. Puede tener dos o más lóbulos y 5 o más cirros anales (Blake 2016; Figs 1O, 2J, S). *Axiokebuita* y *Speleobregma* tienen dos lóbulos pigidiales grandes con papilas adhesivas.

Claves

Las especies que ocurren en América tropical se seleccionaron del World Register of Marine Species (WoRMS, consultado en Ago/2020). 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. Para los pies de figura, las vistas se abrevian así: VD para una vista dorsal y VF para una vista frontal.

Clave a géneros de Scalibregmatidae del mundo¹

(* no registrados en América tropical)

- 1 Cuerpo arenicoliforme (Fig. 1A, K); prostomio con forma de T 2
 - Cuerpo larviforme, ensanchado medialmente; prostomio sin proyecciones laterales 11
 - Cuerpo cilíndrico, delgado; prostomio con dos antenas frontales largas (Fig. 1T); órganos nucales prominentes, semejan grandes ojos *Scalibregmella* Hartman & Fauchald, 1971 *S. antennata* Hartman & Fauchald, 1971 (G, C)

- 2(1) Segmentos posteriores con parápodos con cirros dorsales y ventrales 3
 - Segmentos posteriores con parápodos con cirros ventrales, sin cirros dorsales 7
 - Segmentos posteriores con parápodos reducidos, sin cirros dorsales ni ventrales 8

- 3(2) Con branquias (Figs 1B, R, 2B) 4
 - Sin branquias 5

- 4(3) Con espinas aciculares *Sclerobregma* Hartman, 1965 Cuernos frontales cortos (menores que anchura prostomial) (Fig. 1A); con 4 pares de branquias (setígeros 2–5) *S. branchiatum* Hartman, 1965 (G, C)
 - Sin espinas aciculares *Scalibregma* Rathke, 1843 (incl. *Oligobregma* Rathke, 1843 y *Eusclerocheilus* Hartman, 1967)

- 5(3) Con espinas aciculares (Fig. 1H) *Oligobregma* Kudenov & Blake, 1978 Proyecciones prostomiales semiesféricas, cortas (Fig. 1F); parápodos medios con lóbulo interrasmal (Fig. 1G) *O. aciculata* (Hartman, 1965) (G, C)
 - Sin espinas aciculares 6

- 6(5) Con cirros dorsales *Pseudscalibregma* Ashworth, 1901*
 - Sin cirros dorsales *Scalibregmidés* Hartmann-Schröder, 1965

- 7(2) Con branquias; con espinas aciculares *Parasclerocheilus* Fauvel, 1928*
 - Sin branquias; con espinas aciculares *Sclerocheilus* Grube, 1863 Ojos en banda ancha transversa, pigmentada, proyectada hacia adelante (Fig. 1K); setígero 1 con una serie de espinas aciculares *S. unoculus* Kudenov, 1985 (G, C)

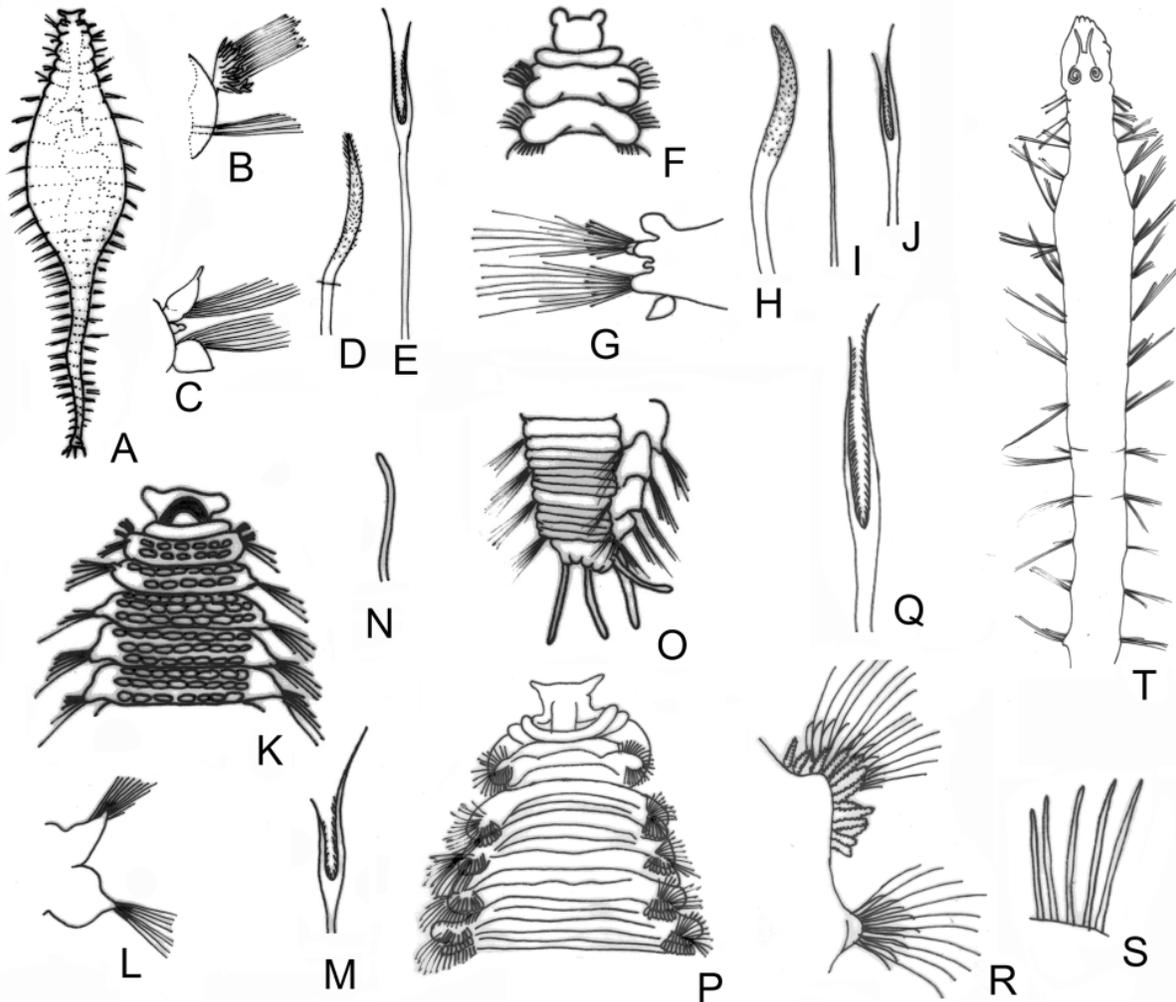


Figura 1. *Sclerobregma branchiatum*: A) Completo, VD, B) Parápodo 3 con branquias, VD, C) Parápodo abdominal con cirros dorsal y ventral, D) Seta acicular del setífero 1, E) Seta furcada; *Oligobregma aciculata*: F) Extremo anterior, VD, G) Parápodo medio, H) Seta acicular, I) Seta capilar, J) Seta furcada, *Sclerocheilus unoculus*: K) Extremo anterior, VD, L) Parápodo 16, M) Seta furcada, N) Seta acicular, O) Pigidio, *Scalibregma californicum*: P) Extremo anterior, VD, Q) Seta furcada, R) Parápodo anterior, S) Setas aciculares, *Scalibregmella antennata*: T) Regiones anterior y media, faringe evertida, VD.

8(2) Con branquias; con espinas aciculares *Cryptosclerocheilus* Blake, 1972*
 – Sin branquias 9

9(8) Con espinas aciculares *Asclerocheilus* Ashworth, 1901
 – Sin espinas aciculares 10

10(9) Pigidio con cirros anales más largos que anchos (Fig. 2J); con setas furcadas
 *Hyboscolex* Schmarda, 1861 (incl. *Onscoscolex* Schmarda, 1861)
 – Pigidio con cirros anales tan anchos como largos; sin setas furcadas
 *Speleobregma* Bertelsen, 1986*

11(1) Prostomio inciso 12
 – Prostomio entero; sin branquias *Neolipobranchius* Hartman & Fauchald, 1971²

- 12(11)** Con branquias *Polyphysia* de Quatrefages, 1865*
(incl. *Eumenia* Örsted, 1843/*Lipobranchius* Cunningham & Ramage, 1888)
 – Sin branquias *Kebuita* Chamberlin, 1919 (incl. *Gwasitua* Chamberlin, 1919)

- 1) Sinonimias según Kudenov & Blake (1978), Blake (1981), Mackie (1991) y Blake (2015).
 2) Género mal definido según Blake (2015).

Claves para especies

Asclerocheilus Ashworth, 1901

- 1** Neurosetas del setígero 1 con capilares y furcadas; ojos presentes o ausentes **2**
 – Neurosetas del setígero 1 solo capilares; sin ojos (Fig. 2M) *A. glabrus* (Ehlers, 1887) (G)
- 2(1)** Con ojos **3**
 – Sin ojos; prostomio redondeado anteriormente, proyecciones dirigidas anterolateralmente (Fig. 2X) *A. californicus* Hartman, 1963 (B, P)
- 3(2)** Primer notópodo con una hilera de espinas aciculares; prostomio truncado, proyecciones dirigidas lateralmente (Fig. 2V) *A. acirratus* (Hartman, 1966) (B, P)
 – Primer notópodo con dos hileras de espinas aciculares **4**
- 4(3)** Prostomio con proyecciones cónicas romas (Fig. 2Q); 2 grupos de ojos con muchos ocelos, grupos oblicuos, parcialmente fusionados a los márgenes internos; furcadas con extremos muy distintos, ca. 1:3 (Fig. 2U) *A. mexicanus* Kudenov, 1985 (G)
 – Prostomio con proyecciones laterales planas, aliformes; 2 grupos de ojos con ocelos separados, grupos en líneas longitudinales (Fig. 2E); furcadas con extremos muy distintos, ca. 1:2 (Fig. 2G) *A. tropicus* Blake, 1981 (P)

Hyboscolex Schmarda, 1861

- 1** Prostomio con ojos en dos hileras transversas por lado **2**
 – Prostomio con ojos en grupos alargados, longitudinales *H. equatorialis* Blake, 1981 (P)
- 2(1)** Segmentos anteriores con 4 anillos; capilares espinulosos (Fig. 2L)
 *H. quadricincta* Kudenov, 1985 (G, C)
 – Segmentos anteriores con 2–3 anillos; capilares lisos *H. pacificus* (Moore, 1909) (B, P)

Neolipobranchius Hartman & Fauchald, 1971

- 1** Con setas furcadas; pigidio con 5 cirros anales radiales (aguas someras)
 *N. blakei* Kudenov, 1985 (G, C)
 – Sin setas furcadas (abisal); pigidio sin cirros anales
 *N. glaber* Hartman & Fauchald, 1971 (ortografía según Kudenov 1985) (G, C)

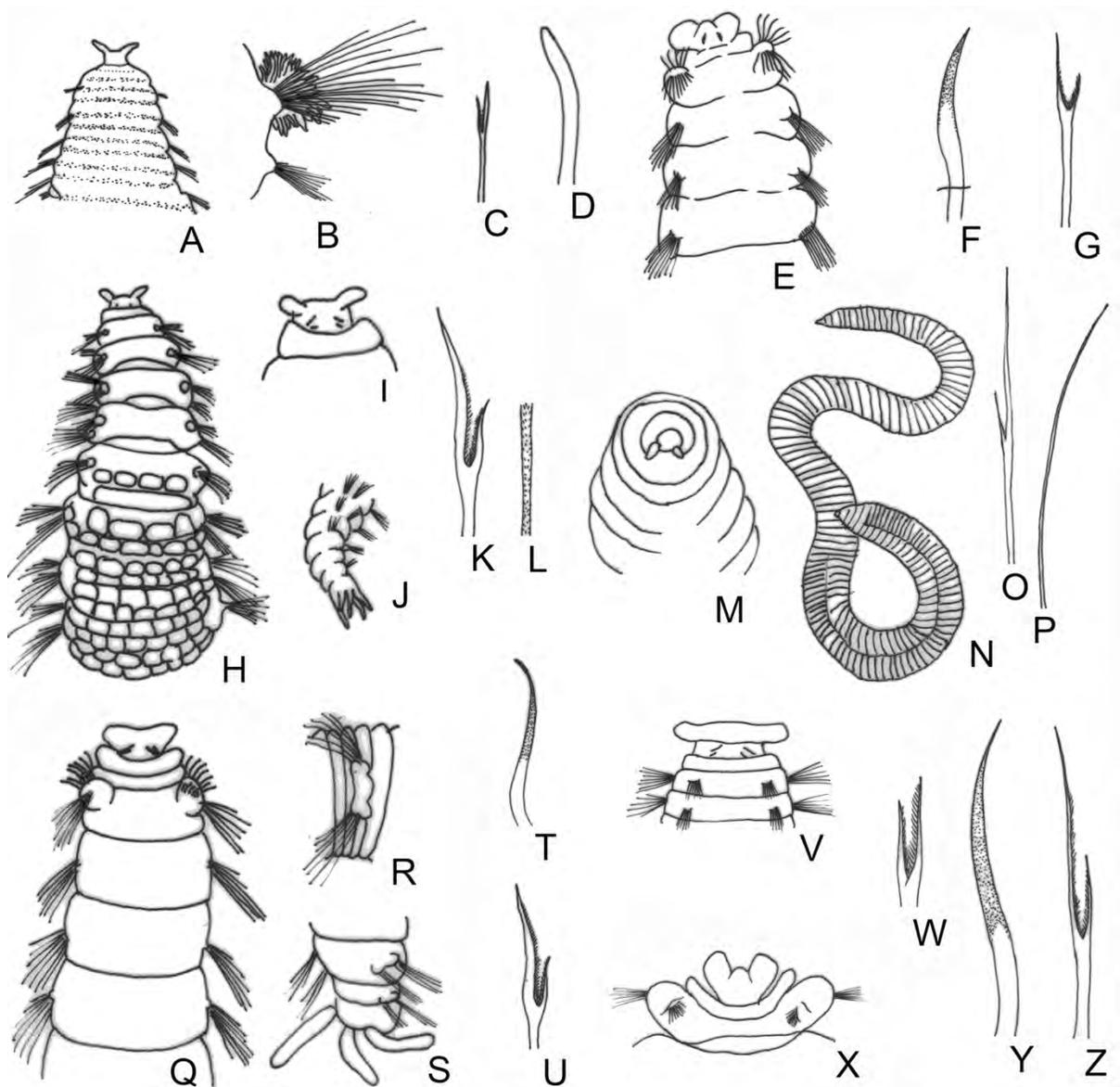


Figura 2. *Scalibregma stenoceram*: A) Extremo anterior, VD (branquias omitidas), B) Parápodo 4, C) Seta furcada, D) Seta acicular; *Asclerocheilus tropicus*: E) Extremo anterior, VD, F) Notoseta acicular, G) Seta furcada, *Hyboscolex quadricincta*: H) Extremo anterior, VD, I) Prostomio, VD, J) Pigidio, K) Seta furcada, L) Detalle de capilar espinoso, *Asclerocheilus glabrus*: M) Extremo anterior, VF, N) Animal completo, O) Seta furcada, P) Seta capilar, *A. mexicanus*: Q) Extremo anterior, VD, R) Parápodo medio, S) Pigidio, T) Notoseta acicular del parápodo 1, U) Seta furcada, *A. acirratus*: V) Extremo anterior, VD, W) Seta furcada, *A. californicus*: X) Extremo anterior, VD, Y) Seta acicular del parápodo 1, Z) Seta furcada.

Scalibregma Ratke, 1843

- 1 Proyecciones prostomiales laterales más cortas que la anchura prostomial (Fig. 1P); sin ojos; con 4 pares de branquias (set. 2–5) (Fig. 1R) *S. californicum* Blake 2000 (B, P)
 – Proyecciones prostomiales laterales más largas que la anchura prostomial (Fig. 2A); con ojos; con 3 pares de branquias (set. 3–5) (Fig. 2B)
 *S. stenoceram* (Bertelsen & Weston, 1980) (G)

Scalibregmides Hartmann-Schröder, 1965

- 1 Prostomio truncado, proyecciones laterales más largas que anchas; peristomio visible; cirros parapodiales mayores que longitud de los segmentos *S. chilensis* Hartmann-Schröder, 1965 (P)
- Prostomio proyectado anteriormente, proyecciones laterales tan anchas como largas; peristomio no visible; cirros parapodiales tan largos como o ligeramente mayores que la longitud segmentaria *S. peruanus* Blake, 1981 (P)

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por los Drs. Mikel Liñero y Óscar Díaz-Díaz y sus recomendaciones ayudaron mucho a mejorar la calidad final de esta contribución. 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

- Ashworth JH. 1901. The anatomy of *Scalibregma inflatum* Rathke. Quart J Micr Sci 45: 237–309, Pls 13–15.
- Bakken T, Oug E & Kongsrud JA. 2014. Occurrence and distribution of *Pseudoscalibregma* and *Scalibregma* (Annelida, Scalibregmatidae) in the deep Nordic Seas, with the description of *Scalibregma hanseni* n. sp. Zootaxa 3753: 101–117.
- Bertelsen RD & Weston DP. 1980. A new species of *Sclerobregma* (Polychaeta: Scalibregmatidae) from off the southeastern United States. Proc Biol Soc Wash 93: 708–713.
- Blake JA. 1981. The Scalibregmatidae (Annelida: Polychaeta) from South America and Antarctica collected chiefly during the cruises of the R/V Anton Bruun, R/V Hero and USNS Eltanin. Proc Biol Soc Wash 94: 1131–1162.
- Blake JA. 2000. Family Scalibregmatidae Malmgren 1867. In: Blake JA, Hilbig B & Scott PV (Eds). Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel. Santa Barbara Mus Nat Hist, Santa Barbara, California, pp. 129–144.
- Blake JA. 2015. New species of Scalibregmatidae (Annelida, Polychaeta) from the East Antarctic Peninsula including a description of the ecology and post-larval development of species of *Scalibregma* and *Oligobregma*. Zootaxa 4033: 57–93.
- Blake JA. 2016. Scalibregmatidae Malmgren 1867. In: Westheide, W., Purschke, G. & Böggemann, M. (Eds.), Handbook of Zoology, a Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Published on line, 35 pp.
- Blake JA & Maciolek NJ. 2015. Opheliidae Malmgren, 1867. In: Westheide W, Purschke G. & Böggemann M. (Eds.), Handbook of Zoology, a Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Published on line, 17 pp.
- Bleidorn C, Vogt L & Bartolomaeus T. 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. Mol Phy Evol 29: 279–288.
- Brown RW. 1956. Composition of Scientific Words. Smithsonian Inst, Washington, 882 pp.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool, Harvard 48:1–514
- Day JH. 1967. A monograph on the Polychaeta of southern Africa. Brit Mus Nat Hist Publ 656: 1–878
- Díaz Díaz O & Liñero-Arana I. 2004. Nuevos registros de Scalibregmatidae (Annelida: Polychaeta) de la región nororiental de Venezuela. Bol Centro Invest Biol 38: 32–39
- Fauvel P. 1928. Annélides polychètes nouvelles de l'Inde. Bull Mus Natl Hist Nat 34: 90–96.
- Furreg E. 1925. Zur Systematik der Polychätenfamilie Scalibregmatidae. Zool Jahrb Syst Geogr Biol Tiere 50: 123–190
- 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 6: 1–327
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsey SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Ann Rev Mar Sci 7: 497–520 + Supplemental Appendix A. Family-by-Family Updates: A1–A350 + Supplemental Table of Guild Characteristics: 1–14
- Kudenov JD. 1985. Four new species of Scalibregmatidae (Polychaeta) from the Gulf of Mexico, with comments on the familial placement of *Mucibregma* Fauchald & Hancock 1981. Proc Biol Soc Wash 98: 332–340
- Kudenov JD. & Blake JA. 1978. A review of the genera and species of the Scalibregmatidae (Polychaeta) with descriptions of one new genus and three new species from Australia. J Nat Hist 12: 427–444
- Mackie ASY. 1991. *Scalibregma celticum* new species (Polychaeta: Scalibregmatidae) from Europe, with a redescription of *Scalibregma inflatum* Rathke 1843 and comments on the genus *Sclerobregma* Hartman 1965. Bull Mar Sci 48: 268–276

- Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. Öfver Kung Vetensk-Akad Förhandl Stockholm 24: 127–235
- Martínez A, Di Domenico M & Worsaae K. 2013. Evolution of cave *Axiokebuita* and *Speleobregma* (Scalibregmatidae, Annelida). Zool Scripta 42(6): 623
- Persson J & Pleijel F. 2005. On the phylogenetic relationships of *Axiokebuita*, *Travisia* and *Scalibregmatidae*. Zootaxa 998: 1–14
- Pocklington P & Fournier JA. 1987. *Axiokebuita millsii*, new genus, new species, (Polychaeta: Scalibregmatidae) from eastern Canada. Bull Biol Soc Wash 7: 108–113
- Rathke H. 1843. Beiträge zur Fauna Norwegens. Verhand Kaiserl Leopold-Carol Akad Naturf Breslau 20: 1–264
- Read G & Fauchald K (Ed.) 2019. World Polychaeta database. Scalibregmatidae Malmgren, 1867. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=925>
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press, London, pp 354
- Sene Silva G. 2007. Filogenia de Opheliidae (Annelida: Polychaeta). Tesis de doctorado en Zoología, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil, pp. i–xii, + 1–95.
- Tzetlin A & Zhadan A. 2009. Morphological variation of axial non-muscular proboscis types in the Polychaeta. Zoosymposia 2: 415–42

50. Serpulidae Rafinesque, 1815

J. Rolando Bastida-Zavala & Juan Pablo Sánchez-Ovando

Universidad del Mar, campus Puerto Ángel
Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM)
rolando_bastida@yahoo.com.mx

A Enrique Rioja[‡], Helmut Zibrowius, Harry A. ten Hove, Elena K. Kupriyanova y Alexander V. Rzhavsky[†] por compartir su pasión por los serpulidos

Introducción

Los serpulidos pertenecen a una de las familias más reconocibles entre los poliquetos, debido principalmente a que son los únicos que construyen tubos calcáreos, con excepción del sabélido *Glomerula piloseta* (Perkins, 1991), que también forma tubos calcáreos, aunque de una composición diferente. Los serpulidos incluyen organismos con un amplio intervalo de tallas. Los filograninos y espirórbinos se encuentran entre los más pequeños, con menos de 5 mm de longitud. En el otro extremo están algunos serpulidos del género *Spirobranchus*, también llamados “pinitos de Navidad” por su desarrollada corona radiolar multicolor, que alcanzan longitudes de hasta 12 cm y tubos de más de 15 cm, o algunas especies de *Protula* de aguas profundas cuyos tubos alcanzan más de 25 cm (Knight-Jones & Fordy 1979, Rouse & Pleijel 2001). También comparten con los sabélidos el nombre de “flores marinas”, nombre dado por el colorido de las coronas radiolares de serpulidos, como *Spirobranchus* (Figs. 2E, 8V), *Protula* (Fig. 2A) o *Serpula*, y de sabélidos, como *Bispira* y *Sabellastarte* (Song 2006, Capa *et al.* 2010).

La familia está representada por poco más de 540 especies, reconocidas como válidas a nivel mundial, así como 74 géneros (ten Hove & Kupriyanova 2009, Kupriyanova *et al.* 2019, WoRMS 2021); sin embargo, algunos géneros como *Apomatus*, *Protula*, *Serpula*, *etc.*, requieren de una revisión exhaustiva (Knight-Jones & Fordy 1979, Rouse & Pleijel 2001, ten Hove & Kupriyanova 2009, Rzhavsky *et al.* 2018).

Con respecto a América tropical, se han registrado 41 géneros y 177 especies nominales, de las cuales 78 han sido registradas para el Pacífico oriental tropical, 25 para la costa occidental de Baja California, 50 para el golfo de México y Bermudas,

y 85 para el mar Caribe y Brasil; sin embargo, 19 son registros cuestionables para el Pacífico oriental tropical, uno para la costa occidental de Baja California, cuatro para el golfo de México y nueve para el Caribe (Tabla 1). Asimismo, se considera que 12 especies son exóticas, o criptogénicas, para el Pacífico oriental tropical, cinco para la costa occidental de Baja California, seis para el golfo de México y seis para el Caribe. Considerando sólo los litorales mexicanos, se han registrado 92 especies y 25 géneros de serpulidos (Perkins & Savage 1975, Perkins 1998, Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Bastida-Zavala 2008, Dean 2012, Bastida-Zavala *et al.* 2016, 2017).

En cuanto a su longevidad, el periodo de vida de un espirórbino (subfamilia Spirorbinae) es de apenas unos cuantos meses (ten Hove & van der Hurk 1993), mientras que otros serpulidos, como *Ficopomatus enigmaticus*, pueden vivir de cuatro a ocho años (ten Hove 1979). En las especies más longevas, como algunas del género *Spirobranchus*, se ha podido estimar indirectamente la edad de las que viven en los corales del género *Porites*, debido a su estrecha relación con éstos, usando las bandas de crecimiento del coral que los enclaustra. Se sabe que el diámetro del orificio del tubo de estos poliquetos crece 0.2 a 1 mm por año; de esta manera, se encontró que muchos *Spirobranchus* viven más de diez años, mientras que algunos cuantos llegan a vivir más de 40 años (Nishi & Nishihira 1996), lo cual resulta sorprendente para un invertebrado marino que no presenta reproducción asexual y no sobrepasa los 10–12 cm de longitud (Smith 1984).

Con respecto a su hábitat y ecología, los serpulidos se encuentran asociados principalmente a sustratos duros, con excepción de algunas especies que viven en sustratos blandos como *Ditrupa*. Muchas especies de serpulidos son

generalistas en cuanto al sustrato al que se incrustan, aunque otras son más selectivas. La mayoría de los serpulidos que se han observado asociados a corales (*e.g.*, algunas especies de *Spirobranchus*), generalmente se ubican en secciones muertas de las colonias (Mak 1982, Bastida-Zavala 1995, Nishi 1996). Algunas esponjas y octocorales pueden fungir como sustrato secundario para algunas especies de *Spirobranchus* (Skinner *et al.* 2012, Hoeksema *et al.* 2015, García-Hernández & Hoeksema 2017); además se han observado casos de simbiosis, como *Hydroides spongiicola* que al parecer es simbionte obligado de la esponja *Neofibularia nolitangere* (Humann 1992, Fosså & Nilsen 1996). Asimismo, se ha observado que varias especies de espirórbinos están asociadas a frondas de macroalgas y otros invertebrados (Knight-Jones & Knight-Jones 1977, Knight-Jones 1979).

Cuando menos una especie que habita en emanaciones frías de metano de Costa Rica, *Laminatubus paulbrooksi*, tiene una relación de simbiosis con bacterias aerobias oxidantes de metano, que se ubican en su corona radiolar; al parecer, la clara firma de isótopos mostraba que los serpulidos obtienen nutrición de estas bacterias (Goffredi *et al.* 2020, Rouse & Kupriyanova 2021).

A los organismos que “modulan directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otras especies, al provocar cambios de estado físico en materia biótica o abiótica”, se les ha denominado ingenieros de ecosistemas (Jones *et al.* 1994). Tal es el caso de varias especies de serpulidos, que pueden construir arrecifes a partir de sus tubos agregados, provocando, en algunos casos, efectos positivos como el aumento en la diversidad (*e.g.*, *Serpula vermicularis* en Escocia), y en otros casos causan efectos negativos, o incluso mixtos, como la especie invasora *Ficopomatus enigmaticus*, nativa de Australia, que proliferó y formó pequeños arrecifes lunares en la laguna costera Mar Chiquita, en Argentina, transformando enormemente el hábitat béntico y trastocando las actividades pesqueras (Schwindt & Iribarne 1998, Schwindt *et al.* 2001, Schwindt 2003), mientras que por otro lado, aumentó la disponibilidad de sustrato y por consiguiente la diversidad del sitio, además de aumentar la filtración de la laguna por parte de estos serpulidos (Bruschetti 2019).

Muchos serpulidos tienen la posibilidad de incrustarse en sustratos artificiales, como en los pilotes de muelles, cascos de embarcaciones, boyas, dársenas, superficie interna de conductos de agua para enfriamiento de plantas termo y nucleoelectricas, así como en encierros y líneas de maricultura, causando problemas de diversa índole como el incremento de la corrosión, dificultades en la navegación, obturación de conductos y competencia por espacio con las especies de moluscos de cultivos. Aunque también pueden conformar un sustrato secundario que permite el establecimiento de otras especies incrustantes (Bastida-Zavala & ten Hove 2002, 2003).

Por esta facilidad que tienen algunas especies de serpulidos de incrustarse en los cascos de embarcaciones, o que son transportadas como larvas y juveniles en el agua de lastre, es como han podido dispersarse más allá de su distribución nativa, conformando parte de la fauna exótica que puede encontrarse asociada a marinas, puertos de altura y lagunas costeras cercanas (Tovar-Hernández *et al.* 2009, 2012, Schwan *et al.* 2016, Bastida-Zavala *et al.* 2016, 2017). En algunos casos estas especies exóticas proliferan y se dispersan más allá del lugar de su introducción, nombrándose en ese momento como especies invasoras, las cuales causan diversos impactos ecológicos y económicos.

En México aún no se ha registrado a *F. enigmaticus*, pero al menos otras dos especies del mismo género, *F. miamiensis* y *F. uschakovi*, se han registrado como especies invasoras en el Pacífico mexicano, que se suman a una decena más de serpulidos exóticos y/o invasores registrados en los litorales de México (Tovar-Hernández *et al.* 2009, 2012, Bastida-Zavala & García-Madrigal 2012, Bastida-Zavala *et al.* 2016, 2017).

Sistemática

De acuerdo con ten Hove (1984) y Fitzhugh (1989), los serpulidos son un grupo monofilético si se incluyen a los espirórbinos, de lo contrario sería un grupo parafilético. Las sinapomorfías que los relacionan son el tubo calcáreo y la membrana torácica. Su grupo hermano son los sabélidos, cuya relación está basada en una característica en

común: la inversión del patrón setal, es decir, en el tórax las setas son dorsales y los uncinos ventrales, mientras que en el abdomen este patrón se invierte: setas ventrales y uncinos dorsales (Fig. 1C). Esta característica se considera como una adaptación particular del orden Sabellida a la vida tubícola, aunque en los espirórbinos esta inversión setal no es evidente del todo por el torcimiento de 90 grados (ver la sección de Morfología) que presentan estos serpúlidos (Knight-Jones & Fordy 1979, Fitzhugh 1989, Rouse & Pleijel 2001).

La primera evaluación crítica del grupo y su reconocimiento como familia la realizó Mörch (1863). La clasificación tradicional de los serpúlidos incluye a cuatro subfamilias: Serpulinae Rafinesque, 1815, Spirorbinae Chamberlin, 1919, Filograninae Rioja, 1923 y Ficopomatinae Pillai, 1960. Se consideraba que las subfamilias Serpulinae y Filograninae se distinguen por tener el opérculo sobre un pedúnculo modificado en la primera, o por llevarlo en un radiolo en la segunda, aunque a veces el opérculo puede faltar del todo en especies de ambas subfamilias. Sin embargo, es posible que la pérdida de opérculo sea un carácter derivado al que se hubiera llegado varias veces por líneas independientes, por lo que la distinción basada en la presencia o no del opérculo, y si este está sobre un radiolo o un pedúnculo modificado es poco posible (cf. Lechapt 1992, Pillai & ten Hove 1994). Pillai (1960) adicionó la subfamilia Ficopomatinae para las especies cuyo collar lleva setas denticuladas y habitan en aguas salobres. La subfamilia Spirorbinae fue propuesta por Chamberlin (1919) para englobar a los serpúlidos con tubos enrollados y Pillai (1970) la elevó a la categoría de familia. En algunos estudios cladísticos, Spirorbinae es considerada como una familia aparte (Macdonald 2003), mientras que en el análisis de Kupriyanova *et al.* (2006), que combina caracteres morfológicos y moleculares, refuerza la hipótesis de que los espirórbinos constituyen una subfamilia de serpúlidos.

Por su parte, Uchida (1978) propuso un esquema de 11 subfamilias que son separadas usando la presencia de características del opérculo, las setas del collar y de los uncinos torácicos. No obstante, esta propuesta de clasificación no se ha evaluado con el detalle suficiente para clarificar los límites morfológicos entre los géneros similares y las diferentes subfamilias.

Actualmente las especies de serpúlidos se agrupan en 74 géneros válidos (48 géneros sin incluir los espirórbinos, *sensu* ten Hove & Kupriyanova 2009). A la fecha ninguna de las clasificaciones propuestas ha sido sujeta a un examen riguroso. No se ha publicado ningún análisis de todos los géneros de serpúlidos como un grupo, ni se ha comprobado la validez de las diferentes subfamilias usando una metodología objetiva. No obstante, existen algunos esfuerzos por reconstruir la filogenia: el estudio de las especies de *Hydroides* usando métodos tradicionales (Pillai 1972), una revisión del género *Crucigera* (ten Hove & Jansen-Jacobs 1984), así como las afinidades entre algunos géneros seleccionados (ten Hove 1984). En este último, ten Hove propuso una serie de transformación del desarrollo del opérculo en los serpúlidos, incluyendo la reversibilidad de dicho patrón en *Serpula* y géneros afines. Asimismo, discutió sobre la serie de transformación del opérculo de *Hydroides*, considerando que la dirección evolutiva *Serpula* → *Crucigera* → *Hydroides*, tal como indicaron antes Rioja (1919, 1934, 1947a) y Pillai (1972), conforma una hipótesis igualmente posible como lo es la adquisición del verticilo en *Hydroides* a partir de una forma similar a *Serpula*, como lo sugirió Uchida (1978). Cualquier decisión al respecto es aún discutible, ya que en un análisis filogenético que incluyó algunas especies de *Serpula*, *Crucigera* e *Hydroides*, se concluyó que *Hydroides* es monofilético, pero *Serpula* forma un grado basal parafilético y *Crucigera* es polifilético; además, la pérdida de relaciones estrechas entre *Hydroides* y *Crucigera* sugiere que sus características operculares similares en realidad no son homólogas (Kupriyanova *et al.* 2008).

Los casos de incubación entre los serpúlidos son más bien raros en la mayoría de las subfamilias, sólo unos cuantos géneros tienen especies incubadoras (*e.g.*, *Chitinopoma*, *Filograna*, *Rhodopsis*); sin embargo, en todos los espirórbinos se realiza la incubación de huevos y/o embriones, ya sea en el tubo (Fig. 9B) o en el opérculo (Fig. 9G–M, Bailey 1969, Knight-Jones 1981, Kupriyanova 2003), considerando que además la incubación opercular incluye modificaciones operculares particulares, éstas han sido muy útiles para separar con mayor claridad a los espirórbinos a niveles de género y especie (Bailey 1969, Knight-Jones 1973, 1978,

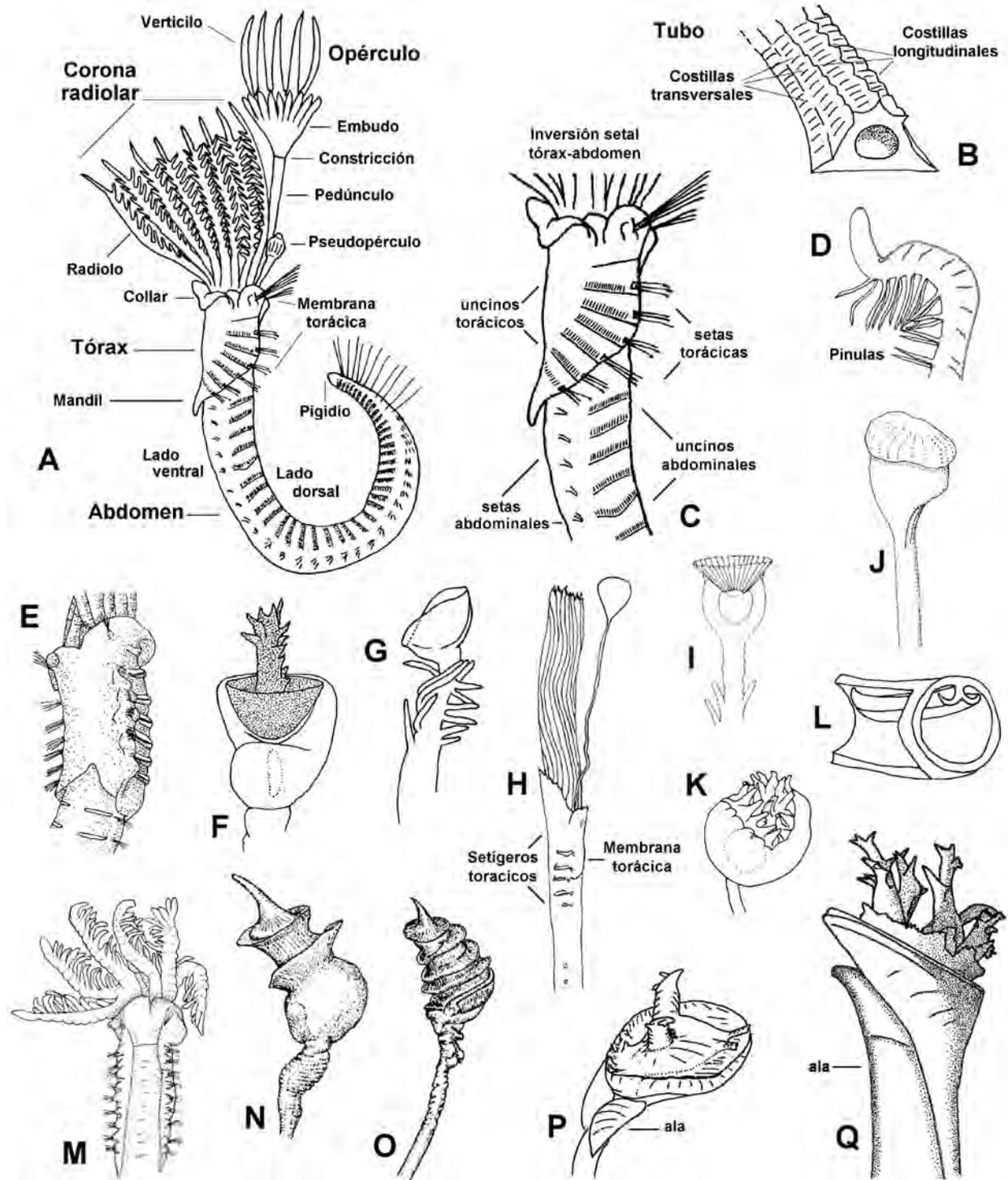


Figura 1. Serpúlidos: A) Esquema del cuerpo completo de un serpúlido, VL, B) tubo, C) detalle del tórax y abdomen mostrando el cambio de la posición de setas y uncinos en ambas regiones, D) parte distal de un radiolo, E) *Ficopomatus uschakovi*, tórax, VD, F-K) opérculos, VL, F) *Filigranula calyculata*, G) *Filigrana* sp., H) *Hyalopomatus*, I) *Josephella marenzelleri*, J) *Laminatubus alvini*, K) *Rhodopsis pusilla*, L) *Spiraserpula singularis*, M) *Salmacina tribranchiata*, tórax y corona radiolar, VD, N-O) *Metavermilia acanthophora*, opérculos, VL, P) *Spirobranchus augeneri*, opérculo, VL, Q) *S. spinosus*, opérculo, VL. Modificados de A-D: Bastida-Zavala & ten Hove (2002), E: Hartmann-Schröder (1971), F-G: Bianchi (1981), H-K, M, Q: Bastida-Zavala (2008); L: Pillai & ten Hove (1994); N-O: Imajima (1976); P: ten Hove (1970).

Knight-Jones & Fordy 1979, Knight-Jones 1981), por ende en esta ocasión se utilizan las tribus propuestas por Knight-Jones (1978). Asimismo, la característica asimetría de los espirórbinos en cuanto a los setíferos y tori (Fig. 9A), también resulta útil para separar géneros y especies, además de fungir como uno de los caracteres que lo definen como grupo monofilético (Knight-Jones & Fordy 1979, Knight-Jones 1981).

Los estudios filogenéticos basados exclusivamente en caracteres moleculares van un paso más allá; uno de ellos (Lehrke *et al.* 2007) evaluó 19 taxones de serpulidos, comprobó la monofilia de la familia Serpulidae (incluyendo los espirórbinos) y formó cuatro grupos: Spirorbinae, "Protula", "Serpula" y "Pomatoceros". Otro estudio (Kupriyanova & Rouse 2008) posicionó a los serpulidos como un grupo anidado dentro de la familia Sabellidae, aunque comprobó, una vez más, la monofilia de los serpulidos. No obstante, un estudio molecular reciente, utilizando 19 nuevos transcriptomas de sabélidos, pero con un limitado grupo de 21 especies analizadas, demostró que la familia Fabricidae es el taxón hermano del clado Sabellidae + Sepulidae (Tilic *et al.* 2020).

Por otro lado, los análisis moleculares (Lehrke *et al.* 2007, Kupriyanova *et al.* 2009), así como los análisis combinando datos morfológicos y moleculares (Kupriyanova *et al.* 2006), han mostrado que las subfamilias Serpulinae y Filograninae no son monofiléticas. Por su parte, Pillai (2008), posteriormente corroborado por Kupriyanova *et al.* (2009), consideraron que la subfamilia Ficopomatinae, formada por los géneros *Ficopomatus* y *Marifugia*, es monofilética.

Sun *et al.* (2012), considerando las dificultades para amplificar la Citocromo c oxidasa subunidad I (COI) en los serpulidos, desarrollaron un iniciador (=primer) para amplificar el COI en el género *Hydroides*, el más rico en especies de los serpulidos, logrando secuencias del COI con 460 pares de bases, en 11 de 14 especies del género. Posteriormente, Tovar-Hernández *et al.* (2016), describieron una nueva especie de *Hydroides* del Pacífico mexicano y realizaron un análisis filogenético utilizando de manera combinada los marcadores genéticos COI, 18S y Citocromo b, resolviendo la relación entre 18 especies de *Hydroides* de varias partes del mundo. Sun *et al.* (2018), hicieron una serie de análisis usando de

manera combinada marcadores genéticos mitocondriales (COI y citocromo b) y nucleares (18S, 28S e ITS) de 45 morfoespecies de *Hydroides*, con una amplia cobertura geográfica, resultando en una propuesta mucho más resuelta de las relaciones filogenéticas de las especies de *Hydroides*, además de revelar varias especies crípticas.

A pesar de lo anterior, la ubicación de los serpulidos y las relaciones con otras familias y entre sus especies distan mucho de estar resueltas, toda vez que estos estudios filogenéticos no son exhaustivos y sólo incluyen algunos taxones seleccionados. Ten Hove & Kupriyanova (2009) revisaron y sintetizaron la información de los serpulidos *sensu lato* (excluyendo a los espirórbinos), proporcionando una clave a géneros y una lista de géneros inválidos y sinonimias.

Son varios los trabajos que han registrado y/o revisado serpulidos en los litorales de América tropical, entre los más relevantes se encuentran Rioja (1941a-b, 1942a-b, 1944, 1947b, 1957, 1958, 1960, 1963), Bailey & Harris (1968), Bailey (1970), ten Hove (1970, 1973, 1975), Knight-Jones (1978), Knight-Jones *et al.* (1979), ten Hove & Jansen-Jacobs (1984), ten Hove & Wolf (1984), ten Hove & Zibrowius (1986), Bastida-Zavala & ten Hove (2002, 2003), Bastida-Zavala (2008), Tovar-Hernández *et al.* (2009), Bastida-Zavala (2012), Prentiss *et al.* (2014), Tovar-Hernández *et al.* (2016), Bastida-Zavala *et al.* (2016, 2017), Keppel *et al.* (2019).

Morfología

La identificación de los serpulidos se concentra principalmente en las características del opérculo, del tubo y de las setas del collar y, en menor medida, las setas y uncinos del resto del tórax y abdomen. Cuando se recolectan serpulidos y se examinan en el laboratorio, es práctica común extraer el ejemplar de su tubo para revisarlo, pero no deberá desecharse el tubo, ya que en varios dilemas de la clave se van a requerir características externas o internas del tubo, en algunos casos incluso de la sección más antigua del mismo, es decir, del extremo opuesto a la boca del tubo. Por lo anterior, se recomienda conservar siempre el tubo junto al ejemplar del cual se extrajo.

A continuación, se presenta una muestra sucinta de los caracteres que son posibles de encontrar en los serpúlidos.

Cuerpo

Los serpúlidos tienen un cuerpo separable en una corona radiolar anterior, un tórax y el abdomen (Figs. 1A, 2A–B). La corona radiolar está conformada por filamentos radiolares llamados radiolos, los cuales se agrupan en dos lóbulos semicirculares o espirales. La corona radiolar tiene la doble función tanto de llevar a cabo la respiración como de atrapar su alimento (generalmente pequeñas partículas suspendidas). Cada filamento radiolar cuenta con una serie de pínulas internas pareadas (Fig. 1D), en ocasiones se pueden observar manchas de pigmento o incluso ocelos. Cada lóbulo radiolar puede llegar a tener una membrana interradiolar, delgada y transparente, que une a los radiolos y cuya extensión es variable.

El tórax inicia anteriormente con una zona estrecha llamada collar (Fig. 1A), la cual representa al primer setífero torácico y carece de uncinos. A este primer setífero le siguen, por lo regular, seis setíferos más (Fig. 1A), los cuales presentan setas notopodiales y uncinos neuropodiales.

La mayoría de los serpúlidos tienen cuerpos simétricos, es decir, tiene el mismo número de setíferos torácicos en ambos lados del tórax (Fig. 2A); sin embargo, debido al torcimiento de 90 grados que presentan los espirórbinos, los setíferos torácicos son desiguales de un lado y otro del tórax (Fig. 9A), de ahí que se indica que tienen un cuerpo asimétrico.

El número de setíferos torácicos puede variar en algunos géneros, desde los espirórbinos, que tienen cinco o menos, hasta algunos serpúlidos con siete, ocho, nueve, 14 o hasta 19 setíferos torácicos. A diferencia de los demás serpúlidos, en los espirórbinos no existen septos intersegmentales que evidencien la segmentación torácica (Knight-Jones & Fordy 1979).

Los setíferos torácicos tienen una prolongación de tejido dorsal, llamada membrana torácica, que puede extenderse hasta los últimos setíferos torácicos y se une ventralmente formando un mandil (Figs. 1A, 2A). La cobertura de la membrana torácica es variable, pero cuando menos

cubre desde el segundo setífero. Su extensión es variable e incluso algunas especies tienen fusionada dorsalmente la membrana torácica, formando una especie de túnel dorsal (e.g., *Neodexiospira*, *Ficopomatus uschakovi*, Figs. 1E, 2D).

El abdomen de los serpúlidos contiene muchos más segmentos que el tórax. Debido a la progresión del surco fecal, desde la superficie ventral del abdomen hacia la superficie dorsal del tórax, se involucra un torcimiento de 180 grados en la zona de transición (generalmente asetígera) entre el tórax y abdomen; de este modo, las setas abdominales son neuropodiales y los uncinos notopodiales (Fig. 1C). En el caso de los espirórbinos, la inversión setal no es tan evidente debido a que esta subfamilia sufre un torcimiento de 90 grados en la zona asetígera (Fig. 9A) para adaptarse al tubo espiralado (Knight-Jones & Fordy 1979). El abdomen termina en un pigidio que circunda el ano.

Tubo

Los tubos de los serpúlidos están formados de carbonato de calcio (CaCO_3), en sus dos formas minerales, calcita y aragonita, pero nunca forman una capa nacarada como en las conchas de los moluscos. El tubo es el sitio donde los serpúlidos pasan toda su vida, ocupando solamente una parte anterior del mismo, aunque pueden adentrarse profundamente en el tubo cuando son molestados (ten Hove & van der Hurk 1993). El tubo es formado por la acción de glándulas tubulares (e.g., *Hydroides*, *Spirorbis*) o túbulo-racemosas (e.g., *Serpula*, *Spirobranchus*) que se encuentran en el pliegue del collar peristomial; además, en el peristomio de *Serpula* existen dos sacos ventrales que secretan material calcáreo (Hedley 1956a-b).

La forma general de los tubos en la mayoría de los serpúlidos (subfamilia Serpulinae) no ha sido explícita en las descripciones o se registra muy variable, en algunos casos pueden ser rectos, torcidos irregularmente o espiralados (Kupriyanova *et al.* 2019). Los tubos pueden ser lisos (Fig. 2J) o tener varias ornamentaciones externas: una o más costillas longitudinales con diverso grado de desarrollo (Figs. 1B, 2I, L), llegando a formar crestas denticuladas (Fig. 2H) y dientes anteriores (Fig. 2F, e.g., *Spirobranchus*); peristomas, que son una ampliación con forma de collar alrededor del tubo indicando posiciones previas de la boca del tubo (e.g., *Ficopomatus*, *Bathyoermilia*, Fig. 2G); costillas

transversales (Fig. 1B), como elevaciones anulares del tubo, menos pronunciadas que los peristomas (Bastida-Zavala & ten Hove 2002); e hileras de alveolos, que son pequeñas aberturas que corren a lo largo del tubo intercaladas entre las costillas longitudinales (e.g., *Spirobranchus*, Figs. 2I, 8K).

Los colores de los tubos en muchas especies son blancos (Fig. 2G–H, J–K), pero también pueden ser amarillos (Fig. 2L), rosas (Fig. 2F, M) o bandas pardas (Fig. 2I). Asimismo, casi todos los serpúlidos tienen tubos cuyo interior es liso, pero en algunos géneros (e.g., *Spiraserpula*, Figs. 1L, 2N–P) puede haber ornamentaciones internas como las tábulas, costillas longitudinales internas, espinas, etc. (Pillai & ten Hove 1994).

Aún falta caracterizar mejor los tubos de los serpúlidos, pues se conoce que muchos tubos son específicos de algunos géneros o especies (e.g., *Pseudovermilia fuscostriata*, Fig. 2I), mientras que otros presentan cierto grado de variabilidad intraespecífica (e.g., *Pseudovermilia occidentalis*, ten Hove 1975). Por otro lado, la estructura interna y la composición mineralógica de los tubos pueden representar caracteres muy útiles para separar géneros (ten Hove & Zibrowius 1986, Pillai & ten Hove 1994), e incluso son de gran relevancia en el registro fósil (Wrigley 1951, Jäger 1993, 2004, Jäger & Breton 2002, Ippolitov *et al.* 2014).

Pedúnculo y opérculo

La mayoría de los serpúlidos poseen un pedúnculo y opérculo, siendo este último la estructura más útil para su identificación. Ontogenéticamente, el pedúnculo surge a partir de un radiolo, que en algunos casos conserva las pínulas (e.g., *Apomatus*, *Filograna*, Fig. 1G, I) o las pierde, incrementando su grosor a la vez que se refuerza el opérculo (e.g., *Ficopomatus*, *Hydroides*, *Serpula*, *Bathyvermilia*, *Pseudovermilia*, Fig. 2D). El opérculo y el pedúnculo que lo sostiene pueden normalmente presentarse duplicados en algunas especies, es decir, un opérculo en cada lóbulo (e.g., *Apomatus*, *Filograna*), o eventualmente pueden encontrarse dos o más opérculos en un mismo organismo (e.g., *Hydroides*).

El pedúnculo puede incluir algunos caracteres como son unas prolongaciones laterales delgadas llamadas alas (e.g., *Pomatostegus*, *Spirobranchus*, Fig. 8A–B, D, G), o procesos globulares o digitados distales (e.g., *Crucigera*, Fig. 5M), así como una constricción con diverso grado

de profundidad (e.g., *Hydroides*, Fig. 3A, F–I, K–N), o tener una forma acintada (e.g., *Metavermilia*, Fig. 1N–O). La constitución del pedúnculo es generalmente carnosa, pero en algunos casos puede ser completamente calcárea, incluyendo el opérculo (e.g., *Pyrgopolon*, Fig. 8U) o parcialmente quitinizada (e.g., *Hydroides minax*). Ten Hove (1984) discutió ampliamente sobre las implicaciones filogenéticas de la inserción y desarrollo del pedúnculo opercular.

La forma del opérculo es muy variable, aunque existen patrones generales en algunos géneros. La mayoría de los serpúlidos tienen una región opercular basal carnosa o membranosa y una placa distal quitinosa (Figs. 4A–P, 6H, 8A) o calcárea (Fig. 8D–J). El opérculo puede tener forma globosa (e.g., *Apomatus*, *Hyalopomatus*, *Protis*, Figs. 1H, 6N, 8Q–S), de cono (e.g., *Pseudovermilia*, *Vermiliopsis*, Fig. 6H, K–L), de embudo con radios distales (e.g., *Crucigera*, *Serpula*, Figs. 5M, 6B–F), como un doble embudo con espinas quitinosas (e.g., *Hydroides*, Figs. 3A–N, 4A–P, 5A–L), con varias placas quitinosas sucesivas (e.g., *Pomatostegus*, Fig. 8A), presentar distalmente una placa calcárea plana, o ligeramente cóncava, o cónica y lisa, o plana y con cuernos (e.g., *Spirobranchus*, Fig. 8B, D–J, N). Cuando la placa opercular es calcárea puede presentar un talón que consiste en una lámina calcárea interna; este talón puede tener formas y tamaño diversos (e.g., *Spirobranchus*, *Spirorbis*, *Vinearia*, Figs. 8O, 9J, N, R–U, V–X, CC, EE). Entre los espirórbinos existe también una gran variedad de formas de opérculo, en particular entre las especies que incuban en el opérculo (Fig. 9G–R, U); también en estas especies se distinguen opérculos juveniles (Fig. 9S–T) de opérculos de adultos incubadores (Fig. 9R) (Bailey & Harris 1968, Knight-Jones *et al.* 1979).

La ornamentación del opérculo de las especies del género *Hydroides* es la más variable entre los serpúlidos, pudiendo presentar espinas con igual tamaño y forma (homoceros) o diferentes (heteroceros), ser completamente lisas o presentar espínulas internas, laterales y/o externas; pueden presentarse desde una espínula por espina hasta más de una docena de ellas, con diferente longitud, forma y, por su posición, ubicarse basal, medial o distalmente (Fig. 3A). Asimismo, se pueden presentar “alas” o proyecciones laterales (Figs. 3B, 4A), o incluso capítulos subdistales en las espinas (Figs. 4C, 5D). Por otro lado, el disco central puede

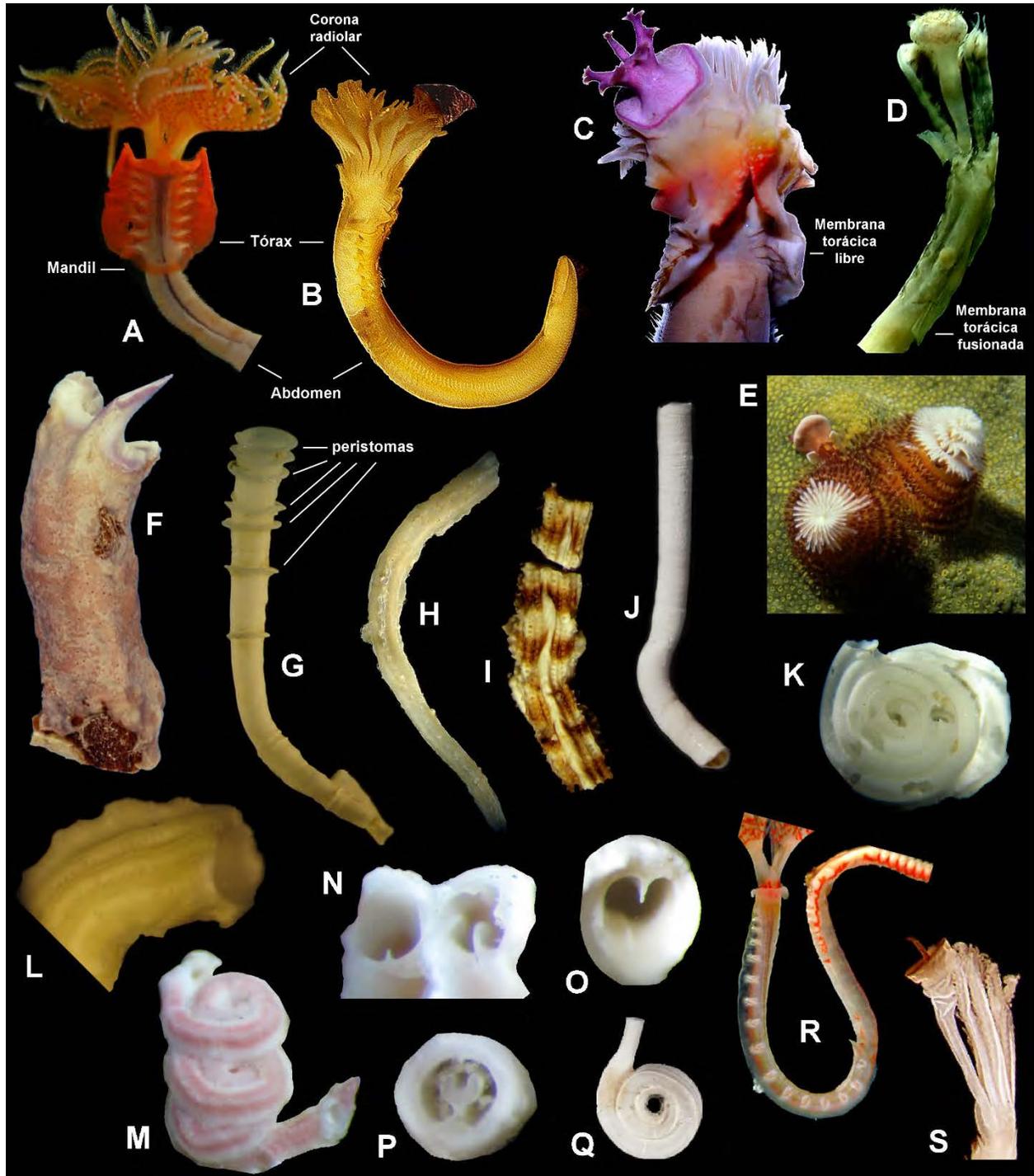


Figura 2. Serpúlidos: A) *Protula balboensis*, cuerpo completo, VV, B) *Vermiliopsis annulata*, cuerpo completo, VL, C) *Spirobranchus* cf. *corniculatus*, tórax y opérculo, VD, D) *Ficopomatus uschakovi*, tórax y opérculo, VD, E-F) *Spirobranchus giganteus*, *in vivo* y tubo, G) *Bathypermilia kupriyanovae*, tubo, H) *Placostegus californicus*, tubo, I) *Pseudovermilia fuscostrata*, tubo, J) *Protula superba*, tubo, K) *Turbocavus secretus*, tubo, L) *Serpula madrigalae*, tubo, M-N) *Spiraserpula caribensis*, tubos, O) *S. karpatensis*, tubo, P) *S. ypsilon*, tubo, Q) *Spirodiscus grimaldi*, tubo, R) *Turbocavus secretus*, tórax, S) *Filoagranula revizae*, opérculo. Modificados de Q: Kupriyanova & Nishi (2011), R: Prentiss *et al.* (2014), S: Nogueira & Abbud (2009). Créditos de fotos: A: Betel Martínez, E: Humberto Bahena.

tener una espina lisa, con espínulas accesorias (Fig. 3A) o estar desprovisto de ella (Fig. 5E). En algunas especies se ha encontrado cierta variación intraespecífica del opérculo, pues se han registrado variaciones en el tamaño de los opérculos y en el número y forma de algunas de sus ornamentaciones, aunque casi siempre se mantiene el patrón morfológico. En algunos casos se presentan “quimeras bioperculadas”, término acuñado por ten Hove & Ben-Eliahu (2005) para un estado ontogenético en el género *Hydroides* que posee dos opérculos de diferente tipo, un pequeño opérculo con espinas simples indiferenciadas (tipo *H. “priscus”*), presente en el lóbulo radiolar, opuesto al de un opérculo típico de tal especie (e.g., *H. dirampha*).

Setas y uncinos

Los serpúlidos tienen setas cuya forma varía de acuerdo con la ubicación en el cuerpo del organismo. Se presume una obvia serie de transformación de las setas de los serpúlidos, cuyo esquema general incluye las setas más simples: las capilares (Fig. 7G, X), que muy probablemente fueron el estado original de las setas limbadas (Fig. 7H, W), seguidas por una variación de estas últimas en setas geniculadas, es decir, con una curvatura pronunciada (Fig. 7Z), que a su vez pudieron derivar en setas con aleta y lámina (Fig. 7D-E, U-V) y subsecuentemente a setas bayoneta (Fig. 7A); asimismo, por reducción de la porción aguda de una seta geniculada pudieron derivar las setas con forma de trompeta aplanada (Fig. 7K-L, ten Hove 1984). Las setas tipo “Apomatus” (Fig. 7I, Y) posiblemente también derivan de las setas geniculadas, ya que se curvan ligeramente, pero además poseen una zona proximal pilosa y una lámina distal compuesta de una palizada de dientes romos regulares (ten Hove 1984, ten Hove & Pantus 1985). Por su parte, las setas tipo “Spirobranchus” (Fig. 7C), que tienen una zona pilosa proximal, derivan de las setas bayoneta.

Varios tipos de setas se encuentran en setíferos de distintas regiones del cuerpo de los serpúlidos. En el collar, o primer setífero, además de las setas capilares y/o limbadas que casi todas las especies poseen, se presentan setas particulares que en conjunto se denominan “setas especiales del collar”, por encontrarse exclusivamente en este sitio y ser diferentes al resto de las setas torácicas. Estas setas pueden ser con forma de sierra (e.g., *Ficopomatus*, Fig. 7F), tipo aleta y lámina (e.g.,

Salmacina, *Pileolaria*, Fig. 7D-E, U-V), tipo bayoneta (e.g., *Serpula*, *Hydroides*, Fig. 7A) o de tipo “Spirobranchus” (e.g., *Laminatubus alvini*, *Spirobranchus*, Fig. 7C). Algunas especies no tienen setas exclusivas del collar o incluso carecen de setas en el collar (e.g., algunas especies de *Spirobranchus*). Los demás setíferos torácicos pueden llevar notosetas capilares (Fig. 7G, X), limbadas (Fig. 7H, W) y en ocasiones setas tipo “Apomatus” (Fig. 7I, Y).

Los setíferos abdominales pueden contener, dependiendo de la especie, neurosetas geniculadas (Fig. 7Z), limbadas y de trompeta aplanada (e.g., *Crucigera*, *Hydroides*, *Serpula* y *Spiraserpula*; Fig. 7K-L). No obstante, ten Hove & Kupriyanova (2009: 25-26), han llamado la atención sobre la confusa terminología de las setas abdominales “geniculadas” y “con forma de trompeta” en la literatura basada en microscopía óptica, ya que usando microscopía electrónica encontraron que algunos géneros (e.g., *Galeolaria*) si tienen verdaderas setas trompeta (con un hueco entre las dos hileras de dientes), mientras que otros géneros tienen setas geniculadas aplanadas, cuya hoja distal no es uniforme, si no que varía entre géneros de la siguiente manera (*sensu* ten Hove & Kupriyanova 2009: 26):

A) En forma de hoz: seta abdominal que va desde bastante recta a tener forma de hoz (tipo “Apomatus”), con un borde cóncavo largo bordeado por dientes redondeados muy regulares (e.g., *Apomatus*, *Protula*).

B) Como plano triangular: tiene una fuerte curvatura, en forma de rodilla, con dentición en el exterior de una hoja ancha triangular distal (e.g., *Chitinopoma*, *Filogramula*).

C) Geniculada plana y estrecha: es como la anterior, pero con la hoja distal no está tan doblada y es más alargada (e.g., *Filogramma*, *Josephella*, *Salmacina*, *Vermiliopsis*).

D) Seta retrogeniculada: es como la anterior, pero con un gancho recurvado dirigido proximalmente (e.g., *Protula balboensis*, *Neomicrorbis*).

Generalmente, las setas abdominales se vuelven progresivamente más largas hacia el pigidio, y las setas abdominales posteriores

tienden a ser capilares verdaderos (e.g., *Hydroides*) o setas modificadas alargadas, pero no dobladas (ten Hove & Kupriyanova 2009).

Los uncinos de los serpulidos son de menor variedad y complejidad que los de los sabélidos; generalmente son placas simples denticuladas embebidas profundamente en el tejido, con sólo el margen dentado sobresaliendo de la pared corporal (Fig. 7M–O, R–T, AA). Presentan formas cuadradas o trapezoidales, con una (Fig. 7Q), dos (Fig. 7BB) o más hileras de dientes (Fig. 7P, CC–DD). En ocasiones el diente basal, también llamado principal, es más grande y está bifurcado (e.g., *Pseudovermilia*, Fig. 7N). Los detalles finos de las setas y uncinos deben revisarse con un aumento de 100x, o bien con microscopía de barrido.

Otros caracteres

Si se estudian los serpulidos en vivo (Fig. 2A, C, E) se pueden obtener más caracteres morfológicos externos. Por ejemplo, puede ser útil el patrón de coloración (Fig. 2A, E, 8V) de la corona radiolar (Devantier *et al.* 1986) y la pigmentación de los segmentos abdominales en algunos taxones; así, algunos serpulidos presentan bandas de pigmento (Fig. 2D) sobre los radiolos, mientras que en otros se observan sólo manchas redondeadas (Fig. 2A) sin llegar a formar un patrón bandeado. El número y tipo de ocelos en la membrana del collar, en la corona radiolar y en el embudo opercular (ten Hove & Nishi 1996) se pierden con facilidad en el alcohol, por lo que observar ejemplares en vivo permitiría registrar

esta y otras características que pueden servir para determinar mejor las especies (ten Hove & Kupriyanova 2009, Bok *et al.* 2017).

Claves de identificación

Las siguientes claves de identificación son modificaciones a la versión previa de este capítulo (Bastida-Zavala 2009), las cuales se basaron parcialmente en las claves de ten Hove (1973, para *Pyrgopolon*), Knight-Jones *et al.* (1979, para espirórbinos), Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a), Bastida-Zavala & ten Hove (2002, 2003 para *Hydroides*), Bastida-Zavala (2008), y Rzhavsky *et al.* (2018, para espirórbinos); además se consultaron numerosas descripciones originales y redescripciones. También se hicieron ciertas modificaciones basadas en algunos dilemas de las claves de ten Hove & Kupriyanova (2009), para incluir géneros recientemente registrados en América tropical, así como la inclusión de *Turbocavus* Prentiss, Vasileiadou, Faulwetter, Arvanitidis & ten Hove, 2014.

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**), y 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 las subfamilias de Serpulidae

Debido a que las subfamilias Filoquinariae y Serpulinae no son monofiléticas, se consideran aquí como Serpulinae *sensu lato*. En cambio, sí son incluidas las subfamilias Ficopomatinae y Spirorbinae (ver sección de Sistemática).

- 1 Tubo recto, sinuoso o torcido irregularmente (Figs. 2F–J, 6Q, 8K–L, Q); con cinco o más setíferos torácicos; cuerpo simétrico (Fig. 2A–D) **2**
- Tubo totalmente enrollado en espiral (Fig. 9C–F); con cinco o menos setíferos torácicos; cuerpo asimétrico (Fig. 9A) Spirorbinae Chamberlin, 1919
- Tubo parcial (Fig. 2K, Q) o irregularmente enrollado (Fig. 2M); con 5–19 setíferos torácicos; cuerpo simétrico (Fig. 2A–D, R) Serpulinae Rafinesque, 1815 (en parte)

- 2(1) Serpulidos que habitan principalmente en aguas salobres o dulceacuícolas
 - Ficopomatinae Pillai, 1960 ... setas del collar con una o dos hileras de dientes grandes, sin expansión media (Fig. 7F) *Ficopomatus* Southern, 1921
 - Serpulidos que viven principalmente en aguas marinas; setas del collar de otro tipo Serpulinae Rafinesque, 1815 (en parte)

Clave para las especies de la subfamilia Ficopomatinae Pillai, 1960

- 1 Opérculo con 3–5 hileras de espinas transparentes (Fig. 6O–P); espinas sin espínula basal; membranas torácicas fusionadas dorsalmente (Fig. 2D) *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960)¹ (G, C, P)
- Opérculo con 1–7 hileras de espinas pardo oscuras o negras (Fig. 6L–M), o sin espinas (Fig. 6N); membranas torácicas libres 2

- 2(1) Opérculo cóncavo con espinas curvas (Fig. 6L–M), espinas con una espínula interna basal (Fig. 6M), raramente sin ninguna espina *F. enigmaticus* (Fauvel, 1923)² (G, B)
- Opérculo bulboso o ligeramente cóncavo, sin espinas (Fig. 6N) *F. miamiensis* (Treadwell, 1924)³ (G, C, P)

Comentarios

- 1) *Ficopomatus uschakovi* es una especie exótica en América tropical, descrita originalmente de Sri Lanka (antiguamente Ceilán). Ha sido encontrada en lagunas costeras y marinas, en un ámbito de salinidad de 19.39–35, incrustado a raíces de mangle, muelles flotantes, placas de PVC, rocas litorales, etc., y ha sido registrada en el norte de Brasil (de Assis *et al.* 2008), el Pacífico sur de México (Bastida-Zavala & García-Madrugal 2012), Venezuela (Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2012), el Caribe colombiano (Arteaga-Flórez *et al.* 2014), así como el norte del golfo de México y la costa oriental de Estados Unidos (Bastida-Zavala *et al.* 2017).
- 2) *Ficopomatus enigmaticus*, una especie exótica en América, es nativa del sur de Australia, fue registrada desde comienzos del siglo veinte (Fauvel 1933) como una especie invasora en la bahía de San Francisco, Estados Unidos. Se ha encontrado en lagunas costeras y marinas, con un ámbito de salinidad de 13–48 (Bianchi & Morri 2001). Recientemente se ha registrado su expansión en Los Ángeles (Pernet *et al.* 2016); en el norte del golfo de México y la costa oriental de Estados Unidos (Bastida-Zavala *et al.* 2017). Las diferentes poblaciones en el mundo deben ser revisadas con detalle, apoyadas con herramientas moleculares, ya que en Australia descubrieron especies simpátricas en lo que se pensaba era una población uniforme de *F. enigmaticus* (Styan *et al.* 2017).
- 3) *Ficopomatus miamiensis*, especie nativa del golfo de México y mar Caribe, fue registrada como especie exótica en las lagunas costeras aledañas a Mazatlán, Sinaloa, en el noroeste de México (Salgado-Barragán *et al.* 2004), y posteriormente registrada en La Paz, Baja California Sur (Tovar-Hernández *et al.* 2012). Ha sido encontrada en lagunas salobres y estanques de acuicultura, con un ámbito de salinidad de 27–46 (Bastida-Zavala *et al.* 2016).

Clave para los géneros de Serpulinae Rafinesque, 1815 sensu lato

- 1 Sin opérculo (Figs. 1M, 2A) 2
- Con opérculo (Figs. 1A, H, 2B–C) 7

- 2(1) Tubo forma, en su mayor parte, círculos concéntricos cada vez más amplios (Fig. 2K), y una sección distal recta o sinuosa; setas torácicas muy particulares, con una base plegada o con múltiples dobleces y un eje ranurado que se extiende hasta la punta capilar (Fig. 7EE); con 7–19 setígeros torácicos (Fig. 2R); con un número inusual de setígeros abdominales (hasta 335) ... *Turbocavus* Prentiss *et al.*, 2014 *T. secretus* Prentiss *et al.*, 2014¹ (C)
- Tubo recto, sinuoso o torcido irregularmente (Figs. 2F–J, 6Q, 8K–L, Q); setas torácicas tipo “Apomatus” o limbadas (Fig. 7H–I); con 7–14 setígeros torácicos; con un número menor a 200 setígeros abdominales 3

- 3(2) Setas del collar limbadas (Fig. 7H) o capilares (Fig. 7G), nunca especiales (sin modificaciones en la sección media); uncinos con diente principal muy largo (Fig. 7R–S) 4
- Setas del collar especiales (con modificaciones en la sección media), con limbo distal (Fig. 7E); uncinos con diente principal corto (Fig. 7M) 5

- 4(3)** Con 7–9 setígeros torácicos *Protula* Risso, 1826
 – Con 11–14 setígeros torácicos *Filigranella* Ben Eliahu & Dafni, 1979 ...
 *Filigranella* sp. *sensu* Fossà & Nilsen, 1996² (C)
- 5(3)** Tubo con costillas u otras estructuras longitudinales internas, por lo menos en las
 porciones más antiguas del mismo (Figs. 1L, 2N–P); setas especiales del collar del tipo
 bayoneta (Fig. 7A) *Spiraserpula* Regenhardt, 1961 (en parte)
 – Tubo sin estructuras longitudinales internas; setas especiales del collar del tipo “aleta y
 limbo” (Fig. 7E) **6**
- 6(5)** Especies que forman colonias de pequeños tubos (Fig. 6T); con 6–12 setígeros torácicos
 *Salmacina* Claparède, 1870
 – Especies solitarias; con siete setígeros torácicos *Protis* Ehlers, 1887 (en parte)
- 7(1)** Pedúnculo opercular como un radiolo modificado, sin pínulas (Figs. 1H, 6B–H) **8**
 – Pedúnculo opercular como un radiolo no modificado, conserva las pínulas (Fig. 1G, I) **23**
- 8(7)** Pedúnculo opercular duro y calcificado (Fig. 8U) *Pyrgopolon* de Montfort, 1808³
 – Pedúnculo opercular suave, carnoso, nunca calcificado **9**
- 9(8)** Pedúnculo opercular con procesos digitales (Fig. 5M) o alas (Fig. 8A–B, D, G) **10**
 – Pedúnculo opercular sin procesos digitales ni alas **12**
- 10(9)** Pedúnculo con procesos digitales *Crucigera* Benedict, 1887 ...
 ... pedúnculo con cuatro procesos digitales (Fig. 5M); embudo opercular con 43–52 radios ...
 *C. websteri* Benedict, 1887 (G, C, P, B)
 – Pedúnculo opercular con alas **11**
- 11(10)** Opérculo con una columna quitinosa de discos concéntricos estelados (Fig. 8A)
 *Pomatostegus* Schmarida, 1861
 – Opérculo con una placa opercular calcárea distal (Fig. 8B, D–J)
 *Spirobranchus* Blainville, 1818⁴
- 12(9)** Tubo con costillas u otras estructuras longitudinales internas, por lo menos en las
 porciones más antiguas del mismo (Figs. 1L, 2N–P)
 *Spiraserpula* Ragenhardt, 1961 (en parte)
 – Tubo sin costillas longitudinales internas **13**
- 13(12)** Setas del collar tipo bayoneta (Fig. 7A); setas abdominales con forma de trompeta
 aplanada (Fig. 7K) **14**
 – Setas del collar ausentes, o si están presentes son de tipo “*Spirobranchus*” (Fig. 7C), o de tipo
 “aleta y limbo” (Fig. 7E), o limbadas (Fig. 7H); setas abdominales geniculadas (Fig. 7Z) . **15**
- 14(13)** Opérculo como un embudo sencillo (Fig. 6B–F) *Serpula* Linnaeus, 1767
 – Opérculo complejo, con un embudo basal y un verticilo distal (Figs. 3A–M, 4A–P, 5A–L)
 *Hydroides* Gunnerus, 1768
- 15(13)** Collar sin setas **16**
 – Collar con setas **17**

- 16(15)** Opérculo piriforme (en forma de pera), comprimido lateralmente, con una placa quitinosa y muchas espinas (Fig. 1K) ... *Rhodopsis* Bush, 1905 ... *R. pusilla* Bush, 1905⁵ (G, C)
 – Opérculo en forma de un cono inverso, con una placa distal quitinosa y sin espinas (Fig. 8P)
 *Placostegus* Philippi, 1844
- 17(12)** Tórax sin setas tipo “Apomatus” **18**
 – Tórax con setas tipo “Apomatus” (Fig. 7I) **20**
- 18(17)** Setas del collar tipo “Spirobranchus” (Fig. 7C), o únicamente limbadas (Fig. 7H);
 membrana torácica se extiende hasta el último setífero torácico formando un mandil (Figs.
 1A, 2A); opérculo con dos partes, un ámpula proximal bulbosa y una placa distal con una
 cutícula dura (Fig. 1J) *Laminatubus* ten Hove & Zibrowius, 1986⁶
 – Setas del collar de tipo “aleta y limbo” (Fig. 7E); membrana torácica corta, llega hasta el
 setífero 2–3 (Fig. 1H); opérculo globular (Fig. 8S–T) **19**
- 19(18)** Opérculo como un ámpula con una placa distal quitinosa (Fig. 8T)
 *Pseudochitinopoma* Zibrowius, 1969 ...
 ... con siete setíferos torácicos, incluyendo el collar *P. occidentalis* (Bush, 1905)⁷ (B)
 – Opérculo globular y suave (Fig. 8R); con seis setíferos torácicos, incluyendo el collar (Fig.
 1H) *Hyalopomatus* Marenzeller, 1878
- 20(17)** Pedúnculo opercular en forma de cinta (Fig. 1N–O), es decir, plano en sección
 transversal ... *Metavermlia* Bush, 1905 *M. acanthophora* (Augener, 1914)⁸ (P, Q)
 – Pedúnculo redondo en sección transversal **21**
- 21(20)** Inserción del pedúnculo en la posición del segundo radiolo; especies batiales o abisales
 *Bathyvermlia* Zibrowius, 1973
 – Inserción del pedúnculo en la posición del primer radiolo; especies sublitorales **22**
- 22(21)** La membrana torácica finaliza en los setíferos 3–5; uncinos torácicos con el diente
 anterior entero (Fig. 7M) *Vermiliopsis* Saint-Joseph, 1894
 – Membrana torácica finaliza en el segundo setífero; uncinos torácicos con el diente anterior
 bifurcado (Fig. 7N) *Pseudovermlia* Bush, 1907
- 23(7)** Tubo libre, no incrustado en un sustrato duro (Fig. 2Q); especies batiales y abisales **24**
 – Tubo incrustado en sustratos duros; especies de aguas litorales y sublitorales, muy pocas
 batiales **25**
- 24(23)** Tubo enrollado en una espiral plana (Fig. 2Q); setas abdominales aplanadas y
 geniculadas ... *Spirodiscus* Fauvel, 1909 *S. grimaldii* Fauvel, 1909⁹ (Bermudas, P)
 – Tubo curvado, nunca enrollado; setas abdominales capilares
 ... *Bathyditrupa* Kupriyanova, 1993 *B. hovei* Kupriyanova, 1993¹⁰ (P, C)
- 25(23)** Cinco setíferos torácicos ... *Josephella* Caullery & Mesnil, 1896 ... opérculo como una
 copa membranosa delicada (Fig. 1I)
 *J. marenzelleri* Caullery & Mesnil, 1896¹¹ (P, Q; G, Q; C, Q)
 – Seis a 12 setíferos torácicos; opérculo de otra forma **26**
- 26(25)** Setas especiales del collar del tipo “aleta y limbo” (Fig. 7E) **27**
 – Setas del collar simples y limbadas aguzadas (Fig. 7G–H) **29**

- 27(26)** Forman colonias de tubos ramificados (Fig. 6T); con dos opérculos membranosos con forma de cuchara, pedúnculo opercular sin engrosamiento subdistal (Fig. 1G)
 ... *Filigrana* Berkeley, 1835 *F. implexa* Berkeley, 1828¹² (P, Q)
- Tubos nunca forman colonias de tubos ramificados; con 1–6 opérculos globulares membranosos (Fig. 8R) y a veces una placa quitinosa distal (Fig. 1F) **28**
- 28(27)** Con un sólo opérculo con una base membranosa y una placa distal plana o como embudo ligeramente deprimido, dispuesto sobre un engrosamiento esférico del pedúnculo opercular (Fig. 1F) *Filigranula* Langerhans, 1884
- Con 1–6 opérculos globulares membranosos (Fig. 8Q) *Protis* Ehlers, 1887¹³ (en parte)
- 29(26)** Sólo siete setíferos torácicos; membrana torácica hasta el séptimo setífero torácico; opérculo esférico, a veces colapsado (Fig. 8S) *Apomatus* Benedict, 1887
- Siete a nueve setíferos torácicos; membrana torácica hasta el quinto setífero torácico; opérculo ovoidal con una proyección distal
 Género A Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo, 2000a (C)

Comentarios

- 1) *Turbocavus secretus* fue descrita de las Islas Vírgenes de Estados Unidos y de las Antillas Holandesas, en fondos someros y sublitorales, hasta 49 m (Prentiss *et al.* 2014).
- 2) *Filigranella elatensis* Ben-Eliahu & Dafni, 1979 fue descrita del Mediterráneo; mientras que Fosså & Nilsen (1996) registraron a *Filigranella* sp. en el Caribe, aunque dicho registro deberá confirmarse y describirse formalmente.
- 3) *Sclerostyla* Mörch, 1863 fue sinonimizado con *Pyrgopolon*, un género usado primeramente para especies de serpúlidos fósiles (Jäger 1993, Jäger & Breton 2002, Jäger 2004).
- 4) Pillai (2009) sinonimizó a *Pomatoceros* Philippi, 1844 y *Pomatoleios* Pixell, 1913 con *Spirobranchus*, debido a que la ausencia de setas del collar (característica de *Pomatoleios*) también sucede, ocasionalmente, en varias especies de *Spirobranchus sensu stricto*; además de que la placa opercular calcárea de *Pomatoceros*, aunque no desarrolle grandes espinas, no se diferencia de la de *Spirobranchus*.
- 5) *Rhodopsis pusilla* es un serpúlido diminuto (longitud= 2.5 mm) descrito de Bermudas y al parecer cuenta con una amplia distribución y, en algunos casos (Bermudas, Antillas Holandesas, etc.), se le ha encontrado junto a *Josephella marenzelleri*, especie con la cual frecuentemente se ha confundido (ver Ben Eliahu & ten Hove 1989).
- 6) La primera especie del género, *Laminatubus alvini*, fue descrita a partir de cuatro zonas de ventilas hidrotermales en el Pacífico oriental (ten Hove & Zibrowius 1986); recientemente se describieron dos especies más en emanaciones frías de metano frente a Costa Rica y el golfo de California (Rouse & Kupriyanova 2021). Las tres especies habitan a profundidades batiales.
- 7) Kupriyanova *et al.* (2012) incluyeron nuevos registros de *P. occidentalis* para el Pacífico nororiental, incluyendo la bahía de Todos Santos, en Ensenada, Baja California; con lo cual esta especie tiene una distribución que va desde Alaska hasta Baja California.
- 8) *Metavermilina acanthophora* fue descrita para Australia (Augener 1914) y registrada para Galápagos y Centroamérica por Monro (1933) y Maurer & Williams (1988), respectivamente; cuando menos los ejemplares de Centroamérica podrían tratarse de una especie indescrita (ver Tabla 1). En el mar Caribe se ha encontrado cuando menos dos especies no descritas (Bastida-Zavala, obs. pers.).
- 9) *Spirodiscus grimaldii* fue descrita para fondos batiales cercanos a las islas Azores (Atlántico nororiental); Kupriyanova & Nishi (2011) con muestras provenientes del R/V Atlantis-II, la registraron frente a las Bermudas (estaciones 118 y A119), también en el batial. Otros ejemplares, provenientes de Galápagos y frente al Pacífico mexicano pertenecen, muy posiblemente, a una especie no descrita de *Spirodiscus* (ten Hove & Kupriyanova 2009).
- 10) *Bathyditrupa hovei* fue descrita para la trinchera Kuril-Kamchatka (Kupriyanova 1993); posteriormente, Kupriyanova *et al.* (2011) proporcionaron nuevos registros a profundidades batiales del Pacífico norte, incluyendo dos estaciones del R/V Vityaz (4279 y 4281), que se encuentran frente al Pacífico mexicano. Más recientemente, Kupriyanova & Ippolitov (2015) proporcionaron más registros, provenientes de estaciones del R/V Knorr frente a las Antillas menores (estación 288), y del R/V Atlantis-II frente a las Bermudas (estación 118) y Brasil (estación A155), igualmente en profundidades batiales.

- 11) La única especie del género de este pequeño serpúlido (longitud= 2 mm), *J. marenzelleri*, fue descrita del Atlántico europeo (Caullery & Mesnil 1896). Monro (1933) registró en Galápagos algunos ejemplares como *Josephella* sp., pero en mal estado. Asimismo, fue registrada para Bermudas, el Caribe y Brasil por Ben-Eliahu & ten Hove (1989), así como para Florida por Perkins (1998). Esta especie ha sido frecuentemente confundida con *Rhodopsis pusilla* (ver Ben-Eliahu & ten Hove 1989 y nota 6). Es probable que los registros en el Pacífico oriental, golfo de México y el mar Caribe sean especies no descritas aún.
- 12) *Filograna* es un género muy cercano a *Salmacina*, pero es diferente a éste por la presencia de un opérculo (*sensu* Gee 1963) o dos opérculos (*sensu* ten Hove & Kupriyanova 2009). La localidad tipo de *F. implexa* es Inglaterra, por lo que los registros en el Pacífico oriental tropical son cuestionables.
- 13) El género *Protis* se diagnosticó originalmente sin opérculo (Ehlers 1887); sin embargo, Kupriyanova (1993) describió a *P. polyoperculata* para la trinchera Kuriles-Kamchatka, una especie que cuenta hasta con seis opérculos.

Clave para las especies de Serpulinae

Apomatus Philippi, 1844¹

- 1 Corona radiolar con siete radiolos por lóbulo..... *Apomatus* sp. A *sensu* ten Hove & Wolf, 1984² (G)
 – Corona radiolar con más de siete radiolos por lóbulo 2
- 2(1) Corona radiolar con 18 radiolos por lóbulo; base de la corona radiolar más larga que el collar *A. similis* Marion & Bobretzky, 1875³ (B, Q; P, Q)
 – Corona radiolar con 12–39 radiolos por lóbulo; base de la corona radiolar corta, está oculta por el collar *A. geniculatus* (Moore & Bush, 1904)⁴ (B; P, Q)

Comentarios

- 1) El género *Apomatus* requiere una profunda revisión debido a que no están claras las diferencias entre sus especies (ten Hove & Wolf 1984).
- 2) Es el único registro de este género en el golfo de México, basado en un sólo ejemplar determinado por ten Hove & Wolf (1984), para el norte del golfo de México.
- 3) *Apomatus similis* ha sido registrada para el golfo de California (Treadwell 1937, de León-González *et al.* 1993); sin embargo, fue descrita de Francia, por lo que es posible que los registros en México pertenezcan a *A. geniculata* o, en aguas someras, a una especie indescrita.
- 4) *Apomatus geniculatus*, descrita en el sublitoral (110–140 m) de Japón, fue registrada para aguas someras de la bahía de La Paz (Sheperd 1972 *In*: Bastida-Zavala 2008), aunque se ha confirmado su presencia en California en fondos sublitorales a batiales (Bastida-Zavala 2008). *Apomatus timsii* Pixell, 1912, fue descrita para Departure Bay, Vancouver, Canadá y posteriormente sinonimizada con *A. geniculatus* (Bastida-Zavala 2008); al parecer sólo son diferentes por la forma de las setas abdominales, una característica muy variable entre los serpúlidos (ten Hove & Kupriyanova 2009).

Bathyvermilia Zibrowius, 1973

- 1 Tubo circular en sección transversal, con peristomas (Fig. 2G), incrustado en los tallos de esponjas de cristal y en varillas artificiales; opérculo distalmente cóncavo (Fig. 6A) *B. kupriyanovae* Bastida-Zavala, 2008¹ (B)
 – Tubo cuadrangular en sección transversal, liso y sin peristomas, libre, no incrustado en sustratos duros; opérculo distalmente convexo, en ocasiones con una protuberancia central *B. gregrousei* Kupriyanova & Ippolitov, 2015² (B)

Comentarios

- 1) *Bathyvermilia kupriyanovae* fue descrita frente a California, en fondos batiales (4,100 m), asociada a esponjas de cristal (Bastida-Zavala 2008); por su cercanía a Baja California es muy posible que también se encuentre en zonas batiales del Pacífico mexicano.

- 2) *Bathyoermilia gregrousei* fue descrita para el Atlántico norte, pero también registrada en profundidades batiales y abisales del océano Índico y del Pacífico (Kupriyanova & Ippolitov 2015); tres estaciones mencionadas en ese trabajo, provenientes del R/V Vityaz (4265, 4279 y 4281), se encuentran frente a la costa de Baja California Sur, en profundidades batiales y abisales (3,315–4,370 m).

Filigranula Langerhans, 1884

- 1) Opérculo subcilíndrico con una placa distalmente cóncava y con una espina central curva y gruesa (Fig. 1F); con 12 radiolos; tubo desconocido *Filigranula* sp. A *sensu* ten Hove & Wolf (1984)¹ (G)
 – Opérculo con un bulbo casi cilíndrico y una placa distal con una espina central recta, delgada y distalmente aguzada (Fig. 2S), que a veces puede faltar; con 14–16 radiolos; tubo con una costilla longitudinal *F. revizae* Nogueira & Abbud, 2009² (C)

Comentarios

- 1) *Filigranula* sp. A fue registrada por ten Hove & Wolf (1984) para el sublitoral (73–106 m) del norte del golfo de México (Florida). Por falta de la descripción del tubo no puede determinarse si es alguna de las especies de *Filigranula* descritas o una nueva especie.
 2) *Filigranula revizae* fue descrita del sublitoral (100–258 m) del sureste de Brasil, por Nogueira & Abbud (2009), e incluyeron el registro, como *Omphalopoma* sp. de Zibrowius (1970), también del sureste de Brasil (120–250 m).

Hyalopomatus Marenzeller, 1878

- 1 Tubo liso, sin ornamentaciones; setas del collar con una ligera muesca entre la base denticulada y la zona limbada *H. mironovi* Kupriyanova, 1993¹ (B)
 – Tubo con una costilla longitudinal; setas del collar tipo aleta y lámina (Fig. 7E) 2
 2(1) Opérculo suboval a redondeado (Fig. 8R) *H. biformis* (Hartman, 1960)² (B)
 – Opérculo piriforme o ausente
 *H. sombreroianus* (McIntosh, 1885) y *H. langerhansi* Ehlers, 1887³ (G, C)

Comentarios

- 1) *Hyalopomatus mironovi* fue descrita de la trinchera Kuriles-Kamchatka (Kupriyanova 1993); sin embargo, también se encontró en el mismo ambiente batial (4,100 m) que *Bathyoermilia kupriyanovae* (Bastida-Zavala 2008), siendo posible que también se encuentre en zonas batiales del Pacífico mexicano.
 2) Hartman (1960) describió esta especie como *Vermiliopsis biformis*, de la cuenca batial de Santa Catalina, sur de California (1,280 m). Bastida-Zavala (2008) proporcionó nuevos registros para Alaska y el sur de California, incluyendo San Diego, en el sublitoral (116 m), siendo muy posible que también se encuentre en fondos sublitorales y batiales del Pacífico mexicano.
 3) McIntosh (1885) describió a *Serpula sombreroiana* para la zona batial (710–855 m) frente a las islas Sombrero y Santo Tomás, Antillas Menores, con un ejemplar deteriorado y sin opérculo; sin embargo, ten Hove (*In*: Ben-Eliahu & Fiege 1996) y ten Hove & Kupriyanova (2009), lo transfirieron tentativamente a *Hyalopomatus* sin mayor argumentación. En caso de que se demuestre que la atribución fue correcta, revisando ejemplares topotípicos, y su descripción empate con la de *H. langerhansi*, descrita de la zona batial (531–1,566 m) frente a la Habana, Cuba, esta última especie devendría en sinónimo menor de *H. sombreroianus* (Ben-Eliahu & Fiege 1996).

Hydroides Gunnerus, 1768¹

- 1** Espinas del verticilo sin espínulas laterales y con sus puntas distalmente expandidas (Figs. 3E, 4H) **2**
 – Espinas del verticilo con espínulas laterales y con sus puntas sin expansiones distales (Figs. 3F, J, 4B, D–E, 5D) **4**
 – Espinas del verticilo sin espínulas laterales y con sus puntas sin expansiones distales (Figs. 3B, G, 4A, K, M, 5J–L), a veces con alas (Figs. 3B, 4A) **15**
- 2(1)** Espinas del verticilo con puntas redondeadas (Fig. 3E); setas bayoneta con dos dientes mayores y denticulación proximal (Fig. 7B) *H. microtis* Mörch, 1863 (G, C)
 – Espinas del verticilo con puntas aplanadas en algún sentido (Fig. 2D); setas bayoneta con dos dientes mayores, pero sin denticulación proximal (Fig. 7A) **3**
- 3(2)** Puntas de las espinas del verticilo aplanadas en sentido lateral, casi con la forma de T (Fig. 4H) *H. dirampha* Mörch, 1863² (B, P, G, C)
 – Puntas de las espinas del verticilo con una proyección distal que forma una punta dirigida hacia adentro y otra hacia afuera, semejante a un pico para cavar (Fig. 4I)
 *H. dolabrus* Tovar-Hernández *et al.*, 2016 (P)
 – Espinas dorsales con algunas espínulas laterales que cambian su posición, en espinas ventrales, formando una espínula externa simple o bifurcada (Fig. 5C)
 *H. panamensis* Bastida-Zavala & ten Hove, 2003 (P) (en parte)
- 4(1)** Espinas del verticilo con un par de espínulas laterales (Figs. 3F, 4B, D–E, P, 5D) **5**
 – Espinas del verticilo con más de un par de espínulas laterales (Figs. 3C, J, L, 4J, O, 5A–B) . **11**
- 5(4)** Espinas del verticilo rectas (Figs. 3F, 5P) **6**
 – Espinas del verticilo curvándose hacia adentro (Figs. 4B, D–E, 5C) **7**
- 6(5)** Embudo opercular formado por radios (Fig. 3F) *H. mucronata* Rioja, 1958 (G)
 – Embudo opercular sin radios, sólo con 3–6 procesos romos (Fig. 4P)
 *H. cf. mucronata sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (G, C)
- 7(5)** Radios del embudo opercular distalmente redondeados (Fig. 4B)
 *H. bispinosa* Bush, 1910 (G, C)
 – Radios del embudo opercular con punta aguzada (Figs. 4D–E, 5C–D) **8**
- 8(7)** Espinas del verticilo con una protuberancia distal pronunciada, en vista lateral las espinas parecen la cabeza de un ave rapaz (Fig. 5C–D) *H. parva* (Treadwell, 1901) (G, C)
 – Espinas sin protuberancia distal (Figs. 4D–E) **9**
- 9(8)** Espinas dorsales con algunas espínulas laterales que cambian su posición, en espinas ventrales, formando una espínula externa simple o bifurcada (Fig. 5C)
 *H. panamensis* Bastida-Zavala & ten Hove, 2003 (P) (en parte)
 – Espínulas laterales con espínulas laterales situadas a la mitad de la longitud de las espinas (Fig. 4D–E) **10**
- 10(9)** Espinas del verticilo simétricas; embudo con 22–32 radios largos y aguzados (Fig. 4E)
 *H. crucigera* Mörch, 1863 (P)
 – Espinas del verticilo con arreglo asimétrico, las dorsales son más grandes; embudo con 21–58 radios cortos (Fig. 4D) *H. chilensis* Hartmann-Schröder, 1962 (P)

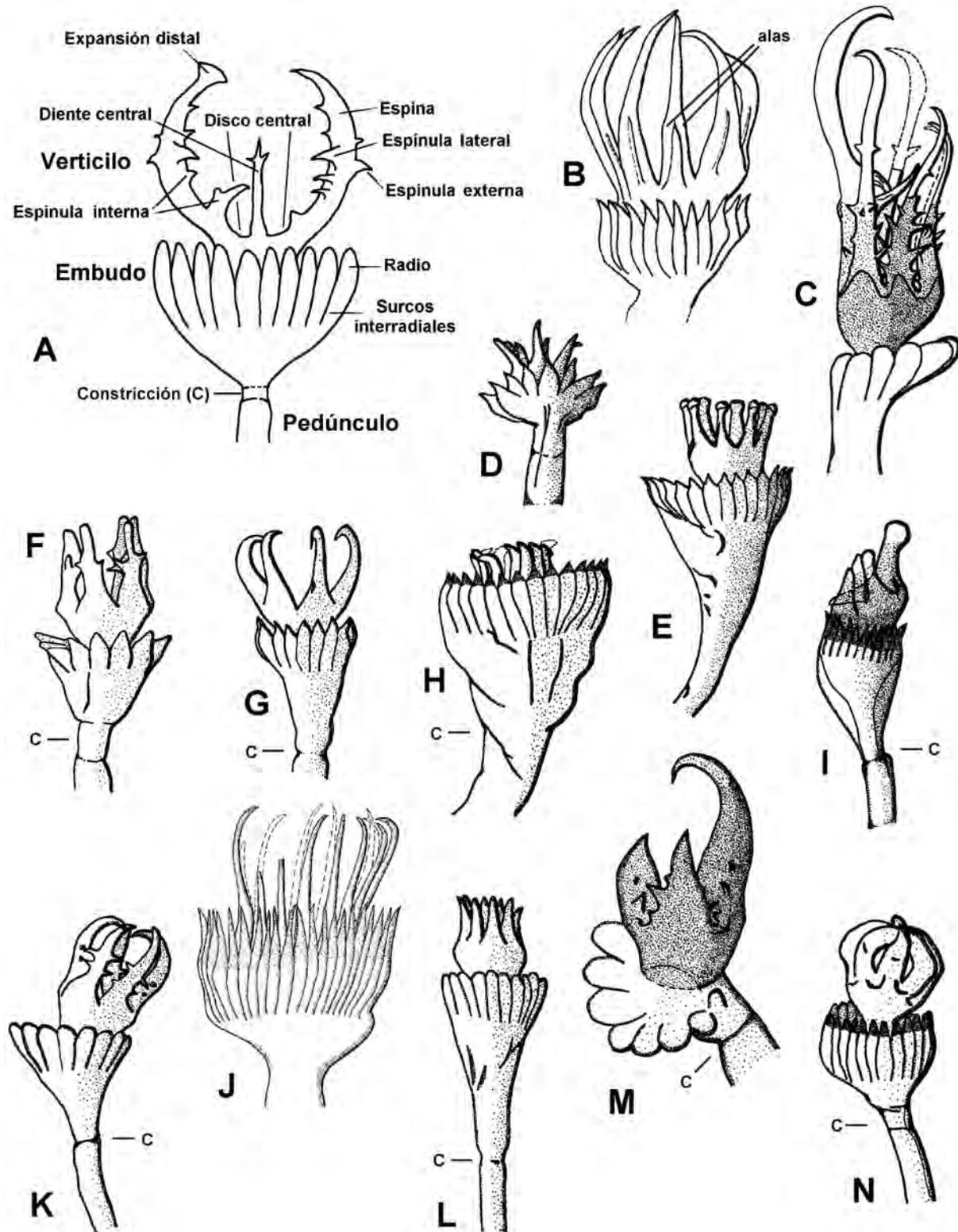


Figura 3. Serpúlidos del género *Hydroides*: A) Esquema del opérculo de *Hydroides*, B–N) opérculos, VL: B) *H. floridana*, C) *H. lambecki*, D) *H. humilis*, E) *H. microtis*, F) *H. mucronata*, G) *H. cf. operculata*, H) *H. protulicola*, I) *H. salazarvallejo*, J) *H. spongicola*, K) *Hydroides* sp. 1, L) *Hydroides* sp. 2, M) *Hydroides* sp. 3, N) *Hydroides* sp. 4. Modificados de A–C, E–N: Bastida-Zavala & ten Hove (2002); D: Bastida-Zavala (2008).

- 11(4)** Embudo opercular con radios aguzados; espinas del verticilo con más de seis pares de espínulas laterales (Fig. 5A–B) *H. ochotereana* Rioja, 1941 (P)
 – Embudo opercular con radios romos o redondeados; espinas del verticilo con cinco pares o menos de espínulas laterales (Figs. 3C, K, M, 4J, O) **12**
- 12(11)** Espinas del verticilo complejas, con muchas espínulas externas; las basales pardoscuras y las distales hialinas; espínulas internas alargadas (Figs. 3C, 4O) **13**
 – Espinas del verticilo simples, sin espínulas externas; patrón de color uniforme; espínulas internas cortas o ausentes (Figs. 3K, M, 4J) **14**
- 13(12)** Embudo opercular con 17–28 radios; espinas del verticilo con 5–7 espínulas externas (Fig. 4O) *H. mongeslopezi* Rioja, 1958 (G, C)
 – Embudo opercular con 11–14 radios; espinas del verticilo con 3–5 espínulas externas (Fig. 3C) *H. lambecki* Bastida-Zavala & ten Hove, 2002 (C)
- 14(12)** Con diez o más espinas del verticilo, rectas o curvándose hacia fuera (Fig. 4J) *H. elegans* (Haswell, 1883)³ (B, P, G, C)
 – Con 7–9 espinas del verticilo, curvándose hacia adentro (Fig. 3K) *Hydroides* sp. 1 *sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (Q, C)
 – Con cinco espinas del verticilo muy gruesas, rectas; una espina es más grande que las demás, curvándose hacia adentro (Fig. 3M) *Hydroides* sp. 3 *sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (C)
- 15(1)** Radios con puntas lateralmente expandidas en forma de T (Fig. 4K) *H. gairacensis* Augener, 1934⁴ (C, G, P)
 – Radios con puntas redondeadas (Fig. 3L), romas (Fig. 3N) o aguzadas (Figs. 3D, H, 4F–G, 5H) **16**
- 16(15)** Espinas del verticilo similares en forma y tamaño (Figs. 3D, H, L, N) **17**
 – Verticilo con una o más espinas dorsales más grandes (ganchos) que las otras (Figs. 3I, 4C, F–G, L, N) **30**
- 17(16)** Radios con puntas redondeadas (Fig. 3L) *Hydroides* sp. 2 *sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (C)
 – Radios con puntas romas (Fig. 3N) *Hydroides* sp. 4 *sensu* Bastida-Zavala & ten Hove (2002) (C)
 – Radios con puntas aguzadas **18**
- 18(17)** Espinas del verticilo rectas o hacia afuera (Fig. 3D, H) **19**
 – Verticilo con al menos la espina dorsal, si no es que todas, curvándose hacia adentro **21**
- 19(18)** Collar con setas bayoneta con sólo 2–3 dientes grandes y aguzados (Fig. 7A) *H. plateni* (Kinberg, 1867)⁵ (en parte) (C)
 – Collar con setas bayoneta con dos dientes cortos, aguzados o romos, seguidos por muchos dentículos pequeños (Fig. 7B) **20**
- 20(19)** Verticilo con 8–16 espinas; embudo opercular con 16–37 radios (Fig. 3H) *H. protulicola* Benedict, 1887 (en parte) (G)
 – Verticilo con 7–10 espinas; embudo opercular con 12–20 radios (Fig. 3D) *H. humilis* (Bush, 1905) (P)

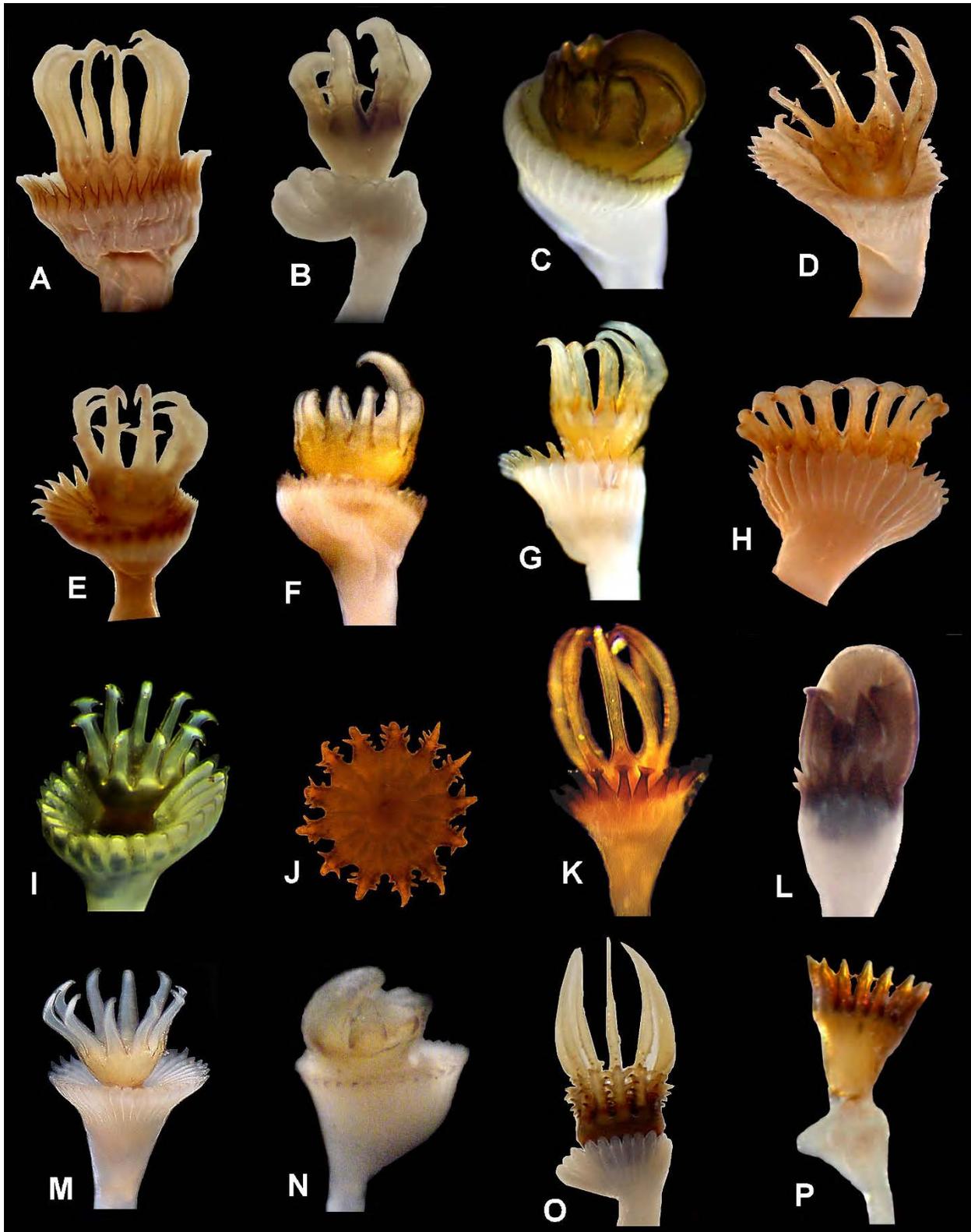


Figura 4. Serpúlidos del género *Hydroides*: A–P) opérculos, VL, A) *H. alatalateralis*, B) *H. bispinosa*, C) *H. brachyacantha*, D) *H. chilensis*, E) *H. crucigera*, F) *H. deleari*, G) *H. dianthus*, H) *H. dirampha*, I) *H. dolabrus*, J) *H. elegans*, K) *H. gairacensis*, L) *H. glandifera*, M) *H. gracilis*, N) *H. inermis*, O) *H. mongeslopezi*, P) *H. cf. mucronata*. Crédito de foto: I: María Ana Tovar-Hernández.

21(18) Espina dorsal curvándose hacia adentro, espinas ventrales curvándose hacia afuera (Figs. 4G, 5H)	22
– Todas las espinas curvándose hacia adentro, a veces las puntas de las espinas están torcidas (Figs. 5F, L)	23
22(21) Espinas del verticilo sin espínulas externas ni alas (Fig. 4G)	
..... <i>H. dianthus</i> (Verrill, 1873) ⁶ (en parte) (G, C)	
– Espinas del verticilo con espínulas externas (cuando menos las ventrales) y alas (Fig. 5H)	
..... <i>H. sanctaerucis</i> Krøyer in Mörch, 1863 ⁷ (en parte) (C, G, P)	
23(21) Puntas de las espinas torcidas en dirección de las manecillas del reloj (Figs. 5F, L)	24
– Puntas de las espinas no torcidas	25
24(23) Espinas del verticilo con una protuberancia subdistal pronunciada; verticilo con 8–10 espinas; embudo opercular con 19–29 radios (Fig. 5F)	<i>H. recurvispina</i> Rioja, 1941 (P)
– Espinas del verticilo sin una protuberancia subdistal pronunciada; verticilo con 8–16 espinas; embudo opercular con 16–37 radios (Fig. 3H)	<i>H. protulicola</i> Benedict, 1887 (en parte) (G)
– Espinas del verticilo sin una protuberancia subdistal pronunciada; verticilo con 5–10 espinas; embudo opercular con 16–22 radios (Fig. 5L)	
..... <i>H. trompi</i> Bastida-Zavala & ten Hove, 2003 (P)	
25(23) Espinas del verticilo sin espínula interna (Fig. 4M)	<i>H. gracilis</i> (Bush, 1905) (en parte) (B)
– Espinas del verticilo con espínula interna (Fig. 3A)	26
26(25) Corona radiolar con más de 29 pares de radiolos; embudo opercular con 45–61 radios (Fig. 3J)	<i>H. spongicola</i> Benedict, 1887 (G, C)
– Corona radiolar con menos de 25 pares de radiolos; embudo opercular con menos de 51 radios	27
27(26) Espinas del verticilo sin alas; verticilo con siete espinas; embudo opercular con menos de 20 radios (Fig. 3G)	<i>H. cf. operculata sensu</i> Bastida-Zavala & ten Hove (2002) ⁸ (G)
– Espinas del verticilo sin alas; verticilo con 9–11 espinas; embudo opercular con 26–51 radios (Fig. 5E)	<i>H. plateni</i> (Kinberg, 1867) ⁵ (en parte) (C)
– Espinas del verticilo con alas; embudo opercular con más de 30 radios; verticilo con más de ocho espinas (Fig. 3B)	28
28(27) Espínula interna larga, cruza el punto medio del disco central (Fig. 3A)	
..... <i>H. alatalateralis</i> (Jones, 1962) ⁹ (C, P)	
– Espínula interna corta, nunca cruza el punto medio del disco central	29
29(28) Alas ocupando menos de la mitad de la longitud de las espinas del verticilo (Fig. 3B)	
..... <i>H. floridana</i> (Bush, 1910) (G)	
– Alas ocupando más de la mitad de la longitud de las espinas del verticilo	
..... <i>H. elegantula</i> Bush, 1910 (C)	
30(16) Verticilo con dos o más ganchos dorsales (Fig. 5I)	31
– Verticilo con un gancho dorsal (Fig. 4C)	35
31(30) Todas las espinas curvándose hacia adentro	32
– Espinas dorsales curvándose hacia adentro, espinas ventrales curvándose hacia afuera (Figs. 4G, 5H)	34

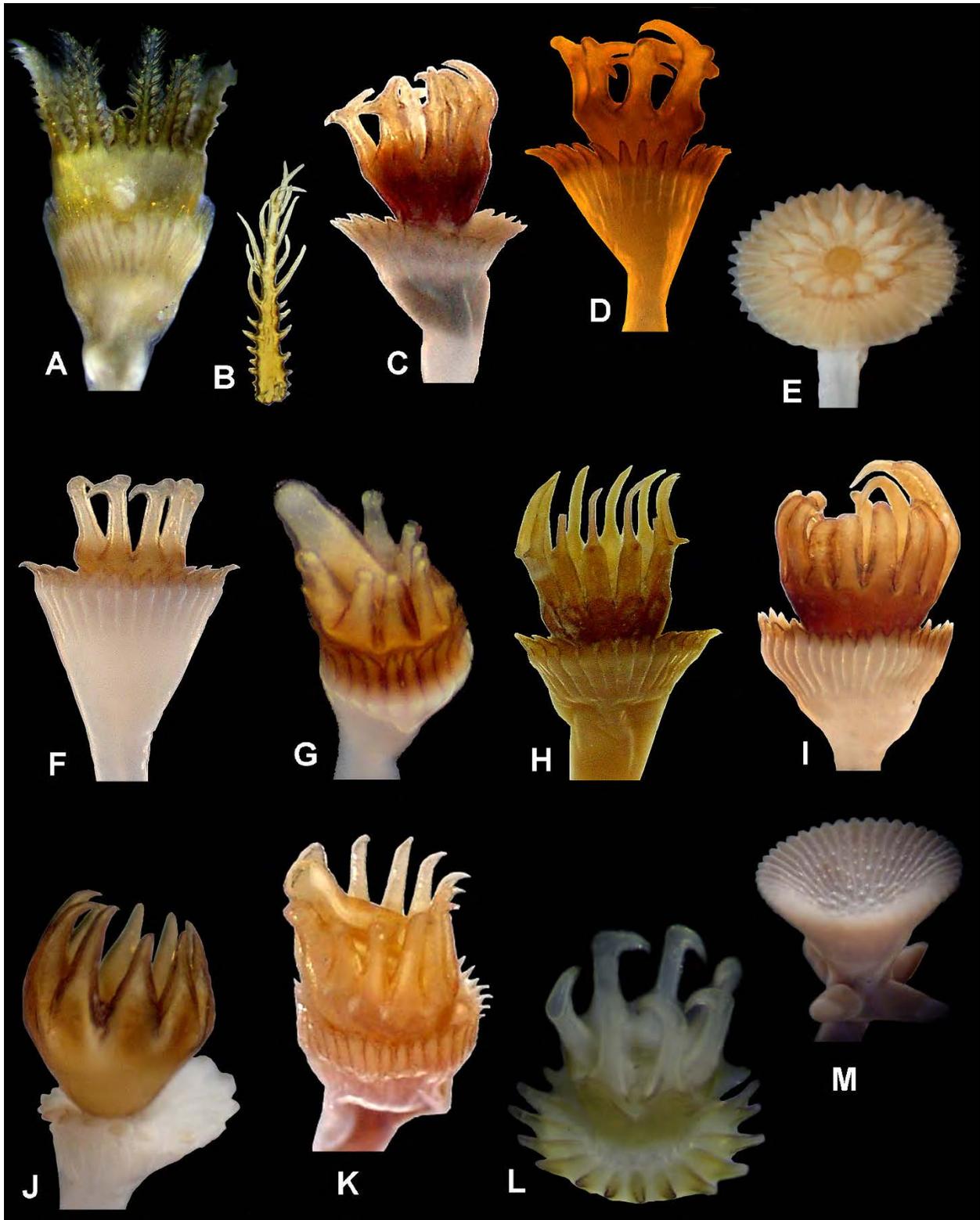


Figura 5. Serpúlidos del género *Hydroides*: A–L) opérculos, VL, A–B) *H. ochotereana*, opérculo y detalle de una espina opercular, C) *H. panamensis*, D) *H. parva*, E) *H. plateni*, F) *H. recurvispina*, G) *H. salazarvallejo*, H) *H. sanctaecrucis*, I) *H. similis*, J) *H. similoides*, K) *H. tenhovei*, L) *H. trompi*, M) *Crucigera websteri*, opérculo.

32(31) Espinas sin espínula interna (Fig. 4M)	<i>H. gracilis</i> (Bush, 1905) (en parte) (B)	
– Espinas con espínula interna		33
33(32) Radios con puntas aguzadas (Fig. 5I)	<i>H. similis</i> (Treadwell, 1929) (P)	
– Radios con puntas romas; verticilo con 11–13 espinas, 2–3 espinas dorsales más grandes que las otras (Fig. 5J)	<i>H. similloides</i> Bastida-Zavala & ten Hove, 2002 (G, C)	
34(31) Espinas del verticilo sin espínulas externas ni alas (Fig. 4G)	<i>H. dianthus</i> (Verrill, 1873) ⁶ (en parte) (C)	
– Espinas del verticilo con espínulas externas (cuando menos las ventrales) y alas (Fig. 5H)	<i>H. sanctaecrucis</i> Krøyer in Mörch, 1863 ⁷ (en parte) (C, P)	
35(30) Gancho parcialmente fusionado a las espinas adyacentes (Figs. 3I, 4L, 5G)		36
– Gancho libre		38
36(35) Espinas ventrales sin espínula interna (Fig. 4L)	<i>H. glandifera</i> Rioja, 1941 (P)	
– Espinas ventrales con espínula interna		37
37(36) Espinas ventrales con punta roma o redondeada (Fig. 3I, 5G)	<i>H. salazarvallejo</i> Bastida-Zavala & ten Hove, 2002 ¹⁰ (C, P)	
– Espinas ventrales con punta aguzada (Fig. 5K)	<i>H. tenhovei</i> Bastida-Zavala & de León-González, 2002 (P)	
38(35) Espinas del verticilo muy gruesas, ligeramente curvadas, con punta redondeada o roma (Fig. 4N)	<i>H. inermis</i> Monro, 1933 (P)	
– Espinas ventrales del verticilo delgadas, con puntas variables		39
39(38) Espinas ventrales con punta subapical curvada hacia adentro y una protuberancia pronunciada (Fig. 4C)	<i>H. brachyacantha</i> Rioja, 1941 ¹¹ (P; C, Q)	
– Espinas ventrales apicalmente curvadas hacia adentro, sin una protuberancia pronunciada (Fig. 4F)	<i>H. deleari</i> Bastida-Zavala & ten Hove, 2003 (P)	

Comentarios

- 1) Durante gran parte del siglo veinte el género *Hydroides* fue tratado como masculino; sin embargo, siguiendo la última versión del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ 1999, artículo 30.1.4.4.), se revertió la decisión para ser tratado como femenino, debido a que el autor (Gunnerus 1768) estableció el nombre genérico con *H. norvegica* como su especie tipo, el cuál es femenino (*norvegicus* sería en masculino). En consecuencia, muchos nombres específicos cambiaron su declinación a partir de la revisión de cada caso realizada por Read *et al.* (2017).
- 2) *Hydroides dirampha* fue descrita de Santo Tomás, Islas Vírgenes, pero se ha registrado en toda la franja circum(sub)tropical del mundo; incluido el Pacífico oriental tropical. Bastida-Zavala *et al.* (2017) discutieron sobre los registros históricos de la especie y sugieren un trabajo filogeográfico, apoyado con un análisis molecular, para discernir sobre el origen de esta especie, que por el momento se mantiene como una especie criptogénica (= sin certeza de su origen).
- 3) *Hydroides elegans* se describió de Sidney, Australia, pero, igual que *H. dirampha*, se le ha encontrado en aguas tropicales y templadas de todo el mundo, incluido el mar Caribe, golfo de México y el Pacífico oriental tropical. Bastida-Zavala *et al.* (2017) discutieron sobre los registros históricos de la especie y sugieren un trabajo filogeográfico, apoyado con un análisis molecular, para discernir sobre el origen de esta especie, que por el momento se mantiene como una especie criptogénica.
- 4) *Hydroides gairacensis* fue descrita del Caribe colombiano y se ha registrado en el mar Caribe, desde Florida hasta el sur de Brasil, excepto en el golfo de México (Bastida-Zavala & ten Hove 2002); en el Pacífico oriental tropical se ha registrado sólo en cuatro sitios y ocasiones (Panamá, Ecuador, Baja California Sur y Oaxaca), siempre con ejemplares únicos, por lo que se considera que han sido introducciones incidentales vía el Canal de Panamá (Bastida-Zavala *et al.* 2016), por lo que en el Pacífico oriental tropical esta especie se considera exótica.

- 5) *Hydroides plateni* fue descrita de La Plata, Argentina y se ha registrado en Uruguay y Brasil, hasta el norte de Río de Janeiro (Bastida-Zavala & ten Hove 2002).
- 6) Existe un registro de *H. dianthus* para la isla Socorro, en el Pacífico mexicano (Holguín-Quiñones 1994); sin embargo, los ejemplares no están disponibles para confirmar la identificación. Por otro lado, Link *et al.* (2009) la registraron como una especie exótica en Japón. Recientemente, Sun *et al.* (2017) confirmaron que *H. dianthus* es una especie invasora muy exitosa y, contrario a la idea de que esta especie es nativa del Atlántico americano (*e.g.*, Zibrowius 1971, Bastida-Zavala & ten Hove 2002), se propone que su origen es Mediterráneo, por la alta diversidad de haplotipos encontrada ahí; asimismo, se detectó una especie críptica, *H. cf. dianthus*, proveniente de Texas, que fue introducida al mar Negro recientemente.
- 7) *Hydroides sanctaecrucis* es un serpulido que ha sido registrado como especie invasora, siendo transportado como incrustante, principalmente por barcos y yates. Su primer registro como especie exótica fue por Long (1974); sin embargo, algunos años antes, Lakshmana Rao (1969) describió a *H. vizagensis* del noreste de la India, cuya descripción y figuras corresponden a *H. sanctaecrucis*, una opinión compartida por Elena Kupriyanova y Harry ten Hove (com. pers. 2016). Los registros siguieron por Bastida-Zavala & ten Hove (2002, 2003) para el Pacífico de Panamá y Oaxaca. Después de ello se ha registrado en el norte de Australia y Singapur (Lewis *et al.* 2006), en el golfo de California (Tovar-Hernández *et al.* 2012). Se consideraba que su colonización se restringía a marinas y puertos (Bastida-Zavala 2009); sin embargo, ya se ha encontrado en lagunas costeras de Oaxaca y Chiapas (Bastida-Zavala *et al.* 2016) y, al menos en las del istmo de Tehuantepec, está formando agregaciones masivas (Bastida-Zavala, obs. pers.).
- 8) *Hydroides cf. operculata* fue registrado en Campeche, golfo de México (Bastida-Zavala & ten Hove 2002), aunque la especie nominal fue descrita de Berbera, Somalia, en el océano Índico occidental (Treadwell 1929); sólo la revisión de más ejemplares de Campeche podría discernir si se trata de la especie nominal, una especie aún no descrita o un juvenil de una especie de la región.
- 9) *Hydroides alatalateralis* fue descrita de Port Royal, Jamaica y se ha registrado en todo el mar Caribe (Bastida-Zavala & ten Hove 2002); en el Pacífico oriental tropical sólo se ha registrado una vez, con un ejemplar único, para bahía Málaga, Colombia (Laverde-Castillo 1988), considerándose una introducción incidental vía el Canal de Panamá (Bastida-Zavala *et al.* 2016), por lo que en el Pacífico oriental tropical esta especie se considera exótica.
- 10) *Hydroides salazarvallejo* fue descrita de Santa Marta, Caribe colombiano y se ha registrado en el suroriente y suroccidente del mar Caribe (Bastida-Zavala & ten Hove 2002); en el Pacífico oriental tropical sólo se ha registrado en tres sitios (Costa Rica, Panamá y Ecuador), con un total de siete ejemplares (Bastida-Zavala & ten Hove 2002), considerándose una introducción incidental vía el Canal de Panamá (Bastida-Zavala *et al.* 2016), por lo que en el Pacífico oriental tropical esta especie se considera exótica.
- 11) *Hydroides brachyacantha* fue descrito del Pacífico mexicano pero registrado en varios lugares del mundo: Hawái (Straughan 1969), Brasil (Zibrowius 1970), Venezuela (Díaz Díaz & Liñero Arana 2001), Caribe suroriental, Brasil (Bastida-Zavala & ten Hove 2002), California, Pacífico oriental tropical (Bastida-Zavala & ten Hove 2003) y Australia (Lewis *et al.* 2006). Cuando menos los registros en el Caribe y Brasil corresponden a una especie distinta, nombrada como *H. cf. brachyacantha* (*sensu* Bastida-Zavala & ten Hove 2002), de la cual sólo se diferencian por el desarrollo de las protuberancias subdistales de las espinas del verticilo; aunque este rasgo cae dentro de la variabilidad registrada en la literatura. Después de la revisión de los *Hydroides* de Australia, por Sun *et al.* (2015), se describió una nueva especie, *H. amri* Sun *et al.*, 2015, que previamente había sido identificada como *H. brachyacantha*, y, al parecer, sería muy similar a un taxón de Hawái que también había sido determinado como *H. brachyacantha* (Bastida-Zavala *et al.* 2016). Luego se demostró que diferentes poblaciones registradas fuera del Pacífico oriental tropical son parte de un complejo de especies (Sun *et al.* 2016).

Laminatubus ten Hove & Zibrowius, 1986

- 1 Setas del collar tipo "Spirobranchus" (Fig. 7C) *L. alvini* ten Hove & Zibrowius, 1986¹ (P)
 – Setas del collar únicamente limbadas (Fig. 7H)
 *L. paulbrooksii* Rouse & Kupriyanova, 2021, *L. joycebrooksae* Rouse & Kupriyanova, 2021²

Comentarios

- 1) *Laminatubus alvini* habita ventilas hidrotermales del Pacífico oriental, entre 2,200 y 2,600 m de profundidad (ten Hove & Zibrowius 1986, Rouse & Kupriyanova 2021).
- 2) Las dos especies son morfológicamente indistinguibles, pero muestran una clara divergencia en las secuencias del citocromo b mitocondrial; ambas habitan en emanaciones frías de metano, pero a profundidades batiales diferentes, formando dos clados hermanos: *Laminatubus joycebrooksae* encontrado en profundidades someras (1,000 m), frente a Costa Rica, y *L. paulbrooksi* a mayor profundidad (1,400–2,400 m), frente a Costa Rica y en el golfo de California (Rouse & Kupriyanova 2021).

Placostegus Philippi, 1844

- 1** Tubo con una costilla longitudinal **2**
 – Tubo con tres costillas longitudinales, sin costillas transversales; opérculo proximalmente bulboso, distalmente cóncavo *P. assimilis* McIntosh, 1885¹ (C)
- 2(1)** Tubo sin costillas transversales; opérculo proximalmente bulboso, distalmente cóncavo y zigomorfo (Fig. 8P) *P. californicus* Hartman, 1969² (B)
 – Tubo con costillas transversales en su sección media-posterior; opérculo desconocido
 *P. incomptus* Ehlers, 1887³ (G)

Comentarios

- 1) *Placostegus assimilis* se describió del sureste de Bermudas, a profundidades batiales (790 m) (McIntosh, 1885).
- 2) *Placostegus californicus* fue descrita para el sublitoral (48–80 m) del sur de California (Hartman 1969) y registrada hasta San Diego (Bastida-Zavala 2008); es muy posible que su distribución se extienda también a las aguas sublitorales de Baja California.
- 3) *Placostegus incomptus* se describió para Florida y al norte de La Habana, Cuba, en fondos sublitorales (183–235 m) (Ehlers 1887).

Pomatostegus Schmarda, 1861

- 1 Setas del collar tipo “Spirobranchus” con hombros anchos (Fig. 7C)
 *P. stellatus* (Abildgaard, 1789)¹ (C, G; P, Q)
 – Setas del collar tipo “Spirobranchus” con hombros cortos *P. kroyeri* Mörch, 1863¹ (P)

Comentarios

- 1) Las diferencias en los tubos y opérculo entre ambas especies de *Pomatostegus* son muy sutiles, aunque las setas del collar probaron su utilidad para diferenciarlas (Sánchez-Ovando, obs. pers.).

Protis Ehlers, 1887

- 1 Corona radiolar con 20 radiolos *P. simplex* Ehlers, 1887¹ (C)
 – Corona radiolar con 40 radiolos *P. pacifica* Moore, 1923² (B)
 – Corona radiolar con 18–24 radiolos por lóbulo
 *P. hydrothermica* ten Hove & Zibrowius, 1986³ (P)

Comentarios

- 1) Zibrowius (1969) consideró que *P. simplex*, descrita de la costa occidental de Florida (1,566 m) debe ser un sinónimo menor de *P. arctica* (Hansen, 1878), descrita entre Islandia y Noruega (2,127 m), ya que las diferencias usadas para la separación no son significativas. Ben Eliahu & Fiege (1996) y Kupriyanova & Jirkov (1997) registraron ejemplares operculados y no operculados de *P. arctica*. Se requiere una revisión comparativa de ambas especies para confirmar su sinonimia.

- 2) Zibrowius (1969) consideró que *P. arctica* y *P. pacifica*, descrita para los cañones submarinos de California (hasta 787 m) son muy parecidas, con apenas ligeras diferencias en los uncinos; sin embargo, se requiere una comparación de ejemplares recientemente recolectados para confirmar su sinonimia. Es muy posible que *P. pacifica* se encuentra en zonas batiales del Pacífico mexicano.
- 3) *Protis hydrothermica* vive en ventilas hidrotermales y a profundidades batiales (2,447–2,620 m) (ten Hove & Zibrowius 1986).

Protula Risso, 1826¹

- 1 Con nueve setígeros torácicos; radiolos con una hilera sencilla de pínulas
 *P. setosa* (Bush, 1910)² (G)
 – Con siete setígeros torácicos; radiolos con dos hileras de pínulas 2
- 2(1) Uncinos lisos (Fig. 7S); membrana torácica estrecha *P. atypha* Bush, 1905³ (B)
 – Uncinos con dientes (Fig. 7R); membrana torácica bien desarrollada (Fig. 2A) 3
- 3(2) Radiolos con un proceso redondeado al final de la membrana interradiolar (Fig. 6R–S)
 *P. balboensis* Monro, 1933⁴ (P, G, C)
 – Radiolos sin procesos al final de la membrana interradiolar (Fig. 1A) 4
- 4(3) Tubo con costillas longitudinales (Fig. 1B) 5
 – Tubo sin costillas longitudinales (Fig. 2J) 6
- 5(4) Tubo con dos (quizás tres) costillas longitudinales; con 28–30 radiolos por lóbulo
 *P. longiseta* Schmarda, 1861⁵ (C)
 – Tubo con cinco costillas longitudinales; con 23 radiolos por lóbulo
 *P. antennata* Ehlers, 1887⁵ (G)
- 6(4) Tubo liso o tuberculado 7
 – Tubo anulado (con peristomas o costillas transversales irregulares) 8
- 7(6) Tubo liso (Fig. 2J); corona con 45–56 radiolos por lóbulo *P. superba* Moore, 1909⁶ (B)
 – Tubo con textura áspera; corona con 20 radiolos por lóbulo ... *P. diomedae* Benedict, 1887 (G)
- 8(6) Corona con 12 radiolos por lóbulo *P. alba* Benedict, 1887⁵ (C)
 – Corona con 25–50 radiolos por lóbulo *P. submedia* Augener, 1906⁷ (C)
 – Corona con 40 radiolos por lóbulo; con bandas oscuras . *P. appendiculata* Schmarda, 1861⁸ (C)

Comentarios

- 1) Muy posiblemente "*Protula* es el género más problemático entre los serpulidos y sus especies han sido descritas basado en diferencias sutiles en la forma del collar, número y arreglo de los radiolos, e incluso el tamaño corporal y del tubo" (ten Hove & Kupriyanova 2009). Una revisión global del género es muy urgente. Por lo anterior, esta clave para las especies de *Protula* debe usarse con precaución y, de preferencia, comparar con material topotípico.
- 2) Ten Hove (com. pers. 1999) revisó el material tipo de *Salmacinopsis setosa* (Bush, 1910), descrita para Bermudas, y confirmó la presencia de la membrana torácica, que llega hasta el sexto setígero, y más de cinco pares de radiolos. La única característica diagnóstica de esta especie es la hilera sencilla de pínulas en los radiolos (no pareadas). En el resto de los serpulidos las pínulas son pareadas, por lo que este carácter necesita ser evaluado. Ten Hove & Kupriyanova (2009) consideraron inválido el género *Salmacinopsis*, cuya especie debería referirse a *Protula*, además indican que *Membranopsis inconspicua* Bush, 1910, también descrito de Bermudas a partir de un ejemplar sin corona radiolar, es sinónimo de *P. setosa*.
- 3) *Protula atypha* aparentemente tiene uncinos torácicos y abdominales sin dientes; Monro (1933: 1089) consideró que esta especie es un estado juvenil insuficientemente caracterizado.

- 4) *Protula balboensis* fue descrita de Balboa, Panamá y posteriormente registrada en diversas localidades del Pacífico oriental tropical, desde el golfo de California hasta Colombia (Monro 1933, Bastida-Zavala *et al.* 2016), pero también ha sido registrado en el golfo de México y mar Caribe, incluyendo Cuba, Florida, Texas (Perkins 1998, Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo 2000a, Bastida-Zavala *et al.* 2017), e incluso un registro cuestionable en Brasil (Zibrowius 1970). Según Bastida-Zavala *et al.* (2016), se debe considerar como una posiblemente especie exótica en el golfo de México y mar Caribe.
- 5) Augener (1925: 39–42) revisó el ejemplar tipo de *P. longiseta*, descrito de un arrecife coralino de Jamaica por Schmarda (1861), considerando a *P. antennata* como un sinónimo menor, a pesar de que proviene de fondos batiales (530 m) cerca de Morro Light, Florida (Ehlers 1887). Asimismo, Augener (1925) sugirió que *P. alba* Benedict, 1887 es idéntica a *P. longiseta*; sin embargo, basado en las descripciones originales, hay diferencias en las características del tubo y el número de radiolos; además, de acuerdo con Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a: 817), la descripción de Benedict (1887) es muy breve por lo que deben revisarse ejemplares topotípicos de *P. alba* y *P. antennata*, para confirmar la sinonimización de Augener (1925).
- 6) Bastida-Zavala (2008) revisó ejemplares de *P. superba* del sur de California, incluido San Diego, provenientes de aguas sublitorales (52–94 m); por ello es muy posible que se encuentre también en el sublitoral de Baja California.
- 7) *Protula submedia* fue descrita del mar Caribe en fondos batiales (237–364 m); Hartman (1959) la supuso sinónima de *P. diomedeeae*, pero de acuerdo con Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a: 817), ambas especies son distintas.
- 8) Augener (1925: 38–39) revisó el ejemplar tipo de *P. appendiculata*, descrito de un arrecife coralino de Jamaica por Schmarda (1861), considerando que debería ser transferido al género *Subprotula*, establecido por Bush (1910); sin embargo, *S. longiseta* Bush, 1910 y sus combinaciones son *taxones inquirenda* (ver Tabla 1). Asimismo, ten Hove & Kupriyanova (2009) consideran cuestionable a *P. appendiculata*, debido a su breve descripción, que no permite diferenciarse de otras especies del género. Asimismo, hay que considerar que *P. longiseta* y *P. appendiculata*, fueron descritas del mismo sitio (Jamaica) por Schmarda (1861).

Pseudovermilia Bush, 1907

- 1 Opérculo negro o pardo oscuro (Fig. 6I–J) 2
- Opérculo pardo claro, amarillo o hialino (Fig. 6G–H) 3
- 2(1) Tubo con una cresta e hileras longitudinales de alveolos; opérculo con espinas arborescentes (Fig. 6I) *P. multispinosa* (Monro, 1933) (C, G, P)
- Tubo con una cresta longitudinal y surcos transversales, a veces con peristomas; opérculo con una espina curva simple (Fig. 6J), con varias espinas menores o sin espinas *P. occidentalis* (McIntosh, 1885) (C, G, P)
- 3(1) Opérculo globular a piriforme, carnoso, nunca quitinoso *P. madracicola* ten Hove, 1989¹ (C)
- Opérculo en forma de embudo, con una base carnosa y una sección distal quitinosa 4
- 4(3) Tubo sin costillas transversales, ni peristomas, ni alveolos; boca del tubo con un diente medio y dos alas laterales conchiformes *P. conchata* ten Hove, 1975² (B; P, Q)
- Tubo con costillas transversales y/o peristomas y/o alveolos, la boca del tubo no presenta alas laterales 5
- 5(4) Tubo blanco con bandas pardas transversas (Fig. 2I), en ocasiones completamente pardo; opérculo con surcos anulados profundos, a veces con una espina distal simple o ramificada (Fig. 6H) *P. fuscostriata* ten Hove, 1975 (G, C)
- Tubo totalmente blanco; opérculo con surcos anulados sutiles o liso 6

- 6(5)** Tubo con o sin costillas transversales, sin costillas longitudinales y un par de surcos longitudinales; opérculo con hasta 10 septos (tabiques que dividen internamente el opérculo) *P. holcopleura* ten Hove, 1975 (C)
 – Tubo con surcos transversales someros, con tres costillas longitudinales, sin surcos longitudinales; opérculo con 5–24 septos *P. harryi* Nogueira & Abbud, 2009³ (C)

Comentarios

- 1) *Pseudovermilia madracicola* fue descrita para Bonaire y registrada en Curazao y en el Caribe colombiano (ten Hove 1989), en arrecifes sublitorales (4–40 m) asociado a corales del género *Madracis*.
- 2) *Pseudovermilia conchata* fue descrita para California (ten Hove 1975), en fondos sublitorales a batiales (42–310 m); sin embargo, es posible que su distribución se extienda también a los fondos sublitorales de Baja California (Bastida-Zavala 2008). Muchos ejemplares litorales o del sublitoral somero, registrados en México como *P. conchata* (e.g., Bastida-Zavala 1993, de León-González *et al.* 1993), son en realidad *P. occidentalis* o *Vermiliopsis multiannulata*.
- 3) *Pseudovermilia harryi* fue descrita del sublitoral (138–258 m), entre São Paulo y Rio de Janeiro, Brasil, por Nogueira & Abbud (2009).

Pyrgopolon de Montfort, 1808

- 1** Tubo con 6–12 costillas longitudinales irregulares; embudo opercular somero
 *P. differens* (Augener, 1922) (C)
 – Tubo con tres o menos costillas longitudinales; embudo opercular profundo (Fig. 8U) **2**
- 2(1)** Tubo con costillas transversales muy prominentes, con 3–5 costillas longitudinales más o menos evidentes *P. semiannulata* (ten Hove, 1973) (C)
 – Tubo sin costillas transversales prominentes, con tres costillas longitudinales de tamaño y forma variables *P. ctenactis* (Mörch, 1863)¹ (C, G, P)

Comentarios

- 1) *Pyrgopolon ctenactis* fue descrito de Santo Tomás, Islas Vírgenes, en el sublitoral (13–53 m), sobre sustratos coralinos (ten Hove 1973). El mismo taxón se ha encontrado con cierta frecuencia en el Pacífico oriental tropical: Bahía Octavia, Pacífico colombiano (Wrigley 1951), costa occidental de Baja California Sur (de León-González 1990), sur del golfo de California (de León-González *et al.* 1993), isla Guadalupe, Baja California, en Guerrero y Oaxaca (Bastida-Zavala 2008, Bastida-Zavala *et al.* 2016), en el sublitoral (6–30 m), sobre conchas de *Spondylus princeps* y *S. calcifer* y rocas. No se ha detectado como parte de la fauna incrustante de barcos, por lo que se hace necesaria una revisión de ejemplares del Caribe y del Pacífico oriental para saber si son la misma especie (Bastida-Zavala *et al.* 2016).

Salmacina Claparède, 1870¹

- 1** Radiolos con puntas infladas subdistalmente (presencia de células agrandadas)
 *S. ceciliae* Nogueira & ten Hove, 2000² (C)
 – Radiolos con puntas infladas distalmente (sin células agrandadas) **2**
- 2(1)** Setas del collar con tres tamaños diferentes *S. amphidentata* Jones, 1962³ (C)
 – Setas del collar con tamaños similares entre sí **3**
- 3(2)** Setas del collar con dientes que incrementan gradualmente su tamaño; con 20 setígeros abdominales *S. huxleyi* (Ehlers, 1887)⁴ (G, C)
 – Setas del collar con 3–6 dientes grandes; con 26–29 setígeros abdominales
 *S. tribranchiata* (Moore, 1923)⁵ (B, P)

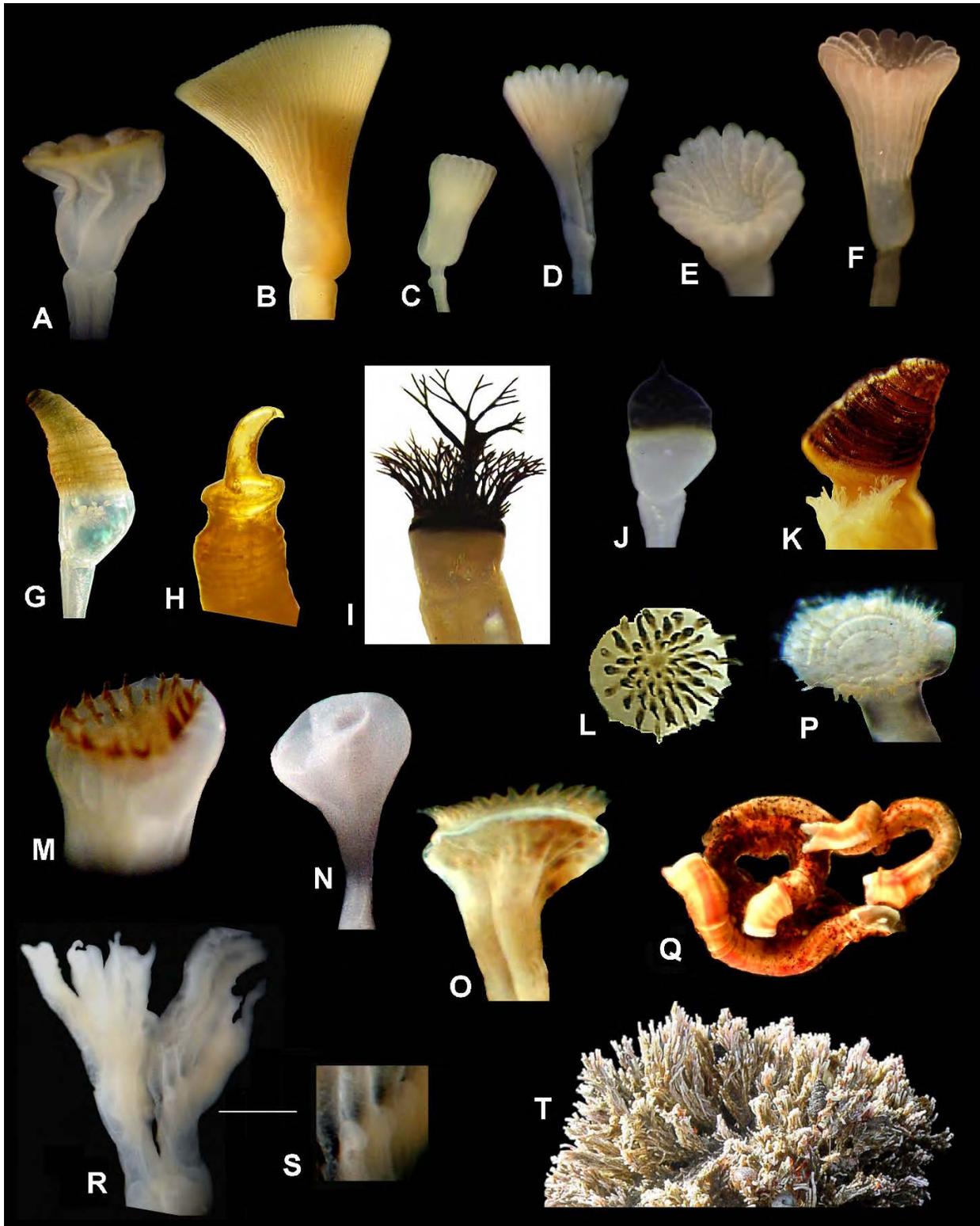


Figura 6. Serpúlidos: A–O) Opérculos: A) *Bathyoermilia kupriyanovae*, B) *Serpula columbiana*, C) *S. cf. hartmanae*, D–E) *S. madrigalae*, F) *S. vossae*, G) *Pseudovermilia conchata*, H) *P. fuscostriata*, I) *P. multispinosa*, J) *P. occidentalis*, K) *Vermiliopsis annulata*, L–M) *Ficopomatus enigmaticus*, vistas anterior y lateral, N) *F. miamiensis*, O–P) *F. uschakovi*, opérculos, vistas lateral y anterior, Q) tubos, R–S) *Protula balboensis*, corona radiolar y detalle basal de los radiolos, T) *Salmacina tribranchiata*, agregación de tubos. Modificado de P: Arteaga-Flórez *et al.* (2014).

Comentarios

- 1) Las diferencias entre las distintas especies de *Salmacina* son muy sutiles y ameritan una revisión detallada (Nogueira & ten Hove 2000). Dos nombres, frecuentemente registrados en las costas de América, *S. dysteri* y *S. incrustans*, son considerados registros cuestionables, debido a que fueron descritas para Europa.
- 2) *Salmacina ceciliae* fue descrita del sublitoral (3–10 m), frente a Sao Paulo, Brasil, por Nogueira & ten Hove (2000); incluyendo una amplia discusión de la problemática con las especies de *Salmacina* del mundo.
- 3) Nogueira & ten Hove (2000) indicaron que la presencia de tres diferentes tamaños de las setas del collar en *S. amphidentata* deberá confirmarse con microscopía electrónica de barrido.
- 4) *Filograna huxleyi* Ehlers, 1887, descrita de las islas Tortugas y Loggerhead Key, Florida, en el sublitoral (35 m), fue transferida a *Salmacina* porque no posee opérculo (Nogueira & ten Hove 2000: 158).
- 5) *Filograna tribranchiata* Moore, 1923, fue descrito en fondos sublitorales (69–81 m) de la isla Santa Rosa, al sur de California, mencionando un opérculo: "the right dorsal [radiole], usually bearing a spoon-shaped operculum" (Moore 1923: 250); sin embargo, Monro (1933: 1090–1091), revisando una colonia intermareal de las Galápagos, situó la especie en *Salmacina* (como *S. dysteri tribranchiata*) al no encontrar un opérculo, sino una punta expandida en todos los radiolos. De acuerdo a Bastida-Zavala *et al.* (2016, 2017), *S. tribranchiata* se distribuye desde Alaska hasta las islas Galápagos, desde el intermareal hasta 116 m, además de encontrarse ocasionalmente en placas de incrustantes (= fouling); sin embargo, esta aparente amplia distribución deberá ser corroborada con estudios morfológicos más finos, apoyados con análisis moleculares.

Serpula Linnaeus, 1758¹

- 1 Embudo opercular con 55–160 radios (Fig. 6B); tubo sin costillas longitudinales *S. columbiana* Johnston, 1901² (B)
 – Embudo opercular con menos de 35 radios; tubo con costillas longitudinales 2
- 2(1) Tubo con cuatro filas de alveolos (Fig. 2L); embudo opercular (Fig. 6D) de 17 radios, con tubérculos en la superficie interna (Fig. 6E) *S. madrigalae* Bastida-Zavala, 2012³ (C)
 – Tubo sin alveolos; embudo opercular con más de 17 radios, sin tubérculos en la superficie interna (Fig. 6F) 3
- 3(2) Embudo opercular con más de 20 radios (Figs. 6F) 4
 – Embudo opercular con 18 radios (Fig. 6C) 5
- 4(3) Embudo opercular con 15–25 radios; tubo blanco con 3–5 costillas longitudinales *S. concharum* Langerhans, 1880⁴ (C, Q)
 – Embudo opercular con 21–33 radios (Fig. 6F); tubo blanco a pardo con 6–8 costillas longitudinales *S. vossae* Bastida-Zavala, 2012⁵ (C)
- 5(3) Embudo opercular alargado, con 18 radios; pedúnculo con una fuerte constricción (Fig. 6C); tubo con dos costillas longitudinales y un peristoma *S. cf. hartmanae* Reish, 1968⁶ (B)
 – Embudo opercular corto, con 18 radios; pedúnculo sin una fuerte constricción; tubo desconocido *Serpula* sp. A ten Hove & Wolf, 1984 (G)

Comentarios

- 1) Hasta el momento no hay ninguna especie de *Serpula* registrada en el Pacífico oriental tropical, salvo los ejemplares de *Serpula* sp., registrados por Tovar-Hernández *et al.* (2019: 6, fig. 2F–G) en la bahía de La Paz, Baja California Sur, los cuales, al menos a partir de las fotografías, es más probable que sean ejemplares de *Hydroides elegans* que perdieron el verticilo, una situación frecuente en esta especie de *Hydroides*, que de igual manera había sido confundida con *Serpula* por Lakshmana Rao (1969).
- 2) *Serpula columbiana* fue descrita para Puget Sound, Washington y registrada en el sublitoral (15–60 m), desde Alaska hasta California (Kupriyanova 1999, Bastida-Zavala 2008); por lo anterior, se

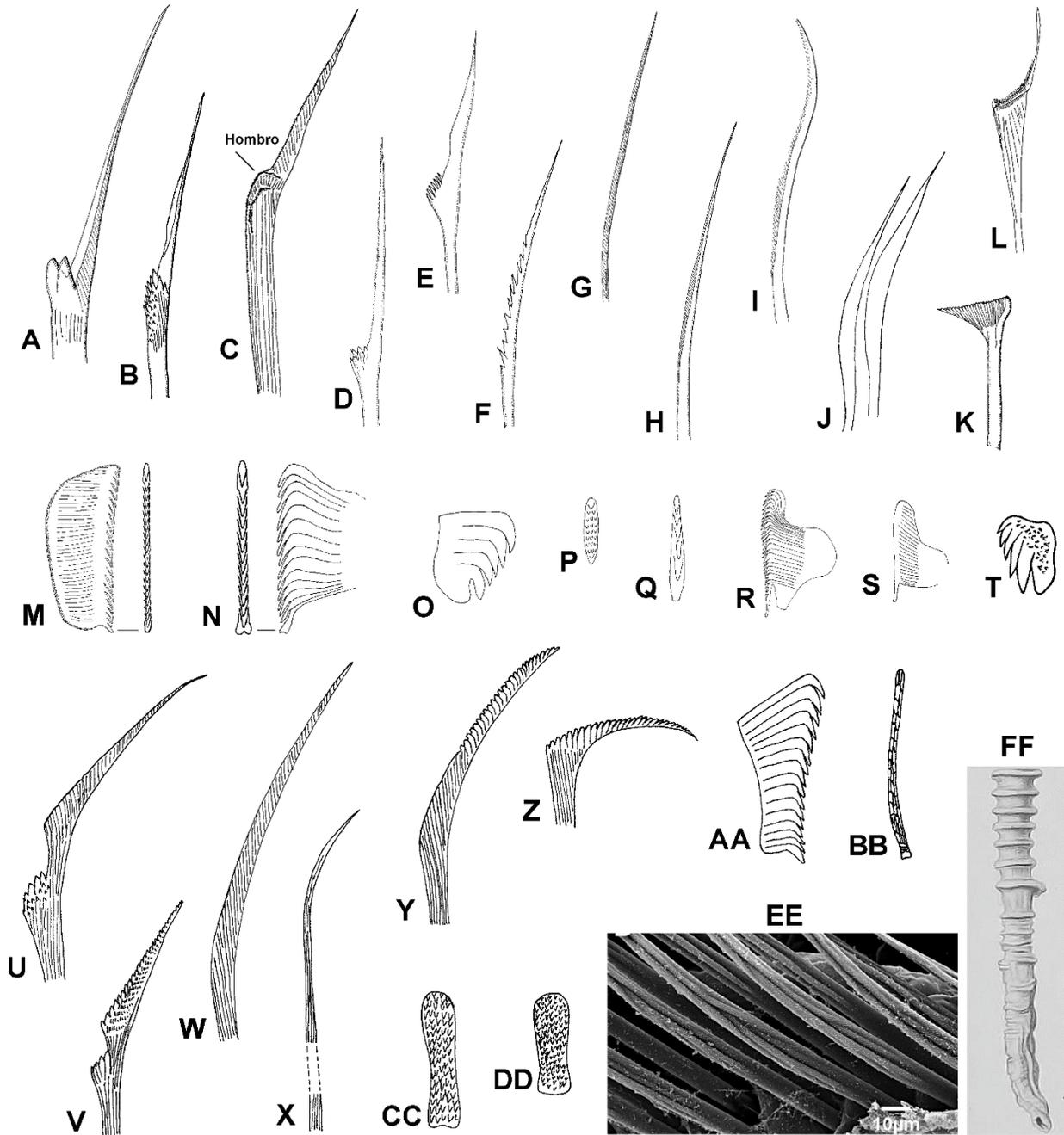


Figura 7. Serpúlidos: Setas y uncinos, todos en vista lateral excepto cuando se indica lo contrario: A) Seta bayoneta, B) seta bayoneta con base espinulosa, C) seta tipo "Spirobranchus", D-E) setas tipo aleta y lámina, F) seta denticuladas del collar de *Ficopomatus*, G) seta capilar, H) seta limbada, I) seta tipo "Apomatus", J) setas geniculadas casi rectas, K-L) setas tipo trompeta aplanada, M-N) uncinos con diente basal entero y bifurcado, VL y VF, O) uncino torácico, P-Q) uncinos mutiseriados y uniseriados, VF, R-S) uncinos de *Protula pacifica* y *P. atypha*, T) *Spiraserpula paraypsilon*, uncino torácico con denticulos laterales. Setas y uncinos de espirórbinos: U-V) setas tipo aleta y lámina, W) seta limbada, X) seta capilar, Y) seta tipo "Apomatus", Z) seta geniculada, AA) uncino en vista lateral, BB-DD) uncinos biseriado y mutiseriados, VF, EE) *Turbocavus secretus*, setas torácicas, FF) *Vermiliopsis annulituba*, tubo. Modificadas de A-B, K, N-Q: Bastida-Zavala & ten Hove (2002, 2003); C, L-M: Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a); D-I, R-S: Bastida-Zavala (2008); T: Pillai & ten Hove (1994); U, W-BB: Knight-Jones & Fordy (1979); V, CC-DD: Bailey & Harris (1968), EE: Prentiss *et al.* (2014), FF: Augener (1906).

considera posible que su distribución también se extienda a los fondos sublitorales de la costa occidental de Baja California.

- 3) *Serpula madrigalae* fue descrita para el sublitoral (18 m) de la isla Caicos (Bastida-Zavala 2012).
- 4) *Serpula concharum* fue descrita de la isla Madeira, registrándose en fondos litorales a batiales (0–500 m) del Atlántico de España y del Mediterráneo (Rioja 1931, Zibrowius 1968, Bianchi 1981); el registro de Rullier & Amoureux (1979) que hicieron para el sur de Salvador de Bahía, Brasil, a 33 m de profundidad, es cuestionable y, debido al número de radios que registran (20–22) podría tratarse de *S. vossae* o alguna especie aún no descrita.
- 5) *Serpula vossae* fue descrita para el sublitoral (15–130 m) del Caribe noroccidental y las Bahamas (Bastida-Zavala 2012).
- 6) *Serpula hartmanae* fue descrita para las islas Marshall (Reish 1968) y se ha registrado en el Pacífico occidental tropical (Imajima & ten Hove 1984). El único ejemplar, registrado en el intermareal de la isla Guadalupe, Baja California, se encuentra en aguas templadas y con fuertes surgencias, además de estar lejos de cualquier ruta de navegación comercial (Bastida-Zavala 2008).

Spiraserpula **Ragenhardt, 1961**¹

- | | |
|--|--|
| 1 Tubo con costilla interna dorsal o ventral | 2 |
| – Tubo con costillas internas dorsal y ventral | 3 |
| 2(1) Tubo con costilla dorsal no serrada, en forma de V invertida (Fig. 1L) | |
| <i>S. singularis</i> Pillai & ten Hove, 1994 (C) | |
| – Tubo con costilla ventral lisa, raramente con espinas dorsales | |
| <i>S. nudicristata</i> Pillai & ten Hove, 1994 (C) | |
| 3(1) Costilla dorsal serrada, la ventral en forma de Y (Fig. 2P) | 4 |
| – Costilla dorsal no serrada, la ventral serrada | 5 |
| 4(3) Hasta siete pares de radiolos; uncinos torácicos sin tubérculos laterales; más de 100 segmentos abdominales | |
| <i>S. ypsilon</i> Pillai & ten Hove, 1994 ¹ (G, C) | |
| – Hasta 11 pares de radiolos; uncinos torácicos con tubérculos laterales (Fig. 7T); menos de 100 segmentos abdominales | |
| <i>S. paraypsilon</i> Pillai & ten Hove, 1994 (C) | |
| 5(3) Tubo con costillas accesorias (Fig. 2N) | 6 |
| – Tubo sin costillas accesorias (Fig. 2O) | 7 |
| 6(5) Tubo con costillas accesorias dorsolaterales; tubo blanco; con opérculo | |
| <i>S. plaiiae</i> Pillai & ten Hove, 1994 (C) | |
| – Tubo con costillas accesorias laterales (Fig. 2N); tubo rosado o con bandas longitudinales rosadas (Fig. 2M); sin opérculo | |
| <i>S. caribensis</i> Pillai & ten Hove, 1994 ¹ (G, C) | |
| 7(5) Con opérculo; abdomen con unos 40 setíferos | <i>S. karpatisensis</i> Pillai & ten Hove, 1994 ¹ (C) |
| – Sin opérculo; abdomen con unos 50 setíferos | <i>S. zibrowii</i> Pillai & ten Hove, 1994 (C) |

Comentarios

- 1) Después de la descripción de ocho especies de *Spiraserpula*, principalmente del Caribe suroriental, no se habían vuelto a registrar, con excepción de *S. caribensis*, *S. karpatisensis* y *S. ypsilon*, que Bastida-Zavala (2012) las registró en nuevos sitios en el Caribe mexicano, hondureño, panameño, así como al norte de Venezuela y en Trinidad y Tobago. En el Pacífico oriental tropical no hay ninguna especie de *Spiraserpula* registrada; sin embargo, se recomienda revisar muestras sublitorales y, de manera rutinaria, se debe observar con atención la parte interna de los tubos calcáreos.

Spirobranchus **Blainville, 1818**¹

- 1** Tubo con hileras de alveolos entre las costillas (Fig. 8K) **2**
 – Tubo sin alveolos (Fig. 8C, M) **3**
- 2(1)** Tubo con tres costillas longitudinales y alveolos presentes a lo largo del tubo (Fig. 8K);
 opérculo globular o piriforme, con placa calcárea delgada (Fig. 8I–J), a veces con una ligera
 depresión media distal *S. minutus* (Rioja, 1941)² (P, G, C)
 – Tubo con una costilla longitudinal, con pequeños alveolos en la parte más vieja del tubo (Fig.
 8C); opérculo ovoidal o piriforme, con placa calcárea muy ancha y proyectada (Fig. 8B)
 *S. americanus* (Day, 1973) (G)
- 3(1)** Opérculo sin cuernos, sólo una placa calcárea plana o ligeramente cóncava (Fig. 8O, W)
 **4**
 – Opérculo con cuernos (Fig. 8D–H, N) **6**
- 4(3)** Tubo rosa con tres costillas longitudinales, la media sobresale como una espina corta sobre
 la entrada (Fig. 8L) *Spirobranchus* sp. *sensu* Keppel *et al.* (2019) (P)
 – Tubo de otro color, con una sola costilla media **5**
- 5(4)** Tubo blanco, la costilla longitudinal es somera y sobresale como una visera sobre la
 entrada del tubo (Fig. 8M) *S. crosslandi* (Pixell, 1913)³ (P, Q)
 – Tubo blanco-purpúreo o azulado, la costilla longitudinal sobresale como una espina larga y
 aguzada sobre la entrada (Fig. 8X) *S. lirianae* Brandão & Brasil, 2020⁴ (C)
 – Tubo gris-azulado la costilla longitudinal sobresale como una espina corta sobre la entrada ..
 *S. cf. kraussii sensu* Sánchez-Ovando (obs. pers.)⁴ (P)
- 6(3)** Opérculo con siete cuernos con puntas bifidas o trifidas (Fig. 8N)
 *S. polycerus* (Schmarda, 1861) (C)
 – Opérculo con cinco o menos espinas **7**
- 7(6)** Opérculo con cinco espinas cortas y anchas (Fig. 1Q) *S. spinosus* Moore, 1923 (B)
 – Opérculo con tres o menos espinas **8**
- 8(7)** Pedúnculo opercular con alas cortas, generalmente fimbriadas; opérculo con tres grupos
 de cuernos ramificados (Fig. 8E) *S. dendropoma* Mörch, 1863⁵ (C)
 – Pedúnculo opercular con alas grandes, no fimbriadas (Fig. 8D, G) **9**
- 9(8)** Opérculo con tres espinas grandes y anchas, emergiendo desde el mismo tallo corto (Fig.
 8D) *S. cf. corniculatus sensu* Sánchez-Ovando (obs. pers.)⁶ (P, B)
 – Opérculo con 2–3 espinas que no emergen desde un tallo común, sino de manera
 independiente desde la base de la placa opercular (Fig. 8F–H) **10**
- 10(9)** Opérculo con 2–3 espinas grandes y delgadas, generalmente ramificadas; cuando
 presenta la tercera espina esta es someramente bifurcada (Fig. 8F)
 *S. giganteus* (Pallas, 1766) (C; P, Q)
 – Opérculo con dos espinas largas y una tercera espina profundamente bifurcada (Fig. 8G–H)
 *S. incrassatus* Krøyer *in* Mörch, 1863 (P)
 – Opérculo con dos cuernos anchos, a veces con las puntas hendidas, así como un par de
 cuernos más pequeños (Fig. 1P) *S. augeneri* ten Hove, 1970⁷ (C)

Comentarios

- 1) Incluye a las especies de *Pomatoceros* y *Pomatoleios*, géneros sinonimizados con *Spirobranchus* por Pillai (2009).

- 2) *Spirobranchus minutus* puede incluir a *Pomatoceros (Pomatoleios) caeruleus* Augener, 1922 (ver Tabla 1).
- 3) Rioja (1947b) registró varios ejemplares de *S. crosslandi* para Topolobampo y Navachiste, Sinaloa, como incrustantes; sin embargo, es muy probable que se trata de una especie aún no descrita, o bien, de *S. cf. kraussii sensu* Sánchez-Ovando (obs. pers.), encontrada en Panamá (Bastida-Zavala 2008).
- 4) Un trabajo reciente, que incluyó análisis moleculares, concluyó que *S. kraussii* (Baird, 1865), que era considerada una especie circuntropical (ver Bastida-Zavala *et al.* 2017), en realidad se restringe a aguas templado-frías de Sudáfrica y el sur de Mozambique (Simon *et al.* 2019); mientras que los ejemplares registrados en el golfo Pérsico como *S. kraussii*, se trataba de una nueva especie: *S. sinuspersicus* Pazoki, Rahimian, Struck, Katouzian & Kupriyanova, 2020 (Pazoki 2020). Los ejemplares de Panamá, como *S. cf. kraussii sensu* Sánchez-Ovando (obs. pers.), corresponden a una especie aún por describir, que es además diferente de la especie *S. lirianae* descrita por Brandão & Brasil (2020), para la isla Cataguases, en la región de Río de Janeiro.
- 5) *Spirobranchus dendropoma* fue sinonimizado con *S. tetracerus* (Schmarda, 1861) por ten Hove (1970); sin embargo, es poco probable que esta última especie, descrita de New South Wales, Australia, en aguas templadas, se encuentre en el golfo de México y mar Caribe (Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo 2000a, Bastida-Zavala 2009), además de no haberse encontrado en la fauna incrustante o asociada a marinas y puertos. Recientemente, Brandão & Brasil (2020) y Rodrigues *et al.* (2020) registraron a *S. tetracerus* en la región de Río de Janeiro, incluyendo ejemplares recolectados en placas de PVC; no obstante, Fiege & ten Hove (1999), ten Hove & Kupriyanova (2009) y Kupriyanova *et al.* (2015) consideraron que *S. tetracerus* es un complejo de especies que, en todo caso, se restringe al Indo-Pacífico occidental. De este modo los nombres locales y/o regionales deben conservarse en lo que se realiza una revisión global de este complejo de especies, incluyendo el uso de herramientas moleculares.
- 6) *Spirobranchus cf. corniculatus* (= *S. cf. gaymardi sensu* Bastida-Zavala 2008), pertenecería al complejo *S. corniculatus* (Grube, 1862) que discutieron Fiege & ten Hove (1999). Recientemente, Willette *et al.* (2015), después de un estudio morfológico y molecular con amplia cobertura geográfica (Indo-Pacífico occidental), sinonimizaron a *S. gaymardi* (Quatrefages, 1866) y *S. cruciger* (Grube, 1862) con *S. corniculatus*, tres taxones que, a pesar de que tienen opérculos diferentes, no se les encontró evidencia genética que coincidiera con las diferencias morfológicas y distribuciones geográficas. Por ello, se considera que *S. corniculatus* es una especie polimórfica y deberá comprobarse que los ejemplares registrados para el Pacífico oriental tropical (Sánchez-Ovando, obs. pers.), son esa misma especie o una posible nueva especie.
- 7) Marsden (1992) comprobó que dos poblaciones de *S. polycerus*, en Barbados, están aisladas reproductivamente. Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000a) consideraron que *S. polycerus augeneri*, la población con 2–3 cuernos, debería elevarse a nivel de especie y separarse de *S. polycerus*, la población con siete cuernos, estatus específico que ya usó Bastida-Zavala (2009).

Vermiliopsis Saint-Joseph, 1894¹

- 1 Tubo desconocido; opérculo con 1–3 septos internos (Fig. 6K)
 *V. annulata* (Schmarda, 1861)^{2,3} (G, C)
 – Tubo sin costillas longitudinales, con peristomas (Fig. 7FF); opérculo con dos septos internos
 *V. annulituba* (Augener, 1906)³ (C)
 – Tubo con costillas longitudinales (Fig. 1B), en ocasiones con peristomas o costillas
 transversales 2
- 2(1) Tubo con superficie muy rugosa y placas superpuestas, similares a peristomas, que se
 elevan en una costilla longitudinal; opérculo con 8–14 septos internos
 *V. multiannulata* (Moore, 1923)⁴ (en parte) (B, P)
 – Tubo con más de una costilla longitudinal; opérculo con más de ocho septos internos (Fig. 6K)
 3



Figura 8. Serpúlidos: A–B, D–J, N–U) Opérculos: A) *Pomatostegus stellatus*, B–C) *Spirobranchus americanus*, opérculo y tubo, D) *S. cf. corniculatus*, E) *S. dendropoma*, F) *S. giganteus*, G–H) *S. incrassatus*, I–K) *S. minutus*, opérculos y tubo, L) *Spirobranchus* sp., tubo, M, O) *S. cf. kraussii*, tubos y placa opercular, N) *S. polycerus*, P) *Placostegus californicus*, Q) *Protis* sp., opérculo, R) *Hyalopomatus biformis*, opérculo, S) *Apomatus geniculata*, T) *Pseudochitinopoma occidentalis*, U) *Pyrgopolon ctenactis*, V) *Spirobranchus incrassatus*, *in vivo*, W–X) *S. lirianeae*, opérculo y tubo. Modificado de L: Keppel *et al.* (2019), Q: Kupriyanova *et al.* (2014), W–X: Brandão & Brasil (2020). Crédito de foto: V: Betsabé Pérez-Hernández.

- 3(2)** Tubo con 3–4 costillas longitudinales; opérculo con 8–14 septos internos (Fig. 6K)
 *V. multiannulata* (Moore, 1923)⁴ (en parte) (B, P)
 – Tubo con cinco costillas longitudinales **4**
- 4(3)** Opérculo con 13 septos internos *V. bermudensis* (Bush, 1905)⁵ (G)
 – Opérculo con 1–5 septos internos *V. zibrowii* Nogueira & Abbud, 2009⁶ (C)

Comentarios

- 1) Las especies de *Vermiliopsis* requieren una revisión profunda, ya que se describieron muchas especies, a veces con ejemplares únicos, incluso de la misma localidad (e.g., Bermudas) con pequeñas variaciones del opérculo y tubo. Por lo anterior, la clave sólo incluye los taxones que pueden diferenciarse con algún carácter, aunque no necesariamente de manera absoluta.
- 2) *Vermiliopsis annulata* fue descrita de Jamaica, en un arrecife coralino, lamentablemente los tubos se perdieron (Schmarda 1861: 28); no obstante, debido a que presentan cinco costillas longitudinales, se han sinonimizado con este taxón, cuando menos a *Paravermilia ambliia* Bush, 1907, descrita de Bermudas, *P. intermedia* Bush, 1907, descrita de Bermudas, *P. ehlersiana* Bush, 1910, descrita de Florida y *Vermilia glandulata* Treadwell, 1936, descrita de Bermudas (ver ten Hove & San Martin 1995: 21); sin embargo, esta sinonimización deberá revisarse, toda vez que es común encontrar especies de *Vermiliopsis* con cinco costillas longitudinales (e.g., *V. zibrowii*). Hartman (1942: 91) revisó los ejemplares tipo de *Paravermilia ambliia* y *P. intermedia*, indicando que la segunda es sinónima menor de la primera.
- 3) *Vermiliopsis annulituba* fue descrita de la isla Martinica, en fondos batiales (382 m), incluyendo la descripción y dibujo del tubo y opérculo, el cual presenta peristomas (Augener 1906: 185, lám. 8, fig. 154–155). Hartman (1959: 605) sinonimizó esta especie con *V. annulata*, aunque hay una gran diferencia en el hábitat y distribución batimétrica donde se encuentran ambas especies.
- 4) *Vermiliopsis multiannulata* fue descrita frente al faro de Point Pinos y a la isla San Nicolas, en fondos sublitorales (36–103 m), con un tubo “very rough, with overlapping plates that rise to a median ridge” (Moore 1923: 252–253); mientras que Bastida-Zavala (2008) y Bastida-Zavala *et al.* (2016) registraron a *V. multiannulata* para el sublitoral (2–30 m) del Pacífico mexicano, pero con 3–4 costillas longitudinales y peristomas.
- 5) Hartman (1942: 90) revisó los ejemplares tipo de *V. bermudensis*, descrita de Bermudas, y a partir de la figura del opérculo se sabe que tiene 13 septos internos; además sinonimizó a *Pseudovermilia pileum* Bush, 1907, descrita también de Bermudas, con *V. bermudensis*; sin embargo, ten Hove (1975) indicó que *P. pileum* es un sinónimo menor de *P. occidentalis*.
- 6) *Vermiliopsis zibrowii* fue descrita del sublitoral (50–258 m) del sureste de Brasil, por Nogueira & Abbud (2009), y consideraron que el registro del sureste de Brasil, como *Vermiliopsis* sp., de Zibrowius (1970) se trata de *V. zibrowii*.

Clave para tribus y géneros de Spirorbinae Chamberlin, 1919¹

- 1** Los embriones son incubados en el opérculo (Fig. 9G–M, O, U) **2**
 – Los embriones son incubados en el tubo **10**
 – Los embriones son incubados en un saco unido a un proceso epitelial que surge del surco dorsal del tórax ... Tribu Romanchellini Knight-Jones, 1978 ... tubo generalmente dextrógiro; con tres tori torácicos y vestigios del cuarto *Protolaeospira* Pixell, 1922
- 2(1)** Los embriones se incuban en una cámara opercular invertida, usada sólo para una incubación (Fig. 9G–M, O) ... Tribu Januini Knight-Jones, 1978 ... con 3–4 tori torácicos **3**
 – Con embriones incubados en una copa cuticular formada por la invaginación del ámpula opercular, la cual puede ser usada en más de una incubación (Fig. 9O, R, U, GG); con dos tori torácicos ... Tribu Pileolariini Knight-Jones, 1978 **6**

- 3(2)** Tubo levógiro (desde la apertura del tubo, éste gira en el sentido contrario de las manecillas del reloj) (Fig. 9D) ... *Leodora* Saint-Joseph, 1894 ... opérculo con una, dos o tres cámaras de incubación en serie *L. knightjonesi* (de Silva, 1965)² (C, Q)
 – Tubo dextrógiro (desde la apertura del tubo, éste gira en el sentido de las manecillas del reloj) (Fig. 9C, E–F) 4
- 4(3)** Márgenes del collar fusionados dorsalmente (Fig. 1E); cámara de incubación opercular subcilíndrica en vista lateral (Fig. 9L–O) *Neodexiospira* Pillai, 1970³
 – Márgenes del collar no fusionados dorsalmente (Fig. 9A) 5
- 5(4)** Con setas torácicas tipo “Apomatus” (Fig. 7Y) *Janua* Saint-Joseph, 1894
 – Con setas torácicas limbadas (Fig. 7W), nunca tipo “Apomatus”
 *Pillaiospira* sp. *sensu* Salazar-Vallejo & López-Muraira (1984) (P)
- 6(2)** Sin setas tipo “Apomatus” *Simplaria* Knight-Jones, 1984⁴
 – Con setas tipo “Apomatus” (Fig. 7Y) 7
- 7(6)** Los embriones incubados se encuentran entre dos o más placas operculares, cada una con un talón periférico (lámina calcárea interna) que se articula con la placa inferior (Fig. 9GG) ... *Vinearia* Knight-Jones, 1984⁵ *V. koehleri* (Caullery & Mesnil, 1897)⁶ (C, Q)
 – Los embriones incubados se encuentran en una sola placa opercular (Fig. 9AA) 8
- 8(7)** La cámara de incubación es una placa opercular en forma de nido, con techo y abertura lateral, o bien una copa abierta (Fig. 9AA) *Nidificaria* Knight-Jones, 1984⁷
 – La cámara de incubación no tiene forma de nido o de copa abierta 9
- 9(8)** Placa opercular en forma de domo, fusionada a un talón aplanado y periférico
 *Bushiella* Knight-Jones, 1973 ... placa distal generalmente retenida e incluso fusionada (particularmente el talón) a la cámara de incubación debajo de ella
 *B. (Jugaria)* Knight-Jones, 1978
 – Placa opercular en forma de casco militar, con un talón no muy periférico (Fig. 9P–Q), aunque a menudo es excéntrico (Fig. 9R–U) y puede ser inconspicuo o ausente; la placa distal se desecha una vez que se forma completamente la cámara de incubación
 *Pileolaria* Claparède, 1868
- 10(1)** Los embriones se incuban dentro del tubo al cual se adhieren posteriormente por un filamento ... Tribu Spirorbini Chamberlin, 1919 ... con tres tori torácicos (Fig. 9A); setas del collar del tipo “aleta y limbo” (Fig. 7U) *Spirorbis* Daudin, 1800
 – Los embriones se incuban adheridos directamente a la pared del tubo
 Tribu Circeini Knight-Jones, 1978 ... 11
- 11(10)** Nunca hay más de dos tori torácicos; setas del collar limbadas (Fig. 7W)
 *Circeis* Saint-Joseph, 1894
 – Con tres tori torácicos, aunque en juveniles pueden ser sólo dos ... *Paradexiospira* Caullery & Mesnil, 1897 ... setas del collar del tipo “aleta y limbo” (Fig. 7U)
 *P. vitrea* (Fabricius, 1780)⁸ (B)

Comentarios

- 1) Por mucho tiempo se ha pensado que los espirórbinos tienen una amplia distribución geográfica (Knight-Jones *et al.* 1979, Rzhavsky *et al.* 2018); por ello, se han introducido a las costas de América tropical, muchos nombres de especies provenientes de otras latitudes, además de sinonimizar muchos de los nombres dados a taxones locales. De ahí que en estas claves se recuperan muchos nombres que habían sido ubicados en las sinonimias, a la espera de una subsecuente revisión de las especies, además de aclarar los límites morfológicos de los géneros.

- 2) *Leodora knightjonesi* fue descrita de Sri Lanka (de Silva 1965).
- 3) *Neodexiospira* había sido sinonimizado con *Dexiospira* Caullery & Mesnil, 1897 (Knight-Jones 1972: 5), pero como este último nombre fue usado antes por Ehrenberg (1858: 309), para un género de protozooario foraminífero (Knight-Jones 1984: 110), quedó como nombre válido del género el que estableció Pillai (1970: 143).
- 4) *Simplicaria* Knight-Jones, 1973, fue un nombre usado por Suter (1893: 148), para un género de gasterópodo, por lo que *Simplaria* fue introducido para sustituirlo en estos espirórbinos (Knight-Jones 1984: 112).
- 5) *Duplicaria* Vine, 1972, fue un nombre previamente ocupado por *Duplicaria* Dall, 1908, un género de gasterópodo, por lo que *Vinearia* fue introducido como nombre genérico válido para estos espirórbinos (Knight-Jones 1984).
- 6) *Vinearia koehleri* fue descrita cerca de Marsella, en el Mediterráneo (Caullery & Mesnil 1897).
- 7) *Nidularia* Knight-Jones, 1978, fue un nombre usado por Targioni-Tozzetti (1868: 727), para un género de hemípteros, por lo que *Nidificaria* fue introducido como nombre genérico válido para estos espirórbinos (Knight-Jones 1984: 111).
- 8) *Paradexiospira vitrea* fue descrito de Groenlandia, pero se ha registrado en el Pacífico oriental, desde Alaska hasta Morro Bay, California central (Knight-Jones *et al.* 1979); se incluye en las claves, de manera precautoria, debido a su cercanía con la costa occidental de Baja California.

Clave para las especies de Spirorbinae

Bushiella (*Jugaria*) Knight-Jones, 1978

- 1 Tubo con una costilla longitudinal o ninguna; sección distal de la cámara de incubación y la placa distal planos, ligeramente cóncavos o convexos; con un espacio entre la placa terminal y la parte distal de la cámara de incubación; el talón no alcanza la mitad de la pared lateral de la cámara de incubación *B. (J.) granulata* (Linnaeus, 1767)¹ (P, Q)
- Tubo con 1–3 costillas longitudinales; sección distal de la cámara de incubación y la placa distal fuertemente abovedados (forman un domo); sin espacio entre la placa terminal y la parte distal de la cámara de incubación; el talón alcanza cuando menos la mitad de la pared lateral de la cámara de incubación *B. (J.) quadrangularis* (Stimpson, 1854)² (P, Q)

Comentarios

- 1) *Bushiella (J.) granulata* fue descrita de Groenlandia y registrada en el océano Ártico (Rzhavsky *et al.* 2018); sin embargo, en el Pacífico Rioja (1942b) la registró en el Pacífico mexicano, pero es improbable que esta especie se encuentre en el Pacífico oriental tropical.
- 2) *Bushiella (J.) quadrangularis* fue descrita del Atlántico canadiense y registrada en diversos sitios del océano Ártico (Rzhavsky *et al.* 2018); en el Pacífico se registró desde Alaska hasta Centroamérica (Knight-Jones *et al.* 1979), pero es poco probable que la especie habite en el Pacífico oriental tropical.

Circeis Saint-Joseph, 1894

- 1 Tubo ligeramente porcelánico y opaco; planoespiral sobre sustratos planos, en sustratos filamentosos o irregulares el tubo forma espirales superpuestas o con el extremo anterior erecto; talón opercular cónico; setas del collar fuertemente geniculadas (la lámina casi perpendicular al eje setal); se incrusta sobre algas laminariales (kelp) y sustratos duros ..
..... *C. armoricana* Saint-Joseph, 1894¹ (P, Q)
- Tubo claramente porcelánico y semitransparente; espirales iniciales son planoespirales, otras se superponen o ascienden sobre el sustrato; talón opercular espatulado; setas del collar geniculadas en un ángulo aproximado de 45 grados; se incrusta sobre hidrozooos y briozooos erectos *C. spirillum* (Linnaeus, 1758)² (C, Q)

Comentarios

- 1) *Circeis arnoricana* fue descrita de la Bretaña francesa y registrada en el Pacífico norte y el océano Ártico (Knight-Jones *et al.* 1991, Rzhavsky *et al.* 2018); también ha sido registrada en el golfo de California y Guerrero por Rioja (1942b, 1963), pero es poco probable que esta especie, principalmente ártica, se encuentre en el Pacífico oriental tropical.
- 2) *Circeis spirillum* fue descrita del Atlántico europeo y registrada en el Pacífico norte y el océano Ártico (Knight-Jones *et al.* 1991, Rzhavsky *et al.* 2018); también ha sido registrada en los arrecifes de Veracruz por Rioja (1958), no obstante, es improbable que esta especie ártica se encuentre en el golfo de México.

Janua Saint-Joseph, 1894

- 1 Talón juvenil desconocido; placa opercular plana o ligeramente convexa, con una espina distal desviada hacia un extremo (Fig. 9K) *J. unicornis* (Bailey & Harris, 1968)¹ (P)
– Talón juvenil pequeño, como un pasador delgado (Fig. 6I), a veces sin talón (Fig. 9G–H) ..
..... 2
- 2(1) Placa opercular plana y completamente lisa, sin cresta distal (Fig. 9H–I)
..... *J. heterostropha* (Montagu, 1803)² (P, Q; C, Q)
– Placa opercular con una cresta distal que remata en una proyección parecida al pico de una jarra (Fig. 9G) *J. epichysis* Bailey, 1970³ (C)

Comentarios

- 1) *Janua unicornis* fue descrita para las islas Galápagos y, aunque la descripción es breve, Bailey & Harris (1968: 180) indican que esta especie incuba 6–8 huevos en una cámara opercular.
- 2) *Janua pagenstecheri* (Quatrefages, 1866), descrita de Francia, y *Spirorbis pusilloides* Bush, 1905, descrita de Arcachon, Francia, fueron sinonimizadas (Rzhavsky *et al.* 2014: 92–96) con *Janua heterostropha*, descrita del Reino Unido, con registros en todo el mundo (Rzhavsky *et al.* 2014); no obstante, consideramos que, cuando menos, los registros para América tropical (Rioja 1941b, 1942b, Bailey & Harris 1968, Knight-Jones *et al.* 1979) son cuestionables.
- 3) *Janua epichysis* fue descrita para las Antillas y su descripción indica que esta especie incuba sus embriones en una cámara opercular (Bailey 1970: 73–75).

Neodexiospira Pillai, 1979

- 1 Placa opercular cóncava y talón bastante grande, con dos procesos laterales (= "alas"), opaco, que puede ser visto a través de la pared de la cámara incubadora (Fig. 9J)
..... *N. steueri* (Sterzinger, 1909)¹ (C, Q)
– Placa opercular con talón sin procesos laterales, puede estar bilobulado o con procesos basales (Fig. 9M–N) 2
- 2(1) Talón largo, con cuatro procesos basales ensanchados *N. formosa* (Bush, 1905)¹ (C)
– Talón corto, bilobulado (Fig. 9M–N) 3
- 3(2) Cámara de incubación translúcida y frágil (Fig. 9M, O); talón con forma de espátula asimétrica (Fig. 9M–N); láminas de las setas del collar con estriación cruzada (Fig. 7V) ...
..... *N. pseudocorrugata* (Bush, 1904)² (P, Q; G, Q; C, Q)
– Cámara de incubación opaca (Fig. 9L); talón con forma de espátula simétrica; láminas de las setas del collar sin estriación cruzada (Fig. 7U) *N. brasiliensis* (Grube, 1871)³ (C, B)

Comentarios

- 1) Bailey (1970: 75) consideró que *N. formosa*, descrita de Bermudas, podría ser *N. steueri*, descrita para el golfo de Suez, pero que ella registra para las Antillas Menores y Puerto Rico. La descripción de Bush (1905: 251–252) es breve; sin embargo, los dibujos de los opérculos son diferentes (Lám. 43, Figs. 1, 23,

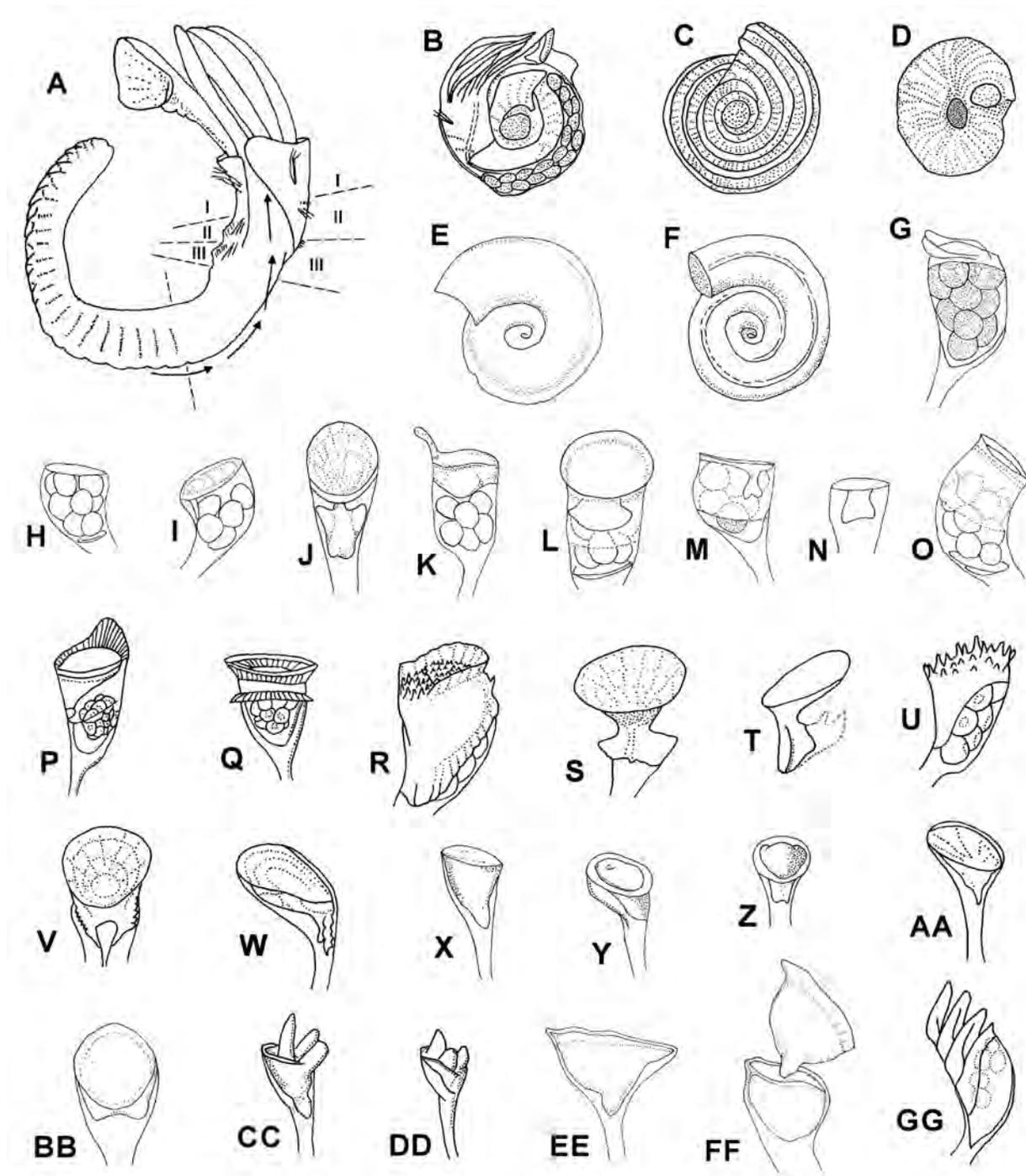


Figura 9. Serpúlidos, subfamilia Spirorbinae: A) Esquema del cuerpo completo, VL, B) cuerpo enrollado con cápsula embrionaria dentro del tubo, C, E–F) tubos dextrógiros, D) tubo levógiro, G–GG) opérculos en diversas vistas. C) *Janua unicornis*, D) *Protolaeospira (P.) translucens*, E) *Spirorbis rothlisbergi*, F) *S. spatulatus*, G) *Janua epichysis*, H–I) *J. heterostropha*, J) *Neodexiospira steueri*, K) *Janua unicornis*, L) *Neodexiospira brasiliensis*, M–O) *N. pseudocorrugata*, P) *Pileolaria berkeleyana*, Q) *P. helenpaxelli*, R–T) *P. militaris*, opérculo adulto y juveniles, respectivamente, U) *P. spinifer*, V) *Protolaeospira (P.) eximia*, W) *P. (P.) translucens*, X–Z) *Spirorbis bushi*, AA) *S. claparedei*, BB) *S. placophora*, CC–DD) *S. tricornerus*, EE–FF) *S. tuberculatus*, GG) *Vinaria koehleri*. Modificadas de A: Knight-Jones & Fordy (1979); B: Bailey (1969); C–D, I, K, W, AA, EE–FF: Bailey & Harris (1968); E–F, U: Knight-Jones (1978); G, J, M: Bailey (1970); H, L, N–O, V, GG: Knight-Jones *et al.* (1979); P–Q, CC–DD: Rioja (1942b).

25 y 30), especialmente su Fig. 30 que muestra la cámara de incubación desde abajo, observándose un talón con cuatro procesos basales.

- 2) *Neodexiospira pseudocorrugata* fue establecido por Bush (1905: 250) como el nombre nuevo para *Spirorbis corrugatus* (no Montagu 1803) *sensu* Caullery & Mesnil (1897), una especie con tubo dextrógiro registrada en Europa, mientras que en *S. corrugatus* (Montagu, 1803), descrito de Inglaterra, el tubo es levógiro (Bush 1905: 248). Bailey (1970) registró erróneamente la autoría de *S. (Janua) corrugatus*, muy posiblemente para referirse al mismo taxón con tubos dextrógiros de Caullery & Mesnil (1897). En cualquier caso, los registros de *N. pseudocorrugata* son cuestionables en América tropical.
- 3) *Neodexiospira brasiliensis* fue descrita para Desterro (ahora Florianópolis), Brasil, en aguas templadas sobre algas, por Grube (1872: 52–53), aunque su descripción fue muy breve y sin ilustraciones. Un siglo después, Knight-Jones *et al.* (1975a) revisaron los ejemplares tipo de Grube, además de sinonimizar a *Spirorbis bellulus* Bush *In: Moore & Bush, 1904*, descrita para el fondo sublitoral (115–136 m) de la bahía Suruga, Japón; sin embargo, la redescrición que hicieron Knight-Jones *et al.* (1975a: 94–96) de *Janua (Dexiospira) brasiliensis*, se basó principalmente en el holotipo y paratipos de *S. bellulus* (!). Por fortuna, ilustró el opérculo del tipo de *J. (D.) brasiliensis* (Knight-Jones *et al.* 1975a, Fig. 4B01), el cual se observa diferente a *S. bellulus*. Posteriormente, Knight-Jones *et al.* (1979: 433) registraron esta especie sobre el mejillón *Mytilus* y el alga *Ulva*, ambos recolectados en los muelles flotantes para yates de la marina de Long Beach y cerca de varios puertos del sur de California. De comprobarse que es la misma especie de Brasil debería considerarse como una especie exótica para el sur de California.

Nidificaria Knight-Jones, 1984

- 1 La cámara de incubación tiene forma de nido; especie sublitoral *N. nidica* (Knight-Jones, 1978) (C)
- La cámara de incubación tiene forma de copa abierta; especie abisal *N. levensteinae* (Bailey-Brock & Knight-Jones, 1977)¹ (P)

Comentarios

- 1) *Nidificaria levensteinae* fue descrita de varias estaciones del R/V “Vitjas”, en fondos abisales (4,370–6,096 m) del océano Pacífico (Bailey-Brock & Knight-Jones 1977); una de las estaciones, la 4281, se ubicó a unos 1,000 km al oeste del Pacífico mexicano.

Pileolaria Claparède, 1868

- 1 Con tres o más costillas longitudinales 2
- Con menos de tres costillas longitudinales 3
- 2(1) Talón juvenil excéntrico, corto y delgado, con forma de diente; cámara de incubación con dos hileras curvadas de espinas distales, nunca forman una cresta *P. quasimilitaris* (Bailey, 1970) (C)
- Talón juvenil excéntrico, corto y obtuso; cámara de incubación con algunas espinas distales arregladas en una hilera transversa o están fusionadas para formar una cresta ... *P. tiarata* Knight-Jones, 1978¹ (B)
- 3(1) Con una costilla longitudinal *P. morchi* (Levinsen, 1883)^{2, 3} (P, Q)
- Sin costillas longitudinales 4
- 4(3) Cámara de incubación simétrica, con una lámina transparente media y una cresta distal (Fig. 9Q) *P. helenpaxelli* (Rioja, 1942)⁴ (P)
- Cámara de incubación asimétrica (Fig. 9P, R, U) 5
- 5(4) Talón juvenil excéntrico y aplanado, o como un cono o tubérculo, con proyecciones que a veces forman un espolón (Fig. 9S–T); calcificación de la cámara de incubación más larga que su ancho (Fig. 9P, R, U) 6

- Talón juvenil ausente; calcificación de la cámara de incubación formando un tope somero al menos tan largo como ancho 9
- 6(5)** Superficie de la placa distal lisa, sin espinas, aunque puede llevar una pequeña cresta asimétrica (Fig. 9P) *P. berkeleyana* (Rioja, 1942)³ (P)
- Superficie de la placa distal con espinas, cortas o largas (Fig. 9R, U) 7
- 7(6)** Talón juvenil pequeño, simple y casi céntrico; cámara de incubación del adulto sin cresta distal (Fig. 9U) *P. spinifer* Knight-Jones, 1978 (P)
- Talón juvenil robusto, con 1–2 alas; cámara de incubación del adulto con cresta distal (Fig. 9R) 8
- 8(7)** Talón juvenil con dos alas laterales y espolón medio (Fig. 9S–T); cámara de incubación del adulto rodeado tres cuartas partes por una cresta distal y su base puede ser espinulosa (Fig. 9R) *P. militaris* Claparède, 1868⁴ (P, Q)
- Talón juvenil con una sola ala y sin espolón; cámara de incubación del adulto con forma de sombrero con una hilera doble de espinas distales muy largas, a veces fusionadas para formar alas periféricas *P. alata* Knight-Jones, 1978 (C)
- 9(5)** Borde distal de la cámara de incubación muy simétrico, superficie de la placa distal lisa y sin espinas *P. marginata* Knight-Jones, 1978 (B)
- Borde distal asimétrico, con o sin espinas *P. lateralis* Knight-Jones, 1978 (P)

Comentarios

- 1) *Pileolaria tiarata* fue registrada para la isla San Clemente, sur de California, sobre el alga coralina *Lithothrix aspergillum*, en el intermareal (Knight-Jones 1978: 217–218); por ello es posible que su distribución se extienda también a la costa occidental de Baja California.
- 2) *Pileolaria moerchi* fue descrita del Atlántico norte (Groenlandia e Islandia), originalmente ubicado en *Spirorbis* (Levensen 1884: 208); sin embargo, de acuerdo a Bush (1905: 240) el opérculo es una cámara de incubación, además de que no encontró diferencias entre los ejemplares de Atlántico norte con los del Pacífico norte. En cualquier caso, los registros en el Pacífico oriental tropical (Rioja 1942b, 1963) son cuestionables.
- 3) Rzhavsky *et al.* (2018: 150) sinonimizaron a *P. rosepigmentata* (Uchida, 1971), *P. moerchi* y *Spirorbis tuberculatus* con *P. berkeleyana*, aunque matizaron que podría tratarse de una especie sumamente variable o bien un complejo de especies; sin embargo, la sinonimización no incluyó la comparación con los ejemplares tipo o topotípicos, por lo que deben mantenerse válidos los nombres locales en tanto no haya una revisión profunda. De este modo, *S. tuberculatus* se mantiene en el género *Spirorbis*; por su parte, *P. rosepigmentata*, especie descrita de Japón y registrada en Florida por Perkins (1998), es poco probable que se encuentre en América tropical (ver Tabla 1).
- 4) Knight-Jones *et al.* (1979: 437) sinonimizaron a *Spirorbis (Pileolaria) helenpixelli* con *P. militaris*, una especie descrita del golfo de Nápoles, Italia (Claparède 1870); sin embargo, cuando menos la ornamentación de la placa opercular, en especial la lámina transparente media, justifica que sean consideradas especies diferentes (Rioja 1942b: 143–145).

Protolaeospira Pixell, 1922

- 1** Talón con un espolón medio, en vista lateral (Fig. 9V); habita en sustratos duros y madera *P. eximia* Bush, 1905 (P)
- Talón sin espolón, en vista lateral (Fig. 9W); habita sobre rocas y caparazones de langostas *P. translucens* (Bailey & Harris, 1968)¹ (P)

Comentarios

- 1) Knight-Jones *et al.* (1979) sinonimizaron a *P. translucens*, descrita de las islas Galápagos, con *P. capensis* Day, 1961, una especie del sur de África; sin embargo, son diferentes, ya que la placa

opercular de *P. translucens* es cóncava (Bailey & Harris 1968: 165, Figs. 3a, 6j), mientras que la de *P. capensis* es convexa (Knight-Jones *et al.* 1979: 450, Fig. 7Bc-d).

Simplaria Knight-Jones, 1984

- 1 Placa opercular delgada, con cresta distal, festoneada irregularmente, que rodea menos de la mitad de la placa; en ocasiones con pequeños tubérculos o espinas sin orden aparente *S. pseudomilitaris* (Thiriot-Quévieux, 1965)¹ (P, Q)
- Placa opercular ancha, con cresta distal, que rodea más de la mitad de la placa, es asimétrica pues la altura de la misma va reduciéndose; con espinas que continúan por el margen posterior y sobre la placa *S. regalis* (Bailey & Harris, 1968)¹ (P)

Comentarios

1) Knight-Jones *et al.* (1979: 441) sinonimizó a *S. regalis* con *S. pseudomilitaris*; sin embargo, la primera tiene una cámara de incubación y placa opercular con diferente forma y ornamentación (Bailey & Harris 1968: 172-173, Figs. 3f, 11h), al de los ejemplares revisados por Knight-Jones *et al.* (1979: Fig. 5H) para el Pacífico oriental (Panamá, Costa Rica y el sur de California); incluso ambos taxones son diferentes a *S. pseudomilitaris sensu stricto*, descrita de Tolón, Francia, que además ha sido registrada por todo el mundo en aguas tropicales y templadas; no obstante, los registros para el Pacífico oriental tropical son cuestionables.

Spirorbis Daudin, 1800¹

- 1 Tubos con alveolos, con una costilla longitudinal que termina en punta sobre la boca del tubo y dos costillas laterales muy someras *S. antillarum* Augener, 1922² (C)
- Tubos sin alveolos y 1-3 costillas longitudinales 2
- 2(1) Tubos con 2-3 costillas longitudinales (Fig. 9C) 3
- Tubos lisos (Fig. 9D-E) o con una costilla longitudinal (Fig. 9F) 5
- 3(2) Setas del collar sin estrías cruzadas (Fig. 7U)
..... *S. bidentatus* Bailey & Harris, 1968 (P; C, Q)
- Setas del collar con estrías cruzadas (Fig. 7V) 4
- 4(3) Tubo siempre dextrógiro (Fig. 9C, E-F); opérculo cóncavo, en ocasiones con protuberancias distales, con un talón entero terminal
..... *S. marioni* (Caullery & Mesnil, 1897)³ (P)
- Tubo enroscado en ambos sentidos, aunque generalmente es levógiro (Fig. 9D); opérculo siempre plano y liso distalmente, con un talón con una bifurcación subterminal
..... *S. bifurcatus* Knight-Jones, 1978⁴ (B)
- 5(2) Tubo dextrógiro 6
- Tubo levógiro 9
- 6(5) Setas del collar con estrías cruzadas (Fig. 7V) 7
- Setas del collar sin estrías cruzadas (Fig. 7U) 8
- 7(6) Tubo sin costillas longitudinales; opérculo liso, ligeramente convexo, con un talón masivo con un ligero estrechamiento (Fig. 9X-Z) *S. bushi* Rioja, 1942³ (P)
- Tubo con una costilla longitudinal; opérculo con tres protuberancias como tubérculos o cuernos, con un talón masivo con forma de diamante (Fig. 9CC-DD)
..... *S. tricornigerus* Rioja, 1942³ (P)

- 8(6)** Talón opercular masivo, más largo que el diámetro de la placa; tubo con un reborde periférico (Fig. 9E) *S. rothlisbergi* Knight-Jones, 1978⁴ (B)
 – Talón opercular pequeño, aplanado; tubo con una costilla longitudinal media (Fig. 9F)
 *S. spatulatus* Knight-Jones, 1978⁵ (B)
- 9(5)** Tubo con costillas transversales; opérculo cóncavo, con forma de taza, con una delgada cresta distal que lo rodea casi en su totalidad (Fig. 9EE); talón grueso (Fig. 9EE–FF)
 *S. tuberculatus* Bailey & Harris, 1968 (P)
 – Tubo liso, sin costillas transversales **10**
- 10(9)** Opérculo cóncavo y simétrico o ligeramente asimétrico
 *S. variabilis* Bush, 1905⁴ (B; P, Q)
 – Opérculo cóncavo y muy asimétrico **11**
- 11(10)** Talón opercular corto y delgado (Fig. 9AA)
 *S. claparedei* (Caullery & Mesnil, 1897)⁶ (P, Q)
 – Talón opercular ancho y bilobulado en vista frontal (Fig. 9BB)
 *S. placophora* Bailey & Harris, 1968 (P)

Comentarios

- 1) En el género *Spirorbis* se han establecido algunos subgéneros, como *S. (Spirorbis)* Daudin, 1800, *S. (Spirillum)*, *S. (Spirorbella)* Chamberlin, 1919 y *S. (Velorbis)* Knight-Jones & Knight-Jones, 1995; sin embargo, *S. (Spirorbella)* sólo agrupa a los *Spirorbis* que tienen tubos dextrógiros, un carácter que tiene poca utilidad para agrupar especies (Knight-Jones 1978: 202); asimismo, hay otras especies de *Spirorbis* que no han sido agrupadas en algún subgénero (WoRMS 2021). Por lo anterior, en esta clave se obviaron todos los subgéneros de *Spirorbis*.
- 2) *Spirorbis antillarum* fue descrito de la isla Santo Tomás, en las Antillas Menores (Augener 1922: 51). Knight-Jones *et al.* (1975a) consideraron que la falta de figuras y la descripción tan breve hacían que esta especie pudiera caer en la descripción de otras especies. Si bien es cierto que la descripción de *S. antillarum* es breve y que Augener indicó que tiene un opérculo similar a *S. corrugatus* "Deckel-form ähnlich *corrugatus*", por las características del tubo (con alveolos y tres costillas longitudinales) es diferente a cualquier otro *Spirorbis* del mar Caribe.
- 3) De acuerdo con Knight-Jones *et al.* (1979), *S. marioni*, descrita del Pacífico de Panamá, incluiría a *S. tricornigerus* y, tal vez, *S. bushi*, no obstante, hay características en el tubo y opérculo que separan a las tres especies (Rioja 1963), por lo que una revisión cuidadosa de estas especies es necesaria.
- 4) En esta clave se incluyen tres especies, *S. bifurcatus*, *S. rothlisbergi* y *S. variabilis*, las primeras dos descritas para California (Knight-Jones 1978), y la última de Alaska (Bush 1905), porque es posible que su distribución se extienda también a la costa occidental de Baja California. Sin embargo, los registros de *S. variabilis* en el Pacífico oriental tropical (Rioja 1942b, 1960) son cuestionables.
- 5) *Spirorbis spatulatus* fue descrita de Punta Banda, Baja California, sobre el alga parda *Macrocystis pyrifera*, además de encontrarla en otros sitios del sur de California, incluyendo algunos tubos levógiros en la isla Santa Cruz, California (Knight-Jones 1978).
- 6) *Spirorbis claparedei* fue descrita de la Patagonia (Hartman 1959), por lo que se considera dudoso su registro en el Pacífico oriental tropical (Bailey & Harris 1968).

Agradecimientos

Agradecemos a María Ana Tovar-Hernández (UANL), Erica Keppel (Smithsonian Institution), Nancy Prentiss (University of Maine), Catalina Arteaga-Flórez (INVEMAR), Elena Kupriyanova (Australian Museum), Eihiro Nishi (Yokohama National University), Ivíson Cordeiro Brandão y Ana Claudia dos Santos Brasil (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro) y a Betsabé Pérez-

Hernández (UMAR), por autorizarnos a reproducir algunas de sus imágenes. Asimismo, 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. La cuidadosa y crítica revisión de María Ana Tovar-Hernández y Catalina Arteaga-Flórez permitió mejorar la calidad y presentación 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

- Arteaga-Flórez C, Fernández-Rodríguez V & Londoño-Mesa MH 2014 First record of the polychaete *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960) (Annelida, Serpulidae) in the Colombian Caribbean, South America. *ZooKeys* 371: 1–11.
- Augener H 1906 Westindische Polychaeten. In: Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea, and on the coast of the United States, 1877–1880, by the U.S.S. Coast Survey Steamer Blake. *Bull Mus Comp Zool, Harvard Univ* 43(4): 91–197.
- Augener H 1914 Polychaeta. II. Sedentaria. Michaelsen, W. & Hartmeyer, R. *Die fauna Südwest-Australiens* 5(1): 1–170.
- Augener H 1922 Ueber litorale polychaeten von Westindien. *Ges Natur Freunde Berlin, Spitzber*, pp: 38–53.
- Augener H 1925 Ueber Westindische und einige andere Polychaeten-Typen von Grube (Oersted), Krøyer, Mörch und Schmarda. *Publ Univ Zool Mus København* (39): 1–47.
- Bailey JH 1969 Methods of brood protection as a basis for reclassification of the Spirorbinae (Serpulidae). *Zool J Linn Soc* 48: 387–407.
- Bailey JH 1970 Spirorbinae (Polychaeta) from the West Indies. *Stud Fauna Stud Fauna Curaçao other Caribb Isl* 32: 58–81.
- Bailey JH & Harris MP 1968 Spirorbinae (Polychaeta: Serpulidae) of the Galapagos Islands. *J Zool, London* 155: 161–184.
- Bailey JH & Knight-Jones P 1977 Spirorbidae (Polychaeta) collected by R. V. “Vitjas” from abyssal depths of the Pacific Ocean. *J Zool, London* 181: 315–321.
- 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.
- Bastida-Zavala JR 1995 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, B.C.S., México. *Rev Zool ENEPI, UNAM* (6): 9–29.
- Bastida-Zavala JR 2008 Serpulids (Annelida: Polychaeta) from the Eastern Pacific, including a brief mention of Hawaiian serpulids. *Zootaxa* 1722: 1–61.
- Bastida-Zavala JR 2009 Serpulidae Rafinesque, 1815. In: de León-González, J.A., J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & V-Solis-Weiss (eds.) *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp: 521–554.
- Bastida-Zavala JR 2012 *Serpula* and *Spiraserpula* (Polychaeta: Serpulidae) from the Tropical Western Atlantic and Gulf of Guinea. *ZooKeys* 198: 1–23.
- Bastida-Zavala JR & de León-González JA 2002 A new species of *Hydroides* (Polychaeta: Serpulidae) from western Mexico. *J Mar Biol Ass UK* 82: 389–394.
- Bastida-Zavala JR. & García-Madrugal S 2012 First record in the Tropical Eastern Pacific of the exotic species *Ficopomatus uschakovi* (Polychaeta, Serpulidae). *ZooKeys* 238: 45–55.
- Bastida-Zavala JR & Salazar-Vallejo SI 2000a. Serpúlidos (Polychaeta: Serpulidae) del Caribe noroccidental con claves para la región del Gran Caribe: *Salmacina, Ficopomatus, Pomatoceros, Pomatostegus, Protula, Pseudovermilia, Spirobranchus* y *Vermiliopsis*. *Rev Biol Trop* 48(4): 807–840.
- Bastida-Zavala JR & Salazar-Vallejo SI 2000b. Serpúlidos (Polychaeta: Serpulidae) del Caribe noroccidental: *Hydroides* y *Serpula*. *Rev Biol Trop* 48(4): 841–858.
- Bastida-Zavala JR & ten Hove HA 2002 Revision of *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Western Atlantic Region. *Beaufortia* 52(9): 103–178.
- Bastida-Zavala JR & ten Hove HA 2003 Revision of *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Eastern Pacific Region and Hawaii. *Beaufortia* 53(4): 67–110.
- Bastida-Zavala JR, McCann LD, Keppel E & Ruiz GM 2017 The fouling serpulids (Polychaeta: Serpulidae) from United States coastal waters: an overview. *Europ J Taxon* 344: 1–76.
- Bastida-Zavala JR, Rodríguez Buelna A, de León-González JA, Camacho-Cruz KA & Carmona I 2016 New records of sabellids and serpulids (Polychaeta: Sabellidae, Serpulidae) from the Tropical Eastern Pacific. *Zootaxa* 4184(3): 401–457.
- Benedict JE 1887 Descriptions of ten species and one new genus of the Annelids from the dredgings of the U.S. Fish Commission Steamer Albatross. *Proc US Nat Mus* 9: 547–553.
- Ben-Eliahu MN & D Fiege 1996 Serpulid tube-worms (Annelida: Polychaeta) of the Central and Eastern Mediterranean with particular attention to the Levant Basin. *Senckenberg Mar* 28(1–3): 1–51.
- Ben-Eliahu MN & HA ten Hove 1989 Redescription of *Rhodopsis pusilla* Bush, a little known but widely distributed species of Serpulidae (Polychaeta). *Zool Scr* 18(3): 381–395.
- Bianchi CN 1981 Policheti Serpuloidei. Guideper il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane. *AQ/1/96, Consiglio Nazionale delle Ricerche, Genova* 5: 1–187.
- Bianchi CN & Morri C 2001 The battle is not to the strong: serpulid reefs in the lagoon of Orbetello (Tuscany, Italy). *Estuar Coast Shelf Sci* 53: 215–220.

- Bok MJ, Porter ML, ten Hove HA, Smith R & Nilsson DE 2017 Radiolar eyes of serpulid worms (Annelida, Serpulidae): Structures, function, and phototransduction. *Biol Bull* 233(1): 39–57.
- Brandão IC & ACS Brasil 202 On a new species of *Spirobranchus* Blainville, 1818 (Annelida: Serpulidae) and considerations on the genus along the Brazilian coast. *Pap Avulsos Zool* 60: 1–17.
- Bruschetti M 2019 Role of reef-building, ecosystem engineering polychaetes in shallow water ecosystems. *Diversity* 11(168): 1–19.
- Bush KJ 1905 Tubicolous annelids of the tribes Sabellides and Serpulides from the Pacific Ocean. *In*: Harriman Alaska Expedition 12. With cooperation of Washington Academy of Sciences, Doubleday, Page & Co, New York, pp: 169–346.
- Bush KJ 1907 Descriptions of the two genera of tubicolous annelids, *Paravermilia* and *Pseudovermilia*, with species from Bermuda referable to them. *Amer J Sci* 28(134): 131–136.
- Bush KJ 1910 Description of new serpulids from Bermuda with notes on known forms from adjacent regions. *Proc Acad Nat Sci Phil* 62: 490–501.
- Capa M, Bybee D & Bybee S 2010 Integrative taxonomy reveals cryptic species within *Sabellastarte* Krøyer, 1856 (Sabellidae: Annelida) and establishes the systematics of the genus. *Org Divers Evol*, 10: 351–371.
- Caullery M & Mesnil F 1896 Note sur deux serpuliers nouveaux (*Oriopsis metchnikowi* n.g., n.sp. et *Josephella marenzelleria* n.g., n. sp.). *Zool Anz*, 10: 482–486.
- Caullery M & Mesnil F 1897 Études sur la morphologie comparée et la phylogénie des espèces chez les Spirorbés. *Bull Sci France Belgique* 30: 185–233.
- CINZ (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica) 1999 Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. 4a ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Claparède E 1870 Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Supplément. *Mém Soc Phys Hist Nat Genève* 20(2): 365–542.
- Day JH 1973 New Polychaeta from Beaufort with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA Tech Rep, Seattle, 140 pp.
- Dean HK 2004 Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). *Rev Biol Trop* 52(2): 131–181.
- Dean HK 2012 A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3596: 1–86.
- de Assis JE, Alonso C & Christoffersen ML 2008 First record of *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960) Serpulidae (Polychaeta: Annelida) for the Western Atlantic. *Rev Nord Biol* 19(1): 51–58.
- de León-González JA 1990 Dos serpúlidos nuevos para el Pacífico mexicano y duplicidad opercular en *Hydroides crucigerus* (Polychaeta: Serpulidae). *Rev Biol Trop* 38: 335–338.
- de León-González JA, Leija Tristán A & Salazar-Vallejo SI 1993 Epifauna del ostión espinoso *Spondylus princeps unicolor* (Mollusca: Bivalvia), de Puerto Escondido, golfo de California. *Rev Biol Trop* 41(3): 877–881.
- De Silva PHDH 1965 New species and records of Polychaeta from Ceylon. *Proc Zool Soc London*, 144(4): 537–563.
- Devantier LM, Reichelt RE & Bradbury RH 1986 Does *Spirobranchus giganteus* protect host *Porites* from predation by *Acanthaster planci*: predator pressure as a mechanism of coevolution? *Mar Ecol Prog Ser* 32: 307–310.
- Díaz Díaz O & Liñero-Arana I 2001 Poliquetos asociados a substratos artificiales sumergidos en la costa nororiental de Venezuela. II: Serpulidae y Spirorbidae. *Bol Inst Oceanogr Venezuela, Univ Oriente* 40(1-2): 9–20.
- Ehlers E 1887 Report on the Annelids. Reports on the results of dredging, under the direction of L.F. Pourtalès, during the years 1868–1870, and of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean Sea, in the U.S. Coast Survey Steamer "Blake". *Mem Mus Comp Zool, Harvard* 15: 1–335.
- Ehrenberg CG 1858 Fortschreitende Erkenntniss massenhafter mikroskopischer Lebensformen in den untersten silurischen Thonschichten bei Petersburg: Weitere Mittheilungen über andere massenhafte mikroskopische Lebensformen der ältesten silurischen Grauwachen-Thone bei Petersburg. Monatsbericht der Königlichen Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1858: 295–311, 324–337.
- Fauvel P 1933 Histoire de la *Mercierella enigmatica* Fauvel, Serpulien d'eau saumâtre. *Arch Zool exp gén* 75: 185–193.
- Fauvel P 1943 Annélides polychètes de Californie recueillies par L. Diguët. *Mém Mus Natl Hist Nat Paris, Nouv Ser* 18(1): 1–32.
- Fauvel P 1953 Annélides polychètes de la Croisière du "Président Théodore Tissier" aux Antilles (1951). *Bull Inst Océanogr Monaco* (1033): 1–23.
- Fiege D & ten Hove HA 1999 Redescription of *Spirobranchus gaymardi* (Quatrefages, 1866) (Polychaeta: Serpulidae) from the Indo-Pacific with remarks on the *Spirobranchus giganteus* complex. *Zool J Linn Soc* 126: 355–364.
- Fitzhugh K 1989 A systematic revision of the Sabellidae – Caobangiidae - Sabellongidae complex (Annelida: Polychaeta). *Bull Amer Mus Nat Hist* (192): 1–104.
- Fossá SA & Nilsen AJ 1996 Einzellige Organismen, Schwämme, marine Würmer und Weichtiere im Korallenriff und für das Korallenriff-Aquarium. *Korallenriff-Aquarium* 5. Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim, 352 pp.
- García-Hernández JE & Hoeksema BW 2017 Sponges as secondary hosts for Christmas tree worms at Curaçao. *Coral Reefs* 36: 1243.
- Gee JM 1963 On the taxonomy and distribution in South Wales of *Filograna*, *Hydroides* and *Mercierella* (Polychaeta: Serpulidae). *Ann Mag Nat Hist Ser* 13, 6(72): 705–715.
- Gómez P, Mercado JA, Mitchell LM & Salazar-Vallejo SI

- 1997 Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Rev Biol Trop* 45(3): 1067–1074.
- Grube AE 1872 Kritischen Uebersicht der bisher beschriebenen Terebelliden mit und sprach über Terebelliden anguicomus und einige Serpulaceen. *Jber Schles Ges Vaterl Kult, Breslau* 49: 48–53.
- Grube AE 1878 Annulata Semperiana. Beiträge zur Kenntniss der Annelidenfauna der Philippinen, nach den von Herrn Prof. Semper Mitgebrachten Sammlungen. *Mém Acad Imp Sci St Petersburg, 7a ser, 25(8)*: 1–300.
- Hartman O 1942 A review of the types of polychaetous annelids at the Peabody Museum of Natural History, Yale University. *Bull Bingham Oceanogr Coll* 8: 1–98.
- Hartman O 1952 Fouling serpulid worms, new to the Gulf of Mexico. *Texas J Sci* 1: 63–64.
- Hartman O 1954 Marine annelids from the Northern Marshall Islands. *Geol Survey Profes Paper* 260: 619–643.
- 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 off southern California. *Allan Hancock Pac Exp* 22(2): 69–216.
- Hartman O 1969 Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.
- Hartmann-Schröder G 1971 Zur Unterscheidung von *Neopomatus* Pillai und *Mercierella* Fauvel (Serpulidae, Polychaeta). (Mit neuen Beiträgen zur Kenntnis der Ökologie und der Rohrenform von *Mercierella enigmatica* Fauvel). *Mitt Hamb Zool Mus Inst* 67: 7–27.
- Hedley RH 1956a. Studies of serpulid tube formation. I. The secretion of the calcareous and organic components of the tube by *Pomatoceros triquetus*. *Quart J Micr Sci* 97: 411–419.
- Hedley RH 1956b. Studies of serpulid tube formation. II. The calcium-secreting glands in the peristomium of *Spirorbis*, *Hydroides* and *Serpula*. *Quart J Micr Sci* 97: 421–427.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1999 Systematics and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. *Océánides* 13(2): 25–38.
- Hernández-Alcántara P, Frontana-Urbe 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. *Bull So Calif Acad Sci* 102(1): 1–16.
- Hoeksema BW, Lau YW & ten Hove HA 2015 Octocorals as secondary hosts for Christmas tree worms off Curaçao. *Bull Mar Sci* 91(4): 489–490.
- Holguín-Quinones OE 1994 Comunidades bentónicas marinas. In: Ortega-Rubio A & Castellanos-Vera A (eds) *La isla Socorro, reserva de la biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México, Publ, 8, pp: 225–245.
- Humann P 1992 Reef creature identification. Florida, Caribbean, Bahamas. New World Publications, Inc., Jacksonville, Florida, 320 pp.
- Ibarzábal DR 1986 Lista de especies de poliquetos bentónicos cubanos. *Rep Invest Inst Oceanol Cuba* (45): 1–17.
- Imajima M 1976 Serpulid polychaetes from Tanegashima, Southwest Japan. *Mem Natl Sci Mus, Tokyo* (9): 123–143.
- Imajima M & ten Hove HA 1984 Serpulinae (Annelida, Polychaeta) from the Truk Islands, Ponape and Majuro Atoll, with some other new Indo-Pacific records. *Proc Jap Soc Syst Zool* (27): 35–66.
- Ippolito AP, Vinn O & Kupriyanova EK 2014 Written in stone: history of serpulid polychaetes through time. *Mem Mus Victoria* 71: 123–159.
- Jäger M 1993 Danian Serpulidae and Spirorbidae from NE Belgium and the SE Netherlands: K/T boundary extinction, survival, and origination patterns. *Contr Tert Quatern Geol* 29(3–4): 73–137.
- Jäger M 2004 Serpulidae und Spirorbidae (Polychaeta sedentaria) aus Campan und Maastricht von Norddeutschland, den Niederlanden, Belgien und angrenzenden Gebieten. *Geol. Jahrbuch A157*: 121–249.
- Jäger M & Breton G 2002 Un tube géant de serpulide, *Pyrgopolon (Septenaria) marechali* n. sp. (Polychaeta) du Cénomanien inférieur (Crétacé supérieur) du Cap de la Hève (Normandie, France). *Bull trimestral Soc Géol Normandie Amis Mus Havre* 87: 39–45.
- Jones ML 1962 On some Polychaetous Annelids from Jamaica, the West Indies. *Bull Amer Mus Nat Hist* 124(5): 169–212.
- Jones ML, Petersen ME & Sterrer W 1986 Phylum Annelida. In: Sterrer W (ed) *Marine fauna and flora of Bermuda: A systematic guide to the identification of marine organisms*. Wiley, New York, pp: 232–258.
- Jones CG, Lawton JH & Shachak M 1994 Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373–386.
- Keppel E, Keith I, Ruiz GM & Carlton JT 2019 New records of native and non-indigenous polychaetes (Annelida: Polychaeta) in the Galapagos Islands. *Aquat Invasions* 14(1): 59–84.
- Knight-Jones P 1972 New species and a new subgenus of Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from Kenya. *J Zool, London* 166: 1–18.
- Knight-Jones P 1973 Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from South-Eastern Australia. A new genus, four new subgenera and seven new species. *Bull Brit Mus (Nat Hist)* 24(4): 231–259.
- Knight-Jones P 1978 New Spirorbidae (Polychaeta: Sedentaria) from East Pacific, Atlantic, Indian and Southern Oceans. *Zool J Linn Soc* 64: 201–240.
- Knight-Jones P 1981 Behaviour, setal inversion and phylogeny of Sabellida (Polychaeta). *Zool Scr* 10: 183–202.
- Knight-Jones P 1984 A new species of *Protoleodora* (Spirorbidae: Polychaeta) from Eastern U.S.S.R., with

- a brief revision of related genera. Zool J Linn Soc 80: 109–120.
- Knight-Jones P & Fordy MR 1979 Setal structure, functions and interrelationships in Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria). Zool Scr 8: 119–138.
- Knight-Jones P & Knight-Jones W 1977 Taxonomy and ecology of British Spirorbidae (Polychaeta). J Mar Biol Ass UK 57: 453–499.
- Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Buzhinskaya G 1991 Distribution and interrelationships of Northern spirorbid genera. Bull Mar Sci 48(2): 189–197.
- Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Dales RP 1979 Spirorbidae (Polychaeta Sedentaria) from Alaska to Panama. J Zool, London 189: 419–458.
- Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Kawahara T 1975a A review of the genus *Janua*, including *Dexiospira* (Polychaeta: Spirorbinae). Zool J Linn Soc 56: 91–129.
- Knight-Jones P, Knight-Jones EW, Thorp CH & Gray PW G 1975b Immigrant spirorbids (Polychaeta Sedentaria) on the Japanese *Sargassum* at Portsmouth, England. Zool Scr 4: 145–149.
- Kudenov JD 1980 Annelida: Polychaeta (bristleworms). In: Brusca RC (ed) Common intertidal invertebrates of the Gulf of California 2a ed. University of Arizona Press, Tucson, pp: 77–123
- Kupriyanova EK 1993 Deep-water Serpulidae (Annelida, Polychaeta) from the Kurile-Kamchatka trench: 1. Genus *Hyalopomatus*. Zool Zhurn 72(1): 145–152.
- Kupriyanova EK 1999 The taxonomic status of *Serpula* cf. *columbiana* Johnson, 1901 from the American and Asian coasts of the North Pacific Ocean (Polychaeta: Serpulidae). Ophelia 50(1): 21–34.
- Kupriyanova EK 2003 Live history evolution in Serpulimorph polychaetes: a phylogenetic analysis. In: Sigvaldadóttir E, Mackie ASY, Helgason GV, Reish DJ, Svavarsson J, Steingrímsson SA & Guðmundsson G (eds) Advanced in Polychaete Research. Hydrobiologia 496: 105–114.
- Kupriyanova EK & Ippolitov AP 2015 Deep-sea serpulids (Annelida: Polychaeta) in tetragonal tubes: on a tube convergence path from the Mesozoic to Recent. Zootaxa 4044(2): 151–200.
- Kupriyanova EK & Jirkov IA 1997 Serpulidae (Annelida, Polychaeta) of the Arctic Ocean. Sarsia 82: 203–236.
- Kupriyanova EK & Nishi E 2011 New records of the deep-sea *Nogrobs grimaldi* (Serpulidae: Annelida). Mar Biodiv Rec 4: 1–4.
- Kupriyanova EK & Rouse GW 2008 Yet another example of paraphyly in Annelida: molecular evidence that Sabellidae contains Serpulidae. Mol Phy Evol 46: 1174–1181.
- Kupriyanova EK, Bailey-Brock J & Nishi E 2011 New records of Serpulidae (Annelida, Polychaeta) collected by R/V “Vityaz” from bathyal and abyssal depths of the Pacific Ocean. Zootaxa 2871: 43–60.
- Kupriyanova EK, Macdonald TA & Rouse GW 2006 Phylogenetic relationships within Serpulidae (Sabellida, Annelida) inferred from molecular and morphological data. Zool Scr 35: 421–439.
- Kupriyanova EK, Rzhavsky AV & ten Hove HA 2019 Serpulidae Rafinesque, 1815. In: Purschke G, Böggemann M & Westheide W (eds) Handbook of Zoology. Annelida, Volume 2: Pleistoannelida, Sedentaria II. De Gruyter, Germany, pp: 213–275.
- Kupriyanova EK, ten Hove HA & Nishi E 2012 A taxonomic revision of *Pseudochitinopoma* Zibrowius, 1969 (Annelida, Serpulidae) with description of two new species. Zootaxa 3507: 57–78.
- Kupriyanova EK, Bastida-Zavala R, Halt MN, Lee M & Rouse GW 2008 Phylogeny of the *Serpula*-*Crucigera*-*Hydroides* clade (Serpulidae: Annelida) using molecular and morphological data: implications for operculum evolution. Invertebr Syst 22: 1–13.
- Kupriyanova EK, Sun Y, ten Hove HA, Wong E & Rouse G 2015 Serpulidae (Annelida) of Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia. Zootaxa 4019(1): 275–353.
- Kupriyanova EK, ten Hove HA, Sket B, Zakšek V, Trontelj P & Rouse GW 2009 Evolution of the unique freshwater cave-dwelling tube worm *Marifugia cavatica* (Annelida: Serpulidae). Syst Biodiv 7(4): 389–401.
- Kupriyanova EK, Vinn O, Taylor PD, Schopf JW, Kudryavtsev AB & Bailey-Brock J 2014 Serpulids living deep: calcareous tubeworms beyond the abyss. Deep-Sea Res I, 90: 91–104.
- Lakshmana Rao MV 1969 Fouling serpulids from some Indian harbours. J Timber Dev Ass India 15(2): 1–20.
- Laverde-Castillo JJA 1988 Notas sobre algunos serpulidos (Annelida, Polychaeta) de Bahía Málaga, Pacífico colombiano. An Inst Inv Mar Punta Betín 18: 83–93.
- 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.
- Lechapt J-P 1992 *Neovermilia anoperkulata*, nouvelle espèce bathyale de Nouvelle-Calédonie (Polychaeta, Serpulidae). Bull Mus Natl Hist Nat Paris, 4a ser 14(2): 443–448.
- Lehrke J, ten Hove HA, Macdonald TA, Bartolomaeus T & Bleidorn C 2007 Phylogenetic relationships of Serpulidae (Annelida: Polychaeta) based on 18S rDNA sequence data, and implications for opercular evolution. Org Divers Evol 7: 195–206.
- Levensen GMR 1884 Systematisk-geografisk-Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Vidensk Medd Naturh Foren Kjøbenhavn Aaret 1883: 92–350.
- Lewis JA, Watson C & ten Hove HA 2006 Establishment of the Caribbean serpulid tubeworm *Hydroides sanctaecrucis* Krøyer [in] Mörch, 1863, in northern Australia. Biol Invasions 8: 665–671.
- Link H, Nishi E, Tanaka K, Bastida-Zavala R, Kupriyanova EK & Yamakita T 2009 *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae), an alien species introduced into Tokyo Bay, Japan. JMBA2, Biodiv Rec 2: 1–6.
- Liñero-Arana I & Díaz-Díaz O 2012 Presencia del poliqueto exótico *Ficopomatus uschakovi* (Polychaeta:

- Serpulidae) en Venezuela: descripción y comentarios sobre su distribución. *Interciencia* 37(3): 234–237.
- Long ER 1974 Marine fouling studies off Oahu, Hawaii. *The Veliger* 17(1): 23–36.
- López-García E, San Martín Peral G, Caldera de Codina P & Capa Corrales M 1997 La fauna de anélidos poliuetos 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.
- Macdonald TA 2003 Phylogenetic relations among spirorbid subgenera and the evolution of opercular brooding. *Hydrobiologia* 496: 125–143.
- Mak PMS 1982 The coral associated polychaetes of Hong Kong, with special reference to the serpulids. *In*: Morton BS & Tseng CK (eds) Proceedings of the First International Marine Biology Workshop: The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China, 1980. Hong Kong University Press, pp: 595–617.
- Marsden JR 1992 Reproductive isolation in two forms of the serpulid polychaete, *Spirobranchus polycerus* (Schmarda) in Barbados. *Bull Mar Sci* 51: 14–18.
- Maurer D & Williams S 1988 Deep-sea polychaetous Annelida from Central America to the Antarctic Peninsula and South Sandwich Islands. *Int Revue Ges Hydrobiol* 73(5): 659–701.
- Maurer D, Vargas J & Dean H 1988 Polychaetous annelids from the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Int Revue Ges Hydrobiol* 73(1): 43–59.
- McIntosh WC 1885 Report of the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.S.M. Challenger during the years 1873–76. *Zoology*, 12(34): 1–554.
- Monro CCA 1933 The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". *Proc Zool Soc London* 1933: 1039–1092.
- Montagu G 1803 Testacea Britannica or natural history of British shells, marine, land, and fresh-water, including the most minute: Systematically arranged and embellished with figures. J White, London, 2: 293–606.
- Moore JP 1923 The Polychaetous Annelids dredged by the U.S.S. "Albatross" off the coast of Southern California in 1904. IV. Spionidae to Sabellariidae. *Proc Acad Nat Natl Sci Phil* 75: 179–259.
- Moore JP & Bush KJ 1904 Sabellidae and Serpulidae from Japan, with descriptions of new species of *Spirorbis*. *Proc Acad Nat Sci Phila* 56(1): 157–179.
- Mörch OAL 1863 Revisio Critica Serpulidarum. *Naturhist Tidsskr Copenhagen* (3): 347–470.
- Nishi E 1996 Serpulid polychaetes associated with living and dead corals at Okinawa Island, Southwest Japan. *Publ Seto Mar Biol Lab* 37(3/6): 305–318.
- Nishi E & Nishihira M 1996 Age-estimation of the Christmas tree worm *Spirobranchus giganteus* (Polychaeta, Serpulidae) living buried in the coral skeleton from the coral-growth band of the host coral. *Fish Sci* 62(3): 400–403.
- Nogueira JMM & Abbud A 2009 Three new serpulids (Polychaeta: Serpulidae) from the Brazilian Exclusive Economic Zone. *Zoosymposia* 2: 201–227.
- Nogueira JMM & ten Hove HA 2000 On a new species of *Salmacina* Claparède, 1870 (Polychaeta: Serpulidae), from São Paulo State, Brazil. *Beaufortia* 50(8): 151–161.
- Pazoki S, Rahimian H, Struck TH, Katouzian AR & Kupriyanova EK 2020 A new species of the *Spirobranchus kraussii*-complex (Annelida, Serpulidae) from the Persian Gulf and Gulf of Oman. *Zootaxa* 4748(3): 401–430.
- Perkins TH 1998 Checklists of selected shallow-water marine invertebrates of Florida. *Fla 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 Mexico, and Caribbean Region. *Fla Mar Res Publ* (14): 1–62.
- Pernet B, Barton M, Fitzhugh K, Harris LH, Lizárraga D, Ohl R & Whitcraft CR 2016 Establishment of the reef-forming tubeworm *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Annelida: Serpulidae) in southern California. *BiolInvasions Rec* 5(1): 13–19.
- Pillai TG 1960 Some marine and brackish-water serpulid polychaeta from Ceylon, including new genera and species. *Ceylon J Sci (Bio Sci)* 3(1): 1–40.
- Pillai TG 1970 Studies on a collection of spirorbids from Ceylon, together with a critical review and revision of spirorbid systematics, and an account of their phylogeny and zoogeography. *Ceylon J Sci (Bio Sci)* 8(2): 100–172.
- Pillai TG 1972 A review and revision of the systematics of the genera *Hydroides* and *Eupomatus* together with an account of their phylogeny and zoogeography. *Ceylon J Sci (Bio Sci)* 10(1): 7–31.
- Pillai TG 2008 *Ficopomatus talehsapensis*, a new brackish-water species (Polychaeta: Serpulidae: Ficopomatinae) from Thailand, with discussions on the relationships of taxa constituting the subfamily, opercular insertion as a taxonomic character and their taxonomy, a key to its taxa, and zoogeography. *Zootaxa* 1967: 36–52.
- Pillai TG 2009 Description of new serpulid polychaetes from the Kimberleys of Australia and discussion of Australian and Indo-West Pacific species of *Spirobranchus* and superficially similar taxa. *Rec Austr Mus* 61(2): 93–199.
- Pillai TG & ten Hove HA 1994 On recent species of *Spiraserpula* Regenhardt, 1961, a serpulid polychaete genus hitherto known only from Cretaceous and Tertiary fossils. *Bull Nat Hist Mus Zool Ser* 60(1): 39–104.
- Pixell HLM 1913 Polychaeta of the Indian Ocean, together with some species from the Cape Verde Islands. The Serpulidae, with a classification of the genera *Hydroides* and *Eupomatus*. *Trans Linn Soc London, Zool* 16: 69–92.
- Prentiss NK, Vasileiadou K, Faulwetter S, Arvanitidis C &

- ten Hove HÁ 2014 A new genus and species of Serpulidae (Annelida, Polychaeta, Sabellida) from the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3900(2): 204–222.
- Read GB, ten Hove HA, Sun Y & Kupriyanova EK 2017 *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Annelida, Serpulidae) is feminine: a nomenclatural checklist of updated names. *ZooKeys* 642: 1–52.
- Reish DJ 1968 The polychaetous annelids of the Marshall Islands. *Pac Sci* 22(2): 208–231.
- Renaud JC 1956 A report on some polychaetous annelids from the Miami-Bimini area. *Amer Mus Novit* (1812): 1–40.
- Rioja E 1919 Una curiosa anomalía del "*Hydroides norvegica*" Gunn. y algunas consideraciones acerca de la filogenia de los serpúlidos. *Bol Soc Esp Hist Nat* 19: 445–449.
- Rioja E 1931 Estudio de los poliquetos de la Península Ibérica. *Mem Acad Cienc Exactas Fis, Nat Madrid* 2: 1–471.
- Rioja E 1934 Consideraciones acerca de la sistemática de los géneros *Serpula*, *Crucigera* e *Hydroides* (Anel., Serp.). *Bol Soc Esp Hist Nat* 34: 205–209.
- Rioja E 1941a. Estudios anelidológicos II. Observaciones acerca de varias especies del género *Hydroides* Gunnerus (sensu Fauvel) de las costas mexicanas del Pacífico. *An Inst Biol, UNAM* 12: 161–175.
- Rioja E 1941b. 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 1942a. Estudios anelidológicos IV. Observaciones sobre especies de serpúlidos de las costas del Pacífico de México, con descripción de una especie nueva del género *Hydroides*. *An Inst Biol, UNAM* 13: 125–135.
- Rioja E 1942b. Estudios Anelidológicos V. Observaciones de algunas especies del género *Spirorbis* Daudin, de las costas mexicanas del Pacífico. *An Inst Biol, UNAM* 13(1): 137–153.
- Rioja E 1944 Estudios Anelidológicos XII. Observaciones acerca del opérculo de *Hydroides crucigera* Mörch y descripción de un caso de duplicidad de este órgano. *An Inst Biol, UNAM* 15: 409–414.
- Rioja E 1945 Estudios Anelidológicos XIII: Un nuevo género de serpúlido de agua salobre de México. *An Inst Biol, UNAM* 16: 411–417.
- Rioja E 1946 Estudios Anelidológicos XIV: Observaciones sobre algunos poliquetos de las costas del Golfo de México. *An Inst Biol, UNAM* 17: 193–203.
- Rioja E 1947a. Estudios Anelidológicos XVI. Evolución y significado sistemático del opérculo de los Serpulidae. *An Inst Biol, UNAM* 18: 189–196.
- Rioja E 1947b. Estudios Anelidológicos XVII: Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. *An Inst Biol, UNAM* 18(1): 197–224.
- 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 1957 Estudios Anelidológicos XXI. Observaciones acerca de algunas especies de Serpúlidos de los géneros *Hydroides* y *Eupomatus* de las costas mexicanas del Golfo de México. *An Inst Biol, UNAM* 28: 247–266.
- Rioja E 1958 Estudios Anelidológicos XXII. Datos para el conocimiento de la fauna anélidos poliquetos de las costas orientales de México. *An Inst Biol, UNAM* 29: 219–301.
- Rioja E 1960 Estudios Anelidológicos XXIII: Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de las islas de Revillagigedo. *An Inst Biol, UNAM* 30: 243–259.
- Rioja E 1961 Estudios Anelidológicos XXIV. Adiciones a la fauna de anélidos poliquetos de las costas orientales de México. *An Inst Biol, UNAM* 31: 289–316.
- 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.
- Rodrigues AR, Skinner LF & Brasil ACS 2020 Do morphological similarities and human-induced dispersal explain the non-native occurrence of Serpulidae (Annelida) in Southwest Atlantic? Taxonomic detailing is the key. *Pap Avulsos Zool* 60: 1–5.
- Rouse GW & Pleijel F 2001 *Polychaetes*. Oxford University Press, Hong Kong, 354 pp.
- Rouse GW & Kupriyanova EK 2021 *Laminatubus* (Serpulidae, Annelida) from eastern Pacific hydrothermal vents and methane seeps, with description of two new species. *Zootaxa* 4915(1): 1–027.
- Rullier F 1974 Quelques annélides polychètes de Cuba recueillies dans des éponges. *Trav Mus Hist Nat Grigore 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 Polychetes. *Ann Inst Oceanogr* 55: 146–218.
- Rzhavsky AV, Kupriyanova EK & Sikorski AV 2018 Field guide to calcareous tubeworms (Polychaeta, Serpulidae) of the Arctic Ocean. KMK Scientific Press, Moscú, 188 pp.
- Rzhavsky AV, Kupriyanova EK, Sikorski AV & Dahle S 2014 Calcareous tubeworms (Polychaeta, Serpulidae) of the Arctic Ocean. KMK Scientific Press, Moscú, 199 pp.
- Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An Inst Biol, ser Zool, UNAM* 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, ser Zool, UNAM* 75: 9–97.
- Salazar-Vallejo SI & López-Muraira IG 1983 Estudio preliminar sobre la epifauna de *Hesperocidaris asteriscus* (Echinodermata: Echinoidea). *Cienc Mar*, 9(2): 109–119.
- Salgado-Barragán J, Méndez N & Toledano-Granados A 2004 *Ficopomatus miamiensis* (Polychaeta: Serpulidae) and *Styela canopus* (Ascidiacea: Styelidae), non-native

- species in Urías estuary, SE Gulf of California, Mexico. *Cah Biol Mar* 45: 167–173.
- 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.
- Schwan IDS, Brasil ACDS, Neves D & Dias GM 2016 The invasive worm *Hydroides elegans* (Polychaeta - Serpulidae) in southeastern Brazil and its potential to dominate hard substrata. *Mar Biol Res* 12(1): 96–103.
- Schwindt E 2003 Arrecifes en la laguna costera Mar Chiquita. *Ciencia Hoy* 13(74): 36–41.
- Schwindt E & Iribarne OO 1998 Reef of *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta; Serpulidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Boll Soc d'Hist Nat Balears* 41: 35–40.
- Schwindt E, Bortolus A & Iribarne OO 2001 Invasion of a reef-builder polychaete: direct and indirect impacts on the native benthic community structure. *Biol Invasions* 3: 137–149
- Simon CA, van Niekerk HH, Burghardt I, ten Hove HA & Kupriyanova EK 2019 Not out of Africa: *Spirobranchus kraussii* (Baird, 1865) is not a global fouling and invasive serpulid of Indo-Pacific origin. *Aquat Invasions* 14(2): 221–249.
- Skinner LF, Tenorio AA, Penha FL & Soares DC 2012 First record of *Spirobranchus giganteus* (Pallas, 1766) (Polychaeta, Serpulidae) on Southeastern Brazilian coast: new biofouler and free to live without corals? *Pan-Amer J Aquat Sci* 7(3): 117–124.
- Smith R 1984 Development and settling of *Spirobranchus giganteus* (Polychaeta; Serpulidae). In: Hutchings, PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983*. Linnean Society of New South Wales, pp: 461–483.
- Song DS 2006 Christmas colors: colormorph distribution of *Spirobranchus giganteus* Pallas 1766 on Moorea, French Polynesia. *Stud Res Pap, Fall 2006*, UCB Moorea Class: Biology and Geomorphology of Tropical Islands, Berkeley Natural History Museum, UC Berkeley, 12 pp.
- Steinbeck J & Ricketts EF 1941 Phylum Annelida. Class Polychaeta. In: *Sea of Cortez, a leisurely journal of travel and research*. Paul P Appel, California, pp. 348–370.
- Straughan D 1969 Serpulidae (Annelida: Polychaeta) from Oahu, Hawaii. *Bull So Calif Acad Sci* 68(4): 229–240.
- Styan CA, McCluskey CF, Sun Y & Kupriyanova EK 2017 Cryptic sympatric species across the Australian range of the global estuarine invader *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae, Annelida). *Aquat Invasions* 12(1): 53–65.
- Suter H 1893 Check-list of the New Zealand land and freshwater Mollusca. *Trans Proc R Soc New Zealand*, 26: 139–154.
- Sun Y, Kupriyanova EK & Qiu JW 2012 COI barcoding of *Hydroides*: a road from impossible to difficult. *Invertebr Syst* 26: 539–547
- Sun Y, Wong E, Tovar-Hernández MA, Williamson JE & Kupriyanova EK 2016 Is *Hydroides brachyacanthus* (Serpulidae, Annelida) a widespread species? *Invertebr Syst* 30: 41–59.
- Sun, Y, Wong E, Keppel E, Williamson JE & Kupriyanova EK 2017 A global invader or a complex of regionally distributed species? Clarifying the status of an invasive calcareous tubeworm *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) using DNA barcoding. *Mar Biol* 164(28): 1–12.
- Sun Y, Wong E, Ahyong ST, Williamson JE, Hutchings PA & Kupriyanova EK 2018 Barcoding and multi-locus phylogeography of the globally distributed calcareous tubeworm genus *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Annelida, Polychaeta, Serpulidae). *Mol Phylogenet Evol* 127: 732–745.
- Targioni-Tozzetti A 1868 *Introduzione alla seconda memoria per gli studi sulle cocciniglie, e catalogo dei generi e delle specie della famiglia dei coccidi*. *Atti della Soc Italiana Sci Nat*, 11, 694–738.
- ten Hove HA 1970 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: I – The genus *Spirobranchus*. *Stud Fauna Curaçao Caribb Isl* 32: 1–57.
- ten Hove HA 1973 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: II – The genus *Sclerostyla*. *Stud Fauna Curaçao Caribb Isl* 43: 1–21.
- ten Hove HA 1974 Notes on *Hydroides elegans* (Haswell, 1883) and *Mercierella enigmatica* Fauvel, 1923, alien serpulid polychaetes introduced into the Netherlands. *Bull Zool Mus Univ Amsterdam* 4(5): 45–51.
- ten Hove HA 1975 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: III – The genus *Pseudovermilia*. *Stud Fauna Curaçao Caribb Isl* 47: 46–101.
- ten Hove HA 1979 Tube worm. *Yearb Sci Techn, McGraw-Hill*, 1979: 400–402.
- ten Hove HA 1984 Towards a phylogeny in serpulids (Annelida: Polychaeta). In: Hutchings PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983*. Linnean Society of New South Wales, pp: 181–196.
- ten Hove HA 1989 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean, IV – *Pseudovermilia madracicola* sp. n., a symbiont of corals. In: *Studies in Honour of Dr. Pieter Wagenaar Hummelinck*. *Found. Sci. Res. Surinam Neth. Antilles, Amsterdam*, 123: 135–144.
- ten Hove HA & Ben-Eliahu. MN 2005 On the identity of *Hydroides priscus* Pillai 1971 — Taxonomic confusion due to ontogeny in some serpulid genera (Annelida: Polychaeta: Serpulidae). *Senckenber Biol* 85(2): 127–145.
- ten Hove HA & Jansen-Jacobs MJ 1984 A revision of the genus *Crucigera* (Polychaeta; Serpulidae); a proposed methodical approach of serpulids, with special reference to variation in *Serpula* and *Hydroides*. In: Hutchings PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983*. Linnean Society of New South Wales, Sydney, pp: 143–180.
- ten Hove HA & Kupriyanova EK 2009 Taxonomy of Serpulidae (Annelida, Polychaeta) The state of affairs.

- Zootaxa 2036: 1–126.
- ten Hove HA & Nishi E 1996 A redescription of the Indo-West Pacific *Spirobranchus corrugatus* Straughan, 1967 (Serpulidae, Polychaeta), and an alternative hypothesis on the nature of a group of Middle Miocene microfossils from Poland. *Beaufortia* 46(5): 83–96.
- ten Hove HA & Pantus FJA 1985 Distinguishing the genera *Apomatus* Philippi, 1844 and *Protula* Risso, 1826 (Polychaeta: Serpulidae). A further plea for a methodical approach to serpulid taxonomy. *Zool Meded* 59: 419–437.
- ten Hove HA & San Martín G 1995 Serpulidae (Polychaeta) procedentes de la I Expedición Cubano-Española a la Isla de la Juventud y Archipiélago de los Canarros (Cuba). *Stud Nat Hist Caribb Region* 72: 13–24.
- ten Hove HA & van den Hurk P 1993 A review of Recent and fossil serpulid “reefs”: actupaleontology and the 'Upper Malm' serpulid limestones in NW Germany. *Geol Mijnbouw* 72(1): 23–67.
- ten Hove HA & Weerdenburg JCA 1978 A generic revision of the brackish-water serpulid *Ficopomatus* Southern 1921 (Polychaeta: Serpulinae), including *Mercierella* Fauvel 1923, *Sphaeropomatus* Treadwell 1934, *Mercierellopsis* Rioja 1945 and *Neopomatus* Pillai 1960. *Biol Bull* 154: 96–120.
- ten Hove HA & Wolf PS 1984 Family Serpulidae Johnston, 1865. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor, Mobile, 7 vols, pp: 55.1–55.34
- ten Hove HA & Zibrowius H 1986 *Laminatubus alovini* gen. et sp. n. and *Protis hydrothermica* sp. n. (Polychaeta, Serpulidae) from the bathyal hydrothermal vent communities in the eastern Pacific. *Zool Scr* 15: 21–31.
- Tilic E, Sayyari E, Stiller J, Mirarab S & Rouse G 2020 More is needed—Thousands of loci are required to elucidate the relationships of the ‘flowers of the sea’ (Sabellida, Annelida). *Mol Phyl Evol* 151: 1–9.
- Tovar-Hernández MA, Méndez N & Villalobos-Guerrero TF 2009 Fouling polychaete worms from the southern Gulf of California: Sabellidae and Serpulidae. *Syst Biodivers* 7(3): 319–336.
- 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.
- Tovar-Hernández MA, Villalobos-Guerrero TF, Kupriyanova EK & Sun Y 2016 A new fouling *Hydroïdes* (Annelida, Sabellida, Serpulidae) from southern Gulf of California. *J Mar Biol Ass UK*, 96(3): 693–705.
- Tovar-Hernández MA, Villalobos-Guerrero TF, Yáñez-Rivera B, Aguilar-Camacho JM & Ramírez-Santana ID 2012 Guía de invertebrados acuáticos exóticos en Sinaloa. Geomare, A.C., U.S. Fish and Wildlife Service & Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mazatlán, Sinaloa, 41 pp.
- Treadwell AL 1914 Polychaetous annelids of the Pacific Coast in the collections of the Zoological Museum of the University of California. *Univ Cal Publ Zool* 13(8): 175–234.
- Treadwell AL 1924 Polychaetous annelids collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918 *Univ Iowa Stud, Stud Nat Hist* 10(4): 3–23.
- Treadwell AL 1929 New species of polychaetous annelids in the collections of the American Museum of Natural History, from Porto Rico, Florida, Lower California, and British Somaliland. *Am Mus Novit* 392: 1–13.
- 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*, New York, 22: 139–160.
- Uchida H 1978 Serpulid tube worms (Polychaeta, Sedentaria) from Japan with the systematic review of the group. *Bull Mar Park Res Sta* 2(1–2): 1–98.
- Willette DA, Iñiguez AR, Kupriyanova EK, Starger CJ, Varman T, Toha AH, Maralit BA & Barber PH 2015 Christmas tree worms of Indo-Pacific coral reefs: untangling the *Spirobranchus corniculatus* (Grube, 1862) complex. *Coral Reefs* 34: 899–904.
- WoRMS (World Register of Marine Species) 2019 Serpulidae Rafinesque, 1815. Consultado el 20 de febrero de 2021 en: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdet&ails&id=988>
- Wrigley A 1951 Some Eocene serpulids. *Proc Geol Ass, London* 62(3): 177–202.
- Zibrowius H 1968 Étude morphologique, systématique et écologique, des Serpulidae (Annelida Polychaeta) de la région de Marseille. *Rec Trav St Mar End Bull* 43(59): 81–253.
- Zibrowius H 1969 Review of some little known genera of Serpulidae (Annelida: Polychaeta). *Smith Contr Zool* (42): 1–22.
- Zibrowius H 1970 Contribution a l'étude des Serpulidae (Polychaeta Sedentaria) du Brésil. *Bol Inst Oceanogr S Paulo* 19: 1–32.
- Zibrowius H 1971 Les espèces Méditerranée du genre *Hydroïdes* (Polychaeta Serpulidae). Remarques sur le prétendu polymorphisme de *Hydroïdes uncinata*. *Tethys* 2: 691–746.

Tabla 1. Relación de nombres inválidos y registros cuestionables de serpúlicos en los litorales de América tropical. En esta tabla el Pacífico oriental tropical fue abreviado así: POT.

Taxón	Registros	Comentario
<i>Apomatus geniculatus</i> (Moore & Bush, 1904)	Bahía Falsa, La Paz (Sheperd 1972 <i>In</i> : Bastida-Zavala 2008), asociado a cultivo de ostiones	Localidad tipo: Suruga Bay, Japón. Cabe la posibilidad de que los registros de aguas sublitorales a batiales (68–770 m), en el POT, pertenezcan a <i>A. geniculatus</i> ; pero en aguas someras (<50 m), es muy posible que sea una especie aún no descrita (Bastida-Zavala 2008). Se mantiene en la clave por precaución.
<i>A. similis</i> Marion & Bobretzky, 1875	Arena Bank, Baja California Sur (Treadwell 1937), a 90 m; Puerto Escondido, Baja California Sur (de León-González <i>et al.</i> 1993), 30 m, sobre <i>Spondylus princeps</i>	Localidad tipo: Marsella, Francia. Es posible que el registro de Treadwell (1937: 156–157) se trate de un ejemplar muy grande y maduro de <i>A. geniculatus</i> , debido a que tiene unos 60 radiolos por lóbulo (Bastida-Zavala 2008 registra 12–39 radiolos por lóbulo), o bien se trata de una especie indescrita. Asimismo, los ejemplares registrados por de León-González <i>et al.</i> (1993: 879) deben revisarse para determinar si se trata de <i>A. geniculatus</i> o una especie indescrita. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>Crosslandiella multispinosa</i> Monro, 1933 y <i>C. multispinosa inarmata</i> Monro, 1933	Isla Gorgona, Colombia (Monro 1933), 73 m	Localidad tipo: Isla Gorgona, Colombia. Esta especie y subespecie sublitorales fueron reasignadas al género <i>Pseudovermilia</i> por ten Hove (1975: 72). Por el número de registros en el Caribe, se considera que la especie es nativa de ahí y exótica en el POT.
<i>Ehlerprotula antennata</i> (Ehlers, 1887)	Frente a Florida (Ehlers, 1887)	Localidad tipo: Cerca de Morro Light, Florida. Uchida (1978: 75) estableció el género <i>Ehlerprotula</i> para la especie de Ehlers (1887) por la presencia de un par de “antenas” o “palpos”; sin embargo, ten Hove & Kupriyanova (2009) consideraron insuficientes las evidencias para dejarlo como un género distinto y lo mantuvieron en <i>Protula</i> .
<i>Filograna implexa</i> Berkeley, 1835	Sonora (Kudenov 1980), intermareal	Localidad tipo: Weymouth, Inglaterra. Kudenov (1980: 122) menciona que esta especie gregaria tiene un opérculo; sin embargo, colecciones etiquetadas como <i>F. implexa</i> del POT no tenían opérculo y fueron determinadas como <i>Salmacina tribranchiata</i> (Bastida-Zavala 2008). Se mantiene en la clave por precaución.
<i>Hydroides albiceps</i> (Grube, 1870)	Isla Coiba, Panamá (López-García <i>et al.</i> 1997)	Localidad tipo: Golfo de Suez. Por comunicación personal de María Capa se revisaron fotos de estos ejemplares, determinándose que pertenecen a <i>H. brachyacantha</i> (Bastida-Zavala 2008: 53).
<i>H. californicus</i> Treadwell, 1929	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1941a)	Localidad tipo: Baja California. Fue sinonimizado con <i>H. crucigera</i> por Rioja (1944).
<i>H. (Eupomatus) dianthoides</i> Augener, 1922	Haití y Veracruz, golfo de México (Augener 1922)	Localidad tipo: Haití y Veracruz, golfo de México. Los ejemplares tipo de Augener (1922) pertenecen a dos especies distintas: el ejemplar de Veracruz (no estudiado a detalle) pertenecería a <i>H. dianthus</i> , mientras que los dos ejemplares de Haití son <i>H. sanctaecrucis</i> (Hartman 1959, Bastida-Zavala & ten Hove 2002).
<i>H. exaltata</i> (Marenzeller, 1885)	Isla Coiba, Panamá (Monro 1933), 9 m	Localidad tipo: Enoshima, Japón. Monro (1933: 1083) registró a esta especie del Indo-Pacífico occidental, sin diagnosis ni figura. Es poco probable que esta especie se encuentre en el POT.
<i>H. lunulifera</i> (Claparède, 1870)	Antón Lizardo, Veracruz (Rioja 1961)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Fue sinonimizado con <i>H. dirampha</i> por Zibrowius (1971).
<i>H. malleophorus</i> Rioja, 1942a	Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942a)	Localidad tipo: Mazatlán, Sinaloa. Fue sinonimizado con <i>H. dirampha</i> por Bastida-Zavala (2008).

Taxón	Registros	Comentario
<i>H. norvegica</i> Gunnerus, 1768	Texas (Hartman 1952); Florida (Renaud 1956); Veracruz (Rioja 1961); bahía de Batabanó, Cuba (Rullier 1974), 3 m	Localidad tipo: Región de Trøndelag, Noruega. Zibrowius (1971) y ten Hove (1974) resolvieron la confusión que había entre <i>H. elegans</i> e <i>H. norvegica</i> , siendo que la primera especie tiene múltiples denticulos en la base de las setas del collar, mientras que la segunda sólo tiene dos dientes grandes. De este modo, <i>H. norvegica</i> tiene una distribución restringida al norte de Europa, mientras que <i>H. elegans</i> se ha encontrado en muchas localidades tropicales y templadas de todo el mundo, pero generalmente restringida a puertos, marinas y bahías eutrofizadas (Bastida-Zavala <i>et al.</i> 2016, 2017).
<i>H. uncinatus</i> Philippi, 1844	Isla Taboga, Panamá (Monro 1933)	Localidad tipo: Mediterráneo. Es considerado <i>nomen nudum</i> por Zibrowius (1971: 693–696), debido a su breve descripción y una figura poco informativa, además de que el nombre se ha usado para cuando menos 10 taxones que se describieron subsecuentemente.
<i>Josephella marenzelleri</i> Caullery & Mesnil, 1896	Islas Galápagos (Monro 1933); Florida (Perkins 1998)	Localidad tipo: Normandía, Francia. Es una especie europea de aguas templadas y los registros en el POT (Monro 1933: 1090) y el golfo de México (Ben-Eliahu & ten Hove 1989, Perkins 1998: 95), podrían tratarse de especies distintas.
<i>Membranopsis inconspicua</i> Bush, 1910	Bermudas (Bush 1910)	Localidad tipo: Bermudas. De acuerdo a ten Hove & Kupriyanova (2009), el ejemplar tipo no tiene corona radiolar, pero cuenta con nueve setígeros torácicos y una membrana torácica bien desarrollada; por ello consideraron que es un sinónimo de <i>Salmacinopsis setosa</i> Bush, 1910, un taxón pobremente descrito de Bermudas, que presenta también nueve setígeros torácicos y que muy probablemente pertenezca a <i>Protula</i> .
<i>Mercierellopsis prietoi</i> Rioja, 1945	Veracruz y Tabasco (Rioja 1945)	Localidad tipo: Tecolutla, Veracruz, y laguna del Carmen (o de Santa Ana), Tabasco. Esta especie de aguas salobres fue reasignada al género <i>Ficopomatus</i> por ten Hove & Weerdenburg (1978: 106).
<i>Metavermilium acanthophora</i> (Augener, 1914)	Isla Santiago (antes James), Galápagos (Monro 1933), 9–11 m; Centroamérica (Maurer & Williams 1988), aguas profundas	Localidad tipo: Shark Bay, Australia. Monro (1933: 1085) y Maurer & Williams (1988: 692) registraron esta especie como <i>Vermiliopsis acanthophora</i> en aguas someras (Monro) y profundas (Maurer & Williams); sin embargo, es poco probable que se trate de la misma especie toda vez que la especie nominal ha sido registrada en el Indo-Pacífico occidental, desde el intermareal hasta 17 m (Imajima 1976, Kupriyanova <i>et al.</i> 2015). Ten Hove (1975: 69) revisó los ejemplares de Monro (1933) y estos coinciden con la descripción de <i>Pseudovermilium occidentalis</i> . Bastida-Zavala (2008) consideró que el registro de Maurer & Williams (1988) podría tratarse de <i>P. occidentalis</i> ; sin embargo, por la profundidad debe tratarse de otra especie. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>Olga elegantissima</i> Jones, 1962	Port Royal, Jamaica (Jones 1962)	Localidad tipo: Port Royal Kays, Jamaica. Jones (1962: 202–204) estableció el género <i>Olga</i> basado en un ejemplar carente de setas del collar, aunque reconoció su similitud con <i>Spirobranchus</i> ; sin embargo, ten Hove (1970: 22) demostró que <i>S. giganteus</i> , basado en una población de casi 100 ejemplares de una localidad, puede carecer, con una baja frecuencia (n= 3), de setas en uno de los lados del collar, o incluso faltarle por completo (n= 1).
<i>Olgaharmania glandifera</i> (Rioja, 1941a)	Acapulco, Guerrero (Rioja 1941a-b)	Localidad tipo: Acapulco, Guerrero. Esta especie fue reasignada al género <i>Hydroides</i> por Bastida-Zavala & ten Hove (2002: 105).

Taxón	Registros	Comentario
<i>Pomatoceros (Pomatoleios) caeruleus</i> Augener, 1922	Banco de Campeche, golfo de México (Augener 1922)	Localidad tipo: Banco de Campeche, golfo de México. Augener (1922) describió esta especie sin setas de collar, por lo que Hartman (1959) lo transfirió al género <i>Pomatoleios</i> ; sin embargo, muy probablemente es sinónimo de <i>S. minutus</i> , descrita del Pacífico mexicano, que además ha sido registrada en el golfo de México, incluyendo la zona de Campeche (Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo 2000a), en ocasiones formando parte de la fauna incrustante de muelles y barcos (Lewis <i>et al.</i> 2006, Bastida-Zavala <i>et al.</i> 2016, 2017); asimismo, <i>S. minutus</i> tiene pocas setas del collar y, en ocasiones, carece por completo de ellas (Bastida-Zavala 2008, Bastida-Zavala <i>et al.</i> 2017).
<i>Pomatostegus stellatus</i> (Abildgaard, 1789)	Balboa e islas Taboga y Coiba, Panamá (Monro 1933); Arena Bank, Baja California Sur (Treadwell 1937); arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur (Fauvel 1943); isla Curichichi, Colombia (Laverde-Castillo 1988); arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur (Bastida-Zavala 1995); Tangolunda y La Entrega, Oaxaca (Gómez <i>et al.</i> 1997); isla de Coiba, Panamá (López-García <i>et al.</i> 1997); Baja California Sur (Bastida-Zavala 2008)	Localidad tipo: Antillas. Esta especie fue frecuentemente registrada en el POT; sin embargo, casi todos los registros se pueden asignar a <i>P. kroyeri</i> , la única especie de este género descrita para el POT (Sánchez-Ovando, obs. pers.). Sin embargo, el ejemplar de Treadwell (1937: 157) fue recolectado a 90 m, aunque su ejemplar estaba muy dañado, habiendo perdido el opérculo, por lo que este registro es dudoso en cuanto a que sea de este género.
<i>Protis sombreroana non</i> (McIntosh, 1885), <i>sensu</i> Treadwell (1924)	Expedición Barbados-Antigua, Antillas Menores (Treadwell 1924)	Localidad tipo: Antillas Menores. Treadwell (1924: 22) parecía haber encontrado la especie de McIntosh (1885), quien describió a <i>Serpula sombreroana</i> sin opérculo; sin embargo, el ejemplar de Treadwell es diferente por la forma de los uncinos torácicos y por carecer de setas del collar, por lo que Treadwell (1924) la transfirió al género <i>Protis</i> , la cual, se caracteriza por presentar setas del collar de tipo "aleta y limbo". Por tal razón esta especie de Treadwell tiene el estatus de <i>taxon inquirendum</i> .
<i>Protula longisetoides</i> Rioja, 1942a; <i>Subprotula longiseta</i> Bush, 1910; <i>Vermiliopsis longiseta</i> (Bush, 1910)	Bermudas (Bush 1910)	Localidad tipo: Bermudas. Rioja (1942a: 134), propuso que <i>Subprotula longiseta</i> Bush, 1910, es un taxón que debe transferirse al género <i>Protula</i> ; sin embargo, la combinación ya estaba previamente ocupada por <i>P. longiseta</i> Schmarda, 1861 y, como esta última tiene prioridad, propuso el nombre de <i>P. longisetoides</i> . No obstante, ten Hove & Kupriyanova (2009: 102) consideraron tentativamente que la especie de Bush (1910) en realidad debería ser transferida a <i>Vermiliopsis</i> ; aunque Bush (1910) indicó que sus nueve ejemplares no tenían opérculo. En WoRMS (2021) se mantiene con el estatus de <i>taxon inquirendum</i> .
<i>P. tubularia</i> (Montagu, 1803)	Puerto Refugio, Baja California (Steinbeck & Ricketts 1941); Acapulco, Guerrero (Rioja 1942a) y Puerto Refugio, Baja California (Rioja 1963), 110 m	Localidad tipo: Devon, Inglaterra. Los registros con este nombre, de aguas someras en el POT, muy posiblemente pertenecen a <i>P. balboensis</i> ; sin embargo, el registro de Rioja (1963: 220–222) posiblemente se trate de otra especie del Pacífico, aunque es muy poco probable que se trate de <i>P. tubularia</i> . En cualquier caso, este género es muy problemático y amerita una profunda revisión (ten Hove & Kupriyanova 2009).

Taxón	Registros	Comentario
<i>Pseudovermilia conchata</i> ten Hove, 1975	Bahía de La Paz (Bastida-Zavala 1993); Puerto Escondido, Baja California Sur (de León-González <i>et al.</i> 1993), 30 m, sobre <i>Spondylus princeps</i> ; costa de Oaxaca (Gómez <i>et al.</i> 1997); golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999)	Localidad tipo: California. Es posible que su distribución se extienda también a las aguas sublitorales o batiales de la costa occidental de Baja California. Sin embargo, muchos registros litorales y sublitorales de <i>P. conchata</i> en el Pacífico mexicano (<i>e.g.</i> , Bastida-Zavala 1993, de León-González <i>et al.</i> 1993) son en realidad <i>P. occidentalis</i> o alguna especie de <i>Vermiliopsis</i> . Otros registros (<i>e.g.</i> , Gómez <i>et al.</i> 1997, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1999) aún deben ser confirmados. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>P. pileum</i> Bush, 1907	Bermudas (Bush 1907)	Localidad tipo: Bermudas. Ten Hove (1975: 60–61) revisó el ejemplar tipo y adicionales de <i>P. pileum</i> , y los sinonimizó con <i>P. occidentalis</i> .
<i>Salmacina dysteri</i> (Huxley, 1855)	Veracruz (Rioja 1946); bahías de San Francisquito y Los Ángeles, Baja California (Steinbeck & Ricketts 1941), intermareal; golfo de México (Hartman 1954, Perkins & Savage 1975)	Localidad tipo: Carmarthen Bay, Gales. Las diferencias entre las distintas especies de <i>Salmacina</i> son muy sutiles (Nogueira & ten Hove 2000); sin embargo, <i>S. dysteri</i> no debe seguirse registrando en las aguas tropicales de América, ya que es una especie del norte de Europa. Los registros en el golfo de México pueden pertenecer a cualquiera de las otras tres especies descritas para la región: <i>S. amphidentata</i> , <i>S. ceciliae</i> o <i>S. huxleyi</i> ; mientras que los registros del POT pueden asignarse a <i>S. tribranchiata</i> .
<i>S. incrustans</i> Claparède, 1870	Arrecifes de Veracruz (Rioja 1959); bahía de Batabanó, Cuba (Rullier 1974); golfo de México y Caribe (Perkins & Savage 1975); Colombia (Laverde-Castillo & Rodríguez Gómez 1987)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Mismos comentarios que para <i>S. dysteri</i> . <i>Salmacina incrustans</i> no debe seguirse registrando en las aguas tropicales de América, toda vez que es una especie descrita del Mediterráneo. Del mismo modo, los registros en el golfo de México y mar Caribe pueden pertenecer a cualquiera de las otras tres especies descritas para la región.
<i>Schizocraspedon</i> sp.	Ecuador-Perú (Maurer & Williams 1988), batial o abisal; Costa Rica (Maurer <i>et al.</i> 1988), 14 m	Localidad tipo de <i>S. furcifera</i> (Grube, 1878): Bohol, Filipinas. Bush (1905: 225) estableció el género <i>Schizocraspedon</i> para la especie de Grube (1878); sin embargo, Bastida-Zavala & ten Hove (2002: 105) la reasignaron a <i>Hydroides</i> . Maurer & Williams (1988: 692) incluyeron a <i>Schizocraspedon</i> sp. en su trabajo sobre poliquetos de aguas profundas (batial y abisal), entre Ecuador y Perú; mientras que Maurer <i>et al.</i> (1988: 48) la encontraron en el sublitoral del golfo de Nicoya, subsistiendo el registro hasta el listado de Dean (2004: 165); sin embargo, los ejemplares de Costa Rica fueron revisados por el primer autor (JRBZ) y corresponden a dos especies distintas: <i>Hydroides recurvoispina</i> e <i>H. humilis</i> . El registro de aguas profundas seguramente se trata de otra especie.
<i>Serpula concharum</i> Langerhans, 1880	Sur de Salvador de Bahía, Brasil (Rullier & Amoureux 1979), 33 m	Localidad tipo: Isla Madeira, Atlántico oriental. Es una especie que se ha registrado en el Atlántico español y el Mediterráneo (Rioja 1931, Zibrowius 1968, Bianchi 1981). Es poco probable que esta especie se encuentre en las costas de Brasil, pero se mantiene en la clave por precaución.
<i>S. vermicularis</i> Linnaeus, 1767	Florida (Rullier 1974), 5 m	Localidad tipo: Europa occidental. Actualmente se considera que <i>S. vermicularis</i> es una especie restringida a aguas templado-frías del Atlántico norte y Mediterráneo (ten Hove & Kupriyanova 2009, Bastida-Zavala 2012).

Taxón	Registros	Comentario
<i>Spirobranchus caeruleus</i> (Schmarda, 1861)	Isla Marigalante, Antillas Menores (Fauvel 1953), 30 m; arrecifes de Veracruz (Rioja 1958), sobre conchas, algas y madreporarios; Guaymas, Sonora, Mazatlán, Sinaloa y Zihuatanejo, Guerrero (Rioja 1963)	Localidad tipo: Nueva Zelanda y Cabo de Buena Esperanza, Sudáfrica. Este taxón, descrito originalmente en el género <i>Placostegus</i> , ha sido muy confundido debido a la brevedad de la descripción de Schmarda (1861: 29–30) y por haberlo registrado en dos regiones muy distantes. Tiene el estatus de <i>taxon inquirendum</i> ya que, de acuerdo a Day (1973: 131), los ejemplares de Sudáfrica se podrían atribuir a <i>S. kraussii</i> , mientras que los de Nueva Zelanda, de acuerdo a WoRMS (2021) pertenecerían a otra especie, <i>S. cariniferus</i> . Asimismo, se considera que los registros de <i>S. caeruleus</i> en el Atlántico americano deberían ser <i>S. americanus</i> (WoRMS 2021) Rioja (1958: 296; 1963: 220) sinonimizó a <i>S. minutus</i> con <i>S. caeruleus</i> ; no obstante, <i>S. minutus</i> difiere de <i>S. caeruleus</i> en el patrón de coloración del opérculo y la forma de la sección distal del mismo, por lo que <i>S. minutus</i> se mantiene como una especie válida, la cual debido a que puede formar parte de la fauna incrustante de barcos, se ha registrado en las costas tropicales del Pacífico y Atlántico de América (Bastida-Zavala <i>et al.</i> 2016, 2017).
<i>S. crosslandi</i> (Pixell, 1913)	Topolobampo y Navachiste, Sinaloa (Rioja 1947b), incrustantes; arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur (Bastida-Zavala 1995), 17 m	Localidad tipo: Ras Shangani y Chwaka, Tanzania. Rioja (1947b: 215–221) y Bastida-Zavala (1995: 25), indican que la especie de Pixell (1913) fue descrita del mar Rojo, cuando en realidad fue de Tanzania. <i>Spirobranchus crosslandi</i> fue sinonimizada con <i>S. kraussii</i> (Hartman 1959); sin embargo, un trabajo reciente, incluyendo análisis moleculares, indica que <i>S. kraussii</i> se restringe a aguas templado-frías de Sudáfrica y el sur de Mozambique (Simon <i>et al.</i> 2019), por lo que cabría esperar se valide el nombre de la especie de Pixell (1913) para África oriental tropical. Un posterior análisis del ejemplar de Cabo Pulmo indica que se trata de <i>S. minutus</i> (Bastida-Zavala 2008); sin embargo, los ejemplares de Rioja (1947b) están perdidos y, a partir de su descripción, podría considerarse como una especie indescrita. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>S. cf. gaymardi sensu</i> Bastida-Zavala (2008)	Baja California, Colima y Oaxaca (Bastida-Zavala 2008), 0–10 m	Después de la revisión de los mismos ejemplares, Sánchez-Ovando <i>et al.</i> (en prep. b) consideraron que se trata de una posible nueva especie cercana al complejo <i>Spirobranchus corniculatus</i> .
<i>S. giganteus</i> (Pallas, 1766)	Islas Taboga y Perlas, Panamá; isla Gorgona, Colombia; islas Galápagos, Ecuador (Monro 1933); arrecife de Cabo Pulmo y La Paz, Baja California Sur (Fauvel 1943); Baja California Sur, Sinaloa y Guerrero (Rioja 1963); arrecife de Cabo Pulmo, Baja California Sur (Bastida-Zavala 1995); Cacaluta, Oaxaca (Gómez <i>et al.</i> 1997); isla de Coiba, Panamá (López-García <i>et al.</i> 1997)	Localidad tipo: Antillas. Esta especie fue frecuentemente registrada en el POT; sin embargo, los registros pueden pertenecer a dos especies distintas, descritas de la región: <i>S. incrassatus</i> y <i>S. cf. corniculatus</i> .
<i>S. quadricornis</i> (Grube, 1878)	Isla Santa Catalina, Baja California Sur (Hernández-Alcántara <i>et al.</i> 2003)	Localidad tipo: Ubay, Filipinas. Hernández-Alcántara <i>et al.</i> (2003: 9) incluyeron el registro de Treadwell (1914) de <i>S. quadricornis</i> de la isla Santa Catalina, Baja California Sur; sin embargo, fue un error, ya que el registro de Treadwell (1914) corresponde a Avalon, en la isla Santa Catalina, en el sur de California, y sus ejemplares posiblemente pertenecen a <i>S. spinosus</i> (Bastida-Zavala <i>et al.</i> 2016).

Taxón	Registros	Comentario
<i>S. tetraceros</i> (Schmarda, 1861)	Islas de Curazao, Granada y Española, Antillas, así como en el POT (ten Hove 1970); Caribe colombiano (Laverde-Castillo & Rodríguez-Gómez 1987); sur de Brasil (Rodrigues <i>et al.</i> 2020)	Localidad tipo: Nueva Gales del Sur, Australia. <i>Spirobranchus dendropoma</i> , descrito para la isla Santo Tomás, fue sinonimizado con <i>S. tetraceros</i> por ten Hove (1970: 3), aunque posteriormente <i>S. dendropoma</i> fue considerada como una especie válida por Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000: 821–823). <i>Spirobranchus tetraceros</i> se considera parte de un complejo de especies (ten Hove & Kupriyanova 2009). Los ejemplares del sur de Brasil, registrados como <i>S. tetraceros</i> , tienen varias diferencias con <i>S. dendropoma</i> , por lo que podría tratarse de una especie distinta.
<i>S. triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	Bermudas (Jones <i>et al.</i> 1986)	Localidad tipo: Mar del Norte. Es poco probable que los registros en el Atlántico occidental tropical de <i>S. triqueter</i> (como <i>Pomatoceros</i>) sean correctos. Cuando menos el registro de Jones <i>et al.</i> (1986) para Bermudas en realidad se trata de <i>S. polycerus</i> (ten Hove, com. pers. 1999).
<i>Vermiliopsis cornuta</i> Rioja, 1948	La Paz, Baja California Sur (Rioja 1948)	Localidad tipo: La Paz, Baja California Sur. Fue considerado un sinónimo menor de <i>Pseudovermilia occidentalis</i> por ten Hove (1975: 59).
<i>V. glandigera</i> Gravier, 1906	Isla Coiba (Monro 1933), 9 m	Localidad tipo: Yibuti, mar Rojo. <i>Vermiliopsis glandigera</i> junto con <i>V. infundibulum</i> forman un gran complejo de especies (ten Hove & Kupriyanova 2009); sin embargo, para el POT se describió a <i>V. multiannulata</i> , un nombre disponible para la región en espera de la revisión de este género.
<i>V. infundibulum</i> (Philippi, 1844)	Isla Marigalante, Antillas Menores (Fauvel 1953), 30–80 m	Localidad tipo: Mar Mediterráneo. Mismo comentario de la especie anterior. Para el mar Caribe se describió a <i>V. annulata</i> , un nombre que engloba cuando menos dos especies distintas (ten Hove & Kupriyanova 2009).
<i>V. multiannulata</i> (Moore, 1923)	Acapulco, Guerrero (Rioja 1941b); Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942a); Zihuatanejo (Guerrero), Puerto Vallarta (Jalisco), Topolobampo (Sinaloa) y Guaymas (Sonora) (Rioja 1963)	Localidad tipo: Faro de Point Pinos, California. Después de revisar el material tipo, ten Hove (1975: 70) indicó que solo el holotipo pertenece a <i>V. multiannulata</i> , mientras que los cotipos son <i>Pseudovermilia conchata</i> . Rioja (1941b: 734, 1942a: 130, 1963: 220) registró a <i>V. multiannulata</i> en varias localidades del Pacífico mexicano, registros que Bastida-Zavala (2008: 54) consideró que pertenecerían a <i>P. occidentalis</i> , aunque los ejemplares revisados por Rioja están perdidos. No obstante, cuando menos los ejemplares de Acapulco (Rioja 1941b: 734, lám. 9, figs. 29–36) si se ajustan a la descripción de <i>V. multiannulata</i> . Por lo anterior, esta especie se mantiene en la clave como una especie válida, aunque se requiere una revisión profunda del género.
Spirorbinae		
<i>Bushiella (Jugaria) granulata</i> (Linnaeus, 1767)	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942b)	Localidad tipo: Groenlandia. Rioja (1942b: 139) registró esta especie como <i>Spirorbis (Pileolaria) granulatum</i> ; sin embargo, es poco probable que esta especie del Ártico se encuentre en el POT; pero se mantiene en la clave por precaución.
<i>B. (J.) quadrangularis</i> (Stimpson, 1854)	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Knight-Jones <i>et al.</i> 1979)	Localidad tipo: Boca de Fundy Bay, New Brunswick, Canadá. Knight-Jones <i>et al.</i> 1979: 443), consideraron que el registro de Rioja (1942b), como <i>Spirorbis (Pileolaria) granulatum</i> , es en realidad esta especie; sin embargo, es poco probable que la misma especie del Atlántico canadiense se encuentre en las aguas cálidas del POT. Se mantiene en la clave por precaución.

Taxón	Registros	Comentario
<i>Circeis armoricana</i> Saint-Joseph, 1894	Acapulco (Guerrero) y Mazatlán (Sinaloa) (Rioja 1942b); Guaymas (Sonora), isla de la Asunción y La Paz (Baja California Sur) y Acapulco (Guerrero) (Rioja 1963)	Localidad tipo: Dinard, Bretaña, Francia. Rioja (1942b: 147 y 1963: 225), registró este taxón como <i>Spirorbis</i> (<i>Circeis</i>) <i>spirillum</i> y <i>S. (Dexiospira) spirillum</i> , respectivamente; en ambos casos indicando que se trataba de la variación <i>armoricanus</i> . Posteriormente, Knight-Jones <i>et al.</i> (1979: 427–428) sinonimizaron estos registros con <i>Circeis armoricana</i> . Recientemente, Rzhavsky <i>et al.</i> (2018) consideraron que <i>C. armoricana</i> y <i>C. spirillum</i> son especies válidas, separables por la forma de crecimiento del tubo y con una distribución restringida al océano Ártico, incluyendo a Alaska y el norte de Europa, por lo que es poco probable que, cualquiera de ambos taxones, se encuentren en aguas tropicales del Pacífico mexicano. No obstante, se mantienen en la clave por precaución.
<i>C. spirillum</i> (Linnaeus, 1758)	Islas Verde y Santiaguillo, Veracruz (Rioja 1958)	Localidad tipo: Atlántico europeo. Es poco probable que esta especie del Atlántico europeo se encuentre en el golfo de México, por ello el registro de Rioja (1958: 298) se considera cuestionable (ver especie previa), pero se mantiene en la clave por precaución.
<i>Dexiospira corrugatus</i> (Montagu, 1803)	Rada del Instituto de Oceanología, Cuba (Ibarzábal 1986), 2 m	Localidad tipo: Milton, Inglaterra. Bastida-Zavala & Salazar-Vallejo (2000b: 844) revisaron el mismo ejemplar registrado por Ibarzábal (1986: 16), el cual tenía un tubo espiralado de manera irregular, pero muy grande para ser de espirórbino; el ejemplar se determinó como <i>Hydroides bispinosa</i> .
<i>Janua heterostropha</i> (Montagu, 1803)	Islas Galápagos (Bailey & Harris 1968); La Paz, Baja California Sur (Knight-Jones <i>et al.</i> 1979)	Localidad tipo: Reino Unido. Los registros de esta especie en el POT fueron con el nombre de <i>J. pagenstecheri</i> (Quatrefages, 1866), o bien de <i>Spirorbis pusilloides</i> Bush, 1905, descritas de Francia; ambas fueron sinonimizadas con <i>J. heterostropha</i> por Rzhavsky <i>et al.</i> (2014: 92). En vista de que su distribución es el norte de Europa y el océano Ártico, sus registros en el POT son cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>Leodora knightjonesi</i> (de Silva, 1965)	Antillas Menores y Puerto Rico (Bailey 1970)	Localidad tipo: Sri Lanka, océano Índico. Los registros de este taxón en el Caribe son muy cuestionables (Bailey 1970: 62–69), toda vez que la distribución nativa de la especie está al norte del océano Índico. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>Neodexiospira foraminosa</i> (Bush <i>in</i> Moore & Bush, 1904)	Bermudas (Bush 1905, como <i>Spirorbis formosus</i>)	Localidad tipo: Honshu, Japón. Al parecer hay una fuerte confusión con las localidades tipo y sinonimias. <i>Neodexiospira foraminosa</i> fue descrita de Japón, toda vez que Bush (<i>in</i> Moore & Bush, 1904: 177) indicó claramente que los ejemplares provienen de la estación 3,730 del Albatross, a 62 m; sin embargo, WoRMS (2021) indican que su localidad tipo es Bermudas; en tanto, Bush (1905: 251–252) complementó la descripción de <i>N. foraminosa</i> , además de describir a <i>N. formosa</i> , esta sí de Bermudas y la corriente del Golfo. Posteriormente, Bailey (1970: 75) consideró que algunas figuras de la descripción de Bush (1905) corresponderían a <i>N. steueri</i> , descrita para el golfo de Suez. Por precaución se mantendrán en la clave a <i>N. formosa</i> y <i>N. steueri</i> , no así <i>N. foraminosa</i> , que formalmente no ha sido registrada en América tropical.
<i>N. pseudocorrugata</i> (Bush, 1905)	Antillas Menores, Puerto Rico y Florida (Bailey 1970); isla Coiba, Panamá (López-García <i>et al.</i> 1997)	Localidad tipo: Italia. Bush (1905: 250) estableció este nombre nuevo para los registros de <i>Spirorbis corrugatus</i> (no Montagu) realizados por Caullery & Mesnil (1897) para Italia. Los registros para Florida y mar Caribe y la isla Coiba, en Panamá, se consideran cuestionables, pero se mantiene en la clave por precaución.

Taxón	Registros	Comentario
<i>N. steueri</i> (Sterzinger, 1909)	Antillas Menores y Puerto Rico (Bailey 1970)	Localidad tipo: Golfo de Suez. Los registros para el mar Caribe (Bailey 1970), se consideran cuestionables, ya que es poco probable que esta especie del mar Rojo se encuentre en el Caribe. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>Pileolaria militaris</i> Claparède, 1868	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942b)	Localidad tipo: Golfo de Nápoles, Italia. Es poco probable que los registros de Rioja (1942b: 139–142) pertenezcan a la especie del Mediterráneo; de hecho, Rioja (1942b: 142) mencionó diferencias en el opérculo de sus ejemplares comparados con los de España. Por su parte, Bailey (1970: 70–72) consideró posible que los ejemplares de Rioja (1942b) sean en realidad <i>P. quasimilitaris</i> , descrita por ella para las Antillas; sin embargo, es poco probable que esta última especie tenga una distribución anfiamericana. En cualquier caso, se mantiene en la clave por precaución.
<i>P. morchi</i> (Levinsen, 1884)	Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942b); isla Espíritu Santo, Baja California Sur (Rioja 1963)	Localidad tipo: Mar del Norte. Es poco probable que esta especie, registrada como <i>Spirorbis morchi</i> , del norte de Europa se encuentre en el POT, por lo que los registros de Rioja (1942b: 142–143, 1963: 222) se consideran cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>P. rosepigmentata</i> (Uchida, 1971)	Florida (Perkins 1998)	Localidad tipo: Hokkaido, Japón. Esta especie japonesa es poco probable que se encuentre en el golfo de México; sin embargo, Knight-Jones <i>et al.</i> (1975b) la registraron sobre frondas de <i>Sargassum muticum</i> en Portsmouth, Inglaterra, aunque sólo se trataba de ejemplares juveniles que fueron similares a la especie japonesa.
<i>Protolaeospira racemosa</i> Pixell, 1912	Ensenada, Baja California, e isla de la Asunción, Baja California Sur (Rioja 1963)	Localidad tipo: Isla de Vancouver, Canadá. Knight-Jones <i>et al.</i> (1979: 450) sinonimizaron la especie de Pixell con <i>P. (Protolaeospira) eximia</i> , descrita de California.
<i>Simplaria pseudomilitaris</i> (Thiriôt-Quiévreux, 1965)	Islas de las Perlas, Panamá, y varias localidades de Costa Rica (Knight-Jones <i>et al.</i> 1979)	Localidad tipo: Tolón, Francia, y ha sido registrada por todo el mundo (Knight-Jones <i>et al.</i> 1979). Los registros para el POT son cuestionables, pero se mantiene en la clave por precaución.
<i>Spirorbis (Laeospira) borealis</i> Daudin, 1800	Guaymas, Sonora, y Topolobampo y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1963)	Localidad tipo: Francia. De acuerdo a Rzhavsky <i>et al.</i> (2018), esta especie se considera un sinónimo menor de <i>S. (Spirorbis) spirobis</i> (Linnaeus, 1758). Es poco probable que este último taxón, que se distribuye en el norte de Europa y el océano Ártico, se encuentre por igual en aguas tropicales del Pacífico oriental.
<i>S. claparedei</i> (Caullery & Mesnil, 1897)	Islas Santa Cruz, Marchena, Rábida (Jarvis), Santiago (James) y Pinzón (Duncan), Galápagos (Bailey & Harris 1968)	Localidad tipo: Cabo de Hornos, Chile. Es poco probable que una especie de aguas frías se encuentre en las islas Galápagos, por lo que se consideran cuestionables los registros de Bailey & Harris (1968: 167). Asimismo, este taxón no está incluido en la base de datos de WoRMS (2021). Se mantiene en la clave por precaución.

Taxón	Registros	Comentario
<i>S. (Janua) corrugatus</i> Caullery & Mesnil, 1897	Antillas y Florida (Bailey 1970)	Localidad tipo: Milton, Inglaterra (de <i>S. corrugatus</i> Montagu, 1803). Al parecer, Bailey (1970: 72) se equivocó al darle la autoría de la especie, como <i>S. (Janua) corrugatus</i> , a Caullery & Mesnil (1897); pero antes Bush (1905) cambió el nombre al taxón de Caullery & Mesnil (1897), como <i>S. pseudocorrugatus</i> Bush, 1905 (ver <i>Neodexiospira pseudocorrugata</i> en esta tabla). En tanto, <i>S. corrugatus</i> tiene un complejo historial de sinonimias y ubicación en distintos géneros y de hecho aparece en dos ocasiones en WoRMS (2021), en una como especie válida y en otra como sinónimo de <i>S. (Spirorbis) rupestris</i> Gee & Knight-Jones, 1962. En cualquiera de los casos, tanto <i>S. corrugatus</i> como <i>Neodexiospira pseudocorrugata</i> , se describieron en el Atlántico europeo y es poco probable que se encuentren en Florida, el mar Caribe, o en el POT.
<i>S. variabilis</i> Bush, 1905	Acapulco, Guerrero (Rioja 1942b); isla Socorro (Rioja 1960)	Localidad tipo: Puerto de Sitka, Alaska. Es poco probable que esta especie nativa de las aguas frías de Alaska se encuentre en el POT, por lo que los registros de Rioja (1942b: 138–139, 1960: 256) se consideran cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>S. (Dexiospira) pusilloides</i> (Bush, 1905) o <i>S.</i> <i>(Janua) pusilloides</i> (Bush, 1905)	Acapulco, Guerrero (Rioja 1941b); Acapulco, Guerrero, y Mazatlán, Sinaloa (Rioja 1942b)	Localidad tipo: Arcachón, Francia. Fue sinonimizada con <i>Janua heterostropha</i> (Rzhavsky <i>et al.</i> 2014: 92). Es poco probable que esta especie del Atlántico europeo se encuentre en el POT, por ello los registros de Rioja (1941b: 739, 1942b: 151–152) se consideran cuestionables.
<i>S. (Spirorbis) bidentatus</i> Bailey & Harris, 1968	Islas Aruba y San Eustaquio, Caribe (Knight-Jones <i>et al.</i> 1979)	Localidad tipo: Bahía de la Academia, isla Santa Cruz, Galápagos. Es poco probable que esta especie del POT se encuentre en el Caribe o en las islas Canarias, por lo que los registros de Knight-Jones <i>et al.</i> (1979: 425), en estos sitios, son cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.
<i>Vinearia koehleri</i> (Caullery & Mesnil, 1897)	Islas de Curazao y Puerto Rico (Bailey 1970)	Localidad tipo: La Ciotat, cerca de Marsella, Francia. Es poco probable que esta especie del Mediterráneo, que ha sido registrada en los tres océanos tropicales (Knight-Jones & Fordy 1979), se encuentre en el Caribe, por lo que los registros de Bailey (1970: 69–70) son cuestionables. Se mantiene en la clave por precaución.

51. Siboglinidae Caullery, 1914

María Ana Tovar-Hernández¹ & Sergio I. Salazar-Vallejo²

1) Laboratorio de Biosistemática, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León
maria_ana_tovar@yahoo.com

2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Siboglinidae integra a un particular grupo de poliquetos tubícolas conocidos previamente como pogonóforos (frenulados y vestimentíferos) que dependen de bacterias simbiosis internas para su nutrición (Fig. 1). Estos animales son organismos marinos bentónicos que se distribuyen en todas las profundidades marinas. En Florida se ha reportado una especie a 24 m de profundidad (Southward & Cutler 1986), mientras que en la zona hadal de la trinchera Izu-Bonin en Japón se tiene el registro a mayor profundidad de un siboglínido: 9735 m (Ivanov 1957). Son buenos representantes de las comunidades de ventilas hidrotermales, manantiales fríos y en huesos de ballenas y otros vertebrados en descomposición.

La historia de la familia se remonta a la revisión de los materiales recolectados durante la expedición holandesa de la Siboga, realizada en Indonesia, que permitió a Maurice Caullery reconocer un novedoso patrón morfológico en un gusano muy largo y muy delgado, sin boca y sin tubo digestivo, por lo que propuso el género *Siboglinum* y la familia Siboglinidae (Caullery, 1914), aunque la breve nota original requirió treinta años para ser extendida cabalmente en una monografía con la descripción formal de la primera especie de dicho género, *Siboglinum weberi* (Caullery 1944).

Antes de la publicación de dicha monografía, Uschakov (1933) describió *Lamellisabella zachsi*, quien la consideró como miembro de los Sabellidae y a la que emplazó en una nueva subfamilia (Lamellisabellinae). Johansson había terminado una monografía que incluyó a los sabélidos y en un par de notas (Johansson 1937, 1939) rechazó la afinidad propuesta por Uschakov y formó una nueva clase a la que denominó Pogonophora en la que incluyó a *Lamellisabella*, y a la que Ivanov (1951) agregó

Siboglinum. Ivanov no pudo notar, por la publicación casi simultánea en los estándares de esa época, que Pearse (1949 cit. Hartman 1954) había propuesto que el grupo fuera reconocido como un nuevo phylum, y junto con Petrunkevitch, propusieron otro nombre para el filo, Brachiata (Ivanov & Petrunkevitch 1955). Luego, en la monografía del grupo (Ivanov 1963), la tabla de contenido lo reconoce como clase Pogonophora Johansson, 1937 mientras que en el contenido se indica como Phylum Pogonophora Beklemishev, 1944.

La extrema delgadez del cuerpo, combinada con la falta de tubo digestivo y el desconocimiento de la región posterior, complicó mucho la comprensión e interpretación del cuerpo de los pogonóforos y por ello sus afinidades fueron tan inestables. Hartman (1954) consideró que los géneros entonces conocidos podrían asimilarse a varias familias de poliquetos, tales como los sabélidos (*Lamellisabella*, *Spirobrachia* Ivanov, 1952), a los terebélidos (*Birsteinia* Ivanov, 1952, *Polybrachia* Ivanov, 1952), o a los anfarétidos (*Heptabrachia* Ivanov, 1952). Los ríftinos o vestimentíferos (*Lamellibrachia* Webb, 1969) no fueron conocidos sino hasta fines de los 1960.

Esta reflexión sobre las afinidades con los anélidos no fue seguida y el grupo fue considerado inicialmente como deuterostomado (Ivanov 1963). Casi al mismo tiempo, Webb (1964) describió la región posterior como segmentada y provista con setas; esta parte conocida ahora como opistosoma es frágil y suele romperse con facilidad, lo que explica que en las décadas anteriores fue omitida en las descripciones. Webb (1969) describió *Lamellibrachia barhami* para aguas profundas del sur de California y la ubicó en un nuevo taxón: Vestimentifera, dentro de Pogonophora. Se trata de un animal con una corona, un opérculo y dos pliegues o alas laterales prominentes que se conoce como vestimento. Nørrevang (1970) confirmó que

los animales presentan un cordón nervioso ventral y desde entonces la familia es considerada dentro de la división de los protostomados. Más tarde, con el descubrimiento y exploración de las ventilas hidrotermales en las Galápagos, Jones (1981) describió *Riftia pachyptila*, una especie que alcanza tallas mayores a 1.5 m y en 1985, elevó Vestimentifera a nivel de filo y proporcionó una clasificación completa para estos organismos.

Como era de esperar, la falta de tubo digestivo en las especies del grupo llamó mucho la atención. Por ello, hubo varios estudios tempranos acerca de los mecanismos para incorporar compuestos orgánicos disueltos en el agua (Southward & Southward 1968, 1980). Estudios posteriores mostraron que en el interior del cuerpo de los siboglínidos había una estructura ricamente irrigada con abundancia de bacterias quimioautotróficas; dicha estructura fue denominada originalmente como región con bacteriocitos (Southward 1982) y luego renombrada como trofosoma cuando se le ligó con la alimentación. Entonces, los siboglínidos combinan la incorporación de materia orgánica disuelta con los productos de la actividad bacteriana en el trofosoma; las bacterias mutualistas obtienen energía de compuestos de azufre en las ventilas hidrotermales, o de metano en los manantiales fríos. Debe resaltarse que los juveniles pueden presentar tubo digestivo (Southward 1988, Gardiner & Jones 1994) y a partir de los rudimentos del mismo se genera el trofosoma.

No obstante, *Osedax* es uno de los descubrimientos más interesantes de las últimas décadas porque carece de trofosoma. Se trata de un siboglínido diminuto con la región posterior del cuerpo arborescente, asociado comúnmente a huesos de ballena por su alto contenido en lípidos (Higgs *et al.* 2011). Fue descubierto en los restos de una ballena gris a 2891 m de profundidad en California (Rouse *et al.* 2004), aunque el rango batimétrico incluye aguas someras y se extiende entre los 15 m y los 3328 m de profundidad (Taboada *et al.* 2015, Shimabukuro & Sumida 2019). Hoy en día el género *Osedax* está compuesto por 27 especies (Eilertsen *et al.* 2020), siendo el único género de Polychaeta en el que todas sus especies tienen secuencias genéticas. *Osedax* también coloniza huesos de vaca sumergidos (Jones *et al.* 2008), tortugas, peces, aves y otros mamíferos

marinos (Rouse *et al.* 2018). Se han descrito varias especies para la Antártida (Glover *et al.* 2013, Amon *et al.* 2014) y una en el Ártico, en la latitud 73°N siendo el registro a mayor latitud (Eilertsen *et al.* 2020).

En lugar del trofosoma, *Osedax* adquirió un ovisaco posterior con un sistema ramificado muy vascularizado con apariencia de unas raíces. El interior del ovisaco, además de tener los ovarios, aloja bacterias del orden Oceanospirillales, cuya característica principal es la degradación heterotrófica de compuestos orgánicos complejos. El sistema de rizoides penetra en los huesos de las ballenas por disolución ácida (Tresguerres *et al.* 2013) y con la ayuda de las bacterias degradan las reservas de lípidos y proteínas de los huesos, algo que se ha documentado también para algunas especies de *Lamellibrachia* (Dattagupta *et al.* 2006). Esto ha sido demostrado con transcriptómica y expresión de varios genes de proteinasas y transportadores (Miyamoto *et al.* 2017).

Los machos de *Osedax* son pedomórficos; es decir, conservan rasgos larvales, son enanos y viven dentro del tubo de las hembras (Rouse *et al.* 2004; Maderspacher 2015). El ovisaco, el sistema de rizoides y la degradación heterótrofa son únicos entre los metazoos y de ahí la relevancia del hallazgo. Una reducción extrema de los machos se muestra en la figura 2D.

A pesar de que *Osedax* fue encontrado originalmente en huesos de ballena gris de la bahía de Monterey, California, no existen registros en aguas mexicanas. Sin embargo, la distribución de estas ballenas abarca los mares de Okhotsk y Bering hasta el litoral occidental de la península de Baja California y el golfo de California (Mate *et al.* 2015), siendo las lagunas costeras las zonas de parto y crianza de estas ballenas, por lo que es altamente factible que las especies de *Osedax* descubiertas en California abarquen otras localidades del Pacífico oriental tropical.

Siboglinidae está conformada por 32 géneros y 178 especies (Pamungkas *et al.* 2019). Los estudios sobre la fauna de América tropical se pueden separar en los realizados en el Caribe, principalmente por Nielsen (1965), Southward (1966, 1968, 1972), Southward & Brattegard (1968) y por Gureeva (1981), y los realizados en el Pacífico oriental, que se deben principalmente a Kirkegaard

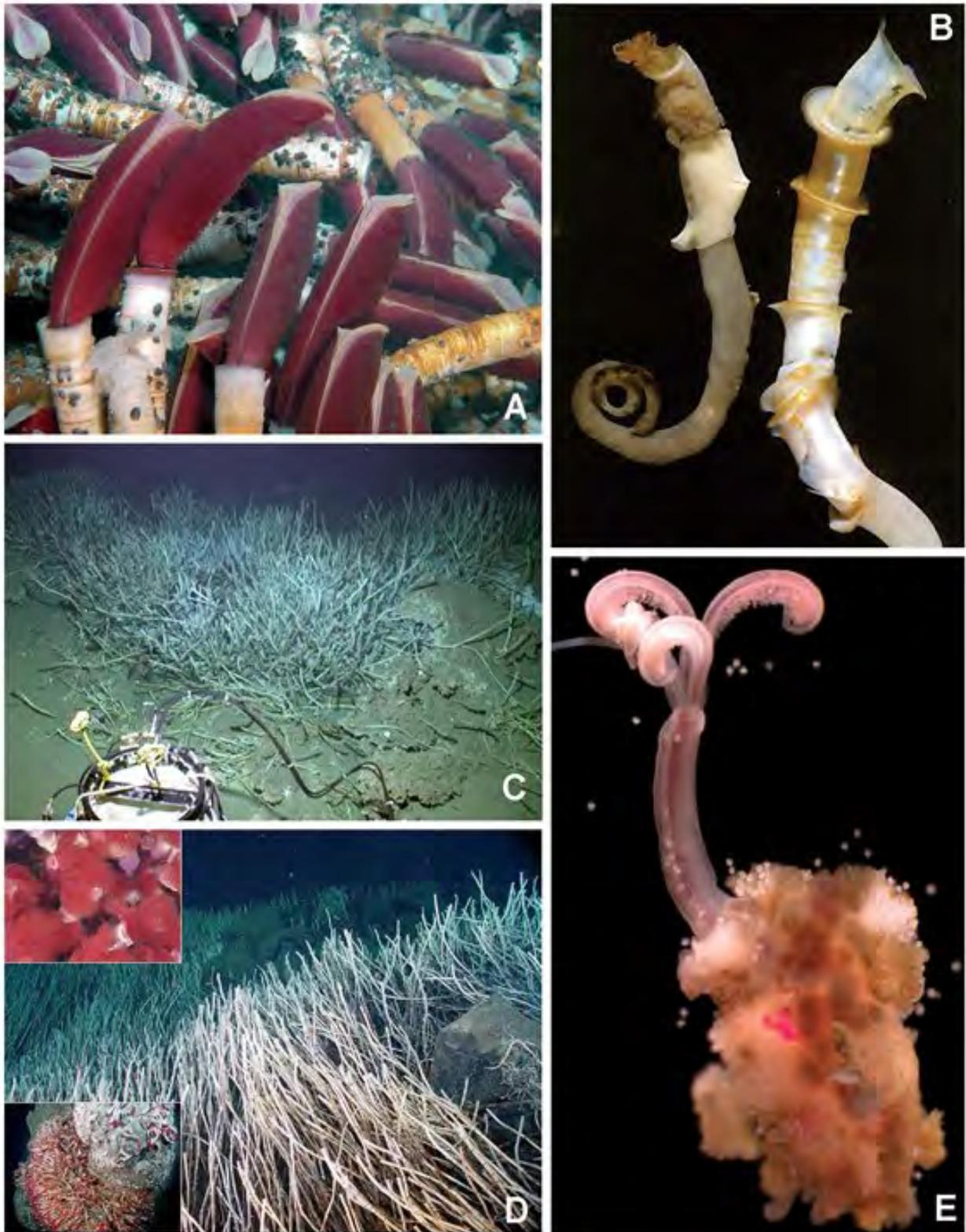


Figura 1. Representantes de Siboglinidae. A) *Riftia*, B) *Oasisia*, C) *Escarpia*, D) *Ridgeia*, E) *Osedax*. Todas de Deep-water chemosynthetic species (CoML ChEss Project). Creative commons license CC BY-NC 3.0.

(1956), Hartman (1961), Cutler (1965), Adegoke (1967) y Jones (1985), con lo que la lista ronda las 48 especies (38 en el golfo de México y Caribe, nueve en el Pacífico oriental tropical y uno en la costa occidental de la península de Baja California), por lo que nuestros mares tendrían un 27% de la fauna mundial del grupo descrita hasta la fecha. A 10 años de la publicación de la primera edición de este libro (Tovar-Hernández & Salazar-Vallejo 2009), ha habido un incremento en el número de publicaciones sobre el grupo. A pesar de ello, sólo existen dos nuevos registros de siboglínidos para América tropical: el reporte de *Lamellibrachia barhami* Webb, 1969 y la descripción de *L. donwalshi* Mccowin & Rouse, 2018, ambos para Costa Rica (Mccowin & Rouse 2018).

Actualmente se trabaja en la descripción de un par de especies para el golfo de México y en el reporte de algunas especies californianas de *Osedax* en Costa Rica (Rouse, com. pers.), por lo que la cifra seguramente será incrementada. Además, se ha demostrado gran capacidad de dispersión entre los ambientes que ocupan (Vrijenhoek 2010, Cowart *et al.* 2013, Huang *et al.* 2016). Por ejemplo, Taboada *et al.* (2015) encontraron un mismo haplotipo para *Osedax deceptionensis* en dos islas separadas por 1,600 km (Decepción y Georgia del Sur); *Osedax rubiplumus* tiene una distribución transoceánica en California, Japón, la Antártida y en el océano Índico (Zhou *et al.* 2020); y la distribución de *Sclerolinum contortum* Smirnov, 2000 se ha confirmado en los dos polos y a lo largo del Atlántico (Eichinger *et al.* 2013, Georgieva *et al.* 2015).

Sistemática

Anélidos o independientes

La primera evidencia que agrupó un vestimentífero (*Lamellibrachia*) dentro de Annelida fue la de Kojima *et al.* (1993) con base en un estudio molecular. Bartolomaeus (1995) describió que la estructura de los uncinos de los pogonóforos y vestimentíferos era similar a los presentes en los terebélidos y sabélidos y sugirió su inclusión dentro de Annelida, hipótesis que se confirmó en la filogenia morfológica de Rouse & Fauchald (1995), en la que los pogonóforos y los vestimentíferos forman un clado bien definido dentro de los anélidos. Estos últimos autores

propusieron que ambos grupos podrían ser considerados como una sola familia, sugiriendo erróneamente que el nombre de la misma sería Lamellisabellidae. Poco después aplicaron el nombre original de Caullery, corrigieron dicha sugerencia a Siboglinidae y con base en una filogenia morfológica, demostraron que pogonóforos y vestimentíferos se agrupan dentro de un clado que incluye también a los sabélidos (Rouse & Fauchald 1997). Luego, las filogenias morfológicas de Rouse (2001) y Schulze (2003) confirmaban también la monofilia y la inclusión de Siboglinidae dentro de Annelida.

Por su parte, existen numerosos estudios moleculares con diferentes aproximaciones que también confirmaron la ubicación de Siboglinidae dentro de Annelida (Struck 2019): factor-1-alpha (McHugh 1997, Kojima 1998); citocromo oxidasa c subunidad I (Black *et al.* 1997, Glover *et al.* 2013), hemoglobinas (Negrisola *et al.* 2001, Bailly *et al.* 2002), 18S y 28S rRNA (Halanych *et al.* 1998, 2001, Bleidorn *et al.* 2003, Passamaneck & Halanych 2006, Struck *et al.* 2008), análisis de multigenes (Brown *et al.* 1999, Colgan *et al.* 2006, Rousset *et al.* 2007, Struck *et al.* 2007), genomas mitocondriales (Boore & Brown 2000, Jennings & Halanych 2005) y filogenómica (Dordel *et al.* 2010, Struck *et al.* 2011, 2015, Struck 2013, Weigert *et al.* 2014, Andrade *et al.* 2015, Li *et al.* 2016).

De este modo, después de ser considerados como dos filos independientes (Pogonophora y Vestimentifera), hoy comprenden una familia monofilética, Siboglinidae, dentro de Annelida. Esta reducción de los phyla Pogonophora y Vestimentifera a Siboglinidae, y su aceptación por casi todos los científicos interesados en el tema, la calificó Read (2019) como una de las deflaciones de rangos taxonómicos superiores más notorias en la historia de la biología.

Ubicación en Annelida

Mientras que todos los datos morfológicos y moleculares respaldan claramente la ubicación de Siboglinidae dentro de Annelida, su posición filogenética precisa dentro de Annelida es aún incierta. Bartolomaeus (1995) sugirió que Siboglinidae estaba más relacionado a Sabellidae que a Terebellidae debido a la posesión de un par de nefridios anteriores, pero éste es un carácter homoplástico y también está presente en

Acrocirridae, Cirratulidae, Flabelligeridae y Sternaspidae (Rouse & Fauchald 1997).

El análisis morfológico de Rouse & Fauchald (1997) ubicó a Siboglinidae, Sabellariidae, Sabellidae y Serpulidae en un sólo clado. Pero, los caracteres empleados, como la fusión del peristomio con el prostomio fueron reversibles u homoplásticos, por lo que el soporte de este clado es bastante débil.

Rousset *et al.* (2004) restringió su análisis morfológico a los taxones de Canalipalpata. En él, Siboglinidae resultó el grupo hermano de un clado que incluye a Terebellida y Oweniidae, mientras que el resto de los taxa de Sabellida formaron un grupo hermano de este clado. Por otro lado, en el análisis combinado de rRNA 18S y 28S de Rousset *et al.* (2004), Siboglinidae resultó ser más cercano a los owénidos que a los sabélidos. De acuerdo con estos autores, los caracteres morfológicos que apoyan esa posición son las setas que emergen de la pared del cuerpo en los segmentos posteriores y la presencia de un cordón nervioso intra-epidérmico, aunque por lo menos el último carácter es considerado homoplástico (Struck, 2019).

Luego, un análisis combinado (morfología y molecular) de Zrzavy *et al.* (2009) ubicó a Siboglinidae en diferentes posiciones, ya sea como grupo hermano de Clitellata o junto a Oweniidae.

Con base en filogenómica, Siboglinidae fue ubicada dentro de Sedentaria, pero con posición incierta dentro del grupo (Struck *et al.* 2011, Struck 2013, Andrade *et al.* 2015). Los últimos estudios de filogenómica ubicaron a Siboglinidae como grupo hermano de Cirratulidae dentro de Sedentaria (Weigert *et al.* 2014, Struck *et al.* 2015). Y con histología, Karaseva *et al.* (2020), sugirieron que el obturáculo de *Oasisia* es homólogo a los labios dorsales de Sabellidae.

Linajes

En Siboglinidae existe una tendencia a favor del uso de clados sobre el reconocimiento de subfamilias como categorías de clasificación linneanas. Esta corriente proviene de Rouse (2001), que eliminó el nombre de Pogonophora como nombre de taxón, pero retuvo los nombres Frenulata, Monilifera (establecido por Ivanov 1991 como una subclase) y Vestimentifera, pues éstos

fueron definidos de acuerdo con los principios de la taxonomía y los tres están contenidos dentro de Siboglinidae. El resto de los nombres, con la excepción de aquellos con el rango de género o especie, fueron considerados por Rouse (2001) como redundantes porque son taxones vacíos o representan ensamblajes para- o polifiléticos.

Así, de acuerdo con Rouse (1991), Monilifera (propuesto como subclase de Pogonophora por Ivanov 1991) está representado por especies con anillos de setas (uncinos) en el opistosoma, como en el holotipo de *Sclerolinum magdalenae* Southward, 1972. Vestimentifera incluye especies con un vestimento, como en el holotipo de *Riftia pachyptila*. Y Frenulata con especies con un anillo a mitad del tronco, como en el holotipo de *Siboglinum weberi* Caullery, 1914 (Rouse 1991).

Hoy en día, numerosos trabajos han optado por el uso de los clados Vestimentifera, Monilifera (*Sclerolinum*), *Osedax* y Frenulata (Hilário *et al.* 2011, Eichinger *et al.* 2013, Glover *et al.* 2013, Li *et al.* 2015), pero la ubicación de *Osedax* es aún motivo de controversia. Algunos trabajos infieren que *Osedax* es grupo hermano de Vestimentifera + *Sclerolinum* (Rouse *et al.* 2004, Glover *et al.* 2005, Pleijel *et al.* 2009, Li *et al.* 2015, 2016), mientras que otros sugieren que *Osedax* es más cercano a Frenulata (Glover *et al.* 2013, Rouse *et al.* 2015).

En otra vertiente, Southward *et al.* (2005) consideraron tres subclases (Frenulata o Perviata, Monilifera y Vestimentifera) y 13 familias (seis contienen sólo un género), aunque confundieron los niveles de familia (Siboglinidae) con clase (Pogonophora) al considerarlos equivalentes. Estos autores, caracterizaron también tres patrones morfológicos dependiendo del desarrollo del extremo anterior. Así, puede haber uno o muchos palpos provistos de pínulas (Siboglininae o Frenulata), sólo dos palpos lisos (Sclerolininae o Monilifera), o un par de lóbulos carnosos que llevan muchos tentáculos diminutos y un opérculo (Riftiinae o Vestimentifera). Si se considera que esta variación es equivalente a la que muestran los anfarétidos en el desarrollo de los tentáculos y las branquias, entonces estos patrones podrían incorporarse a la misma familia y ser consideradas como subfamilias. Bajo este razonamiento, en la versión previa de este capítulo (Tovar-Hernández

& Salazar-Vallejo 2009) se consideraron Sclerolininae, Siboglininae y Riftiinae como subfamilias (*Osedax* no fue incluido, pues las especies conocidas hasta entonces provenían de California, fuera del alcance geográfico de este libro). Por su parte, Smirnov (2008) usó Frenulata, Monilifera y Vestimentifera como subclases, y Sclerolinidae como familia. Karaseva *et al.* (2016) consideraron Vestimentifera como una subfamilia, compuesta por tres infrafamilias.

Se ha discutido mucho sobre el uso del Filocódigo *versus* la clasificación Linneana por lo que no profundizaremos aquí en ello (de Queiroz 2006, Kuntner & Agnarsson 2006, Fitzhugh 2010, de Araújo Costa *et al.* 2017). Sin embargo, en éste capítulo optamos por una posición ecléctica, proporcionando ambas clasificaciones al mismo nivel. Será el usuario del capítulo el que decida cuál de éstas usar.

Futuro

Se han realizado muchos estudios en detalle sobre los siboglínidos, incluyendo aspectos fisiológicos, reproductivos, ecológicos, ultraestructurales y de neuroanatomía, que junto con las frecuentes publicaciones sobre filogenia molecular, brindan la impresión de que hay mucha investigación en el grupo. Hay varias referencias disponibles para los interesados en profundizar en la familia (Hilário *et al.* 2011, Bright *et al.* 2015, Sherlock *et al.* 2015, Alfaro-Lucas *et al.* 2017). Aunque en nuestra región no se hayan generado colecciones importantes de siboglínidos, hay abundante material disponible en varias instituciones de los Estados Unidos, Rusia, e Inglaterra, no sólo de América tropical, sino de todo el mundo. Es importante hacer notar, que ningún latinoamericano encabeza o lidera los estudios de siboglínidos y tampoco hay colegas especializándose en la taxonomía de la familia, por lo que este vacío podría ser una buena oportunidad de estudio, especialización y trabajo para las futuras generaciones de poliquetólogos latinoamericanos.

Morfología

Polaridad. La falta del tubo digestivo ha complicado el definir la polaridad dorso-ventral en los siboglínidos. Hay cierto consenso en que el cerebro está reducido y desplazado ventralmente, por lo que la protuberancia (también llamado

lóbulo cefálico) que se observa en algunos grupos correspondería con el prostomio, pero con una ubicación ventral.

Cuerpo. El cuerpo de Riftiinae (Vestimentifera) es robusto, puede alcanzar grandes tallas (hasta 1.5 m de largo con tubos de más de 2.5 m de largo) y una anchura de varios centímetros, y se divide en cuatro regiones: obturáculo, vestimento, tronco (que contiene el trofosoma, o región responsable del mutualismo trófico con bacterias) y opistosoma (Fig. 2A). El cuerpo de Sclerolininae (Monilifera, *Sclerolinum*) (Fig. 2B) y Siboglininae (Frenulata o Perviata) puede ser muy largo y delgado (Fig. 2C), y el de *Osedax* es pequeño pero con un notorio sistema de raíces posterior (Fig. 2D). El cuerpo en estos tres grupos consta de un extremo anterior bien definido, a menudo provisto con palpos; un tronco y una región posterior: opistosoma en Riftiinae, Sclerolininae y Siboglininae (Fig. 2A–C) y raíces arborescentes en *Osedax* (Fig. 2D) (la región rizoidal contiene las gónadas femeninas y las bacterias mutualistas para asimilar los lípidos acumulados en los huesos que colonizan, pues los *Osedax* no presentan trofosoma).

Extremo anterior. En *Osedax* no se presenta un lóbulo prostomial prominente, y algunas especies tienen un reborde carnoso que se ha considerado ventral. En Siboglininae (Frenulata o Perviata) hay un prostomio bien desarrollado, cónico, pequeño y diferenciable del peristomio (Figs. 2C, 3A–B, D, F); en *Sclerolinum* (Sclerolininae o Monilifera) el lóbulo cefálico es muy pequeño (Fig. 2B), mientras que los Vestimentifera (Riftiinae) carecen de dicho lóbulo (Figs. 2A, 3C). El peristomio forma un anillo completo (Fig. 3A–B, D, F) y contiene los palpos en la mayoría de los siboglínidos, pero en Riftiinae la delimitación del peristomio es aún incierta. El peristomio puede llevar de uno hasta cientos de palpos, que pueden tener pínulas y bandas longitudinales de cilios (Siboglininae) (Figs. 2C, 3A–B, D, F), dos palpos lisos (Sclerolininae) (Fig. 2B), o un pedúnculo carnoso con muchos palpos diminutos y un opérculo para el tubo (Riftiinae) (Fig. 3C). Los palpos pueden distribuirse en una hilera (Fig. 3G–H), en dos hileras (Fig. 3I), en tres o más hileras (Fig. 3J), en espiral como ocurre en algunos sabélidos y serpúlidos (Fig. 3K) o estar libres uno de otro (Fig. 3G–J) o fusionados por la cutícula en algunos Siboglininae (Fig. 3K) y en todos los Riftiinae (Fig. 3L). En *Osedax*, los palpos son pinulados, lisos o pueden faltar por completo.

Vale la pena considerar que se han usado los términos palpo o tentáculo entre los poliquetos para las estructuras que permiten conseguir alimento. En los siboglínidos no hay tubo digestivo y sus palpos se originan en la prototroca de la larva, por lo que son estructuras peristomiales. Si bien los palpos de los siboglínidos no están relacionadas con la obtención de partículas alimenticias, estas estructuras están bien irrigadas y por lo menos en una especie de *Osedax*, hay confirmación de su función respiratoria (Huusgaard *et al.* 2012).

El pedúnculo carnoso en Riftiinae es una estructura que tiene forma de embudo (Fig. 3Z₄) y recibe el nombre de obturáculo; la región que sigue, semejante a una membrana torácica de serpúlido, se denomina vestimento (Figs. 2A, 3C). El obturáculo está rodeado por un lóbulo derecho y uno izquierdo. Cada lóbulo presenta palpos pinulados, que se agrupan en lamelas concéntricas. Las lamelas branquiales surgen dentro del margen anterior de la región del vestimento, por lo que su base es cubierta por los pliegues del collar. Los pliegues laterales del vestimento pueden rodear al tronco y están cubiertos con papilas que contienen placas cuticulares. Las proporciones de la longitud del obturáculo sobre el vestimento (O:V), así como las variaciones en el tamaño relativo de las branquias, las lamelas branquiales y de estructuras asociadas al opérculo, son de importancia diagnóstica. En Siboglininae el frénulo (brida o escotadura) consiste de un par de rebordes cuticulares que corren diagonalmente (Fig. 3B, D, F), algunas veces fusionados dorsal o ventralmente (Fig. 4Q), otras veces separados dorsal (Fig. 4I, X) y/o ventralmente (Fig. 4U); sin embargo, los Sclerolininae y Riftiinae no presentan frénulo, en su lugar tienen un parche o hilera de placas discontinuas. Los miembros de Riftiinae y Sclerolininae tienen una banda ciliada ventral en el extremo anterior que no rebasa el diafragma (Fig. 2A–B), pero en los Siboglininae, esta banda ciliada se extiende a partir del diafragma y es discontinua (Fig. 2C). La longitud relativa del extremo anterior, o parte anterior, puede usarse para separar especies cercanas.

Tronco. El extremo anterior está separado del tronco por un reborde o surco carnoso, el diafragma (Figs. 2A–C). El tronco es muy largo, cilíndrico y ocupa la mayor parte del cuerpo (Fig. 2A–C) aunque en *Osedax* apenas pueden reconocerse dos regiones por la pigmentación, no

hay diafragma. En Siboglininae el tronco presenta dos regiones diferenciadas por una zona en la parte media del tronco que contiene dos anillos de uncinos que rodean al tronco (Figs. 2C, 3O). La región anterior, llamada región pre-anular o metamérica, presenta generalmente dos hileras de papilas pareadas (glándulas responsables de la formación del tubo), semejando parápodos, seguidas de hileras de papilas no pareadas y una zona de papilas alargadas (Fig. 3M) presente en muchas especies. La región posterior (post-anular) puede ser dos veces más larga que la pre-anular, pero es muy frágil, suele fragmentarse con facilidad y presenta papilas dispersas. Las papilas metaméricas y a veces también las papilas de la región post-anular presentan placas adhesivas en la parte superior (Fig. 3Q), que pueden ser ovales (Fig. 3S), circulares (Fig. 3T) o en forma de herradura (Fig. 3R), y dicha variación es importante para la identificación de algunas especies. También pueden presentar escudos glandulares opuestos a las papilas (Fig. 3N). El trofosoma se localiza en la región post-anular (Fig. 2A–C, sombreado en gris).

Los miembros de Sclerolininae tienen un cuerpo más uniforme que Siboglininae y existe poca diferenciación entre la región anterior y el tronco (Fig. 2B). El tronco tiene una región anterior pequeña con papilas ventrales pareadas, mientras que la región posterior tiene papilas dispersas equipadas con placas. En caso de tener anillos, éstos se localizan en la parte posterior del tronco (Fig. 2B). El trofosoma se localiza en la segunda mitad del tronco. En Riftiinae el tronco no se encuentra dividido en regiones, carece de anillos de uncinos y el trofosoma se distribuye a lo largo del tronco (Fig. 2A). Por su parte, *Osedax*, en vez de trofosoma cuenta con un ovisaco posterior donde se lleva a cabo el mutualismo trófico con bacterias y un sistema de rizoides (Figs. 2D, 3E).

Opistosoma. El opistosoma es la región posterior en Sclerolininae, Siboglininae y Riftiinae. Es una zona corta y multisegmentada (Fig. 2A–C). En Sclerolininae y Riftiinae, los segmentos anteriores del opistosoma forman anillos que contienen hileras de uncinos (una hilera simple en Sclerolininae y varias hileras en Riftiinae); en Siboglininae, los segmentos anteriores del opistosoma sólo presentan cuatro uncinos sin formar anillos. Los uncinos tienen un mango largo y grueso (Fig. 3W), cada uno con dos grupos de

dentículos curvos, uno anterior y uno posterior, cada grupo dirigido hacia dentro (Fig. 3U), por lo que su forma recuerda a los uncinos de sabélidos, pero en ellos los dentículos tienen la misma orientación.

El desarrollo de los parápodos cambia con la ontogenia y a menudo se limita al opistosoma. Así, los juveniles de algunos grupos pueden tener rebordes bajos con uncinos alineados y con ligeras diferencias entre los superiores y los inferiores. En esos casos, los superiores son menores y tienen menos dientes que los inferiores. Sin embargo, los adultos pierden los uncinos superiores y los inferiores toman un patrón más irregular que semejante a los observados entre los owénidos.

Pigidio. Dado que el tubo digestivo se limita a las fases tempranas del desarrollo, el extremo posterior no presenta ano y consta de un reborde cónico corto o más o menos alargado, pero sin relevancia para la identificación. La excepción son los miembros de *Osedax*, que como ya se indicó, tienen ramificaciones múltiples que penetran los huesos de ballenas u otros vertebrados, para incorporar la materia orgánica acumulada en los mismos.

Tubo. El tubo es formado por las glándulas epidérmicas del tronco que producen β -quitina cristalina, que es la misma que forma las setas de los anélidos. Las características del tubo tienen importancia diagnóstica e incluso Ivanov (1963) presentó una clave general para identificar las especies utilizando sólo el tubo.

En las especies de *Osedax* el tubo es mucoso, a menudo hialino, y delgado. En *Frenulata* y *Monilifera* los tubos son delgados (0.1–3 mm) y largos (hasta 1 m), parecen cabellos, filamentos algales o fibras delgadas, por lo que muchas veces son descartados mientras se separan las muestras.

La coloración es muy variada, algunos son blancos, grisáceos o pardos, otros pueden ser transparentes o inclusive negros, o presentar tonos amarillos o rojizos, con bandas oscuras y claras. Los tubos de *Vestimentifera* generalmente se encuentran pegados a rocas o uno a otro en sus bases, son más gruesos que en *Frenulata* y *Monilifera* (1–30 mm), pueden alcanzar hasta 2 m de longitud y generalmente son blancuzcos, grises o pardos. En *Frenulata* y *Vestimentifera* los tubos pueden ser lisos o rugosos, segmentados (Fig. 3Z) o no segmentados (Fig. 3Y), algunas veces forman una serie de collares expandidos distalmente como embudos (Fig. 3X) y anillos (Fig. 3X, Z, Z₁). El tubo puede ser rígido o flexible colapsando el extremo anterior (Fig. 3Z₂), como es el caso de algunos sabélidos. La anchura máxima del tubo es diagnóstica, especialmente para separar especies cercanas.

Claves

Los siboglínidos no fueron incorporados en las listas disponibles para los poliquetos del Gran Caribe (Salazar-Vallejo 1996) y del Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004); por ello, las claves siguientes se basan en una compilación nueva. Por la riqueza de especies, la clave del género *Siboglinum* se separa de las demás. Las ilustraciones son redibujadas de las descripciones originales. El diámetro máximo del tubo se indica con DM.

El nombre de las especies incluidas en la clave se encuentra seguido de una letra entre paréntesis, la cual refiere a la región en la que ha sido registrada: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el golfo de México y **C** para el mar Caribe. Un asterisco, posterior al nombre científico, indica que la especie no se ha documentado para la región.

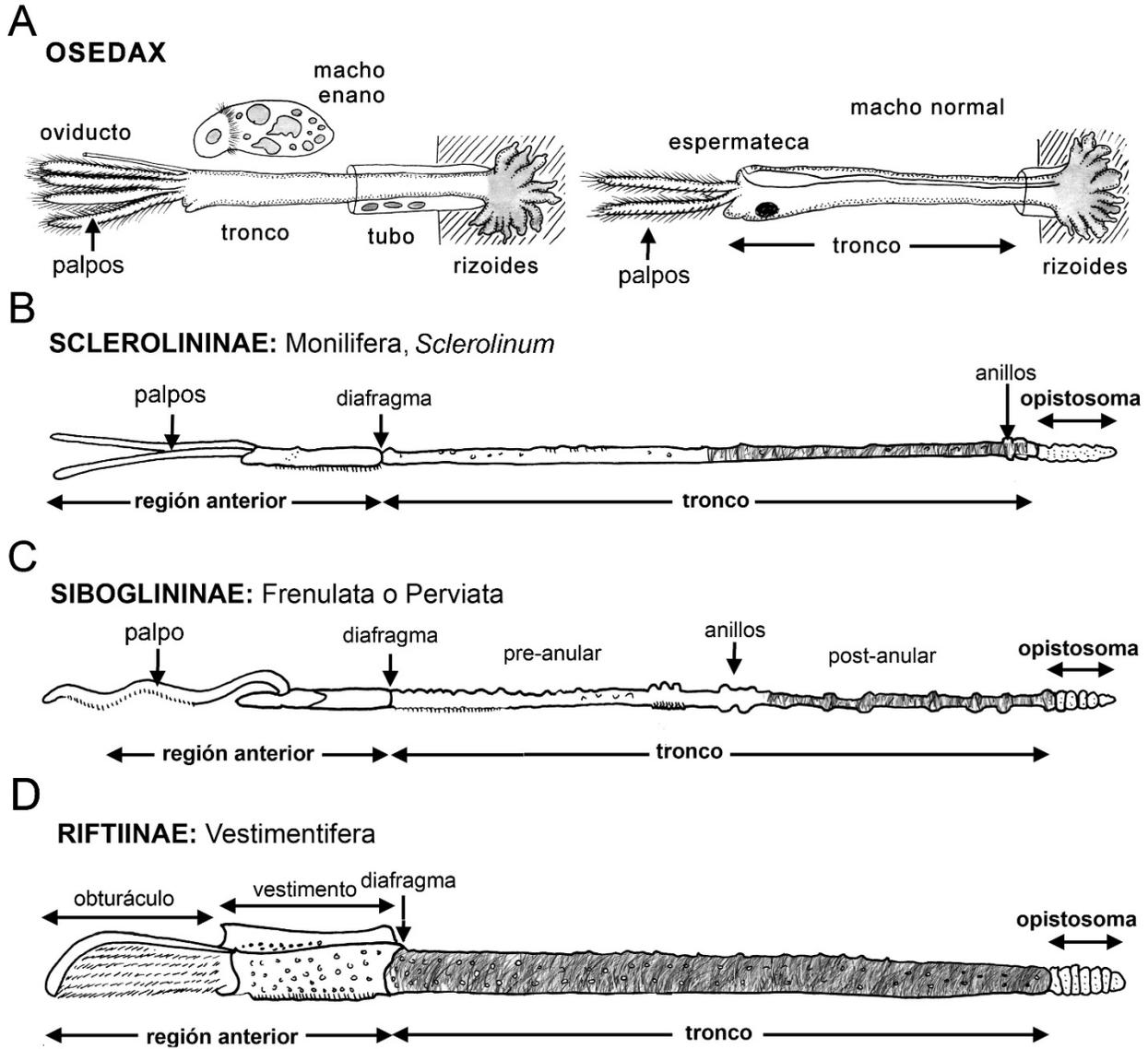


Figura 2. División corporal de Siboglinidae. A) Riftiinae, B) Sclerolininae, C) Siboglininae, D) *Osedax*. Modificada de Southward *et al.* (2005). Sombreado en gris se indica la extensión del trofósoma.

Clave para subfamilias¹ o clados²

- 1 Prostomio distintivo (Fig. 3A–B, D, F); con frénulo (escotaduras quitinosas diagonales) (Fig. 3B, D, F) Siboglininae (=Frenulata o Perviata)
- Prostomio indistinto; sin frénulo 2

- 2(1) Región posterior con opistosoma (Fig. 2A–C); segmentos anteriores del opistosoma con anillos de setas (uncinos) distribuidos en hileras (Fig. 2A); no se encuentran asociados a huesos de vertebrados 3
- Región posterior con un sistema de raíces ramificado (Figs. 1E, 2D); sin palpos (en una especie) o con dos o cuatro palpos (Fig. 2D), lisos o con pínulas; encontrada sobre huesos de vertebrados *Osedax* Rouse, Goffredi & Vrijenhoek, 2004³

- 3(1)** Extremo anterior sin obturáculo (pedúnculo carnoso con muchos tentáculos diminutos y opérculo (Fig. 2A); con dos palpos dorsales lisos; en sedimentos o materia orgánica en descomposición: madera Sclerolininae (=Monilifera, *Sclerolinum*)
 - Extremo anterior con obturáculo (pedúnculo carnoso con muchos tentáculos diminutos y opérculo) (Figs. 1A, 2A, 3C); en sedimentos, ventilas hidrotermales y manantiales fríos Riftiinae (=Vestimentifera)

Comentarios

- 1) Ver Smirnov (2008) para una alternativa.
- 2) Ver Rouse (2001) para el uso de clados.
- 3) El género podría reconocerse como una subfamilia independiente. Ver Pleijel *et al.* (2009), Amon *et al.* (2014), Worsaae *et al.* (2016) y Rouse *et al.* (2018) para la filogenia.

Claves para especies de la subfamilia Sclerolininae Webb, 1964 (=Monilifera, *Sclerolinum*)

Sclerolinum Southward, 1961¹

- 1** Placas del diafragma forman una línea discontinua (Fig. 4B) **2**
 - Placas del diafragma dispersas, no alineadas (Fig. 4A); porción media del tubo con DM 0.4–0.5 mm *S. major* Southward, 1972 (C)
- 2(1)** En madera putrefacta; porción media de tubo con DM 0.15 mm
 *S. minor* Southward, 1972 (C)
 - En fango **3**
- 3(2)** Porción media del tubo con DM 0.3 mm; opistosoma con 18–20 segmentos, cada uno con 30–40 setas *S. magdalenae* Southward, 1972 (C)
 - Porción media del tubo con DM 0.2–0.4 mm; opistosoma con 3–5 segmentos, cada uno con 10–20 setas *S. contortum* Smirnov, 2000² (G)

Comentarios

- 1) Ver Smirnov (2000) para una tabla con atributos de todas las especies conocidas a esa fecha y Smirnov (2008) para la propuesta de un género, *Archeolinum*, basado en un prostomio menor, que no parece suficiente para separar a las especies.
- 2) Se presenta a lo largo del Atlántico y alcanza ambos polos (Georgieva *et al.* 2015).

Claves para especies de la subfamilia Siboglininae Caullery, 1914¹ (=Frenulata o Perviata)

(modificado de Southward 1971)

- 1** Con un palpo **2**
 - Con 2–4 palpos **3**
 - Con más de cuatro palpos **11**
- 2(1)** Palpo generalmente delgado (Fig. 4C); diafragma bien definido (Fig. 3D)
 *Siboglinum* Caullery, 1914
 - Palpo tan grueso como la mitad del ancho corporal (Fig. 4D); diafragma mal definido, no fusionado dorsalmente; DM 0.8 mm *Unibrachium colombianum* Southward, 1972 (C)
- 3(1)** Tubo negro; con dos palpos; región prefrenular dos veces más larga que ancha **4**
 *Crassibrachia* Southward, 1968 ... **4**
 - Tubo pardo o incoloro; con dos o más palpos; región prefrenular tres veces más larga que ancha **5**

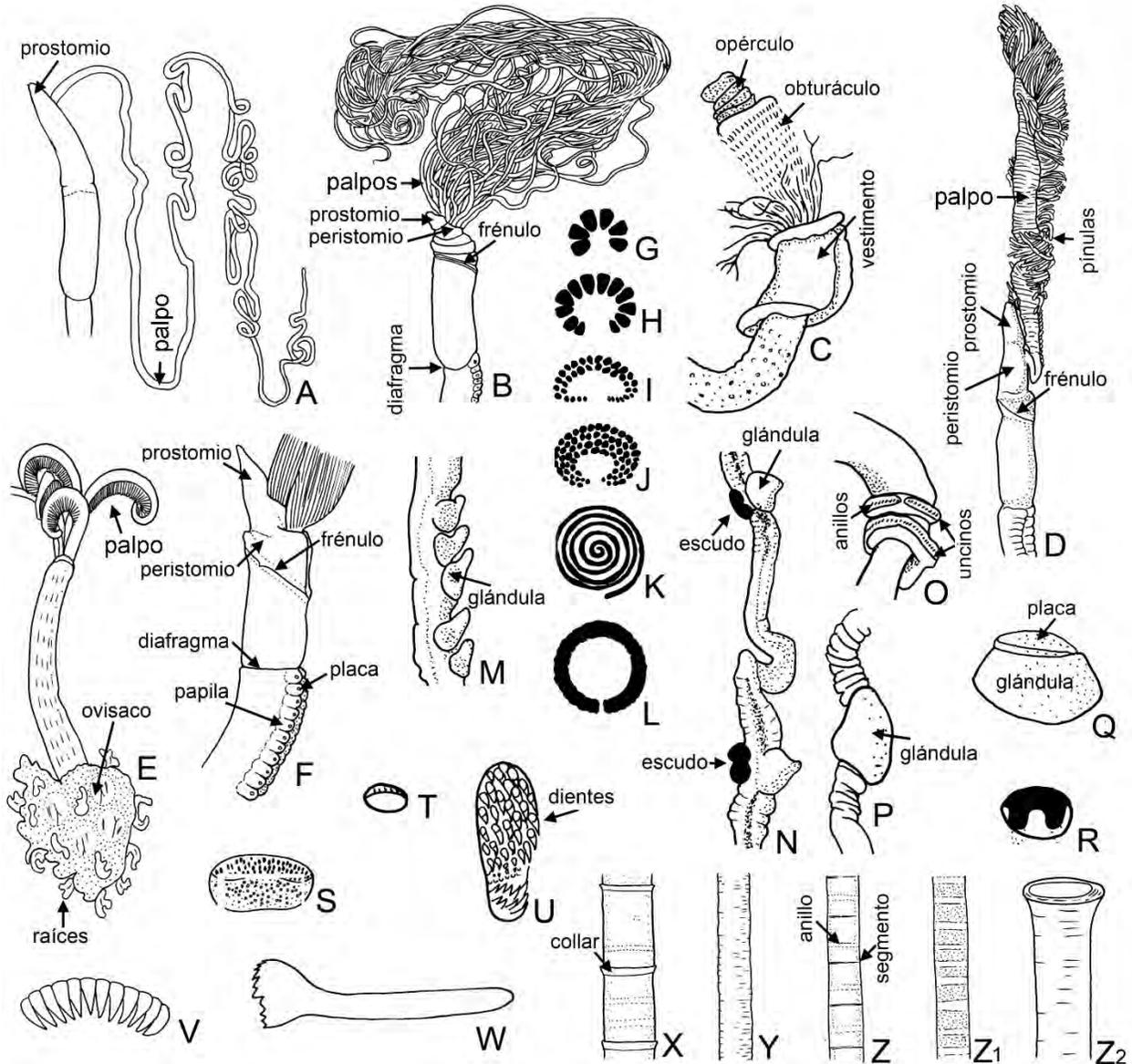


Figura 3. Estructuras corporales y tubos de Siboglinidae. A–F) región anterior, G–J) palpos no fusionados, K) palpos en espiral, L) palpos fusionados, M) zona de papilas alargadas, N) glándulas y escudos glandulares, O) anillos de uncinos, P) glándula piriforme, Q) glándula y placa, R) glándula en forma de herradura, S) glándula oval, T) glándula circular, U–V) dientes del uncino, W) uncino, X–Z₂) tubos. *Birsteinia* (H), *Lamellibrachia* (Q), *Lamellisabella* (L), *Nerilinum* (M–N), *Oligobrachia* (G), *Osedax* (C), *Polybrachia* (B, I–J, U), *Riftia* (C), *Siboglinum* (A, D, O–P, S, V), *Spirobrachia* (F, K). Modificada de A–B, D, F–R, T–U, Z₂: Ivanov (1963), C, W–Z₁: Southward (2000), S: Nielsen (1965), V: Hartman (1961).

- 4(3) Palpos sin banda glandular; frénulo con escotadura ventral en forma de U; con parches laterales de células epidérmicas debajo del diafragma (Fig. 4P); DM 0.28 mm *C. sandersi* Southward, 1968*²
- Palpos con una banda glandular ancha (Fig. 4Q); diafragma con escotadura ventral en forma de V; sin parches laterales debajo del diafragma; DM 0.23 mm *C. brasiliensis* Southward, 1968 (C)
- 5(3) Tubo liso, sin segmentación 6
- Tubo segmentado con anillos pardos 7

- 6 (5)** Con dos palpos maculados (manchados) (Fig. 4R); tubo con anillos grisáceos, DM 0.45 mm *Nereilinum punctatum* Nielsen, 1965 (C)
 – Con tres palpos púrpura-rojizos (Fig. 4S); tubo incoloro con anillos amarillentos, DM 0.42 mm *Oligobrachia erythrocephala* Southward, 1972³ (C)
 – Con cuatro tentáculos sin manchas (Fig. 4W); tubo con anillos pardos y blancos, DM 0.55 mm *Oligobrachia floridana* Nielsen, 1965 (C)
- 7(5)** Con 2–4 palpos; papilas del tronco anterior generalmente con placas; tubo con diámetro anterior de 0.14–0.27 mm ... *Diplobrachia* Ivanov, 1952 **8**
 – Con un palpo; papilas del tronco anterior generalmente sin placas; tubo con diámetro anterior de 0.08–0.10 mm ... *Siboglinoides* Ivanov, 1961 **10**
- 8(7)** Frénulo continuo dorsal y ventralmente **9**
 – Frénulo discontinuo dorsal y centralmente (Fig. 4U, X); con tres palpos; DM 0.14–0.16 mm *D. floridensis* Southward, 1971 (C)
- 9(8)** Escotadura ventral del frénulo con forma de U; con cuatro palpos; DM 0.27 mm *D. similis* Southward & Brattegard, 1968^{*4}
 – Escotadura ventral del frénulo con forma de V; con tres palpos; DM 0.20–0.25 mm *D. grenadiensis* Gureeva, 1981 (C)
- 10(7)** Con glándulas piriformes (Fig. 3P) antes y después del diafragma; tubo con tres anillos por segmento, DM 0.08 mm *S. columbiensis* Ivanov, 1971⁵ (C)
 – Con glándulas piriformes sólo después del diafragma (Fig. 4V); tubo con dos anillos por segmento; DM 0.09–0.10 mm *S. caribbeanus* Southward, 1971 (C, G)
- 11(1)** Con 7–12 palpos libres entre sí (Fig. 4G–J); tubo segmentado con anillos pardos *Polybrachia* Ivanov, 1952 ... **12**
 – Con 15–20 palpos, fusionados entre sí formando un cilindro hueco (Fig. 4L); tubo sin anillos **13**
- 12(11)** Segmentos del tubo de 4–7 mm de largo *P. eastwardae* Southward & Brattegard, 1968^{*6}
 – Segmentos del tubo de menos de 1 mm de largo *P. lepida* Southward & Brattegard, 1968^{*7}
- 13(11)** Tubo blanco-grisáceo, DM 0.8 mm; placas reniformes *Siphonobrachia ilyophora* Nielsen, 1965 (C)
 – Tubo pardo; placas con forma de herradura (Fig. 3R) ... *Lamellisabella* Uschakov, 1933 ... con 22 palpos; escotadura ventral del diafragma en forma de U; tubo segmentado, DM 1.5 mm *L. ivanovi* Kirkegaard, 1961⁸ (P)

Comentarios

- 1) *Krampolinum galathea* Kirkegaard, 1956 (frente a Colombia) y *Galathealinum mexicanum* Adegoké, 1967 (golfo de Tehuantepec a 3,531-3,603 m) fueron descritas con un tubo y no pueden ubicarse en la clave.
- 2) Descrita para el Atlántico norte (a la altura de Nueva Jersey: 38°33'N, 68°32'W).
- 3) Ver Smirnov (2014) para una clave a todas las especies de *Oligobrachia* Ivanov, 1957.
- 4) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 33°26.3'N, 75°55.2'W, 2,600 m.
- 5) *Siboglinoides columbiensis* Ivanov, 1971 y *S. caribbeanus* Southward, 1971 fueron sinonimizados por Gureeva (1981), prevaleciendo el nombre de Southward. Se mantienen en la clave por la diferencia de profundidad en la que se hallaron: *S. caribbeanus* se documentó entre 530 y 1,140 m, y *S. columbiensis* a 2,868–2,875 m.
- 6) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 33°26.3'N, 75°55.2'W, 2,600 m.
- 7) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte, 34°14.8'N, 75°46.7'W, 650 m.

- 8) Una forma indescrita reportada por Southward (1971) tiene un DM 0.5 mm, pero no se conoce el ejemplar.

Siboglinum Caullery, 1914¹

(modificado de Southward 1971 y Smirnov 2015)

- 1** Frénulo seguido de 1–2 bandas longitudinales glandulares opacas **2**
 – Frénulo seguido de una región sin bandas glandulares..... **3**
- 2(1)** Palpo grueso, tan ancho como 0.5–0.6 de la región anterior; región anterior post-frenular con cinturón glandular epsiloide (con forma de Y); con células claras hinchadas detrás del diafragma (Fig. 4G); tubo con anillos blancos, no segmentado, DM 0.41 mm *S. (Mergofilum) mergophorum* Nielsen, 1965 (C)
 – Palpo delgado, tan ancho como 0.3–0.4 de la región anterior; región anterior post-frenular con dos bandas glandulares; tubo no segmentado, con anillos blancos, DM 0.46 mm *S. (Taeniafilum) candidum* Southward & Brattegard, 1968*²
- 3(1)** Tubo generalmente blanco, no segmentado; células opacas formando un anillo detrás del diafragma (Fig. 4I); tubo con anillos transparentes, incoloros, DM 0.21 mm *S. (Subtilifilum) fulgens* Southward & Brattegard, 1968*³
 – Tubo amarillo, rojo, pardo, raramente incoloro, generalmente anulado..... **4**
- 4(3)** Tubo segmentado, por lo menos anteriormente, palpo grueso (0.4–1.2 veces la anchura de la región anterior) **5**
 – Tubo no segmentado **10**
- 5(4)** Bandas setales en espiral; tubo muy rígido, grueso, quebradizo; DM 0.10 mm; frénulo fusionado dorsalmente; región media del tubo con anillos parduzcos estrechos *S. (Spirannulifilum) callosum* Ivanov, 1971 (C)
 – Bandas setales en anillos, no en espiral; tubo blando o poco rígido *S. (Ekmanifilum)* ... **6**
- 6(5)** Parte anterior del tubo con segmentos (Fig. 4Y) **7**
 – Parte anterior del tubo no segmentada (Fig. 4Z); tubo rígido, liso, con anillos pardo-rojizos estrechos, DM 0.16 mm..... *S. (E.) pholidotum* Southward & Brattegard, 1968*⁴ (*partim*)
- 7(6)** Tubo con segmentos cortos e indistintos, cada uno con 3–4 anillos; parte anterior 0.4 mm de largo; DM 0.16 mm; frénulo separado dorsalmente por un surco delgado (Fig. 4N); región media del tubo con anillos pardo-rojizos estrechos *S. (E.) pholidotum* Southward & Brattegard, 1968* (*partim*)
 – Tubo con segmentos formados por 6–9 anillos..... **8**
- 8(7)** Frénulo continuo dorsalmente (Fig. 4N); tubo liso..... **9**
 – Frénulo discontinuo dorsalmente (Fig. 4I, X); tubo rugoso, DM 0.18 mm *S. (E.) southwardae* Gureeva, 1981 (C)
- 9(8)** Tubo con 6–7 anillos amarillos por segmento, DM 0.14 mm *S. (E.) bayeri* Southward, 1971 (G)
 – Tubo con 8–9 anillos amarillos por segmento, DM 0.17 mm *S. (E.) ekmani* Jägersten, 1956*⁵

- 10(4)** Región anterior con surco segmental oblicuo; pínulas del palpo más cortas que la anchura del palpo *S. (Nereilinoides)* ... **11**
 – Región anterior con surco segmental transverso, o sin surco; pínulas del palpo más largas que la anchura del palpo *S. (Siboglinum)* ... **12**
- 11(10)** Células blancas detrás del diafragma en grupos laterales irregulares, unidas dorsal y centralmente por manchas blancas (Fig. 4K–L); tubo con anillos pardos en la parte media, blancos en la posterior, DM 0.5 mm
 *S. (N.) gosnoldae* Southward & Brattegard, 1968*⁶
 – Células blancas detrás del diafragma en grupos laterales pequeños, unidas sólo en la parte ventral (Fig. 2M); tubo con anillos largos, grises o pardo pálidos, DM 0.29 mm
 *S. (N.) holmei* Southward, 1963*⁷
- 12(10)** Uncinos con dentículos en una serie sencilla (Fig. 3V)
 *S. (S.) veleronis* Hartman, 1961⁸ (B) **13**
 – Uncinos con dentículos en dos o más series (Fig. 3U) **13**
- 13(12)** Diafragma dorsalmente discontinuo (Fig. 4I) **14**
 – Diafragma dorsalmente continuo (Fig. 4N); tubo liso **17**
- 14(13)** Parte anterior corta, 0.6 mm de largo; palpo sin pínulas (Fig. 2C)
 *S. (S.) risillum* Ivanov, 1971 (C) **15**
 – Parte anterior larga, por lo menos de 1 mm de largo **15**
- 15(14)** DM 0.11–0.13 mm **16**
 – DM 0.14 mm; parte anterior de hasta 1.1 mm de largo; escotadura ventral en forma de U (Fig. 4F) *S. (S.) angustum* Southward & Brattegard, 1968*⁹
 – DM 0.19 mm; parte anterior 1.4–2.1 mm de largo; escotadura ventral en forma de V (Fig. 4O) *S. (S.) longicollum* Southward & Brattegard, 1968*¹⁰
- 16(15)** Glándulas metaméricas indefinidas; parte anterior 1.35–1.46 mm de largo
 *S. (S.) albatrossianum* Cutler, 1965 (P) **18**
 – Glándulas metaméricas bien definidas (Fig. 4T), 30–35 pares; parte anterior 0.69–0.77 mm de largo *S. (S.) ecuadoricum* Cutler, 1965 (P)
- 17(13)** Escotadura ventral en forma de V **18**
 – Escotadura ventral en forma de U; parte anterior de hasta 0.5 mm de largo; DM 0.14 mm
 *S. (S.) nanum* Southward, 1972 (C)
- 18(17)** Anillos del tubo dobles en la región media (Fig. 4Z₁); parte anterior de hasta 0.6 mm de largo; DM 0.11 mm *S. (S.) parvulum* Southward, 1972 (C)
 – Anillos del tubo simples en la región media (Fig. 4Z₂); parte anterior 1.0 mm de largo; DM 0.16 mm *S. (S.) oregoni* Southward, 1972 (C)

Comentarios

- 1) Smirnov (2014) propuso nueve subgéneros: *Siboglinum* (28 especies), *Ekmanifilum* (16 spp.), *Taeniafilum* (nueve spp.), *Subtilifilum* (ocho spp.), *Nereilinoides* (seis spp.), *Spirannulifilum* (dos spp.), *Mergofilum* (una especie), *Minifilum* (una especie), y *Varifilum* (una especie).
- 2) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 34°13.4'N, 75°46.6'W, 550 m.
- 3) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 33°06.2'N, 76°05.5'W, 2600 m.
- 4) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 33°59.2'N, 75°46.0'W, 1125–1325 m.
- 5) Descrita para el Estrecho de Skagerrak. Reportada por Southward & Brattegard (1969) para Cabo Hatteras, Carolina del Norte.
- 6) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 35°05.6'N, 75°06.8'W, 504 m.

- 7) Descrita para Dingle Bay, Irlanda.
 8) Si los uncinos se observan de perfil, parecen tener una hilera sencilla de denticulos, por lo que el material debe examinarse para clarificar sus afinidades. Ivanov (1963) sólo ajustó la descripción original de Hartman (1961) y reprodujo las ilustraciones, pero no pudo insertarla en su clave.
 9) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 36°08.8'N, 74°35.8'W, 1560 m.
 10) Descrita para Cabo Hatteras, Carolina del Norte: 35°05.6'N, 75°06.8'W, 504 m.

Riftiinae Jones, 1981¹ (=Vestimentifera)

- 1 Tubo y cuerpo afilándose hacia el extremo posterior 2
 – Tubo y cuerpo de anchura homogénea; opérculo blanco, liso; sin lamelas branquiales (Fig. 4Z₄-Z₅)..... *Riftia pachyptila* Jones, 1981 (P)
- 2(1) Opérculo blanco 3
 – Opérculo negro (Fig. 4Z₄, Z₅); sin lamelas branquiales *Escarpia* Jones, 1985 ... 7

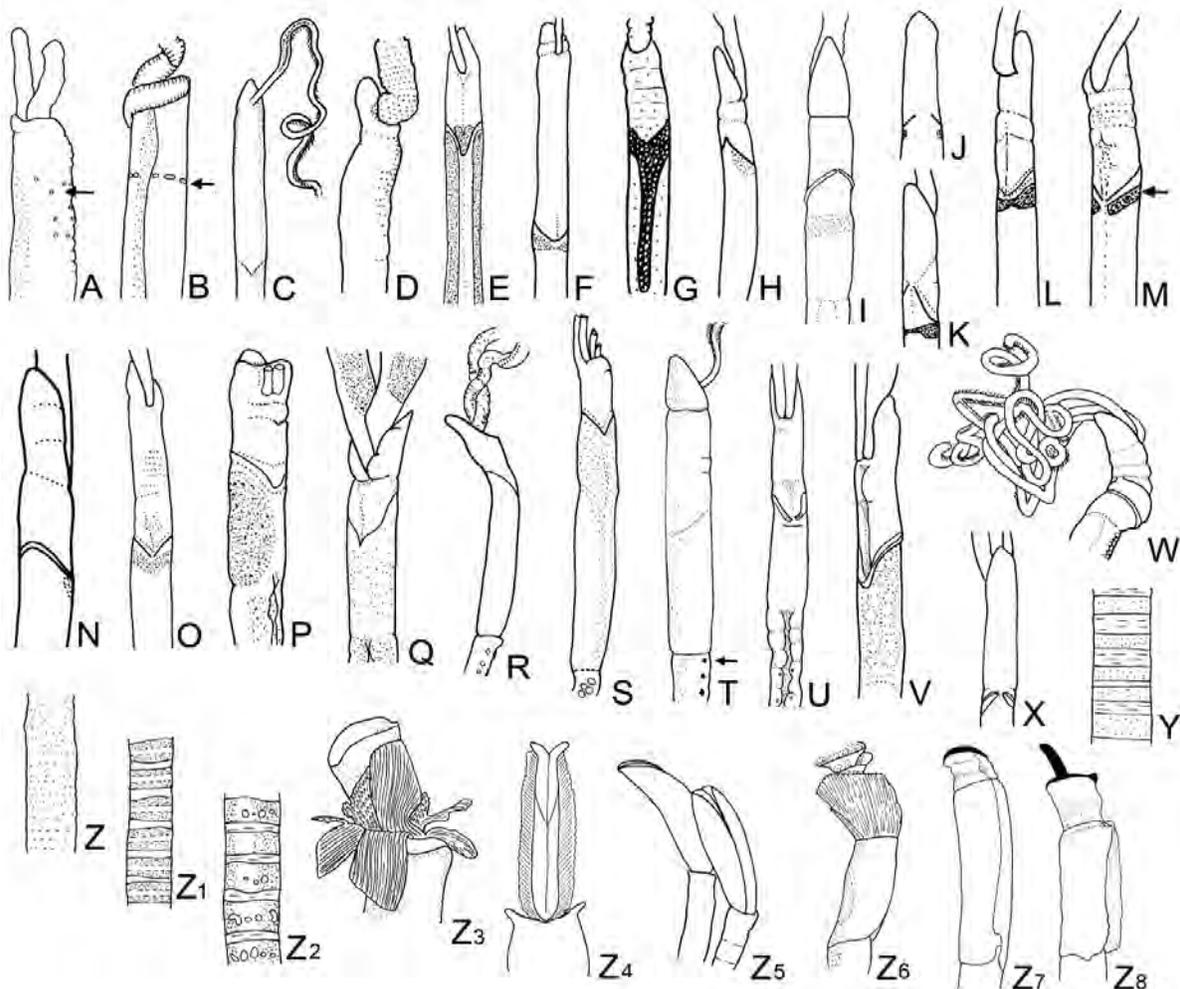


Figura 4. Región anterior y tubos de especies de Siboglinidae. A–X, Z₃–Z₈: región anterior; Y–Z: región anterior del tubo; Z₁–Z₂: región media del tubo. *Siboglinum major* (A), *S. magdalenae* (B), *S. albatrossianum* (C), *Unibrachium colombianum* (D), *S. candidum* (E), *S. angustum* (F, J), *S. mergophorum* (G), *S. bayeri* (H), *S. fulgens* (I), *S. gosnoldae* (K–L, Z), *S. holmei* (M), *S. nanum* (N), *S. longicollum* (O), *Crassibrachia sandersi* (P), *C. brasiliensis* (Q), *Nereilinum punctatum* (R), *Oligobrachia erythrocephala* (S), *S. ecuadoricum* (T), *Diplobrachia floridiensis* (U, X), *S. caribbeanus* (V), *S. floridana* (W), *S. oregoni* (Y, Z₂), *S. parvulum* (Z₁), *Lamellibrachia barhami* (Z₃), *Riftia pachyptila* (Z₄–Z₅), *Oasia alvinae* (Z₆), *Escarpia laminata* (Z₇), *E. espicata* (Z₈). Todas modificadas de descripciones originales, excepto Z₃–Z₆, modificada de Southward (2006).

- 3(2)** Opérculo formado por una copa deprimida (Fig. 4Z₃) **4**
 – Opérculo formado por una copa deprimida y un reborde medio fusiforme con margen espinuloso; 45–50 pares de lamelas branquiales
 *Seepiophila jonesi* Gardiner, McMullin & Fisher, 2001 (G)
 – Opérculo formado por una copa deprimida y un verticilo basal provisto de tres proyecciones (Fig. 4Z₆); 20 pares de lamelas branquiales.....
 *Oasisia alvinae* Jones, 1985² (Fig. 1B) (P)
- 4(3)** Con 4–6 pares de lamelas branquiales; tubo con peristomas tan largos como anchos
 *Lamellibrachia* Webb, 1969³ ... **5**
 – Con 33 pares de lamelas branquiales; tubo blanco con collares oscuros definidos, peristomas 4–6 veces más anchos que largos *Tevnia jerichonana* Jones, 1985 (P)
- 5(4)** Tubo liso, sin anillos de crecimiento; 15-22 pares de lamelas branquiales; 4–8 pares de lamelas de la funda o revestimiento *L. luymesii* van der Land & Nørrevang, 1975 (G)
 – Tubo con anillos de crecimiento..... **6**
- 6(5)** Tubo con bandas claras y oscuras; 19-25 pares de lamelas branquiales; 2–5 pares de lamelas de la funda o revestimiento *L. barhami* Webb, 1969 (P)
 – Tubo blanco anteriormente; 10–23 pares de lamelas branquiales; 5–11 pares de lamelas de la funda o revestimiento *L. donwalshi* Mccowin & Rouse, 2018 (P)
- 7(2)** Opérculo sin proyección alargada (Fig. 4Z₇) *E. laminata* Jones, 1985 (G) (Fig. 1C)
 – Opérculo con una gran proyección alargada (Fig. 4Z₈) *E. spicata* Jones, 1985 (P)

Comentarios

- 1) Ver Karaseva *et al.* (2016) para tablas e ilustraciones de los atributos de los géneros y una clasificación alterna, que no sigue el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.
- 2) Contiene cuatro haplotipos del COI que podrían considerarse como especies diferentes (Hurtado *et al.* 2002) pero no se han descrito a la fecha y se sigue reconociendo como una especie única (Karaseva *et al.* 2011). Además, COI y 16S parecen no funcionar para distinguir especies en otras regiones (Miglietta *et al.* 2010).
- 3) Hay otra especie indescrita en el golfo de México (Southward *et al.* 2011).

Agradecimientos

Agradecemos la revisión y sugerencias de Sergi Taboada (The Natural History Museum, London) y Rolando Bastida-Zavala (Universidad del Mar, México). 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

- Adegoke OS 1967 Pogonophora from the northeastern Pacific: First records from the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Pac Sci* 21: 188–192.
- Alfaro-Lucas JM, Shimabukuro M, Ferreira GD, Kitazato H, Fujiwara Y & Sumida PYG 2017 Bone eating *Osedax* worms (Annelida: Siboglinidae) regulate biodiversity of deep-sea whale-fall communities. *Deep-Sea Res* 146: 4–12.
- Amon DJ, Wiklund H, Dahlgren T, Copley JT, Smith CR, Jamieson AJ & Glover AG 2014 Molecular taxonomy of *Osedax* (Annelida: Siboglinidae) in the Southern Ocean. *Zool Scri* 43: 405–417.
- Andrade SCS, NovoM, 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.
- Bailly X, Jollivet D, Vanin S, Deutsch J, Zal F, Lallier F. & Toulmond A 2002 Evolution of the sufilde-binding function within the globin multigenic family of the deep-sea hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*. *Mol Biol & Evol* 19: 1421–1433.
- Black MB, Halanych KM, Maas PAY, Hoeh WR, Hashimoto J, Desbruyères D, Lutz RA & Vrijenhoek RC 1997 Molecular systematics of vestimentiferan

- tubeworms from hydrothermal vents and cold water seeps. *Mar Biol* 130: 41–149.
- Bartolomaeus T 1995 Structure and formation of uncini in *Pectinaria koreni*, *Pectinaria auricoma* (Terebellida) and *Spirorbis spirorbis* (Sabellida): implications for annelid phylogeny and the position of the Pogonophora. *Zoomorph* 115: 161–177.
- Bleidorn C, Vogt L. & Bartolomaeus T 2003 New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Mol Biol & Evol* 29: 279–288.
- Boore JL & Brown WM 2000 Mitochondrial genomes of *Galathealinum*, *Helobdella* and *Platynereis*: sequence and gene arrangements comparisons indicate that Pogonophora is not a phylum and Annelida and Arthropoda are not sister taxa. *Mol Biol Evol* 17: 87–106.
- Bright M, Klose J & Nussbaumer AD 2015 Giant tubeworms. *Curr Biol* 23: R225–R226.
- Brown S, Rouse GW, Hutchings P & Colgan D 1999 Assessing the usefulness of histone H3, U2 snRNA and 28S rDNA in analyses of polychaete relationships. *Aust J Zool* 47: 499–516.
- Caullery M 1914 Sur les Siboglinidae, type nouveau d'invertébrés recueilli par l'Expedition du Siboga. *CR Acad Sci Paris* 158: 2014–2017.
- Caullery M 1944 *Siboglinum* Caullery: Type nouveau d'invertébrés d'affinités à préciser. *Siboga Exped* 25bis: 1–26.
- Colgan DJ, Hutchings PA & Braune M 2006 A multigene framework for polychaete phylogenetic studies. *Org Div & Evol* 6: 220–235.
- Cowart DA, Huang C, Arnaud-Haond S, Carney SL, Fisher CR & Schaeffer SW 2013 Restriction to large scale gene flow vs. regional panmixia among cold seep *Escarpia* spp. (Polychaeta, Siboglinidae). *Mol Ecol* 22: 4147–4162.
- Cutler EB 1965 Pogonophora from the Eastern Tropical Pacific, including two new species of *Siboglinum*. *Pac Sci* 19: 422–426.
- Dattagupta S, Miles LL, Barnabei MS & Fisher CR 2006 The hydrocarbon seep tubeworm *Lamellibrachia luymesii* primarily eliminates sulfate and hydrogen ions across its roots to conserve energy and ensure sulfide supply. *J Exp Biol* 209: 3795–3805.
- de Araújo Costa D, de Assis da Silva F, Christoffersen ML & Dutra Furtado G 2017 *Lizardia capricornia* new status (Polychaeta, Hesionidae), including morphological data and biogeographic notes. *Rev Cien Saúde Nova Esperança* 15(2): 5–10.
- de Queiroz K 2006 The PhyloCode and the distinction between taxonomy and nomenclature. *Syst Biol* 55(1): 160–162.
- Dordel J, Fisse F, Purschke G & Struck TH 2010 Phylogenetic position of Sipuncula derived from multi-gene and phylogenomic data and its implication for the evolution of segmentation. *J Zool Syst Evol Res* 48: 197–207.
- Eichinger I, Hourdez S & Bright M 2013 Morphology, microanatomy and sequence data of *Sclerolinum contortum* (Siboglinidae, Annelida) of the Gulf of Mexico. *Org Divers Evol* 13: 311–329.
- Eilertsen MH, Dahlgren TG, Rapp HT 2020 A new species of *Osedax* (Siboglinidae: Annelida) from colonization experiments in the Arctic deep sea. *Frontiers Mar Sci* 7 (443): 1–8.
- Fauchald K 2009 Vestimentifera and Pogonophora (Annelida) of the Gulf of Mexico. In: Felder DL & Camp DK (eds) *Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota. Biodiversity*. Texas A&M Univ Press, College Station, pp: 793–795.
- Fitzhugh K 2010 Revised systematics of *Fabricia oregonica* Banse, 1956 (Polychaeta: Sabellidae: Fabriciinae): an example of the need for a unimomial nomenclatural system. *Zootaxa* 2647: 35–50.
- Gardiner SL & Jones ML 1994 On the significance of larval and juvenile morphology for suggesting phylogenetic relationships of the Vestimentifera. *Am Zool* 34: 513–522.
- Georgieva MN, Wiklund H, Bell JB, Eilersten MH, Mills RA, Little CTS & Glover AG 2015 A chemosynthetic weed: the tubeworm *Sclerolinum contortum* is a bipolar, cosmopolitan species. *BMC Evol Biol* 15: 280, 17 pp.
- Glover AG, Källström B, Smith CR & Dahlgren TG 2005 World-wide whale worms? A new species of *Osedax* from the shallow north Atlantic. *Proc. R. Soc. B* 272: 2587–2592.
- Glover AG, Wiklund H, Taboada S, Avila C, Cristobo J, Smith CR, Kemp KM, Jamieson AJ & Dahlgren TG 2013 Bone-eating worms from the Antarctic: the contrasting fate of whale and wood remains on the Southern Ocean seafloor. *Proc. Royal Soc. B* 280: 20131390.
- Gureeva MA 1981 Pogonophory Karibskogo Morya (po materialam 14-go Reisa Nis "Akademik Kurchatov"). *Trudy Inst Okeanol, Akad Nauk SSSR* 115: 183–194.
- Halanych KM 2005 Molecular phylogeny of siboglinid annelids (a.k.a. pogonophorans): a review. *Hydrobiologia* 535/536: 297–307.
- Halanych KM, Lutz RA & Vrijenhoek RC 1998 Evolutionary origins and age of vestimentiferan tube-worms, *Cah Biol Mar* 39: 355–358.
- Halanych KM, Feldman RA & Vrijenhoek RC 2001 Molecular evidence that *Sclerolinum brattstromi* is closely related to Vestimentiferans, not to Frenulate Pogonophorans (Siboglinidae, Annelida). *Biol Bull* 201: 65–75.
- Hartman O 1954 Pogonophora Johansson, 1938. *Syst Zool* 3: 183–185.
- Hartman O 1961 New Pogonophora from the Eastern Pacific Ocean. *Pac Sci* 15: 542–546.
- Higgs ND, Little CTS & Glover AG 2011 Bones as biofuels: a review of whale bone composition with implications for deep-sea biology and paleoanthropology. *Proc R Soc B* 278: 9–17.
- Hilário A, Capa M, Dahlgren TG, Halanych KM, Little CTS, Thornhill DJ, Vema C & Glover AG 2011 New perspectives on the ecology and evolution of

- siboglinid tubeworms. PLoS ONE 6(2): e16309.
- Huang C, Schaeffer SW, Fisher CR & Cowart DA 2016 Investigation of population structure in Gulf of Mexico *Seepiophila jonesi* (Polychaeta, Siboglinidae) using cross-amplified microsatellite loci. PeerJ 2366, 18 pp.
- Hurtado L, Mateos M, Lutz RA & Vrijenhoek RC 2002 Molecular evidence for multiple species of *Oasisia* (Annelida: Siboglinidae) at eastern Pacific hydrothermal vents. Cah Biol Mar 43: 377–380.
- Huusgaard RS, Vismann B, Kühl M, Macnaughton M, Colmander V, Rouse GW, Glover AG, Dahlgren T & Worsaae K 2012 The potent respiratory system of *Osedax mucofloris* (Siboglinidae, Annelida) – A prerequisite for the origin of bone-eating *Osedax*? PLoS ONE 7(4): e35975.
- Ivanov AV 1951 [On including the genus *Siboglinum* in the class Pogonophora]. Dokl Akad Nauk SSSR 76: 739–742.
- Ivanov AV 1957 Neue Pogonophora aus die nordwestlichen Teil des Stillen Ozeans. Zool Jahrb Abt Syst 85: 431–500
- Ivanov AV 1963 Pogonophora. Academic Press, London. 479 pp.
- Ivanov AV 1991 Monilifera –a new subclass of Pogonophora. Dokl Akad Nauk SSSR 319: 505–507.
- Ivanov AV & Petrunkevitch A 1955 On the assignment of the class Pogonophora to a separate phylum of Deuterostomia, Brachiata A. Ivanov, phyl. nov. Syst Zool 4: 177–178.
- Jennings RM & Halanych KM 2005 Mitochondrial genomes of *Chlymenella torquata* (Maldanidae) and *Riftia pachyptila* (Siboglinidae): evidence for conserved gene order in Annelida. Mol Biol & Evol 22: 210–222.
- Johansson KE 1937 Über *Lamellisabella zachsi* und ihre systematische Stellung. Zool Anz 117: 23–26.
- Johansson KE. 1939. *Lamellisabella zachsi* Uschakow, ein Vertreter einer neuen Tierklasse Pogonophora. Zool Bidr Uppsala 18: 253–268.
- Jones ML 1981 *Riftia pachyptila*, new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galápagos Rift geothermal vents (Pogonophora). Proc Biol Soc Wash 93: 1295–1313.
- Jones ML 1985 On the Vestimentifera, new phylum: Six new species, and other taxa, from hydrothermal vents and elsewhere. Bull Biol Soc Wash 6: 117–158.
- Jones WJ, Johnson SB, Rouse GW & Vrijenhoek RC 2008 Marine worms (genus *Osedax*) colonize cow bones. Proc Biol Soc 275(1633): 387–391.
- Karaseva NP, Malakhov VV & Galkin SV 2011 The morphology and anatomy of the vestimentiferan worm *Oasisia alvinae* Jones, 1985 (Annelida: Siboglinidae), 1. External morphology, obturacula and tentacles. Russ J Mar Biol 37: 430–439.
- Karaseva NP, Rimskaya-Korsakova NN, Galkin SV & Malakhov VV 2016 Taxonomy, geographical and bathymetric distribution of vestimentiferan tubeworms (Annelida, Siboglinidae). Zool Zh 95: 624–659 (trad Biol Bull 43: 937–969).
- Karaseva NP, Rimskaya-Korsakova NN, Gantsevich MM 2020 Obturacula of Vestimentifera (Annelida, Siboglinidae) are homological to the dorsal lips of the Polychaete of the Family Sabellidae. Dokl Biol Sci 490: 16–18.
- Kirkegaard JB 1956 Pogonophora: First records from the Eastern Pacific. Galathea Rep 2: 183–186.
- Kojima S 1998 Paraphyletic status of polychaeta suggested by phylogenetic analysis based on the amino acid sequences of elongation factor-1[alpha]. Mol Biol & Evol 9: 255–261.
- Kojima S, Hashimoto J, Hasegawa M, Murata S, Ohta S, Seki H & Okada N 1993 Close phylogenetic relationship between Vestimentifera (tube worms) and Annelida revealed by the amino acid sequence of elongation factor 1 alpha. J Mol Evol 37: 66–70.
- Kuntner M & Agnarsson I 2006 Are the Linnean and Phylogenetic Nomenclatural Systems Combinable? Recommendations for Biological Nomenclature. Syst Biol 55(5): 774–784.
- Li Y, Kocot KM, Schander CM, Santos SR, Thornhill DJ & Halanych KM 2015 Mitogenomics reveals phylogeny and repeated motifs in control regions of the deep-sea family Siboglinidae (Annelida). Mol Phyl & Evol 85: 221–229.
- Li Y, Kocot KM, Whelan NV, Sanros SR, Waits DS, Thornhill DJ & Halanych KM 2016 Phylogenomics of tubeworms (Siboglinidae, Annelida) and comparative performance of different reconstruction methods. Zool Scrip 46(2): 200–213.
- Maderspacher F 2015 Evolution: They never come back, or do they? Curr Biol 25(2): R62, 3 pp.
- Mate BR, Ilyashenko YV, Bradford AL, Vertyankin VV, Tsidulko GA, Rozhnov VV & Irvine LM 2015 Critically endangered western gray whales migrate to the eastern North Pacific. Biol Lett 11: 20150071, 4 pp.
- Mccowin MF & Rouse GW 2018 A new *Lamellibrachia* species and confirmed range extension for *Lamellibrachia barhami* (Siboglinidae, Annelida) from Costa Rica methane seeps. Zootaxa 4504(1): 1–22.
- McHugh D 1997 Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids. Proc Nat Acad Sci USA 94: 8006–8009.
- Miglietta MP, Hourdez S, Cowart DA, Schaeffer SW & Fisher C 2010 Species boundaries of Gulf of Mexico vestimentiferans (Polychaeta, Siboglinidae) inferred from mitochondrial genes. Deep-Sea Res 57(21-23): 1916–1925.
- Miyamoto, N., Yoshida, M. A., Koga, H., & Fujiwara, Y 2017 Genetic mechanisms of bone digestion and nutrient absorption in the bone-eating worm *Osedax japonicus* inferred from transcriptome and gene expression analyses. BMC evolutionary biology, 17(1), 17.
- Negrisola E, Pallavicini A., Barbato R., Dewilde S, Ghiretti-Magaldi A, Moens L & Lanfranchi G 2001 The evolution of extracellular hemoglobins of

- annelids, vestimentiferans, and pogonophorans. *J Biol Chem* 276: 26391–26397.
- Nielsen C 1965 Four new species of Pogonophora from the Atlantic Ocean off Southern Florida. *Bull Mar Sci* 15: 964–986.
- Nørrevang A 1970 On the embryology of *Siboglinum* and its implication for the systematic position of the Pogonophora. *Sarsia* 42: 7–16.
- Pamungkas J, Glasby CJ, Read GB, Wilson SP & Costello MJ 2019 Progress and perspectives in the discovery of polychaete worms (Annelida) of the world. *Helv Mar Res* 73: 4.
- Passamaneck Y & Halanych KM 2006 Lophotrochozoan phylogeny assessed with LSU and SSU data: evidence of lophophorate polyphyly. *Mol Biol & Evol* 40: 20–28.
- Pleijel F, Dahlgren TG & Rouse WG 2009 Progress in systematics: from Siboglinidae to Pogonophora and Vestimentifera and back to Siboglinidae. *Comp Rend Biol* 332: 140–148.
- Read G 2019 Part 1 Introduction. *Handbook of Zoology. Puschke G, Bögemann M & Westheide (eds) Annelida. Vol 1. Basal groups and Pleistoannelida, Sedentaria I. De Gruyter.*
- Rouse GW 2001 A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta: Annelida) formerly the phyla Pogonophora and Vestimentifera. *Zool J Linn Soc* 132: 55–80.
- Rouse GW & Fauchald K 1995 The articulations of annelids. *Zool Scr* 24: 269–301.
- Rouse GW & Fauchald K 1997 Cladistics and Polychaetes. *Zool Scr* 26: 139–204.
- Rouse GW, Goffredi SK, Johnson SB & Vrijenhoek RC 2018 An inordinate fondness for *Osedax* (Siboglinidae: Annelida): Fourteen new species of bone worms from California. *Zootaxa* 4377: 451–489.
- Rouse GW, Goffredi SK & Vrijenhoek RC 2004 *Osedax*: Bone-eating marine worms with dwarf males. *Science* 305: 668–671.
- Rouse GW, Wilson NG, Worsaae K & Vrijenhoek RC 2015 A dwarf male reversal in bone-eating worms. *Curr Biol* 25: 236–241.
- Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erséus C & Siddall ME 2007 A molecular phylogeny of annelids. *Cladistics* 23: 41–63.
- Rousset V, Rouse GW, Siddall ME, Tillier A & Pleijel P 2004 The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida), inferred from 18S rRNA, 28S rRNA, and morphological data. *Cladistics* 20: 518–533.
- 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.
- Schulze A 2003 Phylogeny of Vestimentifera (Siboglinidae, Annelida) inferred from morphology. *Zool Scri* 32: 321–342.
- Sherlock E, Neal L & Glover AG 2015 100 years of deep-sea tubeworms in the collections of the Natural History Museum, London. *J Nat Sci Coll* 2: 47–53.
- Shimabukuro M & Sumida PYG 2019 Diversity of bone-eating *Osedax* worms on the deep Atlantic whale falls—bathymetric variation and inter-basin distributions. *Mar Biodivers* 49: 2587–2599.
- Smirnov RV 2000 Two new species of Pogonophora from the Arctic mud volcano off northwestern Norway. *Sarsia* 85: 141–150.
- Smirnov RV 2008 Morphological characters and classification of the subclass Monilifera (Pogonophora) and the problem of evolution of the bridle in pogonophorans. *Russ J Mar Biol* 34: 359–368.
- Smirnov RV 2014 A revision of the Oligobrachiidae (Annelida: Pogonophora), with notes on the morphology and distribution of *Oligobrachia haakonmosbiensis* Smirnov. *Mar Biol Res* 10: 972–982.
- Smirnov RV 2015 New species of *Siboglinum* (Annelida: Pogonophora) from the Antarctic Ocean. *Proc Zool Inst RAS* 319: 57–80.
- Southward AJ & Southward EC 1968 Uptake and incorporation of labeled glycine by pogonophores. *Nature* 218: 875–876.
- Southward AJ & Southward EC 1980 The significance of dissolved organic compounds in the nutrition of *Siboglinum ekmani* and other small species of Pogonophora. *J Mar Biol Ass UK* 60: 1005–1034.
- Southward EC 1966 New records of Pogonophora from Central American Seas. *Bull Mar Sci* 16: 643–647.
- Southward EC 1968 On a new genus of pogonophore from the Western Atlantic Ocean, with descriptions of two new species. *Bull Mar Sci* 18: 182–190.
- Southward EC 1971 Pogonophora of the Northwest Atlantic: Nova Scotia to Florida. *Smithson Contr Zool* 88: 1–29.
- Southward EC 1972 On some Pogonophora from the Caribbean and the Gulf of Mexico. *Bull Mar Sci* 22: 739–776.
- Southward EC 1982 Bacterial symbionts in Pogonophora. *J Mar Biol Ass UK* 62: 889–906.
- Southward EC 1988 Development of the gut and segmentation of newly settled stages of *Ridgeia* (Vestimentifera): Implications for relationship between Vestimentifera and Pogonophora. *J Mar Biol Ass UK* 68: 465–487.
- Southward EC 2000 Class Pogonophora. *In: Beesley PL, Ross GJB & CJ Glasby (eds) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia, 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 331–351.*
- Southward EC & Brattegard T 1968 Pogonophora of the Northwest Atlantic: North Carolina region. *Bull Mar Sci* 18: 836–875.
- Southward EC & Cutler JK 1986 Discovery of Pogonophora in warm shallow waters of the Florida Shelf. *Mar Ecol Progr Ser* 28: 287–289.

- Southward EC 2006 Annelida, Polychaeta, Sabellida, Siboglinidae. *In*: Desbruyères D, Segonzac M & Bright M (eds) Handbook of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna. *Denisia* 18: 255–265.
- Southward EC, Andersen AC & Hourdez S 2011 *Lamellibrachia anaximandri* n. sp., a new vestimentiferan tubeworm (Annelida) from the Mediterranean, with notes on frenulate tubeworms from the same habitat. *Zoosystema* 33: 245–279.
- Southward EC, Schulze A & Gardiner SL 2005 Pogonophora (Annelida): Form and function. *Hydrobiologia* 535/536: 227–251.
- Struck TH 2013 The impact of paralogy on phylogenomic studies –a case study on annelid relationships. *PLoS ONE* 8: e62892
- Struck TH 2019 2 Phylogeny. *Hand Book of Zoology*. Purschke G, Böggemann M & Westheide (eds) Annelida. Vol 1. Basal groups and pleistoannelida, sendentaria I. De Gruyter.
- Struck TH, Golombek A, Weigert A, Franke Franziska A, Westheide W, Purschke G, Bleidorn C & Halanych KM 2015 The evolution of annelids reveals two adaptive routes to the interstitial realm. *Current Biol* 25: 1993–1999.
- Struck TH, Nesnidal MP, Purschke G & Halanych KM 2008 Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). *Mol Biol & Evol* 48: 628–645.
- Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S, Hösel C, Kube M, Lieb B, Meyer A, Tiedemann R, Purschke G & Bleidorn C 2011 Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471: 95–98.
- Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C, McHugh D & Halanych KM 2007 Annelida phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. *BMC Evol Biol* 7: 57.
- Taboada S, Riesgo A, Bas M, Amedo MA, Cristobo J, Rouse WG & Avila C 2015 Bone-eating worms spread: Insights into shallow-water *Osedax* (Annelida, Siboglinidae) from Antarctic, Subantarctic, and Mediterranean waters. *PLoS ONE* 10(11): e0140341, 26 pp.
- Tovar-Hernández MA & Salazar-Vallejo SI 2009 Siboglinidae Caullery, 1914. *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, V. Solís-Weiss (eds) Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, vol III: 555-567.
- Tresgueres M, Katz S & Rouse GW 2013 How to ge tinto bones: proton pump and carbonic anhydrase in *Osedax* boneworms. *Proc R Soc B* 280: 20130625, 9 pp.
- Uschakov P 1933 Eine neue Form aus der Familie Sabellidae (Polychaeta). *Zool Anz* 104: 205–208.
- Vrijenhoek RC 2010 Genetic diversity and connectivity of deep-sea hydrothermal vent metapopulations. *Mol Ecol* 19: 4391–4411.
- Webb M 1964 The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora). *Sarsia* 15: 33–36.
- Webb M 1969 *Lamellibrachia barhami*, gen. nov., sp. nov. (Pogonophora), from the northeast Pacific. *Bull Mar Sci* 19: 18–47.
- 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.
- Worsaae K, Rimskaya-Korsakova NN & Rouse GW 2016 Neural reconstruction of bone-eating *Osedax* spp. (Annelida) and evolution of the siboglinid nervous system. *BMC Evol Biol* 16: 83, 23 pp.
- Zhou Y, Wang Y, Li Y, Shen C, Liu Z, Wang C. 2020. First report of *Osedax* in the Indian Ocean indicative of trans-oceanic dispersal through the Southern Ocean. *Mar Biodivers* 50(4): 1–9.
- Zrzavy J, Riha P, Pialek L & Janouskovec J 2009 Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. *BMC Evol Biol* 9: 189.

52. Sigalionidae Kinberg, 1856: Sigalioninae Kinberg, 1856 y otras subfamilias

Patricia Salazar-Silva¹ & Sergio I. Salazar-Vallejo²

1) Tecnológico Nacional de México, Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas
salazarsilva01@yahoo.com

2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Los Sigalionidae son una familia de poliquetos, que se encuentran dentro del grupo comúnmente llamados gusanos escamosos (Acoetidae Kinberg, 1856, Aphroditidae Malmgren, 1867, Eulepethidae Chamberlin, 1919, Polynoidae Kinberg, 1856 y Sigalionidae Kinberg, 1856) por tener élitros, estructuras parecidas a escamas, sobre el dorso.

El nombre de la familia deriva de la del género tipo *Sigalion* Audouin & Milne-Edwards *in* Cuvier, 1830. La palabra deriva, a su vez, del griego *Sigao*, que significa silencio y al parecer fue nombrado en honor de Sigalion, supuesto dios griego del silencio, aunque no hay tal dios en el panteón griego. Los autores quizá tomaron el término Sigalion de la obra del Renacimiento francés "Gargantúa y Pantagruel" (Rabelais 1532), en la que se indica que "... los egipcios decían que Harpócrates, el dios del silencio, llamado Sigalion en griego, era astomo, esto es que no tenía boca ...". Es posible que al notar el desarrollo lateral de los primeros setígeros, que se orientan hacia delante y bloquean la porción anterior de la cabeza, tuvieron la impresión de que los animales hallados no tenían boca. Mackie & Chambers (1990: 52, pie de su tabla 2) mencionaron, erróneamente, que "*Sigalion* es un nombre griego para el dios egipcio del silencio, mejor conocido como Harpócrates." En realidad, Harpócrates es un nombre griego que deriva del egipcio Harpajered o Harpakruthi, que significa Horus niño o sol del amanecer.

Los sigaliónididos pueden reconocerse de otros escamosos por tener neurosetas compuestas. Además, tienen palpos lisos y los élitros pueden llevar microtubérculos o papilas adhesivas con granos de arena; el segmento tentacular puede carecer o llevar hasta dos haces de setas capilares dirigidos hacia el frente, mientras que los

parápodos birrámeos llevan, principalmente, notosetas simples y neurosetas compuestas. La mayoría son de color pálido, aunque algunos presentan bandas de pigmentación oscura sobre el prostomio, el dorso o sobre los élitros.

Los sigaliónididos son un grupo cosmopolita presente en zonas intermareales, submareales y hasta los 4,000 m en zonas abisales y batiales (Pettibone 1989, Kirkegaard 2001, Aungtonya 2005, Alalykina 2018). Son de vida libre, habitan principalmente fondos arenosos, algunos residen dentro de tubos resistentes construidos por ellos mismos con mucus y arena, otros cubren su dorso y élitros con granos de arena o fragmentos de conchas, espículas y foraminíferos (Pettibone 1997). En su hábitat, los sigaliónididos se distinguen de otros gusanos escamosos por sus cuerpos largos y por realizar movimientos ondulantes que les permiten escapar con rapidez entre el sedimento. Son organismos resistentes a la recolecta, pero si no son relajados antes de la fijación, por lo menos con hielo, tienden a fragmentarse, aunque sin desprenderse de sus élitros como lo hacen los polinoididos.

Como una adaptación a su modo de vida entre los sedimentos, Pernet (2000) señaló que *Sthenelais berkeleyi* Pettibone, 1971 así como en otras especies del género, las setas del primer segmento se arreglan en forma de un tubo, dirigido antero-dorsalmente, que funciona como un esnórquel de buceo para el intercambio de agua y facilitar la respiración mientras permanecen inmóviles entre el sedimento esperando a una presa.

A diferencia de otros gusanos escamosos, los sigaliónididos presentan neurosetas compuestas y los élitros no se alternan con cirros dorsales. Por sus hábitos alimenticios, los sigaliónididos se consideran depredadores activos, que se alimentan

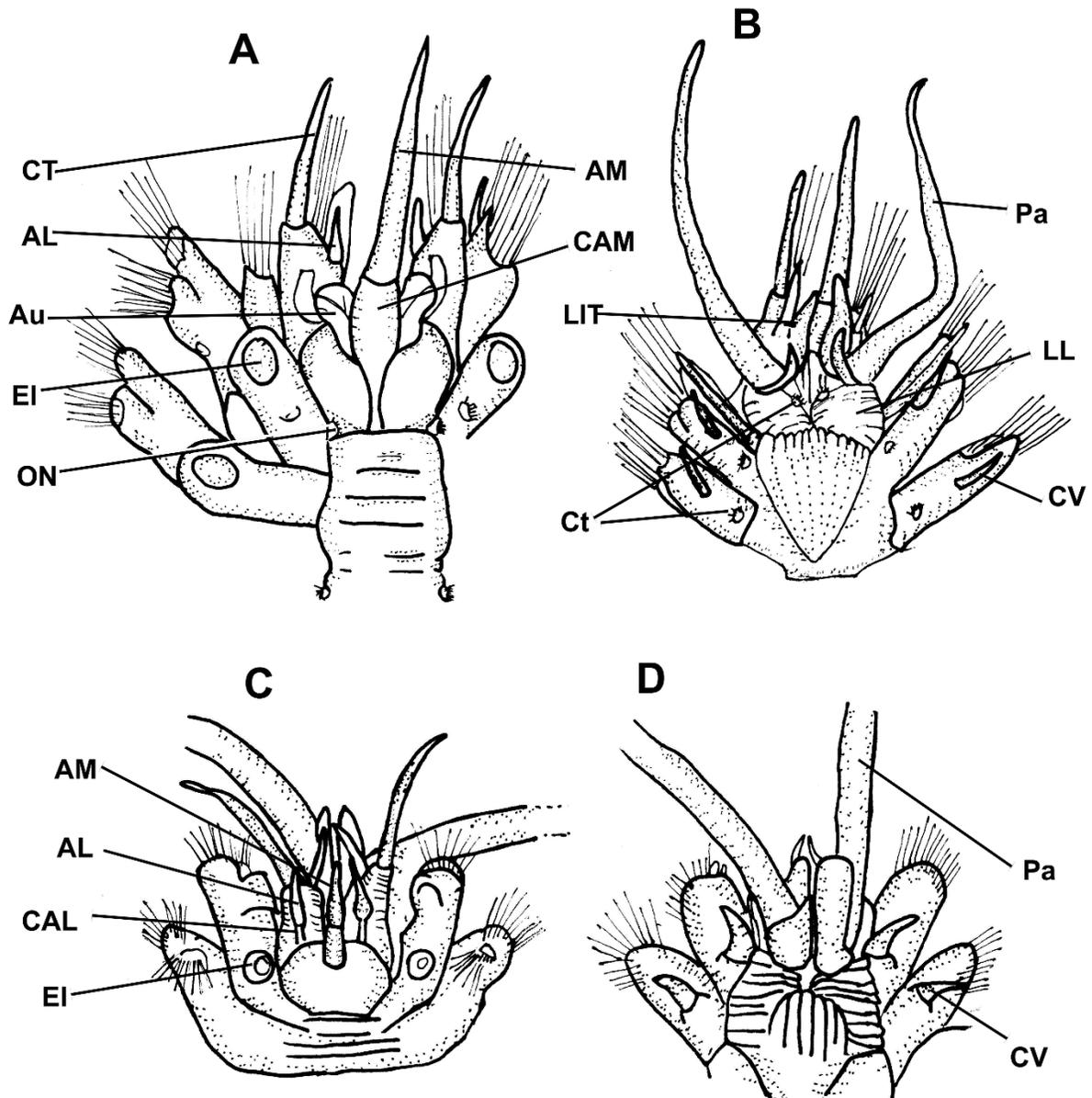


Figura 1. Sigalionidae, región anterior: A–B) prostomio con aurículas en la antena media y antenas laterales fusionadas a los parapodos tentaculares, vista dorsal (VD) y ventral (VV), respectivamente; C–D) prostomio sin aurículas en la antena media y antenas laterales frontales, VD y VV, respectivamente. Abreviaturas: AM= antena media, AL= antenas laterales, Au= aurículas, CAM= ceratóforo de antena media; CT= cirros tentaculares, Ct= ctenidio, CV= cirro ventral, EI= elitróforo, LIT= lóbulo interno del tentaculóforo, LL= labios laterales, ON= órganos nucales, Pa= palpos. Redibujadas de Pettbone (1970b, 1971a).

de diversos invertebrados pequeños (Fauchald & Jumars 1979). Aunque sus estrategias reproductivas han sido escasamente documentadas, se sabe que la mayoría tiene sexos separados y fertilización externa. Particularmente, para las especies de *Pholoe* Johnston, 1839, se ha encontrado que estas retienen los gametocitos en

las gónadas hasta la maduración y algunos pueden tener un desarrollo directo bajo los élitros o liberar las larvas (Blake 1995).

Los Sigalionidae se presentan con regularidad en muestreos de las comunidades bénticas, aunque son poco abundantes en aguas

someras y más abundantes en el talud. Hasta los trabajos de Aungtonya (2002, 2005) se tenían en el mundo unas 180 especies de 21 géneros, mientras que Alalykina (2018) refiere que son unas 227 especies de 28 géneros, considerando ya que Pisionidae Ehlers, 1901 fue sinonimizada con Sigalionidae. Para los litorales de América tropical el conocimiento de las especies es aún escaso; los registros para el golfo de México y mar Caribe (Perkins & Savage 1975, Salazar-Vallejo 1996) suman 28 especies, mientras que para el Pacífico oriental tropical (Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004) hay otras 25 especies, incluyendo algunas de la costa occidental de Baja California. Posteriores listas como las de Fauchald *et al.* (2009) registraron hasta 19 especies para el golfo de México. Las listas locales disponibles muestran que el conocimiento de los sigalióidos es escaso porque sólo contienen el registro de tres a 13 especies: Bastida-Zavala *et al.* (2013), Morales de Anda *et al.* (2014) y Villalobos-Guerrero & Molina-Acevedo (2014).

Sistemática

La autoría de la familia corresponde a Kinberg (1856); esa publicación satisface los requisitos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica vigente (Art. 11.7). Sin embargo, este hecho ha sido pasado por alto y en muchos trabajos se refiere la autoría a Malmgren, 1867 (Fauchald & Rouse 1997) o Wolf (1984); en otros, la autoría se ha omitido (Chambers & Muir 1997) e inclusive en trabajos recientes se ha vuelto a asignar a Malmgren (Norlinder 2012, Gonzalez *et al.* 2018).

En el esquema de clasificación de Fauchald (1977), la familia Sigalionidae fue ubicada en el Orden Phyllodocida Dales, 1962 y en la superfamilia Aphroditacea Malmgren, 1867. Previo a este esquema, la jerarquía taxonómica de Sigalionidae ha variado de subfamilia a familia (Day 1967) a pesar de que Kinberg (1856), Malmgren (1865) y Levinsen (1883), la consideraban desde el siglo XIX como familia independiente.

La ubicación filogenética de los Sigalionidae fue propuesta por Rouse & Fauchald (1997), como parte del clado Phyllodocida, que se encuentra dentro del clado Aciculata, y este a su vez dentro de Palpata. La filogenia se basó en caracteres morfológicos que ubican a los

Sigalionidae como el grupo hermano de los Aphroditoidea, es decir, el grupo de gusanos escamosos con setas simples (Pleijel 2001). Otro trabajo de la filogenia de los afroditiformes es el de Wiklund *et al.* (2005) quienes concluyeron que la separación de Sigalionidae, Pholoidae Kinberg, 1858 y Pisionidae no está justificada, debido a que los Sigalionidae forman clados con *Pisione* Grube 1857 y con *Pholoe*. Por tanto, para que Sigalionidae sea monofilético debe incluir a estas dos otrora familias independientes. Así, Pisionidae y Pholoidae, serían sinónimos menores de Sigalionidae. En el mismo sentido, en una serie de publicaciones con análisis morfológicos y moleculares (Struck *et al.* 2005, Wiklund *et al.* 2005, Norlinder *et al.* 2012, Gonzalez *et al.* 2018), Sigalionidae incluye a Pisionidae y Pholoidae.

La única propuesta de subfamilias dentro de los Sigalionidae fue planteada por Chamberlin (1919) y enunciada formalmente por Pettibone (1997). Siguiendo a estos autores, su clasificación incluiría las subfamilias Sigalioninae Kinberg, 1856, con casi todos los géneros y Pelogeniinae Chamberlin, 1919, que incluiría a las formas que adhieren granos de sedimento sobre sus élitros o sobre alguna región de su dorso (Fig. 5A). El estudio filogenético reciente de Gonzalez *et al.* (2018) incluye dentro de Sigalionidae a los Pisionidae y Pholoidae quedando éstas como las subfamilias Pisioninae Ehlers, 1901 y Pholoinae Kinberg, 1858, respectivamente.

En esta contribución, seguimos el concepto moderno de Sigalionidae, pero las especies de Pisioninae serán tratadas en otro capítulo de este libro. Entre los trabajos de utilidad regional, se encuentran el de Hartman (1939), quien registró y describió varias de las especies del Pacífico oriental tropical; Nonato & Luna (1969) registraron algunas especies para el noreste de Brasil; Wolf (1984) hizo lo propio para el norte del golfo de México; Lana (1991) registró algunas especies para las costas del sureste de Brasil. Los trabajos de revisiones relevantes para los géneros de la familia y sus caracteres diagnósticos son los siguientes: Pettibone (1969, 1970a,b,c, 1971a,b, 1992) quien hizo detalladas revisiones de géneros y especies; Barnich & Fiege (2003) caracterizaron especies del Mediterráneo, algunas de ellas registradas en el Caribe; Aungtonya (2002, 2003) definió 20 géneros y revisó los caracteres genéricos mediante fotografías de microscopio electrónico; Wehe

(2007), en su revisión de las especies de la península Arábiga, describió una lista de caracteres diagnósticos para 22 géneros; Gonzalez *et al.* (2018) presentaron una diagnosis para todos los géneros.

Morfología

Aunque en muchas de las descripciones originales de las especies, la terminología es distinta, la utilizada aquí es acorde con las propuestas estandarizadas en los trabajos de Pettibone (1997), Mackie & Chambers (1990), y la revisada por Aungtonya (2003, 2005).

Región cefálica. El prostomio es un lóbulo subglobular sobre los setígeros 1 y 2, en este se encuentran diversas estructuras. Una antena media que puede insertarse en la superficie dorsal y anterior del prostomio (Fig. 1A, C) o cerca de la parte posterior. Aurículas, en algunos géneros, la antena media puede tener un par de proyecciones que son estructuras parecidas a orejas y se insertan a los lados del ceratóforo (Fig. 1A). Las antenas laterales, si se presentan, son pareadas y se insertan sobre el margen anterior del prostomio (Fig. 1C) o emergen de los parápodos tentaculares (Fig. 1A).

Los ojos pueden ser hasta dos pares, cada uno redondo o alargado. Los órganos nucales se localizan entre la parte posterior del prostomio y el segundo segmento; pueden estar ocultos o ser visibles parcialmente.

Los palpos son un par de apéndices largos, insertados ventralmente, afilados y lisos; en algunos géneros están rodeados en su base por delgados lóbulos o "palpal sheaths". El tubérculo facial es una protuberancia sobre el labio superior, puede ser bulboso, liso o con papilas y es importante para separar géneros. Los labios pueden presentar estructuras como ctenidios o lóbulos delgados (Fig. 1B). La faringe es un tubo cilíndrico, eversible, distalmente lleva hasta 22 pares de papilas marginales y dos pares de maxilas curvadas.

Segmento tentacular. Es el primer segmento fusionado mediodorsalmente al prostomio, con un par de parápodos unirrámeos, dirigidos hacia el frente rodeando al prostomio, a estos setígeros también se les menciona como tentaculóforos y cada uno lleva un par de cirros tentaculares (Fig. 1A); de presentar notosetas, estas son simples.

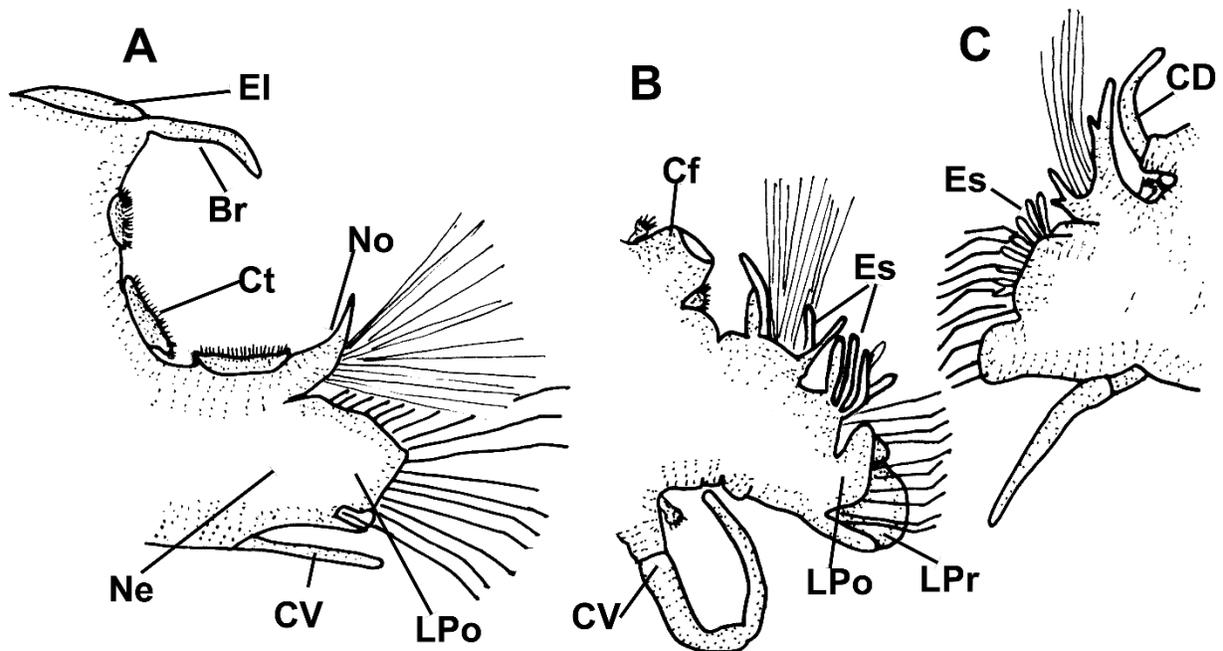


Figura 2. Parápodos: A) parápodo de segmento medio, vista posterior, con branquia y ctenidios; B) parápodo del segmento III, vista anterior, con cirróforo y estilodos; C) parápodo de segmento III, vista posterior con cirro dorsal y estilodos. Abreviaturas: Br= Branquia, CD= cirro dorsal, Cf= cirróforo, Ct= ctenidio, CV= cirro ventral, Es= estilodos, Ne= neurópodos, No= notópodo, LPr= Lobulo presetal, LPo= Lobulo postsetal. Redibujadas de Pettibone (1970a).

Otros atributos definidos por Aungtonya (2003) para los tentaculóforos son los lóbulos internos (Fig. 1B), que se localizan distalmente y pueden ser cortos, largos o en forma de L; las láminas internas, que son apéndices foliosos en el lado interno; las lamelas tentaculares, que constituyen apéndices en la parte media, pueden ser alargados y cónicos; y un reborde tentacular que son lamelas convexas extendidas dorsalmente.

Segmentos corporales. El cuerpo es subrectangular, atenuado hacia la parte posterior (Fig. 7A), con pocos o con numerosos segmentos. El segundo segmento lleva el primer par de élitros y el tercer segmento puede llevar o carecer de cirro dorsal. En la superficie ventral puede haber papilas cortas o largas principalmente en los miembros de Pelogeniinae (Figs. 5C, 6A–B).

Élitros. Son apéndices carnosos, laminares, semejantes a una escama; están presentes sobre el dorso formando dos hileras laterales (Figs. 7A–B). Los élitros se fijan en los elitróforos, mismos que se distinguen como una cicatriz cuando el élitro se ha desprendido (Figs. 2A, 5B); se perciben en los segmentos 2, 4, 5, 7 y continúan alternándose hasta los segmentos 25 o 27. En Pholoinae los elitróforos se continúan sin alternar hasta segmentos posteriores. Las branquias están presentes, laterales a los elitroforos (Fig. 2A), excepto en Pisioninae y Pholoinae.

La morfología de los élitros es de importancia a nivel de especie; su superficie puede ser lisa, con papilas digitiformes (Fig. 3A), microtubérculos, o contener partículas de sedimento fijadas por papilas adhesivas (Figs. 3B, 5D). Su margen puede ser entero (Fig. 3A) o con una incisión; también puede presentar papilas marginales filiformes, no ramificadas, formando un flequillo o “fringe” como es nombrado en la literatura en inglés (Figs. 3B, 5D–E), o pueden ser ramificadas, en forma bipinada (Fig. 3C–D) o palmada (Fig. 3E). En el margen también pueden presentar pequeños lóbulos que son extensiones del mismo élitro (Fig. 3B). En *Pholoides* Pruvot, 1895 los élitros, además de micropapilas en su superficie, pueden presentar anillos concéntricos. Los élitros están ausentes en Pisioninae y en *Metaxypsamma* Wolf, 1986.

Parápodos. La forma de los parápodos es relevante para distinguir géneros o especies (Fig. 2A–C); los

notópodos pueden llevar ctenidios o estilodos (Fig. 2A–C), y en los neurópodos los lóbulos pueden ser oblicuos o subcónicos (Fig. 2A). Todos los neurópodos llevan un cirro ventral (Figs. 2A–B, 6A), estos pueden presentar pequeños lóbulos bulbosos y papilas. Los estilodos son proyecciones digitiformes asociadas a los notópodos y neurópodos, aunque también pueden estar presentes en la base de los cirros tentaculares (cirróforos); pueden ser papilados o lisos (Fig. 2B). Los cirros dorsales sólo están presentes en el segmento tres (Fig. 2C). En Pholoinae los parápodos carecen de estilodos y cirros dorsales.

Setas. Las notosetas son simples, lisas o espinuladas (Figs. 4B, 7C). Las neurosetas son simples o compuestas; estas últimas pueden ser falcíferos o espiníferos y en un mismo parápodo pueden presentarse varios tipos (Fig. 4A, C–G). Los espiníferos pueden presentar un manubrio espinoso o liso (Fig. 4C); la lámina puede ser corta o larga, lisa o canaliculada (Fig. 4C). Los falcíferos pueden presentar lámina corta (Figs. 4A, 6E–F, 7D), o larga (Figs. 4D–E, 6C–D), entera (Fig. 4D–E), o multiarticulada (Figs. 4F–G, 7E–G); las puntas pueden ser bidentadas (Figs. 4A, D–G, 7D), o enteras (Fig. 6C–F), y el manubrio puede ser liso (Fig. 4A, D, G) o con espinas (Figs. 4E–F, 7F).

Parte posterior. En la parte posterior se localiza el pigidio, el cual lleva un par de cirros anales desiguales o de igual tamaño.

Claves de identificación

Este trabajo contiene claves de identificación para todas las especies registradas en América tropical (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004, Fauchald *et al.* 2009). El estatus de las especies fue revisado de acuerdo a trabajos de revisión del grupo y en WoRMS (Read & Fauchald 2020).

Después de cada especie mencionada en las claves se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en cuatro grandes regiones: Mar Caribe (C), golfo de México (G), Pacífico oriental tropical (P) y costa occidental de Baja California (B). Las especies cuestionables en una región son indicadas con una Q. Al final de cada clave, indicados con un exponente en algunas especies, se incluyen comentarios sobre la localidad tipo y distribución de la especie en cuestión.

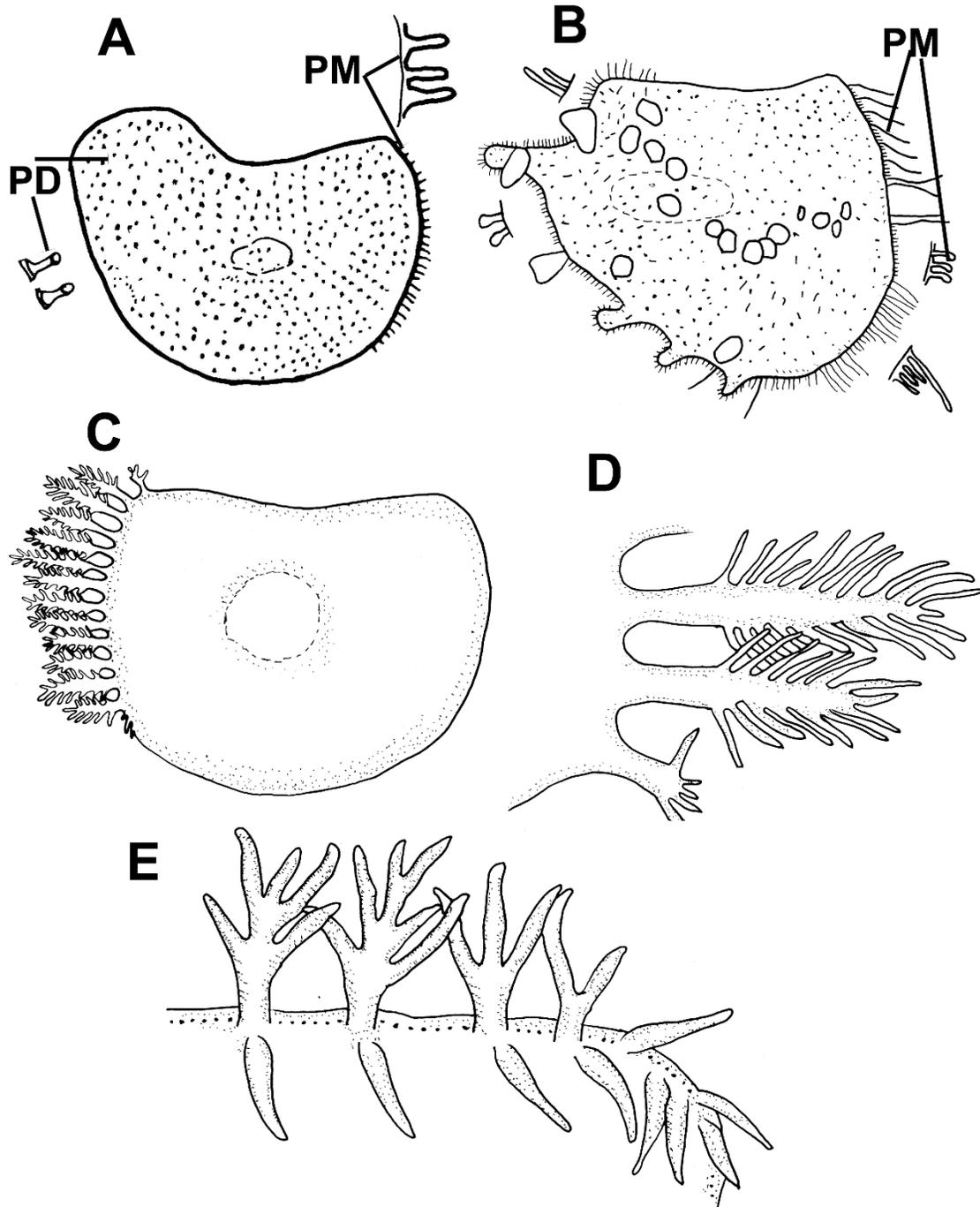


Figura 3. Ornamentación de élitros: A) élitro de segmento medio con la superficie papilada, margen entero con papilas cortas; B) élitro de segmento medio con gránulos del sedimento sobre la superficie, margen lobulado con papilas marginales filiformes largas; C) élitro de segmento medio con la superficie lisa, margen con papilas bipinadas; D) detalle de las papilas bipinadas; E) detalle de papilas marginales palmadas. Abreviaturas: PD= papilas digitiformes, PM= papilas marginales). Redibujadas de Pettibone (1997) y Hartman (1939).

Clave para subfamilias de Sigalionidae

- 1** Cuerpo con élitros; prostomio generalmente con 1–3 antenas **2**
 – Cuerpo sin élitros; prostomio carece de antenas o tiene una antena media **5**
- 2(1)** Élitros en todos los setíferos posteriores, sin alternarse; prostomio con 1–3 antenas ... **3**
 –Élitros anteriores y posteriores alternados con tubérculos dorsales a lo largo del cuerpo;
 prostomio con una antena Pholoinae Kinberg, 1858 *partim*
- 3(2)** Élitros y dorso sin incrustaciones de arena u otras partículas, si presenta están
 dispersas y en pocos élitros; cuerpo no papilado **4**
 – Élitros y dorso totalmente cubiertos con incrustaciones de granos de arena (Fig. 5A, D) o
 partículas foráneas; cuerpo papilado (Fig. 5C) Pelogeniinae Chamberlin, 1919
- 4(3)** Parápodos con glándulas hiladoras entre el notópodo y neurópodo, sin estilodos (Fig.
 2A); neurosetas con lámina corta ... Sthenelanellinae Aungtonya *In: Gonzalez et al.*
 (2018)¹ (monogénica) *Sthenelanella* Moore, 1910
 – Parápodos sin glándulas hiladoras, con estilodos en los neurópodos (Fig. 2B); neurosetas
 de setíferos medianos con láminas largas o muy largas Sigalioninae Kinberg, 1856
- 5(1)** Prostomio reducido, desplazado posteriormente, sin antenas .. Pisioninae Ehlers, 1901²
 – Prostomio evidente, anterior, con antena media ... Pholoinae Kinberg, 1858³ *partim* ...
 parápodos unirrámeos con acícula y falcíferos cortos ... *Metaxypsamma* Wolf, 1986 ...
 ventralmente cada segmento con dos pares de papilas globulares
 *M. uebelackerae* Wolf, 1986⁴ (G)

Comentarios

- 1) Gonzalez *et al.* (2018) indicó que la designación de la subfamilia Sthenelanellinae fue propuesta por Aungtonya en un estudio filogenético no publicado.
- 2) Las especies de la subfamilia Pisioninae son incluidas en otro capítulo de este mismo libro.
- 3) Pholoidea es designado como Pholoinae dentro de Sigalionidae por Gonzalez *et al.* (2018).
- 4) *Metaxypsamma uebelackerae* es una especie intersticial y la única especie de Pholoinae que no tiene élitros.

Clave a géneros y especies de Pholoinae Kinberg, 1858

(modificada de Pettibone 1992)

- 1** Antena media anterior; élitros con papilas marginales diminutas enteras (no
 segmentadas); con más de 19 segmentos ... *Pholoe* Johnston, 1839
 *Pholoe glabra* Hartman, 1961¹ (P)
 – Antena media occipital; élitros con papilas marginales largas; hasta 19 segmentos ...
Taylorpholoe Pettibone, 1992 *T. hirsuta* (Rullier & Amoureux, 1979)² (G, C)

Comentarios

- 1) Localidad tipo California y con registros en Baja California Sur (Punta Concepción).
- 2) Originalmente nombrada como *Pholoe minuta hirsuta*, descrita de Brasil, asignada por Pettibone (1992) a su nuevo género *Taylorpholoe*, con registros en el golfo de México.

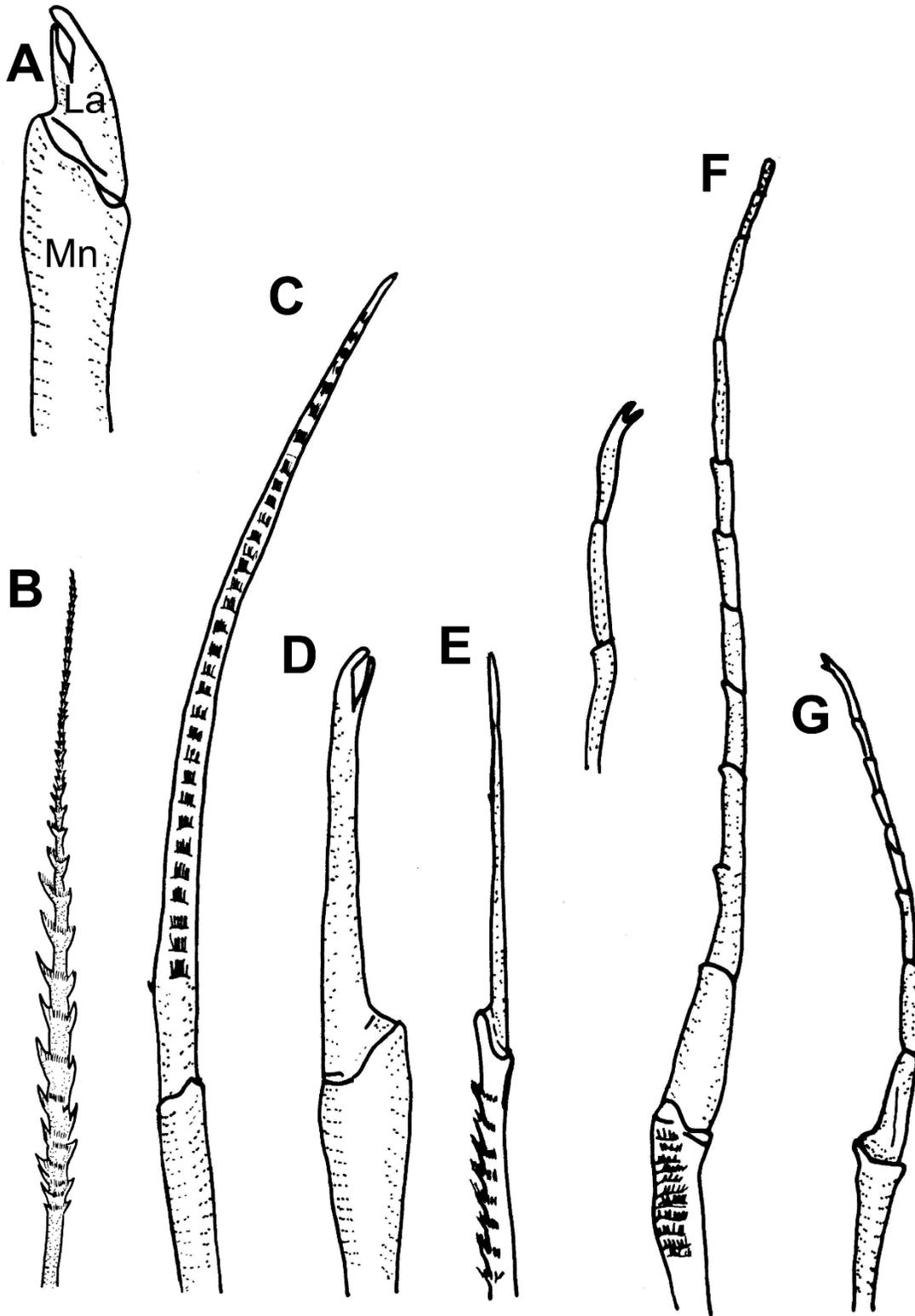


Figura 4. Tipo de setas: A) partes de una neuroseta compuesta; B) notoseta capilar; C-G) neurosetas compuestas: C) espinífero canalizado; D) falcífero bidentado, manubrio sin espinas; E) falcífero entero, manubrio espinuloso; F) falcífero multiarticulado bidentado, manubrio con espinas; G) falcífero multiarticulado, manubrio liso. Abreviaturas: La: lámina, Mn= manubrio. Redibujadas de Pettibone (1970b).

Clave a géneros de Pelogeniinae Chamberlin, 1919

- 1** Segmento 3 con cirro dorsal *Pelogenia* Schmarada, 1861
 – Segmento 3 sin cirro dorsal **2**
- 2(1)** Neurópodos del segmento 2 con lóbulo proyectado, delgado y largo; neurosetas espiníferos compuestos, puntas atenuadas y furcadas ... *Psammolyce* Kinberg, 1856 ... dorso liso en segmentos anteriores, después del segmento 20 con papilas y gránulos de arena *P. flava* Kinberg, 1855¹ (C; G, Q)
 – Neurópodos del segmento 2 sin lóbulo proyectado; neurosetas falcíferos compuestos ... **3**
- 3(2)** Sin ojos; neurópodo del segmento 3 con lóbulo distal globoso ... *Hartmanipsammolyce* Pettibone, 1997 ... dorso con gránulos de sedimento y papilas compuestas; vientre con papilas largas en segmentos anteriores *H. pendula* (Hartman, 1942)² (C)
 – Con ojos; neurópodo del segmento 3 sin lóbulo distal globoso **4**
- 4(3)** Tubérculo facial prominente; ceratóforo de la antena media con pequeños ctenidios ... *Dayipsammolyce* Pettibone, 1997 ... ventralmente bandas de largas papilas alternadas con bandas de pequeñas papilas hemisféricas *D. ctenidophora* (Day, 1973)³ (G)
 – Tubérculo facial ausente o no prominente; ceratóforo de la antena media sin ctenidios
 *Neopsammolyce* Pettibone, 1997

Comentarios

- 1) La localidad tipo es el sur de Brasil (22°30'S, 40°55'W) y se ha registrado en varias zonas del Caribe, los registros en el golfo de México requieren confirmación.
 2) La localidad tipo es Cuba.
 3) La localidad tipo es Beaufort, Carolina del Sur, con múltiples registros en Florida.

Claves para especies de Pelogeniinae Chamberlin, 1919***Neopsammolyce* Pettibone, 1997**
(modificada de Pettibone 1997)

- 1** Primer par de élitros con muescas profundas; neurosetas de parápodos posteriores al segmento 3 con falcíferos de manubrio liso *N. occidentalis* (McIntosh, 1885)¹ (C)
 – Primer par de élitros sin muescas profundas; neurosetas de parápodos posteriores al tercer segmento con falcíferos de manubrio espinuloso **2**
- 2(1)** Cirróforo del cirro ventral con papilas largas; ceratóforo de la antena media con pliegues laterales; falcíferos con punta bífida *N. floccifera* (Augener, 1906)² (C)
 – Cirróforo del cirro ventral sin papilas; ceratóforo de la antena media sin pliegues laterales; falcíferos con puntas enteras o bífidas *N. spinosa* (Hartman, 1939)³ (P; C, Q)

Comentarios

- 1) Descrita como *Psammolyce occidentalis* McIntosh, 1885, para la isla Sombrero, Antillas, sin más registros.
 2) Descrita como *Psammolyce floccifera* Augener, 1906, para Dominica, con registros en el Caribe.
 3) Descrita como *Psammolyce spinosa* Hartman, 1939, para bahía Chatham, isla de Coco, Costa Rica. Ha sido registrada para isla Clarión, Colima, además de registrarse ampliamente en el Caribe, incluyendo el Caribe mexicano; el registro de Nonato & Luna (1969) para Brasil es cuestionable.

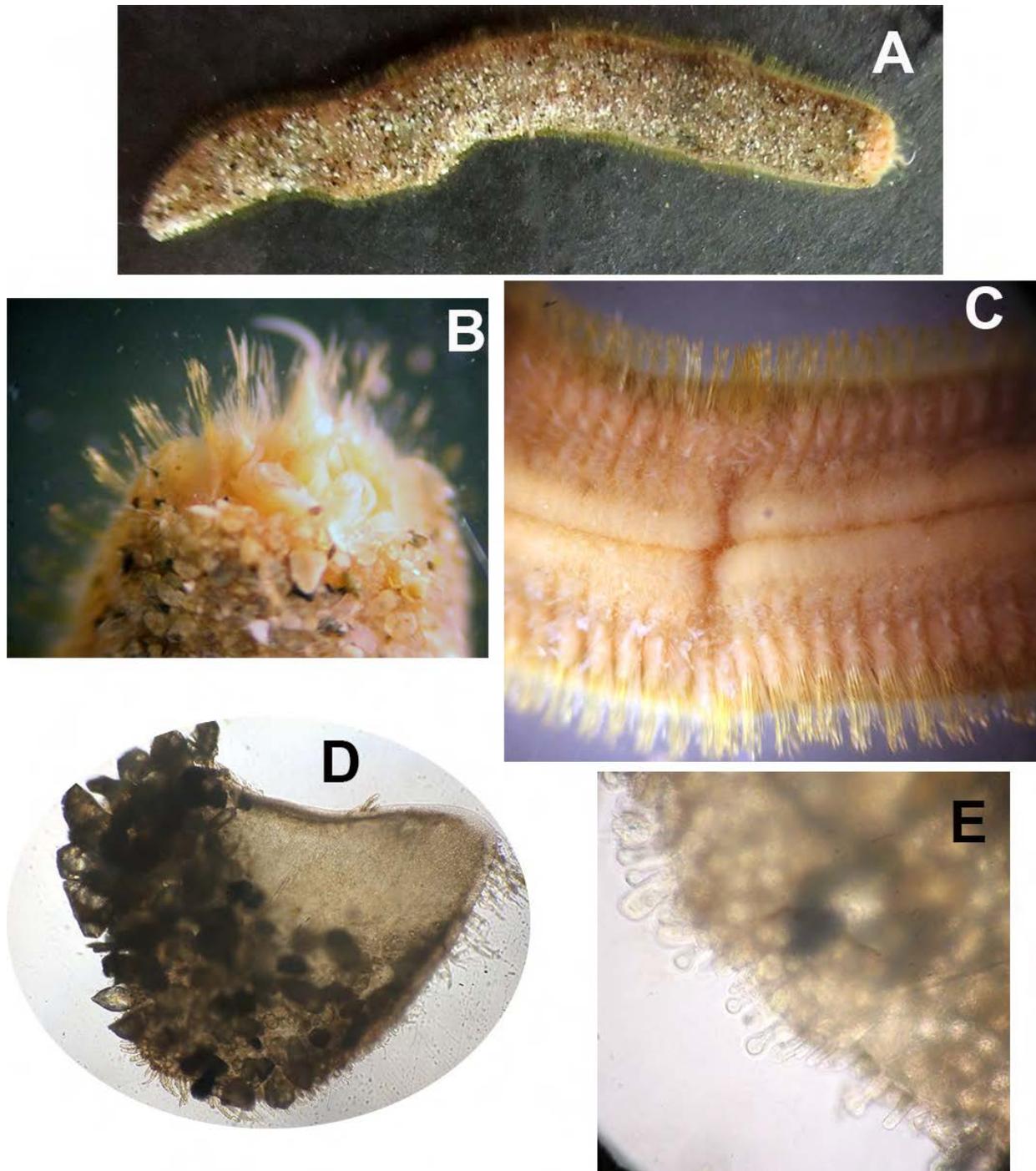


Figura 5. A) Élitros incrustados con granos de arena, vista dorsal; B) región anterior, mostrando primer par de elitroforos; C) superficie ventral del cuerpo cubierta de papilas; D) élitro del primer par, cubierto de granos de arena y margen con papilas filiformes; E) margen del élitro con papilas digitiformes.

Pelogenia **Schmarda, 1861**
(modificada de Pettibone 1997)

- | | |
|---|---|
| 1 Cirro dorsal del setígero 3 con cirróforo menor que el cirrostilo | 2 |
| - Cirro dorsal del setígero 3 con cirróforo igual o mayor que el cirrostilo | 3 |

- 2(1)** Élitros con lóbulos marginales redondeados (Fig. 3B); segmento III con branquia larga en la base del cirróforo dorsal; dorso con escasas papilas compuestas *P. hartmanae* Pettibone, 1997¹ (C)
 – Élitros sin lóbulos marginales redondeados, margen entero (Fig. 3A); segmento III con branquia corta en la base del cirróforo dorsal; dorso con abundantes papilas simples digitiformes *P. anoculata* (Hartman, 1939)² (P, G, C)
- 3(1)** Neurosetas compuestas con manubrios con pocas hileras de espínulas (0–3) **4**
 – Neurosetas compuestas con manubrios con muchas hileras de espínulas (hasta 25) **5**
- 4(3)** Ceratóforo de la antena media bulboso, prominente; ojos anteriores circulares; neurosetas del segmento I con manubrio espinuloso *P. fimbriata* (Hartman, 1939)³ (P, G, Q, C, Q)
 – Ceratóforo de la antena media no prominente; ojos anteriores alargados; neurosetas del segmento I con manubrio liso *P. myops* (Hartman, 1939)⁴ (P)
- 5(3)** Segmento II proyectado hacia adelante, hendido mediodorsalmente *P. arenosa* (delle Chiaje, 1830)⁵ (C, Q, P, Q)
 – Segmento II proyectado hacia el prostomio, sin incisión mediodorsal *P. kinbergi* (Hansen, 1882)⁶ (B, Q, G, Q)

Comentarios

- 1) Localidad tipo, puerto de Mayagüez, Puerto Rico; registrada sólo para la localidad tipo.
- 2) Descrita como *Psammolyce antipoda anoculata* Hartman, 1939. Su localidad tipo es Playa Blanca, Pacífico de Costa Rica. Cuenta con registros en el Caribe.
- 3) Descrita como *Psammolyce fimbriata* Hartman, 1939 de la isla Isabel, Nayarit (21°54' N, 105°53' W). Su registro es amplio en el Pacífico oriental tropical, los registros para el golfo de México y Caribe son cuestionables.
- 4) Descrita como *Psammolyce myops* de la isla Espíritu Santo, Baja California Sur. La especie fue sinonimizada por Pettibone (1997) con *P. fimbriata* (Hartman, 1939); aquí se mantienen separadas y se propone su revisión, ya que sus ilustraciones muestran diferencias.
- 5) Descrita como *Sigalion arenosum* delle Chiaje, 1830 del golfo de Nápoles, los registros en el Caribe y Pacífico oriental tropical son cuestionables.
- 6) Descrita como *Psammolyce kinbergi* de Brasil, los registros en el golfo de México y en la isla Cedros, Baja California, son cuestionables.

Clave para géneros de Sigalioninae Kinberg, 1856¹

- 1** Prostomio sin antenas laterales *Pholoides* Pruvot, 1895
 – Prostomio con antenas laterales **2**
- 2** Antenas laterales en el margen anterior del prostomio (Fig. 1C) **3**
 – Antenas laterales fusionadas a los parápodos tentaculares (Fig. 1A) **4**
- 3(2)** Antenas sin ceratóforos *Sigalion* Audouin & Milne-Edwards *In* Cuvier, 1830
 – Antenas con ceratóforos (Fig. 1C) *Euthalenessa* Darboux, 1900²
- 4(2)** Ceratóforo de la antena media con aurículas (Fig. 1A) **5**
 – Ceratóforos de la antena media sin aurículas (Fig. 1C) *Leanira* Kinberg, 1856
- 5(4)** Neurosetas compuestas falcíferos, principalmente en parápodos medios **6**
 – Neurosetas compuestas espiníferos (Fig. 4C), principalmente en parápodos medios **8**

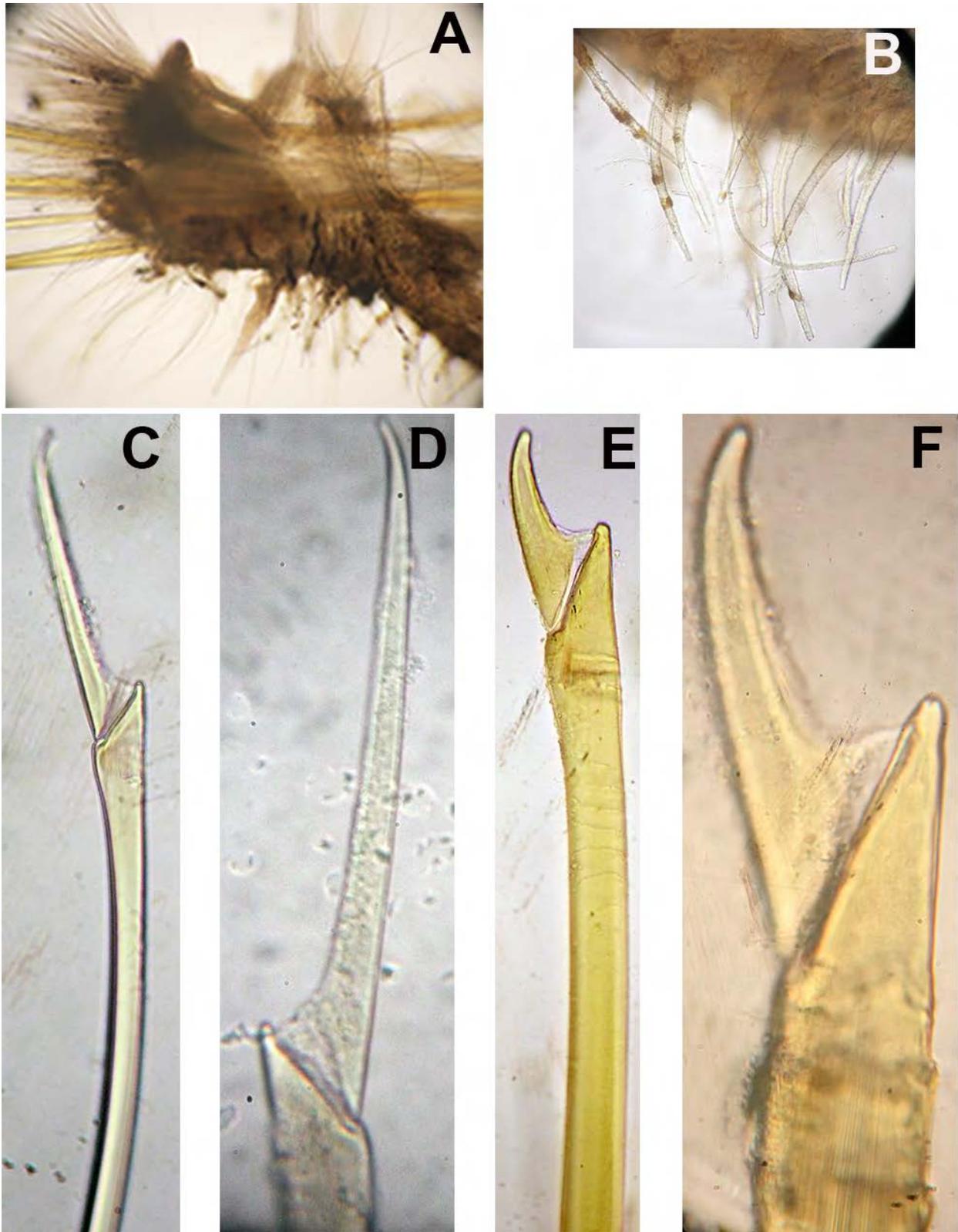


Figura 6. A) Parápodo con papilas largas en el neurópodo; B) papilas largas del neurópodo; C) neuroseta baja compuesta con punta larga; D) punta entera de la neuroseta; E) neuroseta compuesta gruesa; F) punta corta unidentada de la neuroseta.

- 6(5)** Labios laterales de la boca sin ctenidios, cirros ventrales con papilas largas en la base ...
 *Willeysthenelais* Pettibone, 1971³
 – Labios laterales de la boca con ctenidios (Fig. 1B), cirros ventrales sin papilas largas en la
 base 7
- 7(6)** Parápodos con estilodos fimbriados o papilados *Fimbriosthenelais* Pettibone, 1971
 – Parápodos con estilodos no papilados (Fig. 2C) *Sthenelais* Kinberg, 1856
- 8(5)** Parápodo tentacular con lóbulo interno; neurópodo con lóbulo presetal cónico (Fig.
 2A); segmento 3 con tubérculo dorsal *Sthenolepis* Willey, 1905
 – Parápodo tentacular sin lóbulo interno; neurópodo con lóbulo presetal redondeado (Fig.
 2B); segmento 3 sin tubérculo dorsal *Ehlersileanira* Pettibone, 1970

Comentarios

- 1) No se incluye *Neoleanira areolata* (McIntosh, 1885), descrita para Yedo, Japón, su introducción en la lista de especies del Pacífico oriental tropical parece ser un error porque no hay registros.
- 2) Dos especies se han registrado para el golfo de California: *Euthalenessa digitata*? McIntosh, 1885 y *E. djiboutiensis* (Gravier, 19001), la primera descrita de Admiralty Islands, Nueva Guinea, la segunda de Djibouti, golfo de Adén, océano Índico; el registro de ambas especies en las listas de América tropical es cuestionable.
- 3) *Willeysthenelais colorata* (Monro, 1924) descrita de Puerto Denison, Australia, fue sinonimizada con *W. diplocirrus* (Grube, 1875) de Filipinas por Pettibone (1971a). Los registros de Hartman (1939) para Panamá, Costa Rica y México son cuestionables.

Claves para especies de Sigalioninae Kinberg, 1858

Ehlersileanira Pettibone, 1970b

- 1** Élitros gruesos; cirro ventral con una papila corta basal; espiníferos articulados largos;
 más de 200 segmentos *E. incisa* (Grube, 1877)¹ (G, Q)
 – Élitros delgados; cirro ventral sin papila basal; espiníferos articulados cortos; menos de
 200 segmentos *E. simplex* (Ehlers, 1887)² (G)

Comentarios

- 1) Descrita como *Sthenelais incisa* del Congo, África. Los registros en el norte del golfo de México son cuestionables.
- 2) Descrita como *Sthenelais simplex* de Dry Tortugas, Florida. La especie fue sinonimizada por Augener (1918) con *E. incisa* del Congo, la sinonimia es cuestionable; aquí se mantienen separadas para usar el nombre local.

Fimbriosthenelais Pettibone, 1971

- 1** Branquias desde el segmento seis; vientre papilado; neurópodos posteriores con estilodos;
 élitros con microtubérculos y papilas, sin granos de arena
 *F. hobbsi* Pettibone, 1971¹ (G, C)
 – Branquias desde el segmento cuatro; vientre liso; neurópodos posteriores sin estilodos;
 élitros con microtubérculos incrustados de granos de arena
 *F. minor* (Pruvot & Racovitza, 1895)² (G, Q)

Comentarios

- 1) Descrita de bahía Siguanea, isla de Pinos, Cuba, con varios registros en Florida y Alabama.
- 2) Descrita como *Sthenelais minor* de Francia. Los registros de Wolf (1984) para la Florida, son cuestionables, él mismo indicó diferencias en sus ejemplares, sugiriendo así la necesidad de clarificar la identidad de los registros.

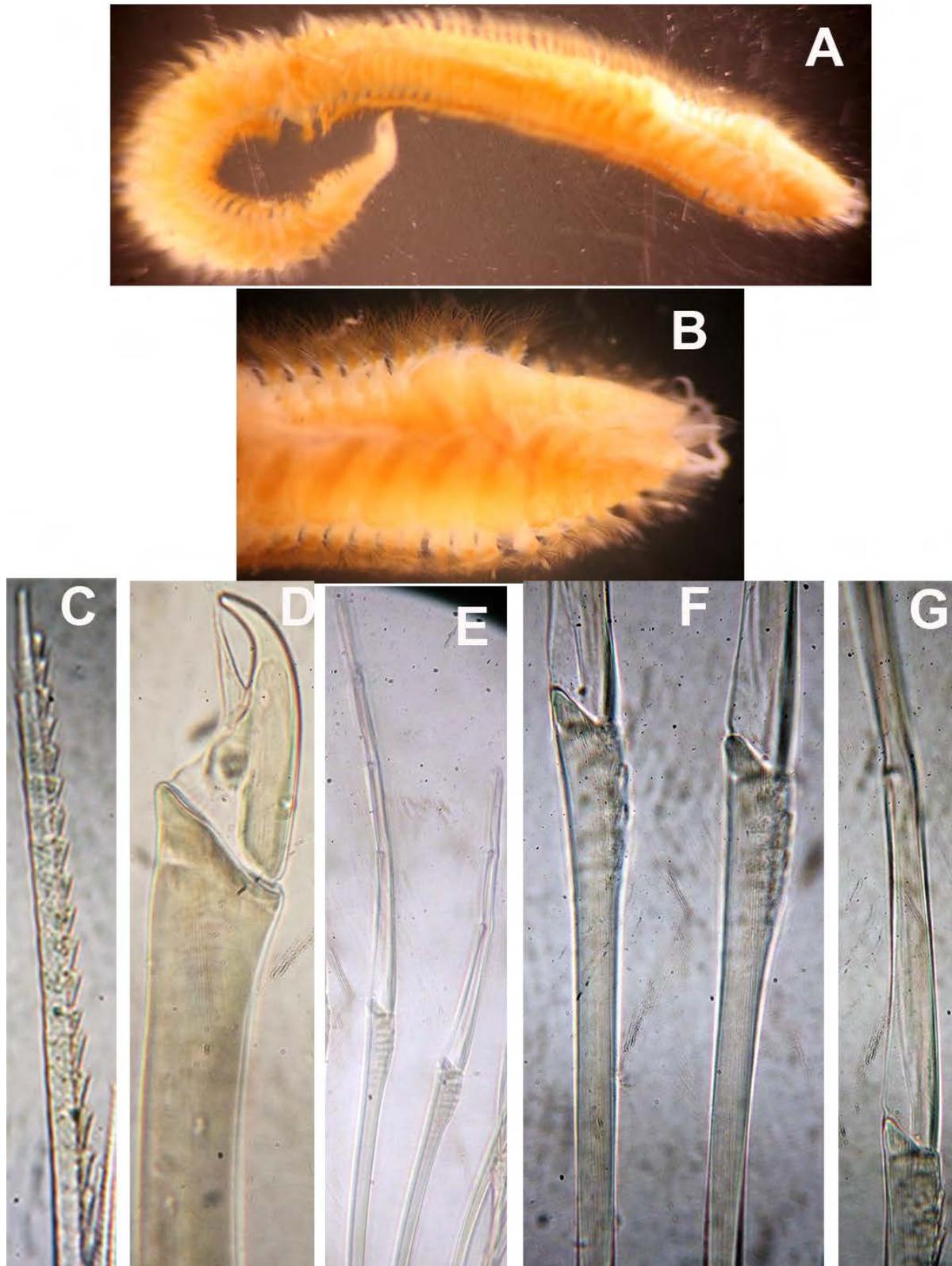


Figura 7. A) Cuerpo en vista dorsal con élitros lisos; B) región anterior con élitros traslapados; C) notosetas espinulosas; D) neuroseta compuesta: falcífero con punta bidentada; E) neurosetas articuladas; F) base de las neurosetas articuladas con espinas; G) región superior de las neurosetas articuladas.

Leanira Kinberg, 1855

(modificado de Pettibone 1970b)

- 1 Parápodos tentaculares con numerosos estilodos, antenas laterales se insertan medialmente sobre los parápodos tentaculares, élitros con una mancha subcircular oscura, cerca de la inserción al elitróforo *L. cirrata* (Treadwell, 1934)¹ (C)
 – Parápodos tentaculares sin estilodos, antenas laterales se insertan dorsalmente sobre los parápodos tentaculares, élitros sin mancha en la inserción del elitróforo
 *L. alba* Moore, 1910² (G, Q; P)

Comentarios

- 1) Descrita como *Eupholoe cirrata* Treadwell, 1934 de Puerto Rico.
 2) Su localidad tipo es San Diego, California con varios registros en el golfo de California, Los registros en la Florida son cuestionables (golfo de México) y requieren ser corroborados.

Pholoides Pruvot, 1895

- 1 Tentaculóforo con lóbulo acicular proyectado; superficie ventral con papilas grandes; neurópodos con lóbulos aciculares presetales con dos papilas largas
 *P. asperus* (Johnson, 1897)¹ (P)
 – Tentaculóforo sin lóbulo acicular proyectado; superficie ventral lisa; neurópodos con lóbulos aciculares presetales con papilas cortas
 *P. bermudensis* (Hartman & Fauchald, 1971)² (G, C)

Comentarios

- 1) Descrita de bahía Monterey, California, y con registros en islas Galápagos.
 2) Descrita de las Bermudas y registros en la Florida y Cuba.

Sigalion Audouin & Milne-Edwards In: Cuvier, 1830¹

- 1 Sin antena media 2
 – Con antena media² 3
- 2(1) Neurópodos sin estilodos *S. pourtalesi* Ehlers, 1887³ (G)
 – Neurópodos con dos estilodos redondeados *S. arenicola* Verrill, 1880⁴ (C)
- 3(1) Élitros con papilas marginales bipinadas (Fig. 3D); antena media atenuada; manubrio de las neurosetas de segmentos medios con muchas hileras de espinas
 *S. spinosus* Hartman, 1939⁵ (P)
 – Élitros con papilas marginales palmadas (Fig. 3E); antena media con punta roma; manubrio de las neurosetas liso o poco espinoso 4
- 4(3) Antena media en el margen posterior del prostomio; ojos oscuros
 *S. hancocki* Hartman, 1939⁶ (P)
 – Antena media en la parte media del prostomio; ojos inconspicuos
 *S. lewisi* Berkeley & Berkeley, 1939⁷ (P; C, Q)

Comentarios

- 1) *Sigalion mathildae* Audouin & Milne-Edwards In: Cuvier, 1830, fue descrito de Iles Chausey, Francia. Erróneamente introducido a la lista de especies del Pacífico oriental tropical, ya que no hay registros comprobados en la región.

- 2) *Sigalion antillarum* Grube, 1875, descrita como *Sigalion antillarum* Grube 1875, se desconoce con precisión su localidad tipo; a pesar de que su descripción es breve, su registro en el Caribe es amplio. Lo único que se conoce es su ubicación en el género y la presencia de una antena media, el material tipo está perdido y podría ser una especie indeterminable.
- 3) Descrita de Sambos, Florida, con registros sólo en la localidad tipo.
- 4) Descrita de Massachussets, costa oriental de Estados Unidos, con registro en Cuba.
- 5) Descrita como *Eusigalion spinosum* de bahía Monterey, California, con registros en el golfo de California y Galápagos. Los registros de Wolf (1984) para la Florida, como *Thalenessa* cf. *spinosa* Hartman, 1939 son cuestionables.
- 6) Fue descrita como *Eusigalion hancocki* de San José, Guatemala, con registros en el Pacífico oriental tropical. Mackie & Chambers (1990) la sinonimizaron con *S. lewisi* Berkeley & Berkeley, 1939, descrita de la isla Espíritu Santo, Baja California Sur; esta sinonimización es cuestionable y requiere su revisión.
- 7) Descrito de la isla Espíritu Santo, México. Los registros de Nonato & Luna (1970) y de Amaral & Nonato (1984), para Brasil, son cuestionables.

Sthenelais Kinberg, 1856¹

- | | | |
|------|--|--|
| 1 | Manubrio de las neurosetas de segmentos medios con numerosas hileras de espinas | 2 |
| | – Manubrio de las neurosetas de segmentos medios con pocas hileras de espinas | 5 |
| 2(1) | Vientre con papilas | <i>S. berkeleyi</i> Pettibone, 1971 ² (P) |
| | – Vientre sin papilas | 3 |
| 3(2) | Neurosetas articuladas con 10 a 15 artejos, uno o dos falcíferos | <i>S. tertiaglabra</i> Moore, 1910 ³ (B, P) |
| | – Neurosetas articuladas con menos de 10 artejos, numerosos falcíferos | 4 |
| 4(3) | Élitros con microtubérculos cónicos uniformemente distribuidos; papilas marginales en todo el borde externo; órganos nucales ocultos por el segmento dos | <i>S. articulata</i> (Kinberg, 1856) ⁴ (C, Q) |
| | – Élitros con microtubérculos dispersos, papilas marginales escasas en el borde externo; órganos nucales no ocultos | <i>S. setosa</i> Bush In: Verrill, 1900 ⁵ (C) |
| 5(1) | Neurosetas con puntas bífidas y algunas con puntas enteras; élitros posteriores con 3–4 tubérculos cónicos esclerotizados en el borde posterior | <i>S. neoleanirae</i> Hartman, 1939 ⁶ (P) |
| | – Neurosetas sólo bífidas; élitros posteriores con tubérculos en otro arreglo | 6 |
| 6(5) | Élitros medios o posteriores con una hilera de papilas en el borde lateral, microtubérculos predominantemente globulares | <i>S. verruculosa</i> Johnson, 1897 ⁷ (P) |
| | – Élitros medios o posteriores con varias hileras de papilas en el borde lateral microtubérculos de otra forma | 7 |
| 7(6) | Borde lateral de los élitros con papilas hasta en seis hileras submarginales; falcíferos cortos no articulados más numerosos que los articulados; sin neurosetas simples | <i>S. fusca</i> Johnson, 1897 ⁸ (B, P) |
| | – Borde lateral de los élitros con papilas en dos hileras submarginales; falcíferos no articulado en otro arreglo; con neurosetas simples | 8 |
| 8(7) | Parápodos con branquias cortas, poco ciliadas; estilodos dispersos en neurópodos | <i>S. helenae</i> Kinberg, 1856 ⁹ (P; C, Q) |
| | – Parápodos con branquias largas, ciliadas; estilodos numerosos en neurópodos | <i>S. maculata</i> Hartman, 1939 ¹⁰ (P; B, Q; C, Q) |

Comentarios

- 1) Las siguientes especies presentes en las listas de la región no fueron incluidas y se indica la razón:
 - a) *Sthenelais boa* (Johnston, 1833) fue descrita de Berwick-upon-Tweed, Inglaterra, no tiene registros en la región; b) *S. caerulea* (Schmarda, 1861) fue descrita de Valparaíso, Chile, fue sinonimizada por Pettibone (1971a) con *S. helenae* Kinberg, 1856, también descrita de Valparaíso, Chile; c) *S. leidy* de Quatrefages, 1866 fue descrita de Nueva Inglaterra, Estados Unidos, su registro en Louisiana y la sinonimia de Hartman (1942) con *S. pica* Verrill, 1873, descrita de Vineyard Sound, Massachusetts, son cuestionables; d) *S. malayana* Horst, 1917 fue descrita de Célebes, Indonesia, y no tiene registros en la región; y e) *S. variabilis* Potts, 1910, fue descrita de islas Maldivas y Zanzíbar, y no tiene registros en la región.
- 2) Descrita de California, con registros en el golfo de California.
- 3) Descrita de isla Coronado, Baja California y bahía Monterey, California. Con registros en el golfo de California.
- 4) Descrita de Río de Janeiro y Sao Paulo, Brasil, con registros en Cuba y Brasil.
- 5) Descrita de la Bermuda, con registros en otros sitios del Caribe.
- 6) Descrita de isla Carmen, Baja California Sur, conocida sólo de la localidad tipo.
- 7) Descrita de San Pedro, California y con registros en el golfo de California.
- 8) Descrita de San Pedro y San Francisco, California, con registros en San Quintín, Baja California, y en el golfo de California.
- 9) Descrita de Valparaíso, Chile, con registros cuestionables en el golfo de California. El registro en el Caribe también es cuestionable.
- 10) Descrita de Independencia, Perú, fue sinonimizada por Pettibone (1971a) con *S. helenae*, pero aquí se mantienen separadas, con registros en el golfo de California. Su registro en el Caribe es cuestionable.

***Sthenolepis* Willey, 1905**

1 Prostomio con ojos	2
– Prostomio sin ojos	6
2(1) Neurópodos de segmentos medios con neurosetas compuestas tipo espiníferos lisos, no articulados	3
– Neurópodos de segmentos medios con neurosetas compuestas tipo espiníferos de otra forma	4
3(2) Notópodos de segmentos medios con notosetas de un tipo, poco espinulosas; élitros con papilas contiguas en el margen externo	<i>S. grubei</i> (Treadwell, 1901) ¹ (G, C)
– Notópodos de segmentos medios con notosetas de dos tipos, espinulosas y capilares; élitros con papilas espaciadas en el margen externo ...	<i>S. fimbriarum</i> (Hartman, 1939) ² (P)
4(2) Élitros sin papilas en el margen; ojos anteriores alargados	<i>S. oculata</i> (Hartman, 1942) ³ (C)
– Élitros con papilas en el margen; ojos anteriores de otra forma	5
5(4) Cuerpo con hasta 82 segmentos	<i>S. gracilior</i> Augener, 1927 ⁴ (C)
– Cuerpo con más de 100 segmentos	<i>S. kuekenthali</i> Augener, 1922 ⁵ (C)
6(1) Notópodo con estilodos sobre el margen dorsal, tres espaciadas y largas en la parte posterior	<i>S. spargens</i> Fauchald, 1972 ⁶ (P)
– Notópodo sin estilodos sobre el margen dorsal, seis formando un grupo en la parte posterior	<i>S. racemosa</i> Fauchald, 1972 ⁷ (P)

Comentarios

- 1) Descrita como *Sthenelais grubei* de bahía Boquerón y San Antonio, Puerto Rico, con registros de Wolf (1984) para Florida.

- 2) Descrita como *Leanira fimbriarum* de isla del Carmen, Baja California Sur, con registros en el golfo de California.
- 3) Descrita como *Leanira oculata* de Cuba, con un amplio registro en el Caribe.
- 4) Descrita de Curazao, Antillas Holandesas. La descripción es breve, sin ilustraciones, no ha sido redescrita ni registrada fuera de la localidad tipo.
- 5) Descrita de Kingston, Jamaica. La descripción original es ambigua, sólo refiere a élitros lisos y estilodos ramificados. Tiene registros para Colombia.
- 6) Descrita de Mazatlán, Sinaloa, con otros registros en el golfo de California.
- 7) Descrita de la cuenca de Guaymas, golfo de California, a 1,775 m de profundidad.

Clave para especies de *Sthenelanellinae* Moore, 1910

Sthenelanella Moore, 1910¹

- 1 Prostomio redondeado (tan largo como ancho); área ocular no elevada
 *S. uniformis* Moore, 1910² (B; P; G; Q; C, Q)
 – Prostomio ovoide (dos veces más ancho que largo); área ocular elevada
 *S. atypica* Berkeley & Berkeley, 1941³ (P)

Comentarios

- 1) *Sthenelanella corallicola* Thomassin, 1972 está en la lista de especies de la región pero no tiene registros, su localidad tipo es Madagascar (océano Índico).
- 2) Descrita de San Diego, California, con registros en Ensenada, en el golfo de California y otros sitios del Pacífico oriental tropical; los registros en el golfo de México son cuestionables.
- 3) Descrita de New Port Beach, California, presente en la lista de especies del Pacífico oriental tropical; Pettibone (1969) la sinonimizó con *S. uniformis* Moore, 1910 de California, la sinonimia es cuestionable y aquí se mantienen separadas.

Agradecimientos

Para la primera edición, Charatsee Aungtonya nos compartió su publicación con la clave para los géneros de Sigalionidae. Las valiosas correcciones y sugerencias de Vinícius da Rocha Miranda (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro) y José Rolando Bastida-Zavala (UMAR) mejoraron la calidad final de este capítulo. Esta contribución se realizó con respaldo del proyecto "Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811). La primera autora agradece al Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas por el tiempo otorgado para la realización de este trabajo.

Referencias

Alalykina IL 2018 Composition of deep-sea polychaetes from the SokhoBio expedition with a description of a new species of *Labioleanira* (Annelida: Sigalionidae) from the Sea of Okhotsk. Deep Sea Res Pt II: Topical Stud Oceanogr 154: 140-158.

- Amaral ACZ & Nonato EF 1984 Anelídeos Poliquetos da Costa Brasileira, 4. Polyodontidae, Pholoidae, Sigalionidae e Eulepethidae. Cons. Nat Desenvol Cient Tecnol, Sao Paulo, 54 pp.
- Augner H 1918 Polychaeta. Beitrage zur Kenntnis des Meeresfauna West-Afrikas. Herausgegeben von W. Michaelsen. Z.L. Friederichsen & Co., Hamburg, 2: 67-625.
- Aungtonya CS 2002 A preliminary study of Sigalionidae (Annelida: Polychaeta) from the Andaman sea off Southwestern Thailand, with an overview of presently recognized genera. Phuket. Mar Biol Center, Sp Publ 24: 205-235.
- Aungtonya CS 2003 Scanning electron microscopy (SEM) and light microscopy (LM) study of important characters in the identification of Sigalionidae (Annelida: Polychaeta). Hydrobiologia 496:1-16.
- Aungtonya C 2005 Study of important morphological characters in Sigalionidae (Polychaeta). Phuket Mar Biol Center, Techn Pap 6: 1-19.
- Barnich R & Fiege D 2003 The Aphroditoidea (Annelida: Polychaeta) of the Mediterranean Sea. Abh Senckenberg Naturforsch Ges 559: 1-167.
- Bastida-Zavala R, García-Madrugal MS, Rosas-Alquicira E, López-Pérez RA, Benítez-Villalobos F, Meraz-Hernando JF, Torres-Huerta AM, Montoya-Márquez A & Barrientos-Luján N 2013 Marine and coastal

- biodiversity of Oaxaca, Mexico. Check List 9: 329–390.
- Blake JA 1995 Family Pholoidae Kinberg, 1858. *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. Polychaeta: Phyllodocida (Syllidae and scale-bearing families), Amphinomida and Eunicida. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, California, pp: 175–188.
- Chamberlin R 1919 The Annelida Polychaeta. Mem Mus Comp Zool Harv Univ 48:1–514.
- Chambers SJ & Muir AI 1997 Polychaetes: British Chrysopetaloidea, Pisionoidea and Aphroditioidea. *In*: Barnes RSK & Crothers JH (eds) Synopsis of the British Fauna (new series), Linnean Society of London and Estuarine and Coastal Sciences Association, Londres, 202 pp.
- Day JH 1967 A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Brit Mus (Nat Hist), London. 878 pp.
- 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 & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanog Mar Biol Ann Rev 17: 193–284.
- Fauchald K & Rouse G 1997 Polychaete systematics: past and present. Zool. Scripta 26:71–138.
- Fauchald K, Granados-Barba A & Solís-Weiss V 2009 Polychaeta (Annelida) of the Gulf of Mexico. *In*: Felder DL & Camp DK (eds) Gulf of Mexico. Origin, waters, and biota. Volume 1, Biodiversity. Texas A&M University Press, College Station, Texas, pp: 711–744.
- Gonzalez BC, Martínez A, Borda E, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K 2018 Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. Cladistics 34: 225–259.
- Hartman O 1939 Polychaetous annelids, 1. Aphroditidae to Pisionidae. Allan Hancock Pac Exped 7(1–2): 1–155.
- Hartman O 1942 A review of the types of polychaetous annelids at the Peabody Museum of Natural History, Yale University. Bull Bingham Oceanogr Coll, Yale Univ 8(1): 1–98.
- Kinberg JGH 1856 Nya släkten och arten af Annelider, 1. Aphroditea Savigny. Öfver Kongl Vetenskaps-Akad Förhandl 12: 381–388.
- Kirkegaard JB 2001 Deep-sea polychaetes from Northwest Africa, including a description of a new species of *Neopolymoe* (Polynoidae). J Mar Biol Ass UK 81: 391–397.
- Lana PC 1991 Sigalionidae (Polychaeta) from the coast of Paraná (SE Brazil) and adjacent areas. Ophelia Suppl 5: 121–132.
- Levinsen MR 1883 Systematisk-geografisk-Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Vidensk Meddel Naturhist Foren Kjobenhavn 1882: 160–250.
- Mackie ASY & Chambers SJ 1990 Revision of the type species of *Sigalion*, *Thalenessa* and *Eusigalion* (Polychaeta: Sigalionidae). Zool Scr 19: 39–56.
- Malmgren AJ 1865 Nordiska Hafs-Annulater. Öfversigt K Vet-Akad Förhandlingar 22(1): 51–110.
- Malmgren AJ 1867 Annulata Polychaeta: Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae. Hactenus Cognita. Kongl Vetensk-Akad Förhand. 4: 127–235.
- Morales-de Anda, D, Villalobos-Guerrero T & Salazar-Silva P 2013 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la costa sur de Jalisco y Colima. *In*: Franco-Gordo C (ed) Inventario de biodiversidad de la costa sur de Jalisco y Colima. Volumen 1, Universidad de Guadalajara, Jalisco, pp: 101–135.
- Nonato EF & Luna JAC 1969 Sobre algunos polyquetas de escama do Nordeste do Brasil. Bol Inst Oceanogr S Paulo 18(1): 63–91.
- 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(2): 490–500.
- Perkins TH & Savage T 1975 A bibliography and checklist of polychaetous annelids of Florida, the Gulf of México, and the Caribbean Region. Fla Mar Res Publ 14: 1–62.
- Pernet B 200. A scaleworm's setal snorkel. Invert Biol 119: 147–151.
- Pettibone MH 1969 The genera *Sthenelanelia* Moore and *Euleanira* Horst (Polychaeta, Sigalionidae). Proc Biol Soc Wash 82: 429–38.
- Pettibone MH 1970a Revision of the genus *Euthalenssa* Darboux (Polychaeta: Sigalionidae). Smithson Contr Zool 52: 1–30.
- Pettibone MH. 1970b. Revision of some species referred to *Leanira* Kinberg (Polychaeta: Sigalionidae). Smithson Contr Zool 53: 1–25.
- Pettibone MH 1970c Two new genera of Sigalionidae (Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 83(34): 365–86.
- Pettibone MH 1971a Partial revision of the genus *Sthenelais* Kinberg (Polychaeta: Sigalionidae) with diagnoses of two new genera. Smithson Contr Zool 109: 1–40.
- Pettibone MH 1971b Descriptions of *Sthenelais fusca* Johnson 1897 and *S. berkeleyae* n. sp. (Polychaeta: Sigalionidae from the Eastern Pacific. J Fish Res Bd Can 28(10): 1393–1401.
- Pettibone MH 1989 Polynoidae and Sigalionidae (Polychaeta) from hydrothermal vent of the Galapagos Rift 21°N, and seep-sites in the Gulf of Mexico (Florida and Louisiana). Proc Biol Soc Wash 102(1): 154–168.
- Pettibone MH 1992 Two new genera and four new combinations of Sigalionidae (Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 105: 614–629.
- Pettibone MH 1997 Revision of the sigalionid species (Polychaeta) referred to *Psammoilyce* Kinberg 1856, *Pelogenia* Schmarda 1861, and belonging to the

- subfamily Pelogeniinae Chamberlin 1919. *Smithson Contr Zool* 581: 1–89.
- Pleijel F 2001 Sigalionidae Kinberg, 1856. *In*: Rouse G & Pleijel F (ed) *Polychaetes*. Oxford University Press, pp: 80–81.
- Rabelais F 1532 Gargantua and Pantagruel. Chapter 4. LVII.
<http://etext.library.adelaide.edu.au/r/rabelais/francois/r11g/part211.html>
- Read G & Fauchald K (ed) 2020 World Polychaeta database. Consultado en: World Register of Marine species:
<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=search>
- Rouse G & Fauchald K 1997 Cladistics and polychaetes. *Zool Scr* 26: 139–204.
- 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.
- Struck TH, Purschke G & Halanych KM 2005 A scaleless scale worm: Molecular evidence for a phylogenetic placement of *Pisione remota* (Pisionidae, Annelida). *Mar Biol Res* 1: 243–253.
- 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): 79–09.
- Wehe T 2007 Revision of the scale worms (Polychaeta: Aphroditoidea) occurring in the seas surrounding the Arabian Peninsula. Part II. Sigalionidae. *Fauna Arabia* 23: 41–124.
- 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.
- Wolf PS 1984 Family Sigalionidae Malmgren, 1867. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) *Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of México*. Barry A. Vittor Ass., Mobile, 7 vols, pp: 25.1–25.3.

53. Sigalionidae: Pisioninae Ehlers, 1901

Diana L. Salcedo, Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México
dilesaor@gmail.com

Introducción

Los Pisioninae constituyen una subfamilia de sigaliónidos cuyas especies son poco numerosas, raras en ocurrencia y escasamente estudiadas. Son organismos de cuerpo alargado y filiforme y con numerosos setígeros. La mayoría de las especies son pequeñas, miden entre 10 y 25 mm de longitud (Wolf 1984, Hutchings 2000), aunque algunas, como *Pisione garciavaldecasasi* pueden alcanzar hasta 4 cm (San Martín *et al.* 1998). Carecen de pigmentación, son transparentes o de color blanco (Wolf 1984, Rouse & Pleijel 2001), poseen una cutícula relativamente gruesa. Son organismos adaptados a ambientes intersticiales (Wolf 1984, Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000), aunque esto ha sido cuestionado por autores como Rouse & Pleijel (2001) debido al tamaño relativo de algunos especímenes con respecto a los granos de sedimento donde viven, como es el caso de *P. garciavaldecasasi*, que ha sido encontrada entre grava y piedras pequeñas (San Martín *et al.* 1998). El sistema circulatorio y el corazón están ausentes, lo cual puede atribuirse a su pequeño tamaño (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001).

Los pisioninos son carnívoros y excavadores activos. La mayoría están asociados a ambientes arenosos poco profundos, principalmente en zonas intermareales y submareales (Wolf 1984, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001), aunque también se han registrado a más de 1000 m de profundidad. Probablemente se distribuyen en todo el mundo, aunque no hay registros en regiones polares (González *et al.* 2018), y predominan en ambientes tropicales y subtropicales (Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). Una especie de agua dulce se registró en numerosos ríos de la Isla Coiba, Panamá (San Martín *et al.* 1998).

Existen cuatro géneros en la subfamilia: *Pisione* Grube, 1858 con 42 especies y 4 subespecies (Fig. 1A, E); *Pisionidens* Aiyar & Alikunhi, 1943 con cuatro especies (Fig. 1C); *Anoplopisione* Laubier, 1967a con dos especies (Fig. 1B); y *Pisionella* Hartman, 1939 con una sola especie (Fig. 1D). Los géneros se diferencian principalmente por el número de apéndices cefálicos, la presencia de parápodos en el primer setígero y la presencia y número de mandíbulas (Fauchald 1977). El número de especies descritas en esta subfamilia, y en particular dentro de *Pisione*, ha aumentado considerablemente en las últimas décadas debido a los trabajos realizados por Hartmann-Schröder & Parker (1990), Gradek (1991), Zhao *et al.* (1991), Govaere & De Wilde (1993), De Wilde & Govaere (1995), Westheide (1995), Yamanishi (1992, 1998), San Martín *et al.* (1998, 1999), Moreira *et al.* (2000), Aguado & San Martín (2004), Salcedo *et al.* (2015), entre otros. Sin embargo, la mayoría de estos registros corresponden a zonas geográficas restringidas; además, los géneros *Pisionella*, *Pisionidens* y *Anoplopisione* tienen muy pocas especies descritas. Esto refleja, entre otras cosas, el conocimiento limitado que se tiene sobre la taxonomía y sistemática de esta subfamilia y el escaso número de estudios que se han realizado en ambientes intersticiales (Hutchings 2000).

En los mares de América tropical únicamente se han registrado 10 especies y una subespecie de la subfamilia Pisioninae, 9 corresponden a *Pisione* y 2 a *Pisionidens*. Entre estas, en litorales mexicanos se han registrado las siguientes especies de *Pisione*: *P. remota* en las costas de Tamaulipas (Delgado-Blas 2001), Golfo de California (Hernández-Alcántara & Solís Weiss 1999) y Guerrero (Rodríguez-Valencia 2004); *P. wolfi* en las costas de Tabasco y Yucatán; *P. longispinulata*, *P. galapagoensis*, *P. hippocampus* y *P.*

sanmartini en la Bahía de Acapulco, Guerrero (Salcedo-Oropeza *et al.* 2010, Salcedo *et al.* 2015). Las especies de *Pisionidens* incluyen *P. indica* en Sonora, Sinaloa (Dexter 1976), Colima (Dexter 1976, Salazar-Vallejo *et al.* 1989), Baja California Sur (Bastida-Zabala 1991) y Tamaulipas (Harper *et al.* 1979, Delgado-Blas 2001) y *P. ixazaluohae* en Akumal, Quintana Roo (Petersen *et al.* 2016).

Las especies de la subfamilia Pisioninae, y en particular la especie de amplia distribución *Pisone remota*, son frecuentemente difíciles de discriminar debido a que los tipos de setas y otras características diagnósticas, en primera instancia, son muy similares entre las especies (Gradek 1991, Westheide 1995). Muchos ejemplares del género *Pisone* han sido asignados a *P. remota* debido a la dificultad para hacer una correcta identificación taxonómica cuando los organismos no poseen órganos copuladores desarrollados. Es probable que dicho fenómeno haya provocado una estimación errónea del número de especies del género *Pisone* en las costas de México y América Tropical.

Sistemática

La autoría correcta de este grupo taxonómico es confusa en la literatura (Hutchings 2000). Grube (1858) describió el primer pisionino, *Pisone orstedii* de Valparaíso, Chile, que originalmente fue incluido en la familia Phyllodocidae. Levinsen (1883) sugirió considerarlos como una familia aparte dentro del grupo de los gusanos escamosos, pero nunca empleó el nombre de Pisionidae para referirse a ellos, a pesar de lo cual, autores como Day (1967) y Hutchings (2000) lo consideraron como el autor de la misma. Southern (1914) también fue incorrectamente asignado como el autor de la familia por Westheide (1974), Wolf (1984) y Fauchald & Rouse (1997), entre otros. Sin embargo, él únicamente introdujo el nombre *Praegeria*, actualmente considerado sinónimo menor de *Pisone*. En realidad, el nombre Pisionidae fue empleado por primera vez por Ehlers (1901), quien definió al grupo formalmente como una familia e hizo comentarios adicionales sobre sus relaciones con otros taxa.

Aiyar & Alikunhi (1940) propusieron *Pisionella* para describir un poliqueto proveniente de playa Madras, India, que posteriormente fue

reubicado en el género *Pisionidens* Aiyar & Alikunhi (1943) debido a que *Pisionella* ya había sido utilizado por Hartman (1939) para describir a un pisionido de Perú.

Las afinidades filogenéticas basadas en la morfología y entre las especies de este taxón fueron confusas (Rouse & Pleijel 2001), debido, entre otras razones, a la variabilidad en las estructuras cefálicas de las mismas (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000). Numerosos autores incluyeron a los Pisionidae dentro del clado Phyllodocida, pero sus afinidades filogenéticas dentro del mismo eran inciertas (Struck *et al.* 2005). Algunos autores como Fauchald (1977), Pettibone (1982) y Rouse & Pleijel (2001) los colocaron dentro del Suborden Aphroditiformia, junto a familias como Aphroditidae, Polynoidae, Pholoididae, Eulepethidae, Sigalionidae, etc., mientras que otros como Rouse & Fauchald (1997) y Glasby *et al.* (2000) los consideraron cercanos a los Goniadidae, Glyceridae y Paralacydoniidae.

A pesar de estas controversias, la mayoría de los autores (Levinsen 1887, Ehlers 1901, Southern 1914, Hartman 1939, Åkesson 1961, Pettibone 1982, Pleijel & Dahlgren 1998, Rouse & Pleijel 2001, Struck *et al.* 2005) reconocieron la relación de los Pisionidae con los gusanos escamosos, un grupo de poliquetos que ha sido reconocido con varios nombres: Aphroditiformia, Aphroditacea o Aphroditoidea (Rouse & Pleijel 2001).

El grupo de los Pisionidae fue aceptado como familia durante muchas décadas, pero recientes trabajos los ubican entre la familia Sigalionidae. Struck *et al.* (2005) utilizaron marcadores moleculares (subunidades 18S y COI) y comprobaron la monofilia del grupo Aphroditiformia y la inclusión de los Pisionidae en él, siendo más cercanos a los Sigalionidae y a los Pholoidae. Struck *et al.* (2005) consideraron que los pisionidos eran gusanos escamosos sin escamas, y que constituyen un taxón dentro de los Aphroditiformia, pero con considerables variaciones morfológicas.

La autopomorfía de los Aphroditiformia está relacionada con la posesión de élitros, y aunque los Pisionidae carecen de ellos y no existen fuertes autopomorfías que los unan con este grupo, varias características de los adultos y

otras presentes durante su desarrollo sustentan su inclusión dentro de los Aphroditiformia, con lo que la pérdida de los élitros es considerada como una pérdida secundaria (Struck *et al.* 2005). Algunas de las características compartidas entre los pisionidos y los afroditiformes son la similitud entre las larvas (Struck *et al.* 2005); la presencia, en los pisioninos de una faringe eversible armada con dos pares de mandíbulas asociadas a glándulas de veneno, similares a las encontradas en los gusanos escamosos (Wolf 1984, Wolf 1986), y la presencia de un segmento tentacular orientado hacia la parte anterior del cuerpo, con dos pares de cirros tentaculares y un par de palpos bien desarrollados (Wolf 1984, Pleijel & Dahlgren 1998). No obstante, a diferencia de los gusanos escamosos, los pisioninos, además de carecer de élitros, tienen un prostomio muy reducido y han desarrollado un sistema reproductor muy complejo que incluye cópula (Wolf 1984). Wiklund *et al.* (2005) también aportaron evidencias moleculares y encontraron resultados similares a los señalados por Struck *et al.* (2005), sugiriendo la inclusión de los Pisionidae en la familia Sigalionidae.

Las evidencias anteriores fueron confirmadas por Norlinder *et al.* (2012), quienes realizaron un análisis filogenético de los gusanos escamosos con los marcadores nucleares 18SrARN y 28SrARN, 16SrARN mitocondrial, la subunidad I de la citocromo-oxidasa (COI) y 24 caracteres morfológicos. Estos autores concluyeron que la familia Pisionidae debería ser incluida dentro de la familia Sigalionidae, y por lo tanto sinonimizada con ella. Posteriormente, González *et al.* (2017) examinaron las relaciones filogenéticas y sistemáticas dentro de Aphroditiformia, empleando cuatro marcadores moleculares (16SrADN, 18SrADN, 28SrADN y COI) y 87 caracteres morfológicos de 127 especies. Estos autores modificaron la posición jerárquica al considerarla como subfamilia, e incluyeron una diagnosis para el grupo. Aunque en todos los estudios mencionados únicamente se utilizaron los caracteres de especies de los géneros *Pisone* y *Pisionidens*, de acuerdo con Read & Fauchald (2019), los otros géneros reconocidos dentro de este grupo (*Anoplopisone* con dos especies y el monotípico *Pisionella*), también deben ser incluidos en la familia Sigalionidae, porque como se mencionó previamente, Hartman (1939) y otros

autores ya habían señalado su cercanía con los sigalionidos.

Morfológicamente, las especies de la subfamilia Pisioninae difieren considerablemente de las de la familia Sigalionidae. Adicionalmente, la designación de los Pisioninae como una subfamilia es muy reciente, por lo que la denominación de Pisionidae aún persiste en la literatura. Debido a lo anterior, y por cuestiones prácticas, en este libro se decidió elaborar un capítulo separado de la subfamilia Pisioninae, con la intención de evitar confusiones en el lector y de proporcionarle las actualizaciones taxonómicas pertinentes para su posterior consideración.

Morfología

Región anterior. El prostomio puede estar bien desarrollado (*Pisionidens*) (Aiyar & Alikunhi 1940) (Fig. 1C) o estar reducido y rodeado por el segmento bucal (*Pisone*) (Wolf 1984, Yamanishi 1998) (Fig. 1A, E). En *Pisionidens* éste es alargado y cónico, mientras que en otros géneros es redondeado o en forma de diamante (Rouse & Pleijel 2001). En *Pisone* y *Anoplopisone*, el primer segmento o segmento bucal porta un par de acículas bucales (Yamanishi 1998), que surgen internamente en la base de los cirros dorsales; estas acículas son firmes y emergen ligeramente (Rouse & Pleijel 2001), distalmente ensanchadas y pueden tener muescas irregulares en la punta, su forma varía de acuerdo con la especie (Fig. 1E). En *Pisone*, el primer segmento está dirigido hacia la parte anterior, parcialmente fusionado al prostomio, de manera que lo encapsula y porta los parápodos (Fig. 1E); en *Pisionidens* es indistinto, no está fusionado y sólo porta cirros tentaculares (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001) (Fig. 1C). En este primer segmento todos los géneros, excepto en *Pisionidens*, portan dos pares de cirros, uno dorsal y uno ventral, ambos situados dorsalmente a los palpos. Los cirros dorsales son tentaculares y dirigidos hacia adelante en todos los géneros, mientras que los cirros ventrales son tentaculares en *Pisionella* y en *Pisionidens* (Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001) (Fig. 1C, D), y en forma de botella en *Pisone* y en *Anoplopisone* (Yamanishi 1998) (Fig. 1C, E). En *Pisone*, el peristomio es dorsalmente indistinguible y está limitado a los labios

(Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001).

Pisionidens tiene dos antenas frontales (Fig. 1C) y *Pisionella* una antena media (Fig. 1D), pero no hay antenas en los otros géneros (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). Los palpos son simples; en *Pisione* están fusionados a la superficie ventral del primer par de parápodos y en *Pisionidens* emergen ventralmente (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001) (Fig. 1A, C). Cada

palpo posee una cubierta gruesa en la base que surge ventralmente del segmento bucal, debajo y en la parte anterior de dicha cubierta se abre la boca (Wolf 1984, Yamanishi 1998).

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.

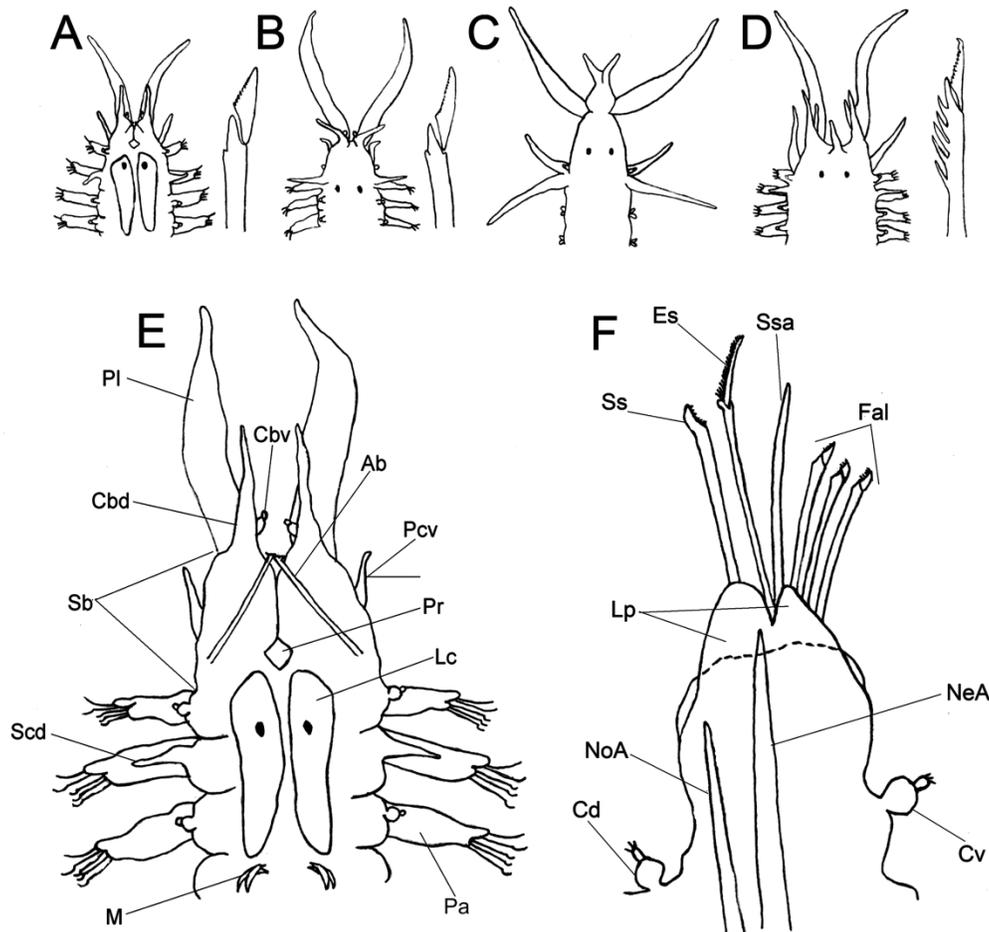


Figura 1. Extremo anterior, setas y parápodo en Pisioninae. A) *Pisione*, parte anterior (PA) y falcífero; B) *Anoplopisione*, PA y falcífero; C) *Pisionidens*, PA; D) *Pisionella*, PA y falcífero; E) *Pisione* sp., PA; F) Parápodo de *Pisione* sp. Abreviaturas: Ab= acícula bucal; Cbd= cirro bucal dorsal; Cbv= cirro bucal ventral; Cd= cirro dorsal; Cv= cirro ventral; Es= espinífero; Fal= falcíferos; Lc= lóbulo cerebral; Lp= lóbulos presetales; M= mandíbulas; NeA= neuroacícula; NoA= notoacícula; Pcv= primer cirro ventral; Pa= parápodo; Pl= palpo; Pr= prostomio; Sb= segmento bucal; Scd= segundo cirro dorsal; Ss= seta simple; Ssa= seta simple acicular. Modificados de Yamanishi (1998).

Poseen un número variable de ojos sub-epidérmicos situados en la parte posterior de los

lóbulos cerebrales (Rouse & Pleijel 2001), aunque a simple vista únicamente se distinguen dos ojos

(Fig. 1E). Los órganos nucales no se han observado, por lo menos en *Pisione* (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). El órgano bucal es una faringe eversible, axial y musculosa con dos pares de mandíbulas quitinosas, excepto en *Anoplopisione* (Fig. 1E), y un anillo terminal papiloso (Wolf 1984, Hutchings 2000, Rouse & Pleijel 2001). Las partes dorsal y ventral de la pared corporal están cubiertas por cilios y poros circulares que se cree tienen una función glandular o sensorial (Govaere & De Wilde 1993).

En la mayoría de especies de *Pisione* el cirro ventral del primer setífero puede variar de tamaño con respecto a los demás y ser alargado y digitiforme, en muchas especies también puede variar el tamaño y la forma del cirro dorsal del segundo setífero (Fig. 1E). En los otros segmentos, los cirros dorsales y ventrales de todos los pisioninos son pequeños, en forma de botella y articulados (Rouse & Pleijel 2001) (Fig. 1E).

Parápodos. Los parápodos son sub-birrámeos, el neurópodo está bien desarrollado y el notópodo está reducido, representado únicamente por un cirro dorsal y una acícula (Wolf 1984, Yamanishi 1998, Hutchings 2000) (Fig. 1F). Con noto- y neuroacículas, la primera es más pequeña, generalmente está ligeramente curvada y puede sobresalir un poco del notópodo (Fig. 1F). Sin notosetas. Las neurosetas pueden incluir falcíferos heterogonfos, espiníferos y setas simples de dos tipos: aciculares gruesas o con la punta terminada en un ángulo oblicuo y espinas marginales (Figs. 1F, 2A–C). *Anoplopisione* carece de setas en el segundo segmento y *Pisionidens* únicamente posee acículas, ya que los ejemplares adultos las pierden (Yamanishi 1998, Hutchings 2000). Sin branquias ni papilas epidérmicas (Fauchald & Rouse 1997, Hutchings 2000). El pigidio es simple, sin papilas, con un par de cirros anales largos y delgados (Wolf 1984).

Órganos copuladores. Todos los Pisioninae son gonocóricos y la fecundación se lleva a cabo por cópula (Rouse & Pleijel 2001). Los órganos copuladores de los machos se insertan en los gonóporos de las hembras y los espermatozoides son almacenados en los receptáculos seminíferos de las mismas. Los espermatozoides son inmóviles (Laubier 1967b).

Los órganos copuladores de los machos aparecen como estructuras externas pareadas que surgen ventralmente de los parápodos (Fig. 3 A–J), y se presentan en número variable desde los segmentos medios hacia los posteriores (Rouse & Pleijel 2001). En esa región, la parte superior del parápodo permanece como en el resto del cuerpo, pero la inferior incluye un órgano copulador que puede portar varias lamelas y/o papilas, y en varias especies un largo cirro ventral severamente modificado (Wolf 1984) (Fig. 3A–J). Esta estructura se utiliza para posicionar el parápodo de la hembra durante la cópula (Schroeder & Hermans 1975, Hutchings 2000).

En algunas especies, los parápodos copuladores de las hembras no están modificados, mientras que en otras están notablemente reducidos (Schroeder & Hermans 1975). Los órganos copuladores de las hembras son papilas genitales pareadas presentes en un número variable de segmentos y receptáculos seminíferos (Rouse & Pleijel 2001). No obstante, resultan de poco valor para propósitos taxonómicos, ya que no son visibles (Westheide 1995).

Debido a su considerable variabilidad morfológica entre especies, los órganos copuladores de los machos representan uno de los caracteres taxonómicos de mayor importancia para identificar a los pisioninos (Schroeder & Hermans 1975) (Fig. 3A–J). Se cree que sólo se desarrollan durante el establecimiento periódico de la madurez sexual, sufriendo una regresión al concluir dicho periodo (Stecher 1968). Es probable que todas las especies de *Pisione* sean politélicas, con periodos de reproducción muy estrechos, por lo que es frecuente que en las muestras recolectadas no se encuentren individuos sexualmente maduros (Westheide 1995).

Los principales problemas relacionados con la errónea asignación taxonómica de las especies del género *Pisione* se deben a que estos ejemplares no siempre son abundantes y a que los apéndices reproductores están presentes únicamente durante la etapa reproductora (Gradek 1991).

Con el fin de orientar al usuario sobre la distribución geográfica de las especies de pisioninos y facilitar su identificación en las diferentes regiones de América tropical, se anexa

la tabla 1. Presenta información sobre la presencia de cada especie en las cinco grandes áreas marinas consideradas en este trabajo: oeste de Baja

California, Pacífico este tropical, golfo de California, golfo de México y el resto del Atlántico oeste tropical.

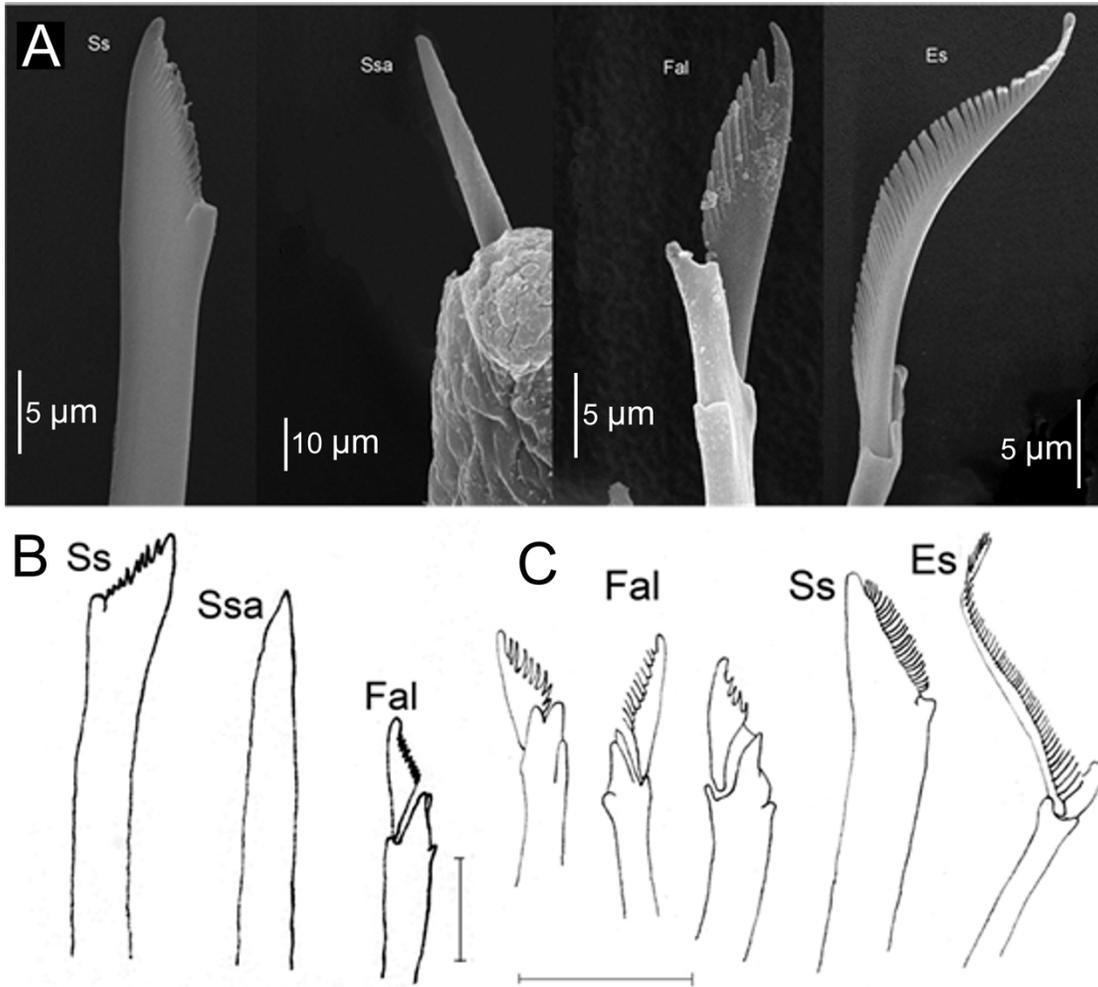


Figura 2. A) Tipos de setas de *Pisione* sp. B) Setas de *P. remota*. C) Setas de *P. wolffi*. Abreviaturas: Ss = seta simple; Ssa = seta simple acicular; Fal = falcífero; Es = espinífero. Escalas: A-B= 0.02 mm; c= 40 micras. Modificados de B) *Pisione remota*: Southern (1914), C) *Pisione wolffi*: San Martín *et al.* (1999).

Clave para géneros (modificado de Laubier 1967a) y especies

- 1 Primeros segmentos cefalizados, dirigidos hacia adelante; prostomio reducido 2
- Primeros segmentos no cefalizados, cirros tentaculares laterales; prostomio con antenas cortas terminales y palpos mayores, laterales (Fig. 1C) *Pisionidens* Aiyar & Alikunhi, 1943 4
- 2(1)** Sin antena media 3
- Con antena media; sin segmento aqueto; faringe con 4 mandíbulas; palpos 2-3 veces más largos que los cirros tentaculares (Fig. 1D) *Pisionella* Hartman, 1939
- Neurosetas compuestas con manubrio con espinas grandes subdistales *P. hancocki* Hartman, 1939 (P)

- 3(2) Extremo anterior con un segmento aqueto; faringe inerme; palpos 4-5 veces más largos que cirros tentaculares (Fig. 1B) *Anoplopisione* Laubier, 1967¹
 - Extremo anterior sin segmento aqueto; faringe con 4 mandíbulas; palpos 2-3 veces más largos que cirros tentaculares (Fig. 1A) *Pisione* Grube, 1857² 5
- 4(1) Cirros tentaculares dorsales y ventrales de la misma longitud; con 1-3 pares de órganos copuladores en segmentos alternos (Fig. 3I) *P. indica* (Aiyar & Alikunhi, 1943) (Q en todas)
 - Cirro tentacular dorsal más largo que el ventral; con 1 par de órganos copulatorios en un segmento medio (Fig. 3J) *P. ixazaluohae* Petersen, González, Martínez & Worsaae, 2016 (C)
- 5(3) Cirro dorsal del setígero 2 alargado 6
 - Cirro dorsal del setígero 2 similar en forma y tamaño a los restantes 9

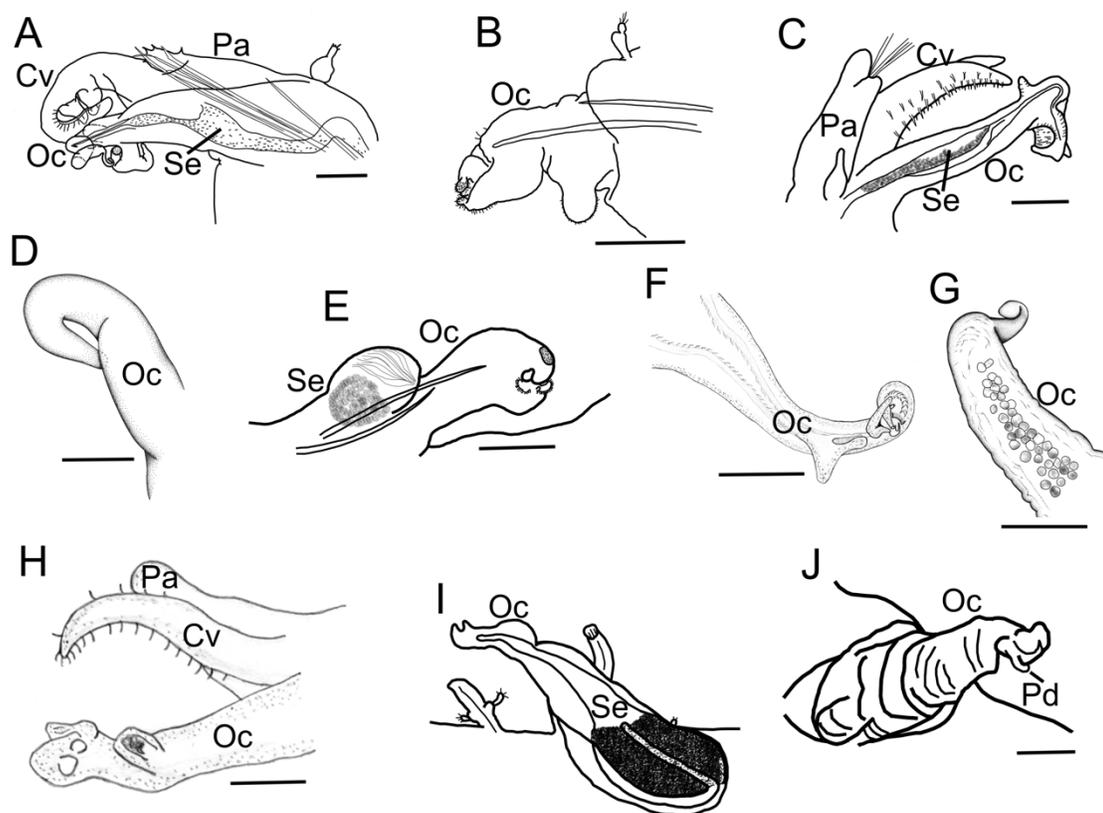


Figura 3. Órganos copuladores: A) *Pisione galapagoensis*; B) *P. garciavaldecasasi*; C) *P. hartmannschroederiae*; D) *P. hippocampus*; E) *P. longispinulata*; F) *P. remota*; G) *P. sanmartini*; H) *P. wolffi*; I) *Pisionidens indica*; J) *P. ixazaluohae*. Abreviaturas: Cv=cirro ventral modificado; Oc= órgano copulador; Pa=parápodo; Pd= proceso distal; Se= saco espermático. Cv=cirro ventral. Escala: A= 50 micras; B= 68 micras; C= 10 micras; D= 20 micras; E=46 micras; H= 92 micras; I= 80X; F= 40 micras; G= 25 micras. Modificados de A) *P. galapagoensis*: Westheide (1974), B) *P. garciavaldecasasi*: San Martín *et al.* (1998), C) *P. hartmannschroederiae*: Westheide (1995), D) *P. hippocampus*: Salcedo *et al.* (2015), E) *P. longispinulata*: Aguado & San Martín (2004), F) *P. remota*: Southern (1914), G) *P. sanmartini*: Salcedo *et al.* (2015), H) *P. wolffi*: San Martín *et al.* (1999), I) *Pisionidens indica*: Aiyar & Alikunhi (1943), J) *P. ixazaluohae*: Petersen *et al.* (2016).

- 6(5)** Con setas simples (Fig. 2A, B); notoacícula sobresale del lóbulo parapodial; órganos copulatorios simples, anchos en la base y con el extremo distal delgado y curvado hacia abajo (Fig. 3D) *P. hippocampus* Salcedo, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2015 (P)
 – Sin setas simples; notoacícula inmersa en el lóbulo parapodial (Fig. 1F); órganos copuladores de forma diferente 7
- 7(6)** Sin acícula bucal; lóbulo presetal dividido; prostomio poco definido
 *P. oerstedii pulla* Westheide, 1974 (P)
 – Con acícula bucal; lóbulo presetal entero; prostomio distinguible 8
- 8(7)** Cirro ventral del setígero 1 de tamaño similar a los de los setígeros siguientes; 3–5 pares de órganos copuladores en segmentos no consecutivos entre los setígeros 45 y 79 (Fig. 3B)
 *P. garciavaldecasasi* San Martín, López & Camacho, 1998 (P)
 – Cirro ventral del setígero 1 alargado, los otros cortos; 1–3 pares de órganos copuladores en segmentos consecutivos entre los setígeros 23 y 30 (Fig. 3C)
 *P. hartmannschroederiae* Westheide, 1995 (C)
- 9(5)** Parápodos medios con setas simples en posición supra- y sub-acicular (Fig. 2B); 4–18 pares de órganos copuladores a partir de los setígeros 19–25, con un apéndice medio en forma de T y dos apéndices distales, uno digitiforme y otro en forma rectangular (Fig. 3F)
 *P. remota* (Southern, 1914)³ (Q en todas)
 – Solo con setas simples en posición supra-acicular, sin setas simples sub-aciculares; órganos copuladores diferentes 10
- 10(9)** Con setas compuestas con la hoja larga (espinígeros) (Fig. 2A, C); al menos dos pares de órganos copuladores 11
 – Todas las setas compuestas con la hoja corta (falcígeros), aunque de tamaños diferentes (Fig. 2A, C); con 1 par de órganos copuladores entre los setígeros 18 al 20 (Fig. 3E)
 *P. longispinulata* Aguado & San Martín, 2003 (P)
- 11(10)** Notoacícula sobresale del lóbulo parapodial; lóbulo presetal dividido; con 2–5 órganos copuladores a partir del setígero 21, en segmentos consecutivos (Fig. 3G); setas compuestas con hojas cortas
 *P. sanmartini* Salcedo, Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2015 (P)
 – Notoacícula no sobresale del lóbulo parapodial; lóbulo presetal entero; órganos copuladores diferentes; setas compuestas con hojas cortas y largas (Fig. 2C) 12
- 12(11)** Con dos pares de órganos copuladores con el extremo distal trífido y las puntas dobladas hacia adentro (Fig. 3H) en segmentos consecutivos entre el 21(22) al 23(24)
 *P. wolfi* San Martín, López & Núñez, 1999 (G, C)
 – Con 3–6 pares de órganos copuladores con una papila espinosa bífida, y el cirro ventral acanalado con dos pequeñas papilas entre los setígeros 34 al 40 (Fig. 3A)
 *P. galapagoensis* Westheide, 1974 (P)

Comentarios

- 1) El género *Anoplopisione* Laubier, 1967 no ha sido registrado en América tropical.
- 2) *Pisione* cf. *papuensis* Govare & De Wilde, 1993, una especie de Papúa, Nueva Guinea, fue registrada por Aguado & San Martín (2004) para el Pacífico de Panamá. No obstante, debido a que únicamente se examinaron dos ejemplares, ambos carentes de órganos copuladores, su identificación es cuestionable y, por tanto, esta especie no fue incluida en la clave taxonómica.
- 3) A pesar de que *P. remota* es considerada una especie de amplia distribución, ha sido registrada principalmente en el Atlántico Norte (López-Jamar, 1978; Campoy, 1982; Quintino & Gentil, 1987) y en el Mar Mediterráneo (Méndez & Cardell, 1996), y sus registros previos en el Pacífico Tropical son cuestionables.

Agradecimientos

Agradecemos las valiosas revisiones y acertados comentarios de Guillermo San Martín y Sergio Salazar-Vallejo que contribuyeron a mejorar el escrito.

Referencias

- Aguado MT & San Martín G. 2004. Pisionidae (Polychaeta) from Coiba National Park with the description of a new species and two new reports of *Pisione*. *J Mar Biol Ass UK* 84: 73–79.
- Aiyar RG & Alikunhi KH. 1940. On a new pisionid from the sandy beach, Madras. *Rec Indian Mus* 42: 89–107.
- Aiyar RG & Alikunhi KH. 1943. Change of the generic name *Pisionella* Aiyar and Alikunhi, 1940, into *Pisionidens* (Polychaeta). *Current Sci Bangalore* 12: 120.
- Åkesson B. 1961. On the histological differentiation of the larvae of *Pisione remota* (Pisionidae: Polychaeta). *Acta Zool* 42: 177–225.
- Bastida-Zavala JR. 1991. Primer registro de *Pisionidens indica* (Aiyar-Alikunhi) de la familia Pisionidae (Annelida: Polychaeta) para Baja California Sur. *Rev Inv Cient* 2(2): 75–77.
- Campoy A. 1982. Fauna de España. Fauna de Anélidos Poliquetos de la Península Ibérica. *Publ Biol Univ Navarra, Ser Zool* 7: 1–781.
- Day JH. 1967. A Monograph on the Polychaeta of Southern Africa, Part I: Errantia. *Brit Mus (Nat Hist) Publ* 656: 1–232.
- Dexter DM. 1976. The sandy-beach fauna of Mexico. *Southw Nat* 20: 479–485.
- de Wilde CLM & Govaere JCR. 1995. On the pisionids (Polychaeta:Pisionidae) from Papua New Guinea, with a description of six new species. *Bull Inst R Sci Nat Belgique* 65: 53–86.
- Delgado-Blas VH. 2001. Distribución espacial y temporal de poliquetos (Polychaeta) bénticos de la plataforma continental de Tamaulipas, Golfo de México. *Rev Biol Trop* 49: 141–147.
- Ehlers E. 1901. Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. *Festschrift zur Feier des Hundertfünfzigjährigen bestehens der königlichen Gesellschaft der Wissenschaft zu Göttingen, Weidmannsche Buchhandlung* 1–232.
- Fauchald K. 1977. The Polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Nat Hist Mus Los Angeles Cty Sci Ser* 28: 1–188.
- Fauchald K & Rouse G. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zool Scr* 26(2): 77–138.
- Glasby CJ, Hutchings PA, Fauchald K, Paxton H, Rouse GW, Russell CW & Wilson RS. 2000. Class polychaeta. *In: Beesley PL, GJ Ross y CJ Glasby (eds) Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia (Vol. 4A). Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO publishing, Australia, pp: 150–160.*
- Gonzalez BC, Martínez A, Borda E, Iliffe TM, Eibye-Jacobsen D & Worsaae K. 2018. Phylogeny and systematics of Aphroditiformia. *Cladistics* 34(2018): 225–259.
- González BC, Petersen HCB, Di Domenico M, Martínez A, Armenteros M, García-Machado E, Müller PR y Worsaae K. 2017. Phylogeny and biogeography of the scaleless scale-worms *Pisione* (Sigalionidae, Annelida). *Ecol Evol.* 7: 2894–2915.
- Govaere JCR & De Wilde CLM. 1993. *Pisione papuensis* n. sp. (Polychaeta: Pisionidae) a new pisionid from Papua New Guinea. *Med K Belg Inst Nat Wet* 63: 65–70.
- Gradek CL. 1991. A new species of the interstitial genus *Pisione* (Polychaeta: Pisionidae) from Coastal Beaches in Sonoma County, California, U.S.A. *Trans Am Microsc Soc* 110(3): 212–225.
- Grube AE. 1858. *Annulata örstediana. Enumeratio Annulorum, quae in itinere per Indiam occidentalem et Americam centralem annis 1845-1848 suscepto legit cl. A.S. Örsted, adjectis speciebus nonnullis a cl. H. Kröyero in itinere ad Americam meridionalem collectis, (Fortsættelse [continued])* [2. Familia Euniceae - F. Syllidea]. *Vidensk Meddel Dansk Naturh Foren for 1857*: 158-186.
- Harper DE, Shelton CR, Williams GE & Johnson KW. 1979. The occurrence of *Pisionidens indica* (Polychaeta: Pisionidae) in the western Gulf of Mexico. *Tex J Sci* 31: 39–41.
- Hartman O. 1939. Polychaetous annelids. Part I. Aphroditidae to Pisionidae. *Allan Hancock Pac Exp* 7: 1–156.
- Hartmann-Schröder G & Parker SA. 1990. First Australian records of the family Pisionidae (Polychaeta), with the description of a new species. *Trans R Soc Aust* 114: 195–201.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 1999. Systematics and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. *Océánides* 13(2): 25–38.
- Hutchings PA. 2000. Family Pisionidae. *In: Beesley PL, GJB Ross y CJ Glasby (eds) Polychaetes and Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, pp: 150–152.*
- Laubier L 1967a Présence d'un annélide polych'ete de la famille des Pisionidae appartenant 'a un genre nouveau dans les eaux interstitielles littorales de Côte d'Ivoire. *CR Acad Sci Paris, série D* 264:1431-1433.
- Laubier L. 1967b. Adaptations chez les annélides polychètes interstitiels. *Ann Biol* 6: 1–16.
- Levinsen GMR. 1883. Systematik-geografisk oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. *Vidensk Medd Naturh Foren* 1: 160-250.

- Levinsen GMR. 1886. Kara-Havets Ledorme (Annulata). In: Lütken CF (ed) Djimphna-Togtets Zoologiske-botaniske Udbytte, pp: 288–303.
- López-Jamar E. 1978. Macrobentos infaunal de la Ría de Pontevedra. Bol Inst Esp Oceanogr 4 (264): 113–129.
- Méndez N & MJ Cardell 1996 Littoral annelid polychaetes inhabiting soft bottoms of the Barcelonés (Catalonia NE Spain). Miscell Zool 19(1): 119–147.
- Moreira J, Quintas P, & Troncoso JS. 2000. *Pisione parapari* n.sp., a new pisionid from the North-East Atlantic (Polychaeta: Pisionidae). Ophelia 52: 177–182.
- Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F. 2012. Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28rRNA, 16SrRNA, mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI), and morphology. Mol Phylog Evol 65: 490–500.
- Petersen HCB, Gonzalez BC, Martínez A & Worsaae K. 2016. New species of *Pisionidens* (Sigalionidae, Annelida) from Akumal, México. Zootaxa 4136: 165–173.
- Pettibone MH. 1982. Annelida. In: Parker SP (ed) Synopsis and Classification of Living Organisms, Vol. 2. McGraw-Hill, pp: 1–43.
- Pleijel F & Dahlgren TG. 1998. Position and delineation of Chrysopetalidae and Hesionidae (Annelida, Polychaeta, Phylodocida). Cladistics 14: 129–50.
- Quintino V & Gentil F. 1987. Étude faunistique et coenotique de la faune annélidienne des lagunes d'Albufeira et Obidos (Portugal). Cah Biol Mar 28: 59–72.
- Read G & Fauchald K. 2019. World Polychaeta database. Sigalionidae Kinberg, 1856. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxde tails&id=943>
- Rodríguez-Valencia JA. 2004. Respuesta de los poliquetos bentónicos a la variabilidad ambiental y condiciones El Niño en Bahía Petacalco (Guerrero, México). Cienc Mar 30(4): 515–526.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press. 354 pp.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.
- Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Salaiques-Polanco H. 1989. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México. Univ Autón Baja Calif Sur, Libros Univ 1–212.
- Salazar-Vallejo SI, de León-González JA & Chávez-Comparán JC. 1990. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Bahía de Manzanillo, con una clave ilustrada para las especies de Colima, México. Rev Biol Trop 38(2A): 211–229.
- Salcedo DL, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2015. Description of two new species of *Pisione* (Polychaeta: Sigalionidae) and first record of *Pisione galapagoensis* Westheide in the Southern Mexican Pacific. Zootaxa 4039: 373–390.
- Salcedo-Oropeza DL, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2010. First record and distribution of *Pisione longispinulata* Aguado & San Martín (Annelida: Polychaeta: Pisionidae) in the Mexican Pacific coasts. Mar Biol Res 6: 613–617.
- San Martín G, López E & Camacho AI. 1998. First record of a freshwater Pisionidae (Polychaeta): description of a new species from Panama with a key to the species of *Pisione*. J Nat Hist 32: 1115–1127.
- San Martín G, López E & Núñez J. 1999. Two new species of the genus *Pisione* Grube, 1857 from Cuba and the Canary Islands. Ophelia 51: 29–38.
- Schroeder PC & Hermans CO. 1975. Annelida: Polychaeta. In: Giese AC y JS Pearse (eds) Reproduction of marine invertebrates. Vol. III. Annelids and Echiurians. Acad Press New York, pp: 1–213.
- Southern R. 1914. Clare Island Survey Archannelida and Polychaeta. Proc R Irish Acad, Sect B 31: 1–60.
- Stecher HJ. 1968. Zur organization und fortpflanzung von *Pisione remota* (Southern) (Polychaeta: Pisionidae). Z Morph Tiere 61: 347–410.
- Struck TH, Purschke G & Halanych KM. 2005. A scaleless scale worm: Molecular evidence for the phylogenetic placement of *Pisione remota* (Pisionidae, Annelida). Mar Biol Res 1: 243–253.
- Westheide W. 1974. Interstitielle Fauna von Galapagos, XI. Pisionidae, Hesionidae, Pilargidae, Syllidae (Polychaeta). Mikrofauna Meeres 44:193–338.
- Westheide W. 1995. *Pisione hartmannschroederiae* sp.n. (Polychaeta: Pisionidae) from a Florida sand beach. Mitt Hamb Zool Mus Inst 92: 77–84.
- 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.
- Wolf PS. 1984. Family Pisionidae. In: Uebelacker JA y PG Johnson (eds) Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico, Vol. 7. pp 59.1–59.4.
- Wolf PS. 1986. A new genus and species of interstitial Sigalionidae and a report of the presence of venom glands in some scale-worms families (Annelida: Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 99: 79–83.
- Yamanishi R. 1992. A new species of *Pisione* (Polychaeta: Pisione) from Shijiki Bay, Nagasaki Prefecture, western Japan. Bull Osaka Mus Nat Hist 46: 1–10.
- Yamanishi R. 1998. Ten species of *Pisione* (Annelida: Polychaeta: Pisionidae) from Japan and evolutionary trends in the genus based on comparison of male copulatory apparatus. Publ Seto Mar Biol Lab 38(3/4): 83–145.
- Zhao J, Westheide W & Baoling W. 1991. A new interstitial species of the genus *Pisione* (Polychaeta: Pisionidae) from Yellow Sea, China. Oceanol Limnol Sinica 22(4): 304–308.

54. Sipuncula Sedgwick, 1898

Itzahí Silva-Morales¹ & Julio Daniel Gómez-Vásquez²

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

Sistemática

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

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

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

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

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

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

a 320 especies, 17 géneros y cuatro familias.

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

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

Morfología

Anatomía externa

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

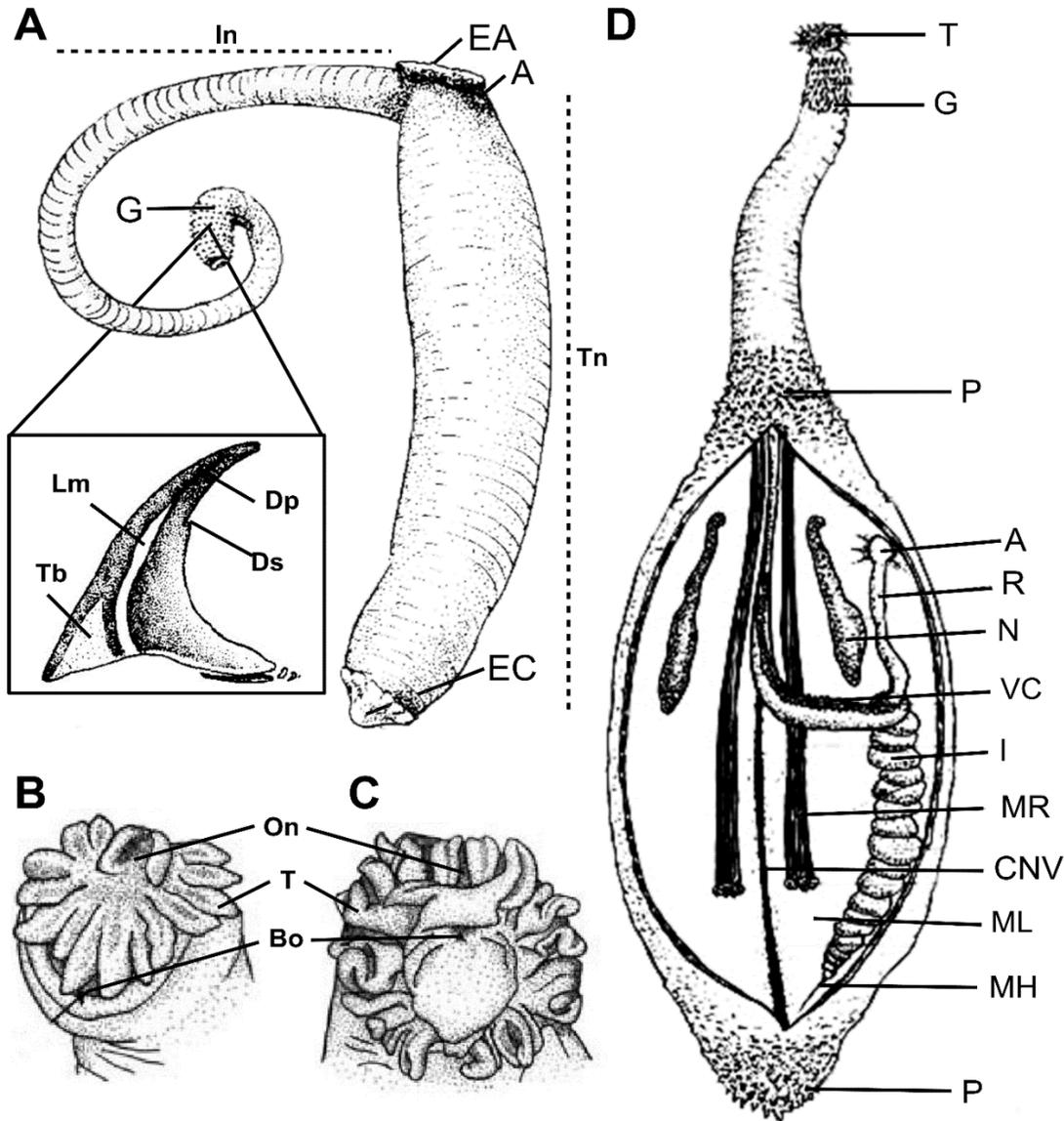


Figura 1. Morfología general. A) Aspidosifónido, vista lateral, B) tentáculos nucales, C) tentáculos periféricos, D) anatomía interna, vista dorsal. Abreviaturas: A: ano, Bo: boca, CNV: cordón nervioso ventral, Dp: diente principal, Ds: diente secundario, EA: escudo anal, EC: escudo caudal, G: ganchos,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

Anatomía interna

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

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

Caracteres útiles en la identificación

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

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

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

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

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

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

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

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

Claves

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

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

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

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

Clave para las familias de Sipuncula

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

Clave para géneros, subgéneros y especies por familia

Familia Antillesomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet, 2012

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

Comentarios

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

Familia Aspidosiphonidae Baird, 1868

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

Comentarios

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

Aspidosiphon Diesing, 1851 (subgéneros)

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

Aspidosiphon (Akrikos) E. Cutler & Cutler, 1989

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

Comentarios

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

Aspidosiphon (Aspidosiphon) Diesing, 1851

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

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

Comentarios

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

Aspidosiphon (Paraspidosiphon) (Stephen, 1964)

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

Comentarios

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

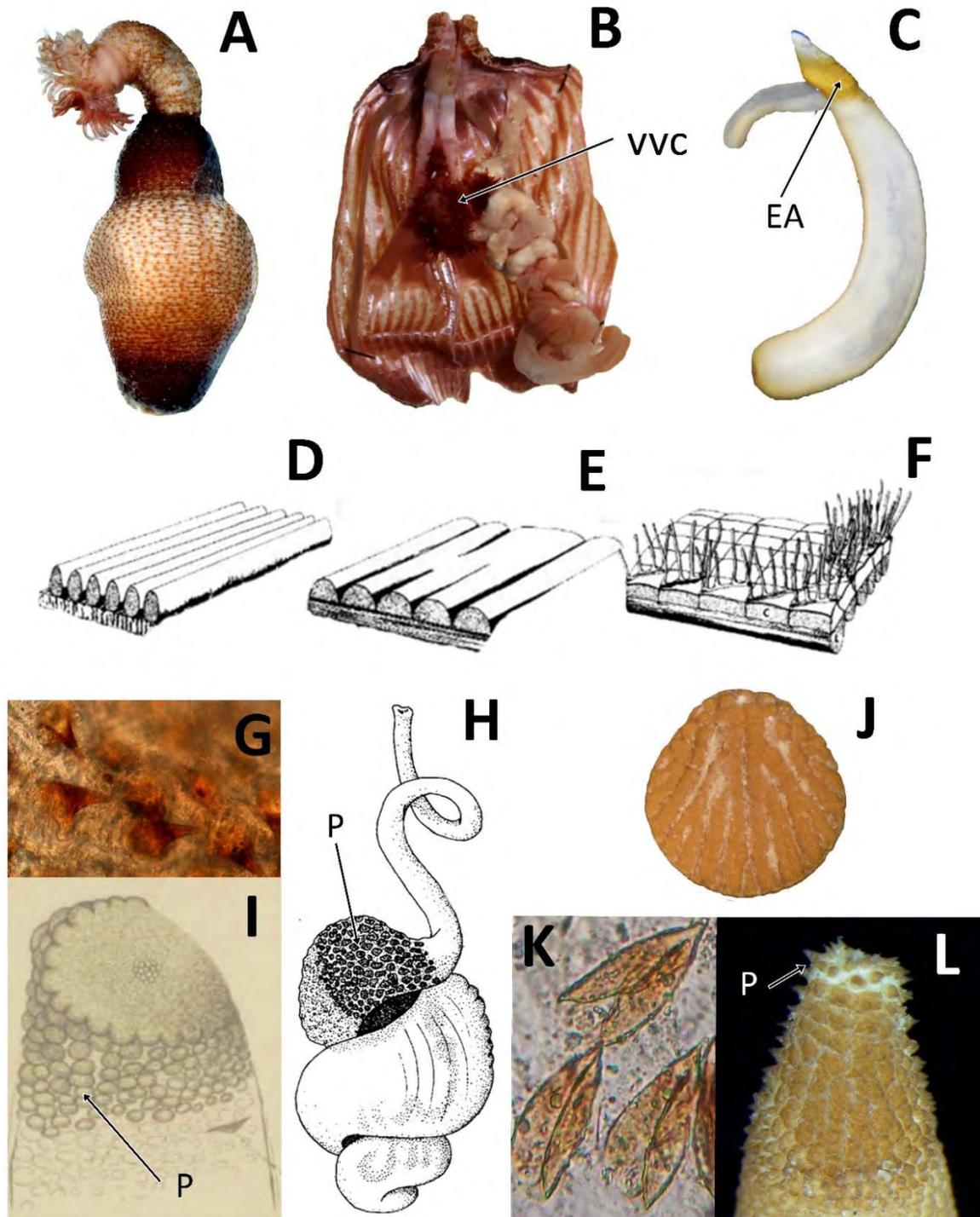


Figura 2. *Antillesoma antillarum* del Caribe mexicano: A) Morfología externa, B) anatomía interna. *Aspidosiphon cristatus cristatus* de isla Fuerte, Colombia: C) Morfología externa. D) Esquema de las bandas musculares longitudinales sin anastomosis, E) esquema de bandas musculares longitudinales con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

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

Familia Golfingiidae Stephen & Edmonds, 1972

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

Golfingia (*Golfingia*) Lankester, 1885

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

Nephasoma (*Nephasoma*) Pergament, 1940

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

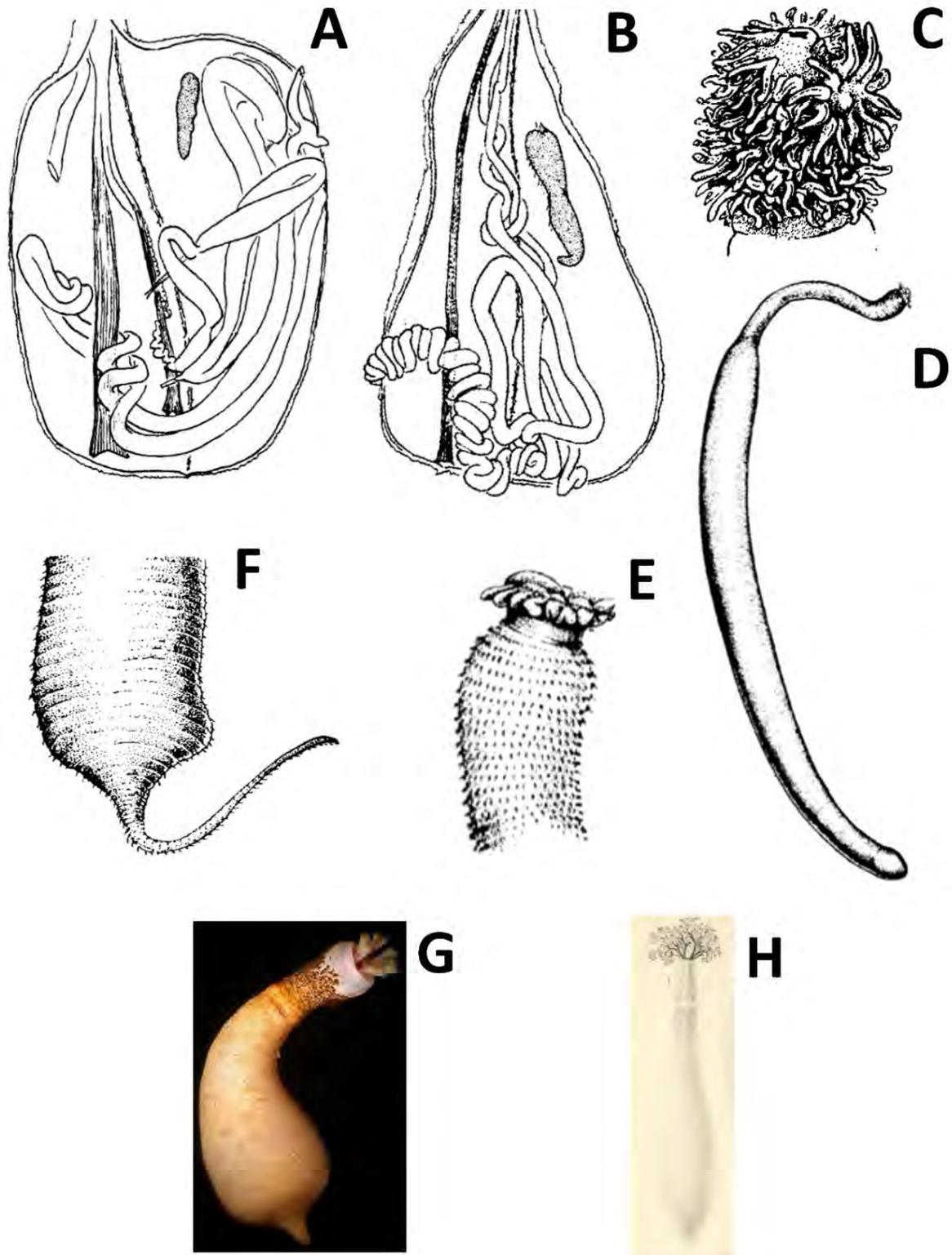


Figura 3. A. Anatomía interna de *Phascolion*, B) anatomía interna de *Onchnesoma steenstrupii steenstrupii*, C) tentáculos de *Thysanocardia catharinae*, D) morfología externa de *Golfingia (Golfingia) elongata*, E) hileras de ganchos de *G. (G.) elongata*, F) región posterior del tronco de *G. (G.)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

Comentarios

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

Onchnesoma Koren & Danielssen, 1876

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

Comentarios

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

Phascolion Theél, 1875

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

Comentarios

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

Themiste Gray, 1828 (subgéneros)

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

Comentarios

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

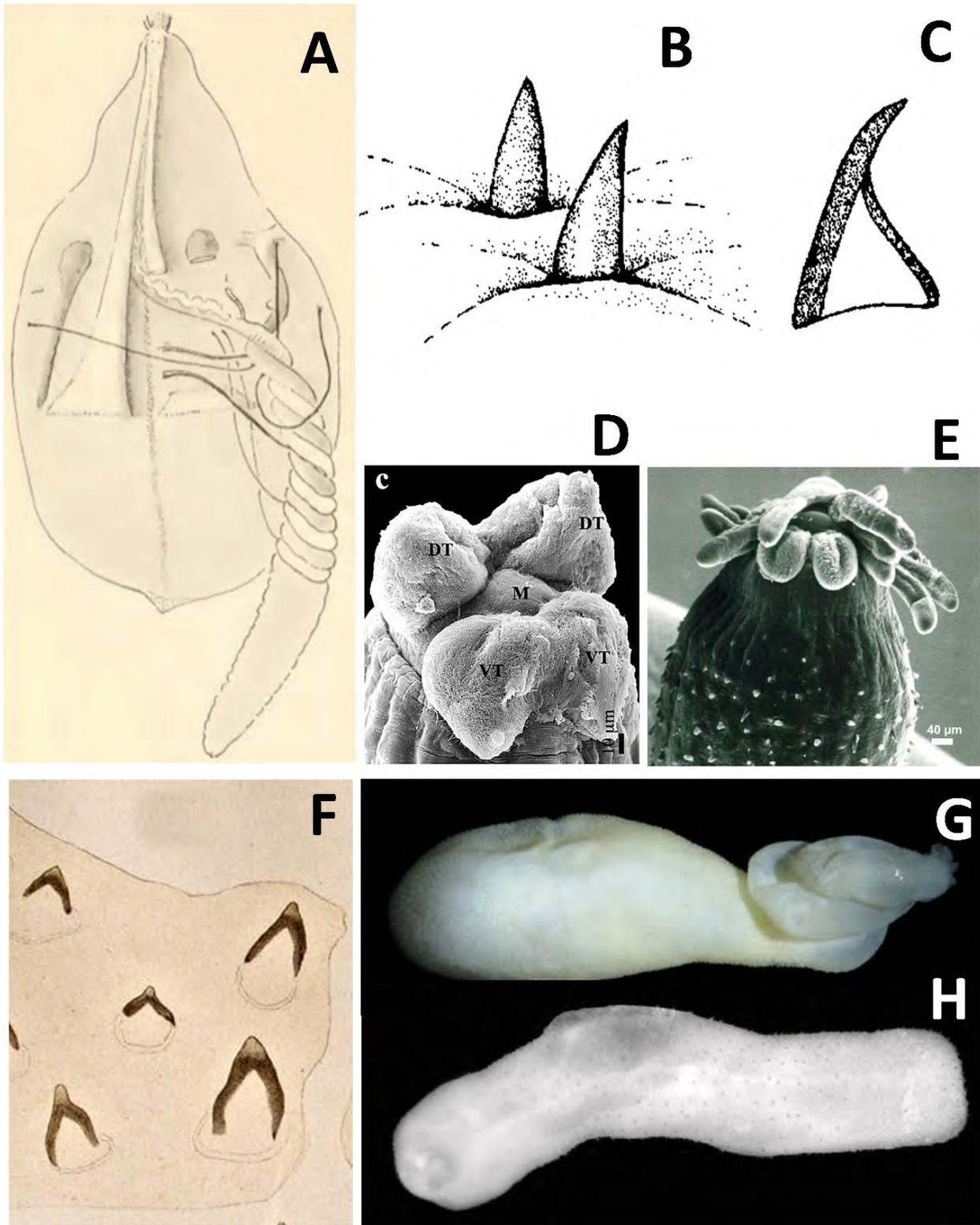


Figura 4. Anatomía interna de *Nephasoma* (*Nephasoma*) *elachea*, B) ganchos de *N. (N.) multiaraneusa*, C) ganchos de *N. (N.) abyssorum abyssorum*, D) tentáculos de *N. (N.) columbaris*, E) tentáculos de *N. (N.) pellucidum pellucidum*, F) papilas de sujeción, G) morfología externa de *Phascolion*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

Themiste (Themiste) Edmonds, 1980

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

Comentarios

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

Familia Phascolosomatidae Stephen & Edmonds, 1972

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

Apionsoma Sluiter, 1902 (subgéneros)

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

Comentarios

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

Apionsoma (Apionsoma) Sluiter, 1902

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

Comentarios

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

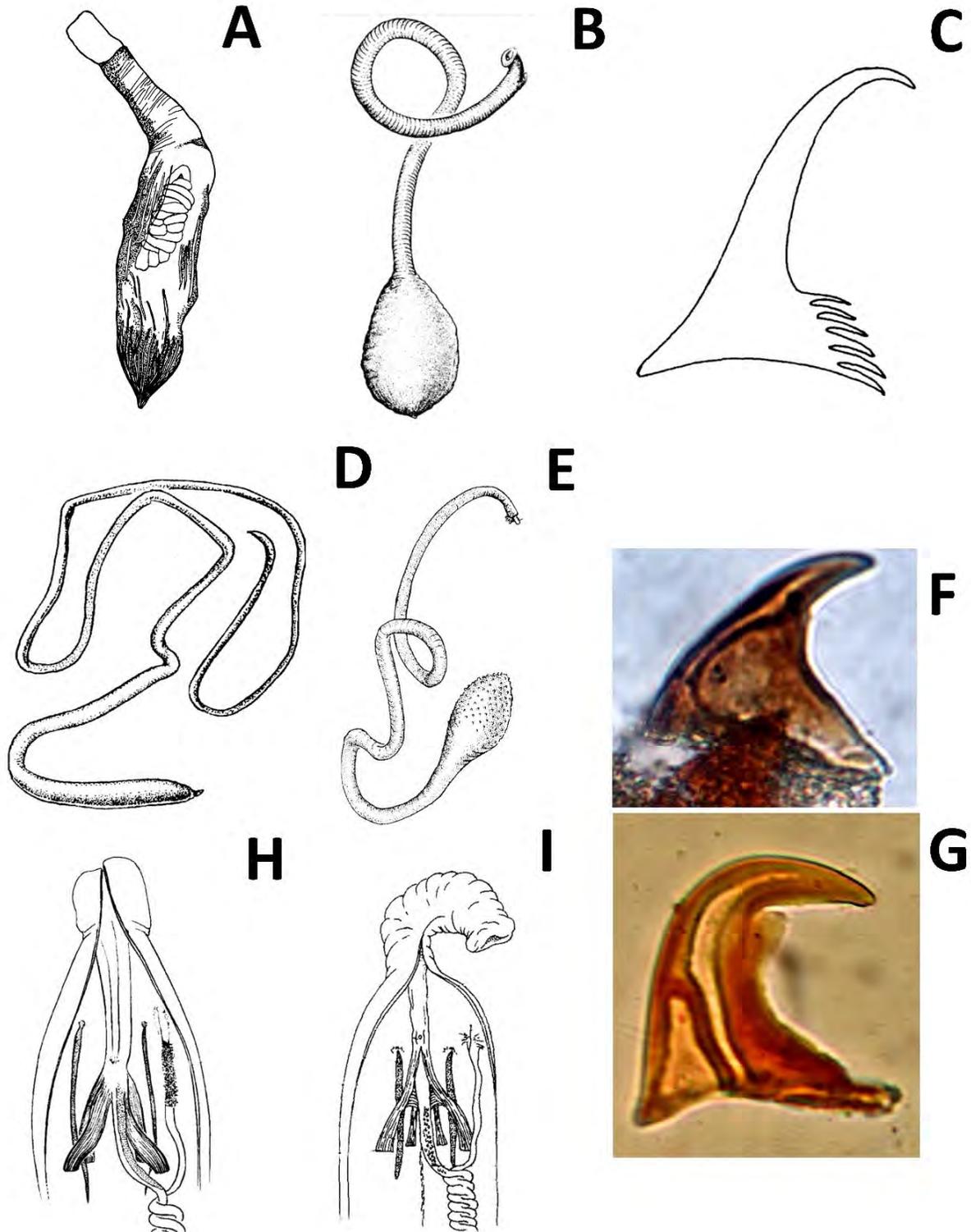


Figura 5. *Onchesoma magnibathum*: A) morfología externa con pared corporal transparente, *O. steenstrupii steenstrupii*: B) morfología externa, C) gancho con espínulas basales, D) morfología externa de *Apionsoma (Apionsoma) trichocephalus*, E) morfología externa de *A. (A.) murinae murinae*, F) ganchos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

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

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

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

Comentarios

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

Familia Siphonosomatidae Kawauchi, Sharma & Giribet 2012

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

Comentarios

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

Familia Sipunculidae Rafinesque, 1814

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

Comentarios

- 1) Su localidad tipo es Esmeraldas, Ecuador.

Sipunculus (Sipunculus) Linnaeus, 1766

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

Comentarios

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

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

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

55. Sphaerodoridae Malmgren, 1867

Alexandra E. Rizzo¹ & Sergio I. Salazar-Vallejo²

1) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
aerizzo@gmail.com

2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Los esferodóridos son poliquetos pequeños cuyo cuerpo está cubierto por protuberancias o verrugas esféricas. Las protuberancias corporales se denominan papilas y por su tamaño se separan en microtubérculos y macrotubérculos; su forma y arreglo espacial tienen relevancia taxonómica.

Sus representantes son poco abundantes y viven en fondos blandos o mixtos; pueden vivir en fondos consolidados (Fauchald 1974) y entre algas (Sardá-Borroy 1987). Ocurren desde aguas someras hasta aguas profundas y algunas especies parecen confinadas a profundidades batiales o abisales (Borowski 1994) o, como en el caso de *Sphaerodoropsis anae* Aguado & Rouse, 2006, viven en ventilas hidrotermales. Pocas especies son simbioses de otros invertebrados como estrellas de mar y *Commensodorum commensalis* (Lützen, 1961) está asociada con tricobránquidos (O'Reilly 2016).

Han sido considerados consumidores de depósito, pero, al igual que otros filodocidos, no tienen un aparato oral específico para este tipo de dieta (Kudenov 1984). Sin embargo, al menos dos especies de *Sphaerodorum* se consideran ectoparásitos, que se alimentan del epitelio del pepino de mar sobre el que viven (Jumars *et al.* 2015). El tracto digestivo es un tubo recto. Se conoce poco sobre los órganos excretores, sean protonefridios o metanefridios. *Sphaerodorum flavum* Örsted, 1843 es un caso único entre los anélidos porque tiene protonefridios asociados a un sistema vascular sanguíneo bien desarrollado, con lo que acerca los Sphaerodoridae a los Phyllodocidae en lugar de los Syllidae, entre los Phyllodocida (Kuper & Purschke 2001). Falta el sistema circulatorio en los esferodóridos pequeños y en *Sphaerodorum gracilis* parece ser abierto (Ruderman 1911). Los sexos son separados, pero

parece haber hermafroditismo en por lo menos una especie. A menudo, se encuentran hembras maduras con la cavidad celómica llena de grandes oocitos; la fertilización es externa, el desarrollo larval es directo y tienen larvas lecitotróficas demersales (Fauchald 1974, Wilson 2000).

Sistemática

La familia fue reconocida por Malmgren (1867:79) pero la denominó Spaerodoridae (sic), y la basó en *Spaerodorum* Örsted, 1843. Ese nombre era un error ortográfico y el mismo Örsted lo modificó unas páginas posteriores a la primera mención (*Sphaerodorum* Örsted, 1843:43). No obstante, y como mero comentario anecdótico, el error motivó dos enmiendas al nombre original (*Sphaerodora* Wagner, 1885 y *Sphaerodorum* Webster & Benedict, 1887), que ahora son considerados como sinónimos menores.

Los primeros esferodóridos descritos fueron *Ephesia gracilis* Rathke, 1843, de Noruega y *Sphaerodorum flavum* Örsted, 1843, de Dinamarca, aunque la publicación de Rathke antecede en dos meses a la otra. Luego, como el nombre *Ephesia* ya había sido usado entre los Lepidoptera, el género reconocido para la familia fue *Sphaerodorum* Örsted, 1843, y la especie reconocida por prioridad fue *S. gracilis* (Rathke, 1843).

Hartman (1967) propuso *Levidorum*, para incluir especies aberrantes en los Sphaerodoridae que carecen de macro- y microtubérculos, papilas epidérmicas y antenas, y tienen setas simples y falcíferos compuestos y la región bucal compuesta por dos segmentos. Se realizaron varias tentativas para acomodar las distintas formas de esferodóridos. Fauchald (1974) revisó la familia Sphaerodoridae, hizo claves de identificación para géneros y especies y resolvió varios problemas

nomenclaturales. Fauchald (1974, 1977) consideró 46 especies válidas en 9 géneros. Más tarde, Perkins (1987) propuso Levidoridae para excluir a *Levidorum* de Sphaerodoridae, pero Glasby (1993) consideró que el género era asignable a Syllidae. Aunque hay algunos atributos compartidos entre sílidos y esferodóridos, las evidencias del sistema excretor (Kuper & Purschke 2001) y los marcadores moleculares (Aguado *et al.* 2007) apuntan a una mayor afinidad con los filodócidos.

Hay 135 especies distribuidas en 11 generos (Read & Fauchald 2019). Siendo que unas 50 corresponden a *Sphaerodoropsis*. Borowski (1994:202) propuso 4 grupos para separar las especies de *Sphaerodoropsis* según la distribución de los macrotubérculos en hileras longitudinales en el cuerpo y transversas por segmento. Recientemente, la combinación de métodos moleculares y análisis morfológicos de los esferodóridos largos, condujo a sinonimizar tres géneros y a retener *Sphaerodorum* sobre *Ephesiella* y *Ephesiopsis* pese a sus diferencias en setación (Capa *et al.* 2018). Sin embargo, en un trabajo posterior, los autores reconocen los tres géneros como independientes (Capa *et al.* 2019). La nueva clasificación propuesta por estos autores provocó cambios nomenclaturales y la propuesta de un nuevo género *Geminofilum* para acomodar las especies previamente consideradas como *Sphaerodoropsis* con dos filas transversas de macrotubérculos dorsales por segmento. Así, *Sphaerodoropsis* Hartman & Fauchald, 1971 se divide en tres, y *Sphaerodoridium* en dos clados polifiléticos. Esta última propuesta de Capa *et al.* (2019) se sigue en esta contribución.

Morfología

La principal dificultad para la identificación es distinguir entre antenas y palpos o cirros, así como diferenciar entre tubérculos y papilas. Se han hecho algunos avances en varias estructuras anteriores (Helm & Capa 2015), pero como no se ha definido la innervación, las homologías con otros poliquetos errantes son tentativas. La nueva clasificación sugiere que la característica principal para distinguir los géneros es el número de hileras longitudinales y transversas, no tanto la forma de los macrotubérculos (Capa *et al.* 2019).

Cuerpo. La forma del cuerpo puede ser larga, cilíndrica con más de 50 segmentos (cuerpo claramente segmentado, con 2 hileras longitudinales de macrotubérculos con papilas terminales y presencia de cirros dorsales reducidos o microtubérculos) y las formas de cuerpo corto (usualmente miden menos de 5 mm de largo, con segmentos pobremente delineados, presentan una gran variedad de números y disposición de los tubérculos dorsales) (Capa *et al.* 2019).

Tubérculos y papilas. Los macrotubérculos (Fig. 1B, G) son casi siempre dorsales, mientras que los microtubérculos (Fig. 1F, U) y las papilas (Fig. 1V) también se presentan ventralmente; pueden tener un patrón uniforme o estar dispersos de manera irregular. En algunos géneros, el dorso puede tener dos hileras de tubérculos dorsales longitudinales (*Sphaerodorum*, *Ephesiella*, *Ephesiopsis*), cuatro (*Commensodorum*, *Sphaerephesia*), seis (*Clavodorum*), más de seis hileras longitudinales o en más de una hilera transversa por segmento (una hilera transversa, *Sphaerodoridium*; dos hileras transversas, *Geminofilum*; tres o más hileras transversas, *Euritmia*). Los macrotubérculos pueden ser sésiles o pedunculados, con o sin papilas terminales y aunque la mayoría son esféricos (Fig. 1B, L, P), algunos son distalmente hundidos, o con forma de campana. Los microtubérculos (Fig. 1F, U) se presentan en las especies provistas con 2-4 series de macrotubérculos con papilas terminales, se distinguen de las papilas por tener una base estrecha y una papila terminal alargada, pudiendo incluso estar fusionados parcialmente a los macrotubérculos o encima de ellos. Las papilas pueden ser simples, cónicas o cilíndricas (Fig. 1V); se distinguen de los microtubérculos por carecer de proyección distal.

Prostomio y peristomio. El prostomio tiene tres antenas, dos laterales y una media inserta más dorsalmente, con un par de palpos simples ventrales, que algunos han denominado antenas ventrales (Fig. 1E, L, P). La longitud relativa de las antenas se ha usado para separar a dos géneros muy cercanos (*Clavodorum* Hartman & Fauchald, 1971 y *Sphaerodoridium* Lützen, 1961); aunque no es un atributo de relevancia generica y se ha rechazado esa separación (Borowski 1994), no ha habido revisión que lo respalde. Hay hasta 2 pares

de ojos y sus áreas pigmentadas son crecientes o circulares (Fig. 1E, P), algunas especies carecen de ojos. También presentan un par de cirros tentaculares (Fig. 1E, L, P) y el primer segmento carece de parápodos y setas.

Parápodos. Son unirrámeos, tienen una acícula y pueden presentar lamelas pre- y postsetales (Fig. 1A, Q, R, T). Los cirros dorsal y ventral pueden ser globosos, digitados, clavados o de otra forma, aunque parece que no se ha definido adecuadamente la organización parapodial, ya que el lóbulo setal puede estar muy proyectado y lo que correspondería al cirro dorsal, puede quedar fijo sobre la pared corporal (Fig. 1B, H, M, Q, R, T).

Setas. Las setas son de un mismo tipo en todos los setíferos; son simples (Fig. 1J, X) o compuestas (Fig. 1K, N, O, S), aunque en las especies de algunos géneros (*Ephesiella*, *Ephesiopsis*, y algunas especies de *Sphaerodorum*), el setífero 1 tiene 1-2 pares de ganchos (Fig. 1C, I, W). Las setas simples son

ligeramente falcadas, aguzadas, ensanchadas subdistalmente (Fig. 1J, X), mientras que las compuestas son falcíferas con hoja corta o larga, lisa o denticulada (Fig. 1K, N, O, S).

Pigidio. Presenta dos cirros globulares y una papila mediana.

Claves

Las claves siguientes se basan en las listas disponibles (Salazar-Vallejo 1996, Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa 2004) pero se han revisado y corregido algunos errores o inconsistencias. La distribución de las especies se indica con **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. Para los pies de figura, las vistas se abrevian así: **VD** para una vista dorsal y **VL** para una vista lateral.

Clave para Géneros

- 1 Macrotubérculos con papilas distales (Fig. 1G); setas simples o compuestas **2**
 – Macrotubérculos sin papilas distales; todas las setas compuestas **4**

- 2(1) Macrotubérculos en cuatro hileras longitudinales, papilas distales muy cortas; todas las setas compuestas *Sphaerephesia* Fauchald, 1972
 – Macrotubérculos en dos hileras longitudinales, papilas distales muy largas **3**

- 3(2) Setas simples solamente *Sphaerodorum* Örsted, 1843¹ Cuerpo y parápodos con papilas abundantes; parápodos con lados paralelos con hasta 12 papilas marginales (Fig. 1T) *S. papillifer* Moore, 1909 (B, P)
 – Setas simples restringidas al setífero 1, como ganchos falcados, otros setíferos con setas compuestas *Ephesiella* Chamberlin, 1919
 – Setas simples y compuestas en todos los setíferos, excepto el primero
 *Ephesiopsis* Hartman & Fauchald, 1971 ganchos falcados presentes en el setífero 1 (Fig. 1I) *E. guayanae* Hartman & Fauchald, 1971 (G, C)

- 4(1) Macrotubérculos dorsales pedunculados, sin papila terminal, dispuestos en hasta seis hileras longitudinales, una hilera transversa por segmento
 *Clavodorum* Hartman & Fauchald, 1971
 – Macrotubérculos dorsales pedunculados o sésiles, dispuestos en más de seis hileras longitudinales o en más de una hilera transversa por segmento **5**

- 5(4) Tubérculos dorsales pequeños y de tamaño similar, en varias filas transversas por segmento; todas las setas simples unidentadas, ampliadas subdistalmente
 *Euritmia* Sardá-Borroy, 1987²
 – Tubérculos dorsales incluyen macrotubérculos y papilas **6**

- 6(5) Tubérculos sésiles, dispuestos en dos filas transversas por segmento
 *Geminofilum* Capa, Nygren, Parapar, Bakken, Meißner & Moreira, 2019³
 – Tubérculos sésiles o pedunculados, dispuestos en una sola hilera transversa por segmento
 *Sphaerodoridium* Lützen, 1961

Comentarios

- 1) No se ha registrado en la región. Fue descrita como simbiote de la estrella cosmopolita, luminiscente e incubadora *Amphipholis squamata* (delle Chiaje, 1828), que supuestamente ocurre en el Gran Caribe (Hendler *et al.* 1995:162-164). No obstante, ya se ha demostrado que se trata de un complejo de especies (Deheyn & Jangoux 1999, Sponer & Roy 2002), pero es posible que las especies regionales contengan alguna especie similar.
 2 y 3) No registrado en América tropical.

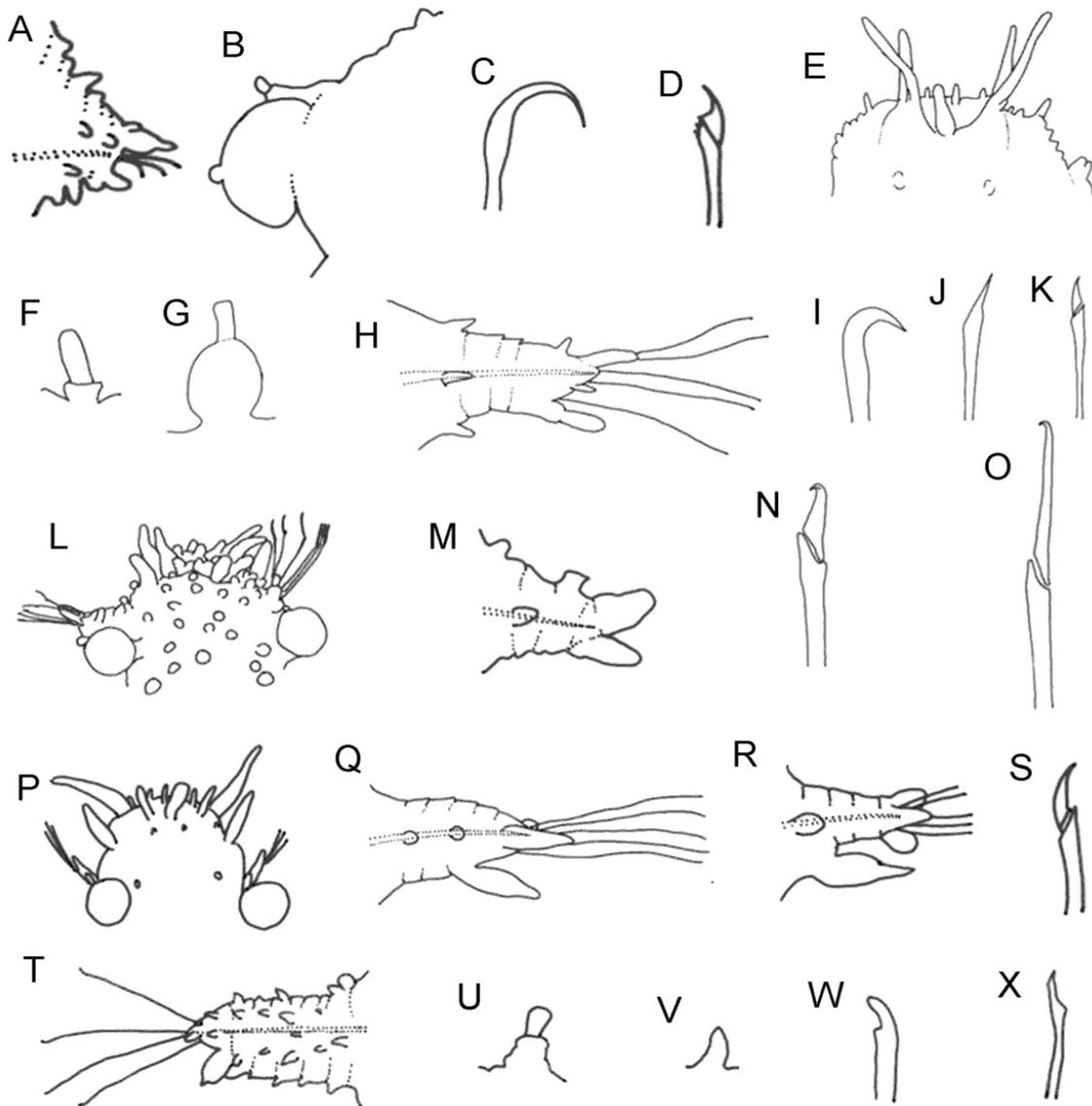


Figura 1. *Ephesiella mammifera*: A) Parápodo medio, B) Mismo, VD, C) Gancho, D) Falcígero; *Ephesiopsis guayanae*: E) Extremo anterior, VD, F) Microtubérculo, G) Macrotubérculo, H) Parápodo medio, I) Gancho, J) Seta simple, K) Falcígero; *Sphaerodoropsis biserialis*: L) Extremo anterior, VD, M) Parápodo medio, N) Falcígero con hoja corta, O) Falcígero con hoja larga; *S. longipalpa*: P) Extremo anterior, VD, Q) Parápodo medio; *S. minuta*: R) Parápodo, S) Falcígero; *Sphaerodorum papillifer*: T) Parápodo medio, U) Microtubérculo, V) Papila, W) Gancho, X) Seta simple.

Claves para especies***Clavodorum* Hartman & Fauchald, 1971**

- 1 Antenas laterales enteras; 10 hileras irregulares de papilas ventrales *C. mexicanum* Kudenov, 1987 (G, C)
 – Antenas laterales bifurcadas; 4 hileras longitudinales de papilas ventrales *C. clavatum* Fauchald, 1972 (P)

***Ephesiella* Chamberlin, 1919**

(modif. Fauchald 1974)

- 1 Macro- y microtubérculos fusionados parcialmente; setígero 1 con dos ganchos (Fig. 1C) por lado *E. mammifera* Fauchald, 1974 (P)
 – Macro- y microtubérculos separados, no fusionados; setígero 1 con 1-2 ganchos por lado 2
- 2(1) Margen superior del parápodo sin papilas; setígero 1 con dos ganchos por lado *E. brevicapitis* (Moore, 1909) (B, P)
 – Margen superior del parápodo con papilas; setígero 1 con un solo gancho por lado *E. bipapillata* Kudenov, 1987 (G, C)

***Sphaerephesia* Fauchald, 1972**

(modif. Fauchald 1974)

- 1 Prostomio con 3 pares de antenas laterales 2
 – Prostomio con 2 pares de antenas laterales 5
- 2(1) Macrotubérculos en 4 hileras longitudinales 3
 – Macrotubérculos limitados a los parápodos, truncados (Fig. 1M) y pocas papilas grandes; cirro ventral digitado, distal, menor que el lóbulo presetal *S. biserialis* (Berkeley & Berkeley, 1944)¹ (P)
- 3(2) Setas tan largas como el parápodo 4
 – Setas dos veces más largas que la longitud del parápodo; microtubérculos presentes entre parápodos *S. longisetis* Fauchald, 1972 (P)
- 4(3) Parápodos con unas 20 papilas; dorso y vientre con abundantes papilas cortas sin patrón definido *S. vittori* (Kudenov, 1987) (G, C)
 – Parápodos con unas 8 papilas; dorso con unas 12 hileras irregulares de microtubérculos *S. fauchaldi* Kudenov, 1987 (G, C)
- 5(1) Parápodos casi lisos; cirro ventral hinchado medialmente, proyectado más allá del lóbulo setal (Fig. 1Q) *S. longipalpa* (Hartman & Fauchald, 1971) (G, C)
 – Parápodos con muchas papilas esféricas; cirro ventral digitado *S. similisetis* Fauchald, 1972 (P)

Comentario

1) Redefinida por Kudenov (1997: 227).

Sphaerodoridium Lützen, 1961¹

- 1 Dorso con hasta 8 hileras transversas de macrotubérculos por segmento 2
 – Dorso con 10-12 hileras transversas de macrotubérculos por segmento; parápodos con 3-4 papilas parapodiales; setas con cuchillas 4-5 veces más largas que anchas
 *S. minutum* (Webster & Benedict, 1887) (P, Q)²
- 2(1) Dorso con 6 hileras transversas de macrotubérculos por segmento; parápodos con 7 papilas parapodiales; setas con cuchillas 5 veces más largas que anchas.....
 *S. lützeni* Kudenov, 1987 (G, C)
- Dorso con 7-8 hileras transversas de macrotubérculos por segmento
 *S. sphaerulifer* (Moore, 1909) (B)

Comentarios

- 1) *Sphaerodoridium guilbaulti* Rullier, 1974, descrito para la costa Atlántica de los Estados Unidos, no pertenece al género ni a la familia. Es un sílido, del género *Eurysyllis* Ehlers, 1864 y a reserva de que se haga la revisión de los materiales, debe transferirse a dicho género y familia.
- 2) Según Capa *et al.* (2019) los especímenes del Atlántico Oriental difieren de las del Atlántico Occidental en tener setas con cuchillas ligeramente más largas (6-7 veces más largas que anchas) y cuatro papilas parapodiales. Pueden representar una nueva especie, pero se debe examinar más material de ambas localidades para evaluar realmente esta posibilidad.

Agradecimientos

La primera edición de este capítulo se realizó con respaldo del proyecto "Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta)," financiado por CONACYT (61609). La contribución para la segunda edición se realizó con el respaldo parcial del proyecto "Evaluación de poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México" financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de SEMARNAT-CONACYT (A3-S-73811). La lectura cuidadosa por Juan Moreira y Luis F. Carrera-Parra mejoró mucho la calidad final de esa contribución.

Referencias

- Aguado MT & Rouse GW. 2006. First record of Sphaerodoridae (Phyllodocida: Annelida) from hydrothermal vents. *Zootaxa* 1383: 1-21.
- Aguado MT, Nygren A & Siddall ME. 2007. Phylogeny of Syllidae (Polychaeta) based on combined molecular analysis of nuclear and mitochondrial genes. *Cladistics* 23: 552-564.
- Borowski C. 1994. Three new deep-sea species of Sphaerodoridae (Annelida, Polychaeta) from the eastern tropical South Pacific. *Zool Scr* 23:193-203.
- Capa M, Bakken T, Meißner K & Nygren A. 2018. Three, two, one! Revision of the long-bodied sphaerodorids (Sphaerodoridae, Annelida) and synonymization of

Ephesiella, *Ephesiopsis* and *Sphaerodorum*. *PeerJ* 6:e5783, 31 pp.

- Capa M, Nygren A, Parapar J, Bakken T, Meißner K & Moreira J. 2019. Systematic re-structure and new species of Sphaerodoridae (Annelida) after morphological revision and molecular phylogenetic analyses of the North East Atlantic fauna. *ZooKeys* 845:1-97.
- Deheyn D & Jangoux M. 1999. Colour varieties as sibling species in the polychromatic ophiuroid *Amphipholis squamata* (Echinodermata): evidence from inheritance of body colour and luminescence characters. *J Exp Mar Biol Ecol* 234: 219-234.
- Fauchald K. 1974. Sphaerodoridae (Polychaeta: Errantia) from world wide areas. *J Nat Hist* 8:257-289.
- Fauchald K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera. *Los Angeles City Mus Nat Hist, Sci Ser* 28:1-190.
- Glasby CJ. 1993. Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). *Invert Taxon* 7:1551-1573.
- Hartman O. 1967. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic seas. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 2:1-387.
- Helm C & Capa M. 2015. Comparative analyses of morphological characters in Sphaerodoridae and allies (Annelida) revealed by an integrative microscopical approach. *Front Mar Sci* 1:82, 15 pp.
- Hendler G, Miller JE, Pawson DL & Kier PM. 1995. Sea Stars, Sea Urchins, and Allies: Echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian, Washington, 390 pp.
- Kudenov JD. 1984. Family Sphaerodoridae. Chapter 36.

- In: JM Uebelacker & PG Johnson (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. BA Vittor & Associates Inc. Mobile, Alabama.
- Kudenov JD. 1997. Family Sphaerodoridae 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. Vol. 4, Annelida Part 1. Sta Barbara Mus Nat Hist, pp: 223–234.
- Kuper M & Purschke G. 2001. The excretory organs in *Sphaerodorum flavum* (Phyllodocida, Sphaerodoridae): a rare case of co-occurrence of protonephridia, coelom and blood vascular system in Annelida. Zoomorphology 120:191–203.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay, SM. 2015. Diet of Worms emended: an update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Sci 7:487–520.
- Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta: Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae. Hactenus Cognita. Helsingforsiae, Ex Officina Frenckelliana, 127 pp.
- O'Reilly M. 2016. Parasitic and commensal polychaetes (Fams. Arabellidae and Sphaerodoridae) and copepods (Fam. Saccopsidae) associated with lamella-worms (*Terebellides* spp.) in Scottish, and nearby, waters. Glasgow Nat 26:61–70.
- Örsted AS. 1843. Annulatorum Danicorum Conspectus, 1. Maricolae. Hafniae, 52 pp.
- Perkins TH. 1987. Levidoridae (Polychaeta), new family, with remarks on two new species of *Levidorum* from Florida. Bull Biol Soc Wash 7:162–168.
- Read G & Fauchald K. (eds) 2019. World Polychaeta database. Sphaerodoridae Malmgren, 1867. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=957> on 2019-10-03
- Ruderman L. 1911. Recherches sur *Ephesia gracilis* Rathke, Annelide polychète de la famille des sphaerodorides; morphologie, anatomie, histology. Mém Soc zool Fr 24: 1–96.
- 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 ([http://biblio68.ibiologia.unam.mx/FullText/Art-Zoo/671\(2\)zool.PDF](http://biblio68.ibiologia.unam.mx/FullText/Art-Zoo/671(2)zool.PDF)).
- 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 (http://biblio68.ibiologia.unam.mx/FullText/Art-Zoo/anazoo751/anazoo751_2.pdf).
- Sardá-Borroy R. 1987. Sphaerodoridae (Annelida, Polychaeta) from the region of the Gibraltar Strait with description of *Euritmia hamulisetosa* gen. et sp. n. Zool Scr 16: 47–50.
- Sponer R & Roy MS. 2002. Phylogeographic analysis of the brooding brittle star *Amphipholis squamata* (Echinodermata) along the coast of New Zealand reveals high cryptic genetic variation and cryptic dispersal potential. Evolution 56:1954–1967.
- Wilson RS. 2000. Family Sphaerodoridae. Pp. 160-161 In: Beesley PL, GLB Ross & CJ Glasby (eds). Polychaetes & Allies: The southern synthesis. Fauna of Australia vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publ. Melbourne, xii, 465p.

56. Spionidae Grube, 1850

Víctor Hugo Delgado-Blas

Universidad de Quintana Roo
blas@uqroo.edu.mx, vhdblas@hotmail.com

Introducción

Spionidae es una de las familias más diversas y abundantes de poliquetos, contiene unas 618 especies agrupadas en 39 géneros. La mayoría de los espionidos habitan diferentes tipos de hábitat en el medio marino, dominan en fondos blandos de aguas someras, aunque también están bien representados en aguas profundas, incluyen pocas especies registradas en agua dulce.

Los espionidos generalmente son pequeños, encontrándose en un rango de 1 mm a 5 cm; sin embargo, hay algunas especies de los géneros *Lindaspio* Blake & Maciolek, 1992, *Spio* Fabricius, 1785, *Scolelepis* Blainville, 1828 y *Dipolydora* Verrill, 1879 que llegan a medir hasta 14-15.9 cm (Blake *et al.* 2017). Se alimentan arrastrando los palpos peristomiales sobre el sedimento o pueden extender sus palpos desde sus madrigueras o tubos para filtrar partículas del agua; transportan las partículas de detrito hacia la boca por un canal ciliado y, en ocasiones, con sus palpos capturan plancton y partículas suspendidas (Johnson 1984). Algunos espionidos pueden tener una alta densidad y se ha visto que poseen la habilidad de cambiar su patrón de alimentación de suspensión a depósito; además, se han considerado como alimentadores selectivos de depósito superficial, de suspensión o de ambos en la interfase sedimento-agua (Dauer *et al.* 1981).

Cuando las partículas son muy grandes, se utilizan para construir tubos, los cuales son reforzados por secreciones mucosas que producen sus glándulas segmentales; las partículas que utilizan para la construcción del tubo se capturan cuando las especies están en modo de alimentadores suspensívoros (Blake 1996).

Muchas especies del complejo *Polydora* Bosc, 1802 taladran sustratos calcáreos, incluyendo conchas de moluscos, corales vivos, escombros de

corales, algas coralinas; por lo que algunas veces son consideradas plagas en la industria de maricultura. También se sabe que otros polidóridos forman tubos dentro o sobre esponjas.

Otro aspecto importante es la abundancia de algunas especies como *Caraziella carrascoi* Blake, 1979, *Prionospio peruana* Hartmann-Schröder, 1962 y *Spiophanes bombyx* (Claparède, 1870), en localidades con contaminación orgánica; presentan valores altos en números de individuos y biomasa, por lo que se les ha considerado como especies oportunistas (Quiroga *et al.* 1999).

Existen dos tipos de reproducción asexual entre los espionidos: paratomía y arquitomía. La paratomía se desarrolla con la división de la mitad del cuerpo y estas mitades se regeneran; este tipo de reproducción está reportada para *Polydora tetrabranchia* Hartman, 1945, *Pseudopolydora prolifera* (Augener, 1914) y *P. stolonifera* Blake & Kudenov, 1978. La arquitomía es una reproducción asexual simple que se da por fragmentación del cuerpo en segmentos individuales o una fragmentación de algunos segmentos. Esta reproducción se ha reportado en laboratorio para *Polydora socialis* Schmarda, 1861, *Pygospio elegans* Claparède, 1863 y *Pygospio californica* Hartman, 1936 (Blake & Arnofsky 1999). La reproducción sexual es gonocórica, aunque el hermafroditismo se ha registrado para algunas especies de *Polydora* y *Spio* (Schroeder & Hermans 1975).

La reproducción sexual tiene una amplia variedad de patrones y características sexuales en oogénesis, espermiogénesis, transferencia de esperma, y formación de cápsulas ovíferas, que dividen a los espionidos en dos grupos y que han demostrado tener valor sistemático (Söderström 1920, Hannerz 1956): El primero incluye a *Laonice* Malmgren, 1867, *Prionospio* Malmgren, 1867, *Spiophanes* Grube, 1860, *Malacoceros* Quatrefages, 1843, *Rhynchospio* Hartman, 1936, *Dispio* Hartman,

1951, *Scolelepis* y *Aonides* Claparède, 1864 con nefridios simples, huevos con membrana gruesa, altamente vascularizados, esperma con cabeza corta y fertilización externa por descarga de gametos directamente al agua. El segundo incluye *Spio*, *Microspio* Mesnil, 1896, *Pygospio* Claparède, 1863 y los géneros del complejo *Polydora*, con una alta modificación de nefridios epitoquiales, receptáculos seminales en hembras, huevos con membrana delgada, espermias con cabeza larga y fertilización interna por transferencia de espermátóforos (Blake 1996).

Existen varios tipos de desarrollo larval entre los espionidos, pero, debido a la especialización que caracteriza a Spioninae Söderström, 1920, la mayoría de los estudios se han enfocado a estudiarla. Algunos taxa tienen larvas lecitotróficas y otras planctotróficas. Los huevos pueden ser fertilizados o no dentro de las cápsulas; en esta situación, las larvas desarrolladas ingieren huevos no fertilizados en la misma cápsula ovígera; este proceso se llama adelfofagia y aparentemente se encuentra en más de la mitad de las especies de los espionidos estudiados (Blake & Kudenov 1981).

Algunas especies de espionidos tienen varios modos de desarrollo en su ámbito geográfico, o época del año; esto es un fenómeno que se conoce como pecilogonia, y algunas de características son: vida pláncica más larga y presencia de huevos no fertilizados en las cápsulas que influyen en la nutrición de la larva (Blake & Arnofsky 1999), éste fenómeno se ha observado en algunas especies de *Boccardia* Carazzi, 1893, *Pygospio* y *Streblospio* Webster, 1879 (Gibson *et al.* 1999, Morgan *et al.* 1999). Los espionidos exhiben una considerable variabilidad en la selección de hábitat, modos de vida, métodos de alimentación, reproducción y patrones de desarrollo; esto probablemente ha influido en su capacidad de adaptarse a varios procesos biológicos que contribuyen a la existencia de especies de amplia distribución y el eventual establecimiento de nuevas especies.

Sistemática

Spionidae Grube, 1850 se incluye en el orden Spionida (Pettibone 1982) y está agrupada con las familias Apistobranchidae Mesnil & Caullery,

1898, Longosomatidae Hartman, 1944, Poecilochaetidae Hannerz, 1956, Trochochaetidae Pettibone, 1963 y Uncispionidae Green, 1982; a estas familias se les conoce como espioniformes. Posteriormente, el análisis cladístico de poliquetos de Rouse & Fauchald (1997) incluyó Chaetopteridae Audouin & Milne-Edwards, 1833 y Magelonidae Cunningham & Ramage, 1888. Sin embargo, en el análisis de Rousset *et al.* (2007) que involucra caracteres morfológicos y moleculares mostró una nueva agrupación en el orden Spionida representado por Apistobranchidae, Chaetopteridae, Magelonidae y Spionidae, encontrándose esas familias en diferentes partes del árbol y con diferentes relaciones. Lo mismo sucedió en el análisis de Zrzavý *et al.* (2009) quienes combinaron caracteres morfológicos y moleculares para evaluar la filogenia de los anélidos; en todos los análisis resultó que Spionidae, *Poecilochaetus* Claparède, 1875 y *Trochochaeta* Örsted, 1843 formaron un clado hermano de Sabellariidae Johnston, 1865 o Sabellidae Latreille, 1825; mientras que *Apistobranchus* Levinsen, 1883, *Chaetopterus* Cuvier, 1830 y *Magelona* Müller, 1858 se encontraron en diferentes partes de los árboles. Los estudios más recientes utilizando secuencias moleculares para ensamblar la filogenia de los anélidos fueron realizados Struck *et al.* (2011) y Weigert *et al.* (2014). Struck *et al.* (2011) resucitaron las categorías anteriores Errantia y Sedentaria (incluyendo Clitellata). Según Weigert *et al.* (2014), Errantia y Sedentaria se derivaron de los grupos basales Sipuncula, Amphinomidae Lamarck, 1818, Chaetopteridae, Magelonidae y Oweniidae Rioja, 1917. Los espionidos estaban dentro de los sedentarios en un clado con Sabellariidae como grupo hermano. La estrecha relación de espionidos y sabellaridos había sido sugerida anteriormente por Struck *et al.* (2008) y Zrzavý *et al.* (2009). Aunque no ha sido discutido por ninguno de estos autores, es evidente una similitud morfológica entre las larvas de espionidos y sabeláridos (Blake *et al.* 2017). Las larvas pláncicas de ambas familias provisionalmente desarrollan largas setas dentadas que se mantienen en su lugar por los únicos cilios de agarre descritos por primera vez por Wilson (1928, 1929) para larvas pláncicas de *Polydora* y *Sabellaria* Lamarck, 1818 (Blake *et al.* 2017).

La familia fue establecida con los géneros *Spio*, *Polydora*, *Scolelepis* y *Malacoceros* (Blake 1996). El primer trabajo formal en sistemática de

espiónidos fue el de Mesnil (1896) quien con base en caracteres morfológicos propuso la primera clasificación, dividiendo a la familia en dos grupos: 1) especies con un prostomio estrecho, como *Polydora*, *Boccardia*, *Laonice*, *Spio*, *Microspio*, *Nerinides* Mesnil, 1896, *Aonides* Claparède, 1864, *Nerine* Johnston, 1838, *Spionides* Webster & Benedict, 1887 y *Pygospio* Claparède, 1863; y 2) especies con procesos laterales o cuernos en el prostomio, como *Scolecopsis* (= *Malacoceros*), y *Marenzelleria* Mesnil, 1896. Posteriormente, Söderström (1920) incluyó caracteres involucrados en la reproducción sexual, proponiendo el establecimiento de las subfamilias Spioninae, Nerininae, Laonicinae y Disominae; sin embargo, ésta última ha sido transferida a otra familia. Esta clasificación ha sido generalmente aceptada y sólo ha sido parcialmente modificada por estudios posteriores (Hannerz 1956; Orrhage 1964); en donde Orrhage (1964) estableció una nueva subfamilia Scolelepidinae (= Nerininae Söderström, 1920). Ahora, se reconocen tres subfamilias: Spioninae, Laonicinae y Scolelepidinae.

Actualmente, se han realizado análisis cladísticos para clarificar la sistemática de los espiónidos. Sigvaldadóttir *et al.* (1997) realizaron una evaluación de las relaciones intergenéricas usando 25 caracteres morfológicos de las especies tipo de 28 géneros y hallaron cuatro clados: 1) *Aonidella* Maciolek in López-Jamar, 1989 y *Xandaros* Maciolek, 1981, 2) *Prionospio* Malmgren, 1867, *Laonice*, *Spiophanes* Grube, 1860 y *Aonides*, 3) una politomía con *Polydora*, *Scolecopsis*, *Malacoceros* y *Spio*, 4) *Atherospio* Mackie & Duff, 1986, *Pseudatherospio* Lovell, 1994 y *Pygospio* Blake, 1983. Ellos argumentaron que su resultado debería de considerarse preliminar, debido a la falta de información de caracteres de muchos géneros. Posteriormente, Blake & Arnofsky (1999) discutieron dichos resultados mencionando que el soporte de esos clados es débil ya que la selección del grupo externo (*Poecilochaetus*, *Trochochaeta* y *Uncispio*), y géneros de espiónidos presentan una fuerte homología con la morfología de huevos y larvas. Estos autores realizaron otro análisis, incluyendo características reproductivas, larvales y adultas de 36 taxa, excluyeron algunos géneros como *Australospio* Blake & Kudenov, 1978, *Lauberiellus* Maciolek, 1981, *Orthoprionospio* Blake & Kudenov, 1978, *Pseudatherospio*, *Xandaros*, *Apoprionospio* Foster, 1969 y *Aurospio* Maciolek,

1981 por falta de información. El árbol resultante arrojó tres clados: 1) *Pygospio*, 2) *Microspio*, *Pygospio*, *Spio*, y "polidoras" (*Amphipolydora* Blake, 1983, *Boccardia*, *Boccardiella* Blake & Kudenov, 1978, *Carazziella* Blake & Kudenov, 1978, *Dipolydora* Verrill, 1881, *Tripolydora* Woodwick, 1964, *Polydora* y *Pseudopolydora* Czerniavsky, 1881) los cuales constituyen la tradicional subfamilia Spioninae, 3) un clado grande que consiste de 21 géneros, que se puede dividir en cuatro pequeños clados: A) Complejo *Prionospio*, incluyendo *Streblospio* Webster, 1879, B) *Dispio* Hartman, 1951, *Aonides* y *Aonidella* C) Ocho o nueve grupos de géneros (*Lindaspio* Blake & Maciolek, 1992, *Spiophanes*, *Rhynchospio* Hartman, 1936, *Scolecospides* Ehlers, 1907, *Malacoceros*, *Marenzelleria*, *Scolecopsis* y *Parascolelepis* Maciolek, 1987) y D) *Laonice*, junto con géneros ajenos a Spionidae como *Heterospio*, *Uncispio*, *Poecilochaetus* y *Trochochaeta* que demuestran la relación que se deriva de los que tienen huevos con una densa envoltura en forma de panal; debido a este resultado preliminar, propusieron que el estatus independiente de las familias Uncispionidae Green, 1982, Trochochaetidae Pettibone, 1963, Longosomatidae Hartman, 1944 y Poecilochaetidae Hannerz, 1956, necesita ser revisado en conjunto, dado que este resultado muestra que Spionidae es una familia parafilética.

Sigvaldadóttir (1998) estudió las relaciones filogenéticas de los géneros del complejo *Prionospio*, para éste análisis utilizó 10 especies representantes de todos los géneros y subgéneros de este complejo, y con *Laonice* como grupo externo. Para el análisis de *Prionospio* usó 16 especies que incluían como grupo externo a *Orthoprionospio*; y esta selección no fue explicada; *Orthoprionospio* es considerado como parte del complejo *Prionospio*. Los resultados del análisis genérico fueron que los subgéneros *P. (Minuspio)*, *P. (Aquilaspio)* y el género *Apoprionospio* no formaban parte de un *Prionospio* monofilético y, por lo tanto, eran todos sinónimos de *Prionospio sensu lato*. Sin embargo, la codificación de ciertos caracteres y los estados de los caracteres utilizados en este análisis ocasionó ciertos problemas; por ejemplo, se codificaron las branquias pinadas, tanto para aquellas con formas de pínulas digitiformes, como aquellas con lamelas planas apiladas y ambas tienen morfologías completamente diferentes. Sin embargo, Sigvaldadóttir consideró a su análisis como

preliminar, ya que la mayoría de los datos sobre los caracteres y estados de los caracteres se derivaron de la literatura en lugar de una revisión real de especímenes. Por estos motivos, los resultados del análisis filogenético de los géneros de *Prionospio* realizado por Sigvaldadóttir (1998) deben usarse con precaución.

Rice & Levin (1998) construyeron un cladograma, utilizando 16 caracteres: morfológicos, de desarrollo y reproductivos, para evaluar las posibles relaciones filogenéticas entre las tres especies y una subespecie conocidas de *Streblospio* y con *Spiophanes kroyeri* y *Paraprionospio pinnata* como grupos externos. El árbol de consenso estricto agrupa a *S. gynobranchiata* y *S. benedicti* como un clado con *S. benedicti japonica* y *S. shrubsolii* formándose una politomía. Se necesita más información sobre los caracteres de estas dos últimas especies para resolver la politomía en el árbol de consenso de *Streblospio*.

Yokoyama (2007) realizó un análisis filogenético de las especies de *Paraprionospio* e incluyó algunos géneros del complejo *Prionospio*. Yokoyama incluyó nueve especies de *Paraprionospio*, y otras del complejo *Prionospio* como son: *Aurospio dibranchiata* Maciolek, 1981, *Laubieriellus grasslei* Maciolek, 1981, *Orthoprionospio cirriformia* Blake & Kudenov, 1978, *Prionospio (Prionospio) steenstrupi* Malmgren, 1867 y *Prionospio (Aquilaspio) krusadensis* Fauvel, 1929. Sin embargo, uno de los caracteres más importantes del género *Paraprionospio* no los consideró en su análisis filogenético como son las formas de las lamelas notopodiales y sólo incluyó la forma de la segunda lamela neuropodial, siendo éste un carácter morfológico utilizado para separar a las especies de *Prionospio*. Así como también, dejó fuera de su análisis filogenético a varias especies de *Prionospio* que presentan las supuestas apomorfias de *Paraprionospio* que señala Yokoyama (2007) como son: una cresta dorsal en el segmento 2 y cutículas dorsales transparentes. Así como también, algunas de las especies fueron sinonimizadas antes de realizar el análisis filogenético y por lo tanto varios caracteres morfológico no se incluyeron en el análisis. Por lo que era necesario, realizar otro análisis filogenético donde se considerarán todos los caracteres morfológicos que se han descrito en *Paraprionospio* e incluir a más especies del complejo *Prionospio*.

Recientemente, Delgado-Blas & Carrera-Parra (2018) realizaron un nuevo análisis filogenético de *Paraprionospio* basado en la revisión de materiales tipo y descripciones originales de algunas especies. La reconstrucción filogenética de *Paraprionospio* se basó en 45 caracteres morfológicos. En éste estudio, trece especies de *Paraprionospio* se consideraron válidas, y se describió una nueva especie. Además, los autores proporcionaron evidencia que refutan la sinonimia de *P. treadwelli*, *P. tamaii* y *P. yokoyamai* con *P. alata*. El grupo interno para el análisis filogenético incluyó las catorce especies de *Paraprionospio* que se validan en ese estudio. Además, los autores siguieron a Sigvaldadóttir *et al.* (1997) incluyendo como parte del grupo externo a *Laubieriellus grasslei* Maciolek, 1981, y *Prionospio steenstrupi* Malmgren, 1867, que son miembros del complejo *Prionospio* y se consideran estrechamente relacionados con *Paraprionospio*, e incluyeron también a *Streblospio benedicti* siguiendo la hipótesis filogenética anterior de Yokoyama (2007).

Los primeros estudios moleculares a nivel de género son los de Meißner & Blank (2009) quienes investigaron las relaciones filogenéticas entre cinco especies de *Spiophanes*. Los datos moleculares confirmaron los resultados de los estudios morfológicos, en que los especímenes de "*S. bombyx*" de Europa y California son genéticamente distintos y formaron clados monofiléticos en las filogenias resultantes. Por lo tanto, los resultados apoyaron la validez de la especie recientemente descrita *S. norrisi* Meißner & Blank, 2009 por ser morfológica y genéticamente distinta de la *S. bombyx* europea.

En otro estudio, Radashevsky *et al.* (2016a) compararon las secuencias de los genes moleculares de *Pygospio* de California y Oregon (EE. UU.), Escocia y el Mar Blanco y el Mar de Okhotsk (Rusia). Los resultados mostraron una similitud genética generalizada entre las poblaciones de *P. elegans*, los resultados también revelaron dos poblaciones genéticamente distintas que divergen de *P. elegans*. *Pygospio* sp. 1 del Mar de Okhotsk, la cual es morfológicamente idéntica a *P. elegans*; y *P.* sp. 2 de Oregon, la cual co-ocurre junto con *P. elegans*, pero diferían en la ausencia de ganchos neuropodiales tipo cuchara. Los autores sugieren que estas dos poblaciones podrían representar especies no descritas, pero que se

requieren estudios adicionales de su morfología y biología reproductiva.

Radashevsky *et al.* (2014, 2016b) evaluaron el género *Rhynchospio* utilizando secuencias moleculares, morfología adulta y diferencias reproductivas para ayudar a separar especies estrechamente relacionadas que eran similares, y han sido frecuentemente considerados como sinónimos subjetivos. Basado en parte en estos resultados: *R. arenincola* del Pacífico oriental, considerada durante mucho tiempo un sinónimo de *R. glutaea*, fue re-establecida y *R. glutaea* se restringió a América del Sur donde se describió originalmente. Además, *R. arenincola asiatica* de las islas Kuriles se elevó a estatus de especie.

Sato-Okoshi *et al.* (2017) compararon poblaciones consideradas de amplia distribución de las especies perforadoras de conchas, *Polydora hoplura* y *P. uncinata* de Australia, Japón y Sudáfrica; utilizaron cuatro secuencias de genes: ARNr 18S nuclear, ARNr 28S, ARNr 16S mitocondrial y citocromo b. Los resultados demostraron que además de la similitud morfológica no hubo diferencias genéticas entre estas poblaciones. Los autores concluyeron que las poblaciones se basaron en especímenes que fueron transportados por medios artificiales y recomendaron que las dos especies sean sinonimizadas.

Morfología

El cuerpo de los espiónidos es alargado, subcilíndrico en corte transversal y no está regionalizado. Los segmentos son numerosos, cortos y similares, pero los anteriores normalmente son más anchos y el cuerpo se va adelgazando posteriormente (Blake 1996).

Prostomio y peristomio. La forma del prostomio es variable; puede ser redondeada (Fig. 1A), puntiaguda (Fig. 1B), con forma de campana (Fig. 1C), con proyecciones laterales (forma de T) (Fig. 1D) o frontales con apariencia de cuernos. En la región anterior del prostomio, en algunas especies de *Paraprionospio* (Dauer 1985; Delgado-Blas & Carrera-Parra 2018), *Marenzelleria* (Dauer 1997), *Prionospio* (Maciolek 1985, Delgado-Blas 2014, 2015) y *Streblospio* (Dauer *et al.* 2003, Delgado-Blas *et al.* 2018), se observan papilas como "chipotes"

prostomiales (Fig. 1E). Estas papilas son eversibles y pueden ser de naturaleza sensorial durante la selección o rechazo de partículas de sedimentos (Dauer 1997, Dauer *et al.* 2003). La región posterior del prostomio puede desarrollar una carúncula (Fig. 1E) que en algunas especies puede extenderse por varios setigeros (Fig. 1F) y sobre ella puede presentarse un tentáculo occipital como en *Laonice* Malmgren, 1867, *Scolecopsis* de Blainville, 1828 y *Spiophanes* Grube, 1860 (Fig. 1C), aunque en *Polydora biocriptalis* tiene dos tentáculos (Fig. 1F) sobre la carúncula (Blake & Woodwick 1972). En *Streblospio*, una estructura similar (antena o papila) está separada del prostomio, encontrándose entre las branquias (Delgado-Blas *et al.* 2018).

Los ojos pueden faltar o consistir de varios pares y pueden ser rojos o negros, ubicados en la región media del prostomio (Fig. 1E); en su región posterior del prostomio se encuentra un par de órganos nucleares (Fig. 1D) que varían considerablemente en tamaño y apariencia. Pueden ser cortos, extendiéndose sólo hasta el final de la carúncula, o pueden continuar por muchos segmentos a lo largo del cuerpo (Fig. 1G). Estos órganos nucleares alargados pueden aparecer como un par continuo a lo largo del dorso o ser interrumpidos segmentariamente (Fig. 1H); pueden ser rectos, curvos o diagonales (Fig. 1I.). La ciliación nucal continúa a través de la segmentación y suele ir acompañada de bandas ciliares transversas (Fig. 1J). Además, hay otras bandas ciliares que pueden formar grupos longitudinales a lo largo del cuerpo (Fig. 1K), a este grupo ciliar se conocen como bandas ciliares segmentarias o metaméricas.

Todos los espiónidos poseen un par de palpos tentaculares (Fig. 1B, F, J, L) que salen de la región posterior dorsal del prostomio; son largos y muy activos que se usan para recolectar partículas de la columna de agua o de la superficie del sedimento para la construcción de tubos y/o alimentación (Dorsett 1961). Los palpos presentan surcos ventrales ciliados (Fig. 1F, L) que actúa como un canal para transportar partículas a la boca e ingerirlas. En *Paraprionospio*, hay un par de fundas basales que rodea la base de los palpos. Una funda similar está presente en *Scolecopsis*, pero típicamente se fusiona con el palpo y es difícil de discernir (Fig. 1B, J). El borde de esta funda puede ser papilado (Fig. 1M) en algunas especies de *Scolecopsis* (Blake 1996).

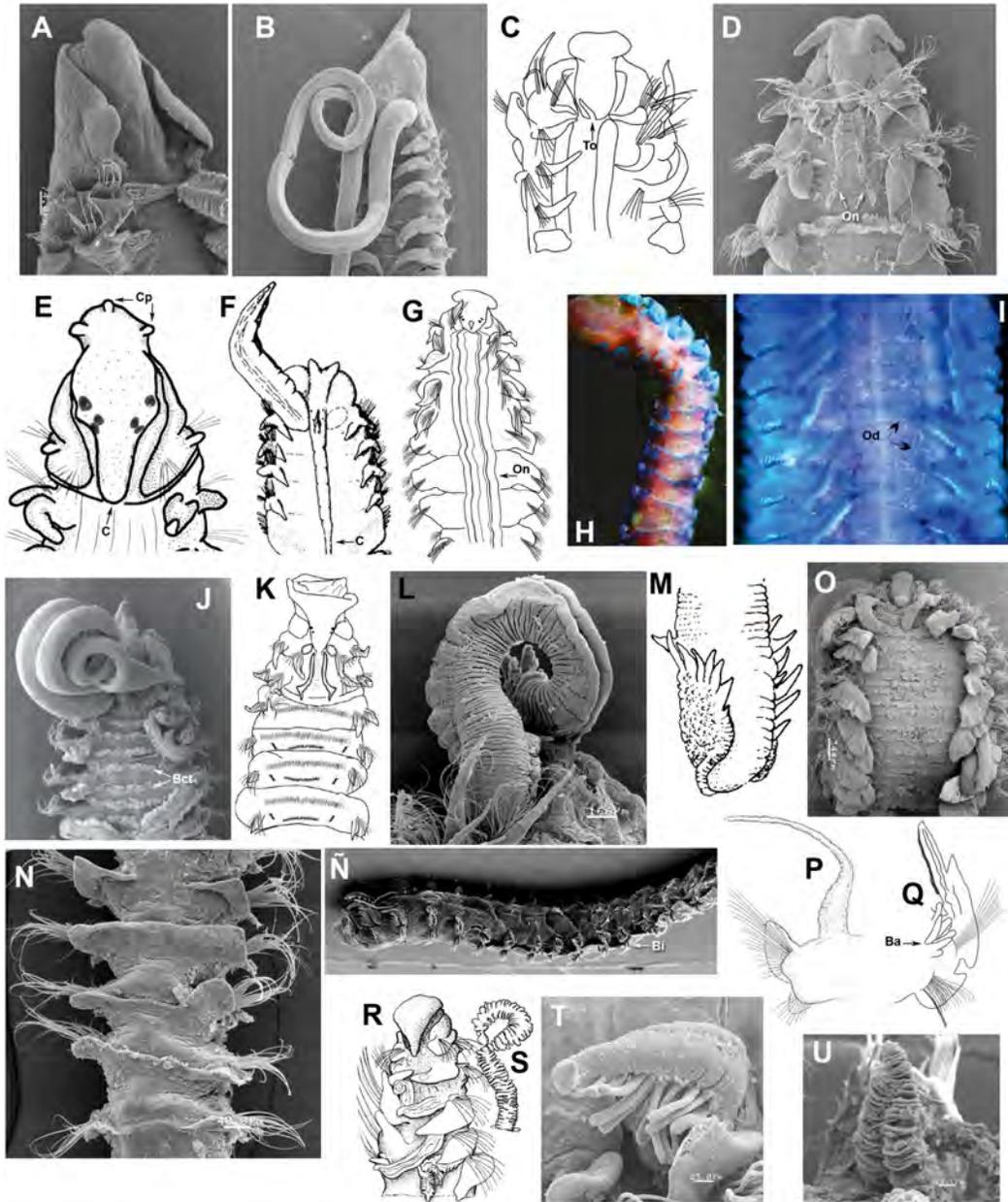


Figura 1. *Paraprionospio* sp. A) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *Scolecopsis* (*S.*) *vossae* B) Región anterior (VD). *Spiophnaes* sp. C) Prostomio en forma de campana con antena occipital (VD). *Spiophanes* sp. D) Prostomio con cuernos laterales (VD). *Prionospio* sp. E) Prostomio mostrando ojos, carúncula y chipotes (VD). *Polydora biooccipitalis* F) Región anterior, VD. *Spiophanes pulchram* G) Región anterior (VD); H) crestas dorsales en setigeros medios (VD). *Dispio elegans* I) órganos dorsales de segmentos medios (VD). *Scolecopsis* (*S.*) *lighti* J) Región anterior, vista dorsal (VD). *Spiophanes* cf. *bombyx* K) Región anterior, vista dorsal (VD). *Prionospio* sp. (VDV) L) Palpo. *Scolecopsis* (*P.*) *texana* M) Palpo con papilas. *Prionospio* sp. N) Cresta y pliegue dorsal (VD). *Paraprionospio dibranchiata* Ñ) Bolsas interparapodiales, vista dorso lateral (VDL). *Scolecopsis* sp. O) Extremo anterior mostrando branquias fusionadas a las notolamelas (VD). *Minuspio* sp. P) Parápodo y branquias cirriforme. *Dispio elegans* Q) Parápodo y branquias (VL). *Prionospio* (*M.*) *laciniosa* R) Extremo anterior con branquias triangulares y arrugadas. *Minuspio* sp. S) Branquia arrugada. *Prionospio* sp. T) Branquia pinada. *Apoprionospio* sp. U) Branquia con lamelas apiladas. Abreviaturas: VD= vista dorsal. Téntaculo occipital (To), Órganos nucleares (On), Chipotes prostomiales (Cp), Carúncula (C), Órganos dorsales (Od), Bandas ciliares transversales (Bct), Bolsas interparapodiales (Bi), Branquias accesorias (Ba). Modificados de: B y J Delgado-Blas (2006); F, Blake & Woodwick (1972); G y K Delgado-Blas *et al.* (2019); I, Delgado-Blas *et al.* (2018); M, Imajima (1992); Ñ, Delgado-Blas & Carrera-Parra (2018); Q, Delgado-Blas *et al.* (2018); R y S Maciolek (1985).

La faringe es blanda, sin maxilas, ciliada y ligeramente eversible (Blake 1996). El peristomio es aqueto y puede ser largo; ventralmente, alrededor de la boca y en la parte dorsal del prostomio frecuentemente desarrolla un par de lóbulos (alas) laterales que algunas veces se amplían hasta formar alas membranosas erectas que cubren parte del prostomio (e.g. *Paraprionospio* Caullery, 1914, *Prionospio* y *Streblospio*) (Fig. 1A), o puede estar completamente fusionado al prostomio (e.g. *Scoelelepis* (*S.*) *vossae*) (Fig. 1B) (Delgado-Blas 2006).

Parápodos y setas. La división del peristomio con el primer setífero es difícil de distinguir, pero este último es usualmente birrámeo (Fig. 1E) y bien desarrollado (Foster 1971). Sin embargo, en muchos géneros (*Polydora* Bosc, 1802 y algunos *Boccardia* Carazzi, 1893, *Prionospio* Malmgren, 1867 y *Scoelelepis* de Blainville, 1828) no hay notosetas en el segmento 1; el resto de los parápodos son birrámeos y constan de crestas pequeñas o almohadillas sin acículas; hay usualmente lamelas postsetales asociadas a los notópodos y neurópodos de la región anterior.

Todas las lamelas tienden a decrecer en tamaño en la región posterior; en algunos géneros (*Prionospio* Malmgren, 1867), las lamelas notopodiales postsetales ó lóbulos están bien desarrolladas y en ocasiones forma una o varias membranas dorsales (crestas o costillas) (Fig. 1N) que se conectan entre sus pares de parápodos de los segmentos inmediatamente después de las branquias, o pueden aparecer en los setíferos medios o posteriores de algunas especies de *Prionospio* y *Laonice*. Estas crestas pueden ser grandes y altas, con apariencia membranosa o pueden ser bajas elevaciones (Fig. 1H, N). Normalmente, las crestas dorsales son más altas en el primer segmento de aparición, convirtiéndose más bajas y menos prominentes en los siguientes segmentos. También, se han reportado crestas ventrales sólo para *Laubierellus* y en dos especies de *Prionospio*; otros grupos (*Laonice* Malmgren, 1867, algunas especies de *Prionospio*, *Aonidella* y *Spiophanes*) pueden desarrollar bolsas interparapodiales o membranas interramales, algunas veces llamadas bolsas genitales (Fig. 1Ñ).

Pueden o no tener branquias (*Spiophanes* Grube, 1860); cuando están presentes, pueden estar restringidas en pocos setíferos anteriores, sólo en la región posterior o en la región anterior y media;

las branquias pueden estar parcial (Fig. 1Q) o totalmente unidas (Fig. 1O) o separadas de la lamela postsetal (Fig. 1P); se han reportado branquias ventrales para *Lindaspio* Blake & Maciolek, 1992. También hay otro tipo de branquias, llamada branquias accesorias, pueden ser de forma palmeada y ramificada (Fig. 1Q), surgen directamente de la parte posterior de las lamelas notopodiales en las especies de *Dispio*. La forma de las branquias es muy variable, pueden ser cirriformes (Fig. 1P), triangulares (Fig. 1R), arrugadas (Fig. 1S), pinadas (Fig. 1T), lamelares apiladas (Fig. 1U), o acintadas (Fig. 2A). En algunos casos, las branquias son tan largas que las puntas del par de branquias se tocan o se traslapan entre ellas (Fig. 2B) en la línea media dorsal. En varios géneros, tales como *Malacoceros* y *Scoelelepis*, las branquias se fusionan en diversos grados a las lamelas notopodiales postsetales. Los dos pares pequeños de branquias en *Aurospio dibranchiata* se fusionan básicamente con las lamelas notopodiales de los setíferos 3–4 (Maciolek 1981). En contraste, las branquias de las especies de *Prionospio* están generalmente libres de las lamelas notopodiales (Fig. 1P).

Los lóbulos parapodiales están reducidos a una almohada glandular llamada tori, donde emergen las setas; todas las setas son simples e incluyen lisas (Fig. 2C), granuladas (Fig. 2D), reticuladas (Fig. 2E) y capilares con alas (limbadas: uni- (Fig. 2C), bilimbadas (Fig. 2F)) y ganchos encapuchados (Fig. 2G), parcialmente encapuchados (Fig. 2H, 2I) y no encapuchados (Fig. 2J); con uno o varios dientes (Fig. 2K, L); en ocasiones pueden presentar un capucha secundaria simple (Fig. 2M) o estriada (Fig. 2N) debajo del diente principal; y con setas sable (Fig. 2Ñ, O) en algunos neurópodos. Se presentan diferentes tipos de ganchos modificados (Fig. 2P) en el quinto setífero como en *Polydora* Bosc, 1802 y géneros relacionados, setas plegadas curvas en el primer setífero como en *Spiophanes* Grube, 1860 (Fig. 2Q) y espinas modificadas notopodiales posteriores, agujas o ganchos curvos en algunas especies de *Microspio* Mesnil, 1896, *Polydora* Bosc, 1802 y *Boccardia* Carazzi, 1893.

Algunos géneros como *Spiophanes* tienen órganos glandulares parapodiales de tamaño visible, y se abultan profundamente debajo de la epidermis que invade el saco celómico. Los órganos glandulares están asociados directamente con los

parapodios de la región del cuerpo medio, comprendiendo los setíferos 5–14/15. Los órganos glandulares grandes, generalmente presentes en los setíferos 5–7 (raramente 5–8), muestran diferentes tipos de aberturas específicas para cada

especie denominadas "esparcidores setales" (Fig. 2R, S), mientras que los órganos glandulares pequeños, presentes en el setífero 9, siempre se abren en una rendija vertical simple (Meißner & Hutchings 2003, Meißner 2005).

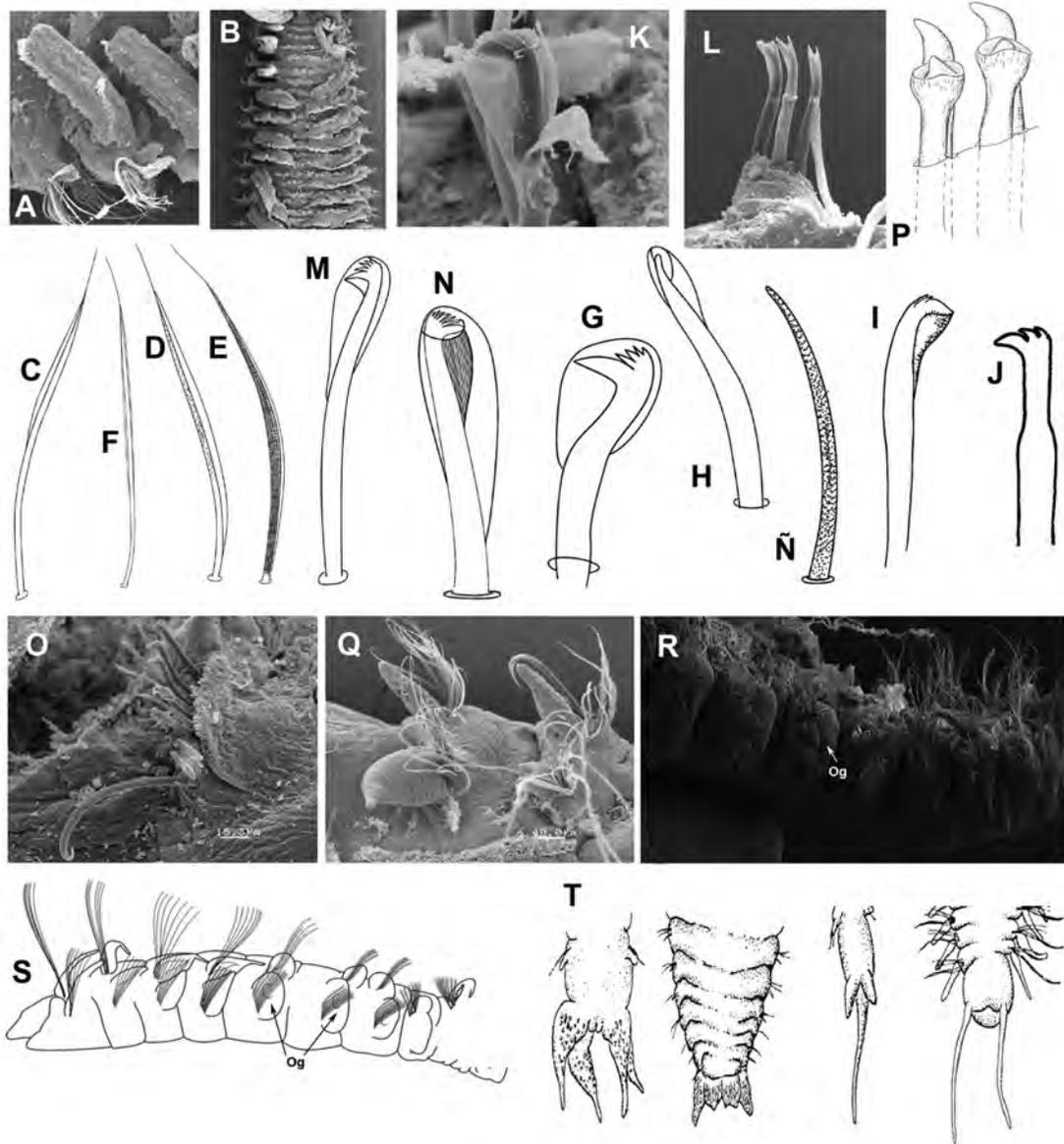


Figura 2. *Polydora* sp. A) Branquias acintadas. *Scolelepis* (*S.*) *lighti* B) Mostrando bandas transversas de cilios (VD). *Prionospio* C) seta lisa, unilimbada, D) seta granulada, unilimbada. *Dispio* E) seta reticulada, unilimbada, F) seta lisa, bilimbada, G) gancho encapsulado. *Dispio* sp. H) Gancho semiencapsulado. *S. anoculata* I) Gancho semiencapsulado. *S. berkeleyorum* J) Gancho sin capucha. *Prionospio jonatani* K) Gancho encapsulado multidentado. *Dispio* sp. L) Ganchos semiencapsulados bidentados. *Prionospio* M) Gancho encapsulado con capucha secundaria lisa. *Paraprionospio* N) Gancho encapsulado con capucha secundaria estriada. *Prionospio* sp. Ñ) Seta sable. *Prionospio* O) Seta sable, ganchos encapsulados y setas capilares. *Polydora* P) Espinas del setífero 5. *Spiophanes* sp. Q) Primer y segundo parapodo con seta tipo garfio. *Spiophanes* cf. *bombyx* R) Región anterior, VL. *Spiophanes pulchram* S) Región anterior, VL. T) Pigidios. Abreviaturas: VD= vista dorsal. Órganos glandulares (Og). Modificados de: B, Delgado-Blas (2006); I, Hartman (1960); J, Pettibone (1962); Ky L Delgado-Blas (2015); R y S Delgado-Blas *et al.* (2019).

Pigidio. El pigidio adquiere varias formas, incluida la presencia de lóbulos accesorios adicionales, cirros, cojines, discos, collares y combinaciones de estas formas (Fig, 2T).

Claves

La cobertura geográfica para la clave comprende las regiones del Pacífico Este: Pacífico oriental tropical (P), costa occidental de Baja California (B); Atlántico Oeste: golfo de México (G), Caribe (C), de acuerdo con las listas disponibles y las nuevas descripciones de espionidos para el Atlántico Oeste

(Hernández-Alcántara *et al.* 1994; Hernández-Alcántara & Solís-Weiss 1995; Hernández-Alcántara *et al.* 2008; Salazar-Vallejo 1996; Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004; Delgado-Blas 2004, 2006, 2008; 2014, 2015; Delgado-Blas & Díaz-Díaz 2010, 2013, 2016; Delgado-Blas & Salazar-Silva 2011; Delgado-Blas & Carrera-Parra 2018;). Las especies cuestionables se marcan con (O), debido a que la localidad tipo de esas especies corresponden a litorales de otros continentes o latitudes; sin embargo, en muy pocas especies se ha comprobado su existencia en el Pacífico Este y Atlántico Oeste o ambas.

Clave para géneros

- 1 Sin branquias; con 1-2 ganchos gruesos en el primer neurópodo (Fig. 1D) *Spiophanes* Grube, 1860
 – Con branquias; sin ganchos gruesos en el primer neurópodo 2
- 2(1) Setígero 5 sin setas modificadas 3
 – Setígero 5 con setas modificadas (Fig. 2P, 5B) 22
- 3(2) Prostomio puntiagudo (Fig. 1B) o cónico con el ápice redondeado (Fig. 4A) 4
 – Prostomio anteriormente redondeado (Fig. 3H) o expandido (Fig. 3J), o con cuernos latero-frontales o en forma de campana (Fig. 1C, D) 6
- 4(3) Branquias desde el setígero 1, setígero 1 con setas extremadamente largas (Fig. 5R) *Dispio* Hartman, 1951
 – Branquias desde el setígero 2, setígero 1 sin setas extremadamente largas 5
- 5(4) Prostomio puntiagudo anteriormente; peristomio bien desarrollado y con o sin alas laterales; branquias fusionadas basal, totalmente (Fig. 1O) o libres de la notolamela en casi todo el cuerpo *Scolelepis* de Blainville, 1828
 – Prostomio cónico anteriormente (Fig. 4A); peristomio pobremente desarrollado y sin alas laterales (Fig. 4B); branquias libres de la notolamela (Fig. 4B) y limitadas en la región anterior del cuerpo *Aonides* Claparède, 1864
- 6(3) Prostomio aplanado dorso-ventralmente en forma de espátula; sin carúncula (Fig. 3H, J).
 *Aonidella* Maciolek *in* López-Jamar, 1989
 – Prostomio sin forma de espátula; con carúncula 7
- 7(6) Prostomio con cuernos latero-frontales (Fig. 6E) o en forma de campana, o bilobulado anteriormente 8
 – Prostomio anteriormente redondeado (Fig. 8Ñ), truncado o inciso (Fig. 6D, 8U) 11
- 8(7) Branquias desde el setígero 1 9
 – Branquias desde el setígero 2 (Fig. 9J) 10

- 9(8)** Prostomio ancho anteriormente en forma de T, triangular, o campana (Fig. 6G) con cuernos frontales (Fig. 6F); peristomio reducido y sin alas laterales a moderadamente desarrollado con moderadas alas laterales; branquias basalmente fusionadas o libres de la notolamelas y continúan hasta casi o hasta el final del cuerpo *Malacoceros* de Quatrefages, 1843
- Prostomio ampliamente redondeado o inciso (hendidura) anteriormente en forma de campana sin cuernos frontales (Fig. 6I); peristomio bien desarrollado y sin alas laterales (Fig. 6J); branquias basalmente fusionadas a la notolamelas y continúan hasta casi medio cuerpo *Marenzelleria* Mesnil, 1896
- 10(8)** Con notosetas en el setígero 1; sin espinas aciculares ventrales *Rhynchospio* Hartman, 1936
- Sin notosetas en el setígero 1; con espinas aciculares ventrales *Lindaspio* Blake & Maciolek, 1992 con branquias ventrales (Fig. 3A) *L. dibranchiata* Blake & Maciolek, 1992 (B)
- 11(7)** Branquias limitadas a los setígeros medio-posteriores del cuerpo, excepto por un sólo par en el setígero 2 en machos sexualmente maduros (Fig. 3B) *Pygospio* Claparède, 1863 branquias desde los setígeros 11-13; ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 8-9 *P. elegans* Claparède, 1863 (G, Q)
- Branquias desde los setígeros 1, 2, 3 o 4 y continúan por un número variable de setígeros ... **12**
- 12(11)** Peristomio con grandes alas laterales plegadas sobre el prostomio; con carúncula; branquias desde el setígero 1, 2 o 3 **13**
- Peristomio sin alas laterales; sin carúncula; branquias desde el setígero 4 *Xandaros* Maciolek 1981 setígero 1 sin lamela notopodial y setas; con largas branquias arrugadas (Fig. 3C) *X. acanthodes* Maciolek, 1981 (P)
- 13(12)** Branquias concentradas en los setígeros anteriores (1-22); con o sin órganos nucales que se extienden a ambos lados de la carúncula en forma de V; sin órganos dorsales ciliados metaméricos **14**
- Branquias presentes en la mayor parte del cuerpo; con órganos nucales que se extienden como bandas laterales a la carúncula, o pueden extenderse como largas bandas laterales por un número variable de setígeros anteriores o medios; con órganos dorsales ciliados metaméricos normalmente presentes en varios segmentos anteriores y medios **20**
- 14(13)** Branquias desde el setígero 1 **15**
- Branquias desde los setígeros 2 o 3 **16**
- 15(14)** Con un par de branquias cirriformes; con un collar dorsal através del setígero 2 (Fig. 3D) *Streblospio* Webster, 1879 con una papila entre las branquias (Fig. 3D); setas sable desde el setígero 7 ... *S. benedicti* Webster, 1879 (P, Q)(G,C)
- Con dos (Fig. 7P) o tres pares de branquias pinadas; con una cresta dorsal através del setígero 1 *Paraprionospio* Caullery, 1914
- 16(14)** Branquias desde el setígero 2, con 3 o más pares de branquias **17**
- Branquias desde el setígero 3, con 2 pares de branquias cirriformes *Aurospio* Maciolek, 1981 branquias acintadas (Fig. 3E), basalmente fusionadas a las notolamelas; ganchos sin cubierta secundaria *A. dibranchiata* Maciolek, 1981 (P, Q) (G)

- 17(16)** Notópodos con ganchos encapuchados; sin crestas ventrales **18**
 – Notópodos sin ganchos encapuchados; con crestas ventrales
 *Laubieriellus* Maciolek, 1981 ganchos encapuchados
 neuropodiales con 7 dientes accesorios; crestas dorsales en setíferos 7-9 (Fig. 3F)
 *L. grasslei* Maciolek, 1981 (P)
- 18(17)** Pares de branquias 1-3 cirriformes, cuarto par con lamelas apiladas (Fig. 1U)
 *Apoprionospio* Foster, 1969
 – Branquias con otro patrón, cirriformes (Fig. 1P), triangulares (Fig. 1R), arrugadas (Fig. 1S),
 pinadas (Fig. 1T) o alguna de la combinación entre ellas **19**
- 19(18)** Con 4 o más pares de branquias apinadas: cirriformes, triangulares, arrugadas
 *Minuspio* Foster, 1971
 – Con 4 o 5 pares de branquias pinadas y apinadas: cirriformes, triangulares, arrugadas 4 o
 más pares de branquias apinadas: cirriformes, triangulares, arrugadas (Fig. 8Q, U).....
 *Prionospio* Malmgren, 1867
 – Con 2-4 pares de branquias pinadas *Aquilaspio* Foster, 1971 con tres
 pares de branquias; con crestas dorsales *A. aucklandica* (Augener, 1924) (P, Q)
- 20(13)** Branquias desde el setífero 1, libres o basalmente fusionadas a la notolamela; prostomio
 redondeado a ligeramente inciso, o truncado, o en forma de campana **21**
 –Branquias desde el setífero 2 (Fig. 6K), basalmente fusionadas a la notolamela; prostomio
 redondeado (Fig. 6K) o bilobulado *Microspio* Mesnil, 1896
- 21(20)** Notópodos anteriores con lamelas grandes; con un par de órganos nucales
 extendiéndose hasta la región media del cuerpo; usualmente con antena occipital (Fig. 6B);
 con bolsas interparapodiales *Laonice* Malmgren, 1867
 – Notópodos anteriores con lamelas pequeñas o inconspicuas; con un par de órganos nucales
 cortos; sin antena occipital ni bolsas interparapodiales..... *Spio* Fabricius, 1785
- 22(2)** Branquias desde el setífero 2 (a veces inconspicuas) (Fig. 4M, N) **23**
 – Branquias desde los setíferos 6-11 (Fig. 5B, D) **24**
- 23(22)** Espinas del setífero 5 de un tipo, falcadas simples ... *Boccardiella* Blake & Kudenov, 1978
 – Espinas del setífero 5 de dos tipos, distalmente capitadas hirsutas (Fig. 4D) o dentadas (Fig.
 4K) y espinas falcadas simples (Fig. 4L)..... *Boccardia* Carazzi, 1893
- 24(22)** Manubrio de ganchos encapuchados con constricción **25**
 – Manubrio de ganchos encapuchados sin constricción *Dipolydora* Verrill, 1881
- 25(24)** Setífero 5 moderadamente modificado; espinas del setífero 5 de dos tipos, arregladas
 en doble hilera en forma de U o J *Pseudopolydora* Czerniavsky, 1881
 – Setífero 5 fuertemente modificado; espinas del setífero 5 de 1 o 2 tipos arreglados en una
 sólo línea curva **26**
- 26(25)** Espinas del setífero 5 de 2 tipos, espinas expandidas y falcadas, uno o ambos tipos de
 setas cubiertos con cerdas (Fig. 4D) *Carazziella* Blake & Kudenov, 1978 con
 carúcula dividida en dos partes (Fig. 3G); sin notosetas en el setífero 1
 *C. hobsonae* Blake, 1979 (G)
 – Espinas del setífero 5 de un tipo, espinas falcadas con un diente lateral (Fig. 8A, B, D, G, K,
 H, I, L, M) *Polydora* Bosc, 1802

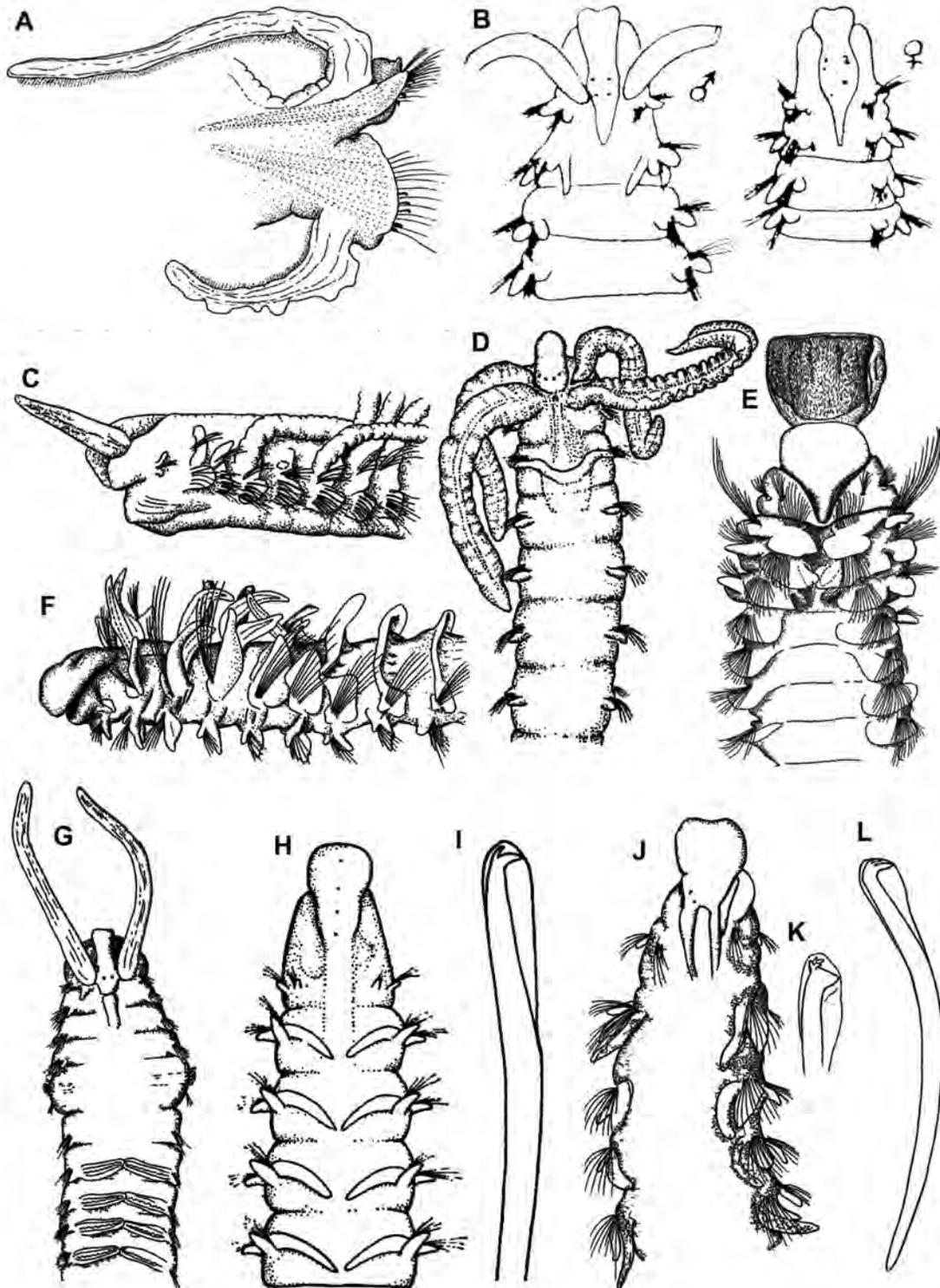


Figura 3. *Lindaspio dibranchiata* A) Parápodo y branquia, vista lateral (VL). *Pygospio elegans* B) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *Xandaros acanthodes* C) Extremo anterior, vista lateral (VL). *Streblospio benedicti* D) Extremo anterior (VD). *Aurospio dibranchiata* E) Extremo anterior (VD). *Laubieriellus grasslei* F) Extremo anterior (VL). *Carazziella hobsonae* G) Extremo anterior (VD). *Aonidella cirrobranchiata* H) Extremo anterior (VD); I) Gancho cubierto; *A. dayi* J) Extremo anterior (VD); K) Gancho. *Aonides paucibranchiata* L) Gancho. Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal. Modificados de: A, Blake & Maciolek (1992); C, E y F Maciolek (1981); G, Blake (1979); H, J y K Maciolek (2000).

Claves para especies**Aonidella Maciolek en López-Jamar, 1989**

- 1 Prostomio redondeado; sin ojos (Fig. 3H); ganchos con un diente accesorio (Fig. 3I) *A. cirrobranchiata* (Day, 1961) (P, G, C, Q)
 – Prostomio con hendidura frontal; con ojos (Fig. 3J); ganchos con 2-4 dientes accesorios (Fig. 3K) *A. dayi* Maciolek, 1983 (P)

Aonides Claparède, 1864

- 1 Ganchos encapuchados bidentados 2
 – Ganchos encapuchados tridentados (Fig. 3L) *A. paucibranchiata* Southern, 1914 (G, Q)
- 2(1) Con antena occipital (Fig. 4A); con más de 15 pares de branquias 3
 – Sin antena occipital (Fig. 4B); con 13-14 pares de branquias *A. californiensis* Rioja, 1947 (P)
- 3(2) Con 20-30 pares de branquias; ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 28-46; ganchos notopodiales desde los setígeros 30-46 *A. oxycephala* (Sars, 1862) (P, Q)
 – Con 15-16 pares de branquias; ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 19-23; ganchos notopodiales desde los setígeros 21-24 *A. mayaguezensis* Foster, 1969 (G, C)

Apoprionospio Foster, 1969

- 1 Con cresta dorsal en el setígero 7 (Fig. 4C) *A. dayi* Foster, 1969 (P, Q) (G)
 – Sin cresta dorsal en el setígero 7 *A. pygmaea* (Hartman, 1961) (P) (G, Q)

Boccardia Carazzi, 1893

- 1 Segundo tipo de espinas del setígero 5 con punta cepillada (Fig. 4D) 2
 – Segundo tipo de espinas del setígero 5 sin punta cepillada 5
- 2(1) Prostomio redondeado y con/sin una escotadura frontal 3
 – Prostomio inciso 4
- 3(2) Con ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 3 (Fig. 4E); dientes de los ganchos encapuchados de diferente tamaño (Fig. 4F) *B. proboscidea* (Hartman, 1940) (P)
 – Sin ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 2 (Fig. 4G); dientes de los ganchos encapuchados de igual tamaño (Fig. 4H) *B. anophthalma* (Rioja, 1962) (B)
- 4(2) Notópodos posteriores con espinas; sin ojos; setígeros anteriores con ganchos encapuchados bidentados (Fig. 4I), posteriores con unidentados (Fig. 4J) *B. galapagense* Blake, 1986 (P)
 – Notópodos posteriores sin espinas; con 6-8 ojos; todos los setígeros con ganchos encapuchados bidentados *B. polybranchia* (Haswell, 1885) (P)
- 5(1) Espinas del setígero 5 tridentadas (Fig. 4K) *B. tricuspa* (Hartman, 1939) (P)
 – Espinas del setígero 5 con las puntas expandidas formando dos protuberancias con una hendidura central (Fig. 4L) *B. salazari* Delgado-Blas, 2008 (C)

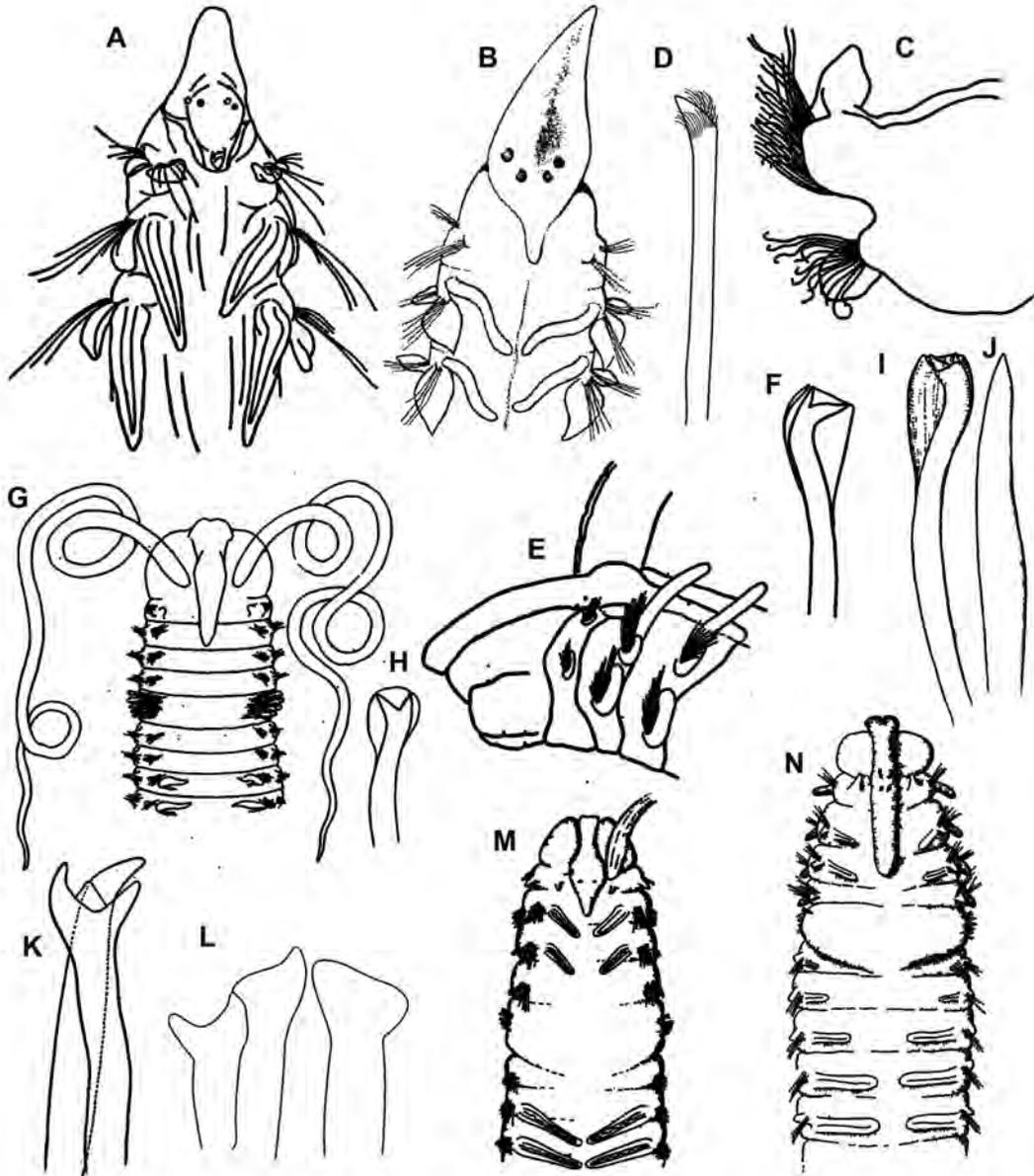


Figura 4. *Aonides mayaguezensis* A) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *A. californiensis* B) Extremo anterior (VD). *Apoprionospio dayi* C) Parápodo con cresta dorsal, vista lateral (VL). *Boccardia* sp. D) espinas con cerdas. *Boccardia proboscidea* E) Extremo anterior (VL); F) Gancho cubierto. *B. anophthalma* G) Extremo anterior (VD); H) Gancho cubierto. *B. galapagense* I) Ganchos semicubierto bidentado; J) ganchos unidentado descubierto. *B. tricuspis* K) Espinas del setígero 5. *B. salazari* L) Espinas del setígero 5. *Boccardiella ligerica* M) Extremo anterior (VD). *B. hamata* N) Extremo anterior (VD). Modificado de: A, Foster (1969); B, Rioja (1947); C, Foster (1969); D, Blake & Kudenov (1978); E, Hartman (1940); G, Rioja (1962); I, Blake (1986); K, Hartman (1939); L, Delgado-Blas (2008); M, Blake (1996); N, Webster (1879).

Boccardiella Blake & Kudenov, 1978

- 1 Carúncula se extiende hasta el setígero 2 (Fig. 4M); con branquias en los setígeros 2, 3, 7 (Fig. 4M). *B. ligerica* (Ferronière, 1898) (G, C, Q)
- Carúncula se extiende hasta el setígero 3 o 4 2

- 2(1)** Con branquias en los setígeros 2, 3, 6 (Fig. 4N); carúncula se extiende hasta el setígero 3 (Fig. 4N). *B. hamata* (Webster, 1879) (P)
 – Con branquias en los setígeros 2, 3, 6, 7; carúncula se extiende hasta el setígero 4 (Fig. 5A) ..
 *B. uncata* Berkeley & Berkeley, 1952 (P)

Dipolydora Verrill, 1881

- 1** Con antena nucal (Fig. 5B) *D. anatentaculata* Delgado-Blas, 2008 (C)
 – Sin antena nucal **2**
- 2(1)** Ganchos encapuchados desde el setígero 7; espinas del setígero 5 con o sin dientes accesorios; con carúncula **3**
 – Ganchos encapuchados desde los setígeros 10-14; espinas del setígero 5 curvas con un borde lateral (Fig. 5C); sin carúncula (Fig. 5D) *D. commensalis* Andrews, 1891 (P, Q) (G)
- 3(2)** Espinas del setígero 5 sin dientes accesorios (Fig. 5L, M), rebordes o collares no cepillados **9**
 – Espinas del setígero 5 con dientes accesorios (Fig. 5F), rebordes, collares, y/o ápice cepillado (Fig. 5G) **4**
- 4(3)** Espinas del setígero 5 con collar de fino cepillado sobre el lado convexo de la punta falcada; notópodos posteriores con largas espinas con lengüetas a lo largo del eje (Fig. 5E).
 *D. barbilla* (Blake, 1981) (B)
 – Espinas del setígero 5 con varios dientes accesorios, rebordes, o collares, no restringidos a lado convexo de la espina; notópodos posteriores sin espinas o con espinas sin lengüetas..
 **5**
- 5(4)** Notópodos posteriores sin espinas; espinas del setígero 5 con un diente accesorio largo sobre el lado concavo y pequeño espolón sobre el lado convexo, la punta de la espinas no están cepillados (Fig. 5F) *D. giardi* Mesnil, 1896 (P, Q)
 – Notópodos posteriores con espinas; espinas del setígero 5 con dos dientes accesorios o sin estructuras accesorias, la punta cepillada **6**
- 6(5)** Espinas del setígero 5 con el ápice extremadamente largo, plano, curvo y cepillado (Fig. 5G) *D. caulleryi* (Mesnil, 1897) (G, C, Q)
 – Espinas del setígero 5 con dos dientes **7**
- 7(6)** Branquias desde el setígero 7; espinas del setígero 5 con un diente o estructura accesorias **8**
 – Branquias desde el setígero 11; espinas del setígero 5 con 2 dientes accesorios (Fig. 5H)
 *D. contoyensis* Delgado-Blas, 2008 (C)
- 8(7)** Espinas del setígero 5 bidentados, conectados por un borde lateral o capucha sobre un lado, finamente cepillado (Fig. 5I); sin ojos *D. armata* Langerhans, 1880 (P, G, C, Q)
 – Espinas del setígero 5 bidentados, finamente cepillado, sin borde lateral o capucha (Fig. 5J); con ojos *D. quadrilobata* (Jacobi, 1833) (P, Q)
- 9(3)** Notópodos posteriores sin setas aciculares; espinas del setígero 5 con una protuberancia subterminal o collar **10**
 – Notópodos posteriores con setas aciculares (Fig. 5K); espinas del setígero 5 con una protuberancia subterminal en ambos lados del eje (Fig. 5L)
 *D. flava* (Claparède, 1870) (P, Q)

- 10(9) Espinas del setígero 5 con una protuberancia subterminal de un solo lado del eje (Fig. 5M); neurópodos posteriores con ganchos encapuchados bidentados; notópodos posteriores sin estructuras especializadas *D. socialis* (Schmarda, 1861) (P, G, Q)
 – Espinas del setígero 5 con un collar (Fig. 5N); neurópodos posteriores con ganchos encapuchados unidentados (Fig. 5Ñ); notópodos posteriores con estructuras especializadas *D. convexa* (Blake & Woodwick, 1972) (P)

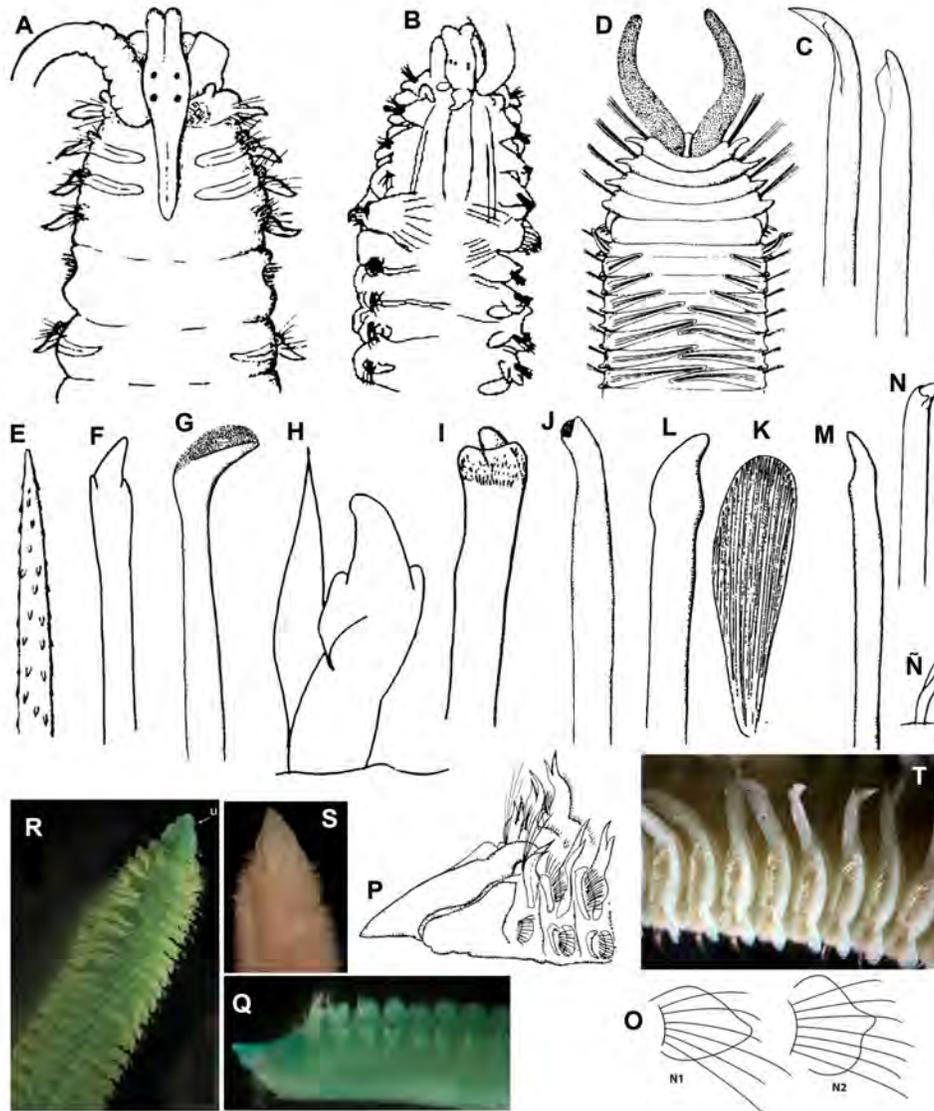


Figura 5. *Boccardiella uncata* A) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *Dipolydora anatentaculata* B) Extremo anterior (VD). *D. commensalis* C) Espinas del setígero 5, D) Extremo anterior (VD). *D. barbilla* E) Espinas posteriores. *D. giardi* F) Espinas del setígero 5. *D. caullery* G) Espinas del setígero 5. *D. contoyensis* H) espinas del setígero 5 y setas acompañantes. *D. armata* I) Espinas del setígero 5. *D. quadrilobata* J) Espinas del setígero 5. *D. flava* K) Estructuras modificadas de segmentos posteriores, L) Espinas del setígero 5. *D. socialis* M) Espinas del setígero 5. *D. convexa* N) Espinas del setígero 5, Ñ) ganchos encapuchados unidentados. *Dispio lenislamellata* O) Neurópodos de setígeros 1-2 (VL). *D. glabrilamellata* P) Extremo anterior (VL). *D. longibranchiata* Q) Región anterior (VVL). *D. uncinata* R) Extremo anterior (VD). *D. anauncinata* S) Extremo anterior (VD). *D. panamensis* T) Parápodos de setígeros 7-14 (VL). Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal; VVL= vista ventrolateral. Modificado de: A y N Blake (1996); B y H Delgado-Blas (2008); C, D Andrews (1891); E, Blake (1981); F, Mesnil (1896); G, Mesnil (1897); I, Langerhans (1880); J, Jacobi (1883); K, Claparède (1870); M, Schmarda (1861); O, Q, S y T Delgado-Blas & Díaz-Díaz (2016); P, Blake & Kudenov (1978); R, Hartman (1951).

Dispio Hartman, 1951

- 1 Lamelas postsetales notopodiales anteriores con margen entero, liso y / o arrugado 2
 – Lamelas postsetales notopodiales anteriores con margen profundamente serrado (Fig. 6A) 3
- 2(1) Prostomio en forma de maní, agudamente puntiagudo anteriormente; con una cresta nuczal corta, estrecha y longitudinal; peristomio corto y alas laterales pequeñas; lamelas neuropodiales postsetales subtriangulares en los setígeros 1–2 (Fig. 5O), redondeadas en los setígeros 3–5 *D. lenislamellata* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (P)
 – Prostomium fusiforme, puntiagudo anteriormente; con una cresta nuczal longitudinal larga y estrecha; peristomio largo y alas laterales grandes; lamelas neuropodiales postsetales subrectangulares en setígeros 1–5 (Fig. 5P) ... *D. glabrilamellata* Blake & Kudenov, 1978 (P)
- 3(1) Lamelas notopodiales postsetales profundamente serradas sólo en los primeros 2 o 3 setígeros 4
 – Lamelas notopodiales postsetales profundamente serradas en los primeros 7 o más setígeros 6
- 4(3) Lamelas neuropodiales postsetales anteriores con margen entero, lisos (Fig. 5Q)
 *D. longibranchiata* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (P)
 – Lamelas neuropodiales postsetales anteriores con margen profundamente dentado 5
- 5(4) Prostomio en forma de huso, con un ápice curvo y con un par de protuberancias laterales (Fig. 5R); lamelas postsetales notopodiales y neuropodiales con papilas digitiformes en el setígero 3; notosetas del setígero 1 con capilares bilimbados granulados y altamente reticulados en la fila anterior, y capilares granulados en la fila posterior; pigidio sin cirros *D. uncinata* (Hartman, 1951) (G)
 – Prostomio en forma de maní, sin ápice curvo y sin protuberancias laterales (Fig. 5S); lamelas postsetales notopodiales y neuropodiales completas y lisas en el setígero 3; notosetas del setígero 1 con capilares alimbados lisos en ambas filas; pigidio con cirri
 *D. anauncinata* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (P)
- 6(3) Prostomio en forma de cuña, muy puntiaguda anteriormente; pares branquiales superpuestas entre sí en los setígeros anteriores; lamelas notopodiales postsetales con papilas digitiformes hasta el setígero 7; puntas de las branquias de los setígeros medio y posteriores con el borde interno distalmente abultado dando la apariencia de punta de lanza (Fig. 5T) *D. panamensis* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (P)
 – Prostomio en forma de reloj de arena, puntiagudo anteriormente; pares branquiales no superpuestas en los setígeros anteriores; lamelas notopodiales postsetales con papilas digitiformes hasta los setígeros 8–10 (Fig. 6A); todas las puntas de las branquias puntiagudas. *D. bescanzae* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2016 (G)

Laonice Malmgren, 1867

- 1 Bolsas laterales inician antes del setígero 8; prostomio con incisión frontal o aplanado anteriormente 2
 – Bolsas laterales inician en los setígeros 25–26; prostomio sin incisión
 *L. cirrata* Sars, 1851 (P, G, C, Q)

- 2(1) Prostomio con proyecciones laterales (Fig. 6B); carúncula se extiende hasta el setífero 18; neuroganchos inician en el setífero 41 *L. japonica* (Moore, 1907) (P, Q)
 – Prostomio sin proyecciones laterales; carúncula se extiende hasta el setífero 7 o setífero 25; neuroganchos inician antes del setífero 34 3
- 3(2) Con ojos (Fig. 6C); carúncula se extiende hasta el setífero 25; neuroganchos inician en los setíferos 30-33 *L. pugettensis* Banse & Hobson, 1968 (P)
 – Sin ojos; carúncula se extiende hasta el setífero 7 (Fig. 6D); neuroganchos inician en los setíferos 22-23 *L. bassensis* Blake & Kudenov, 1978 (P)

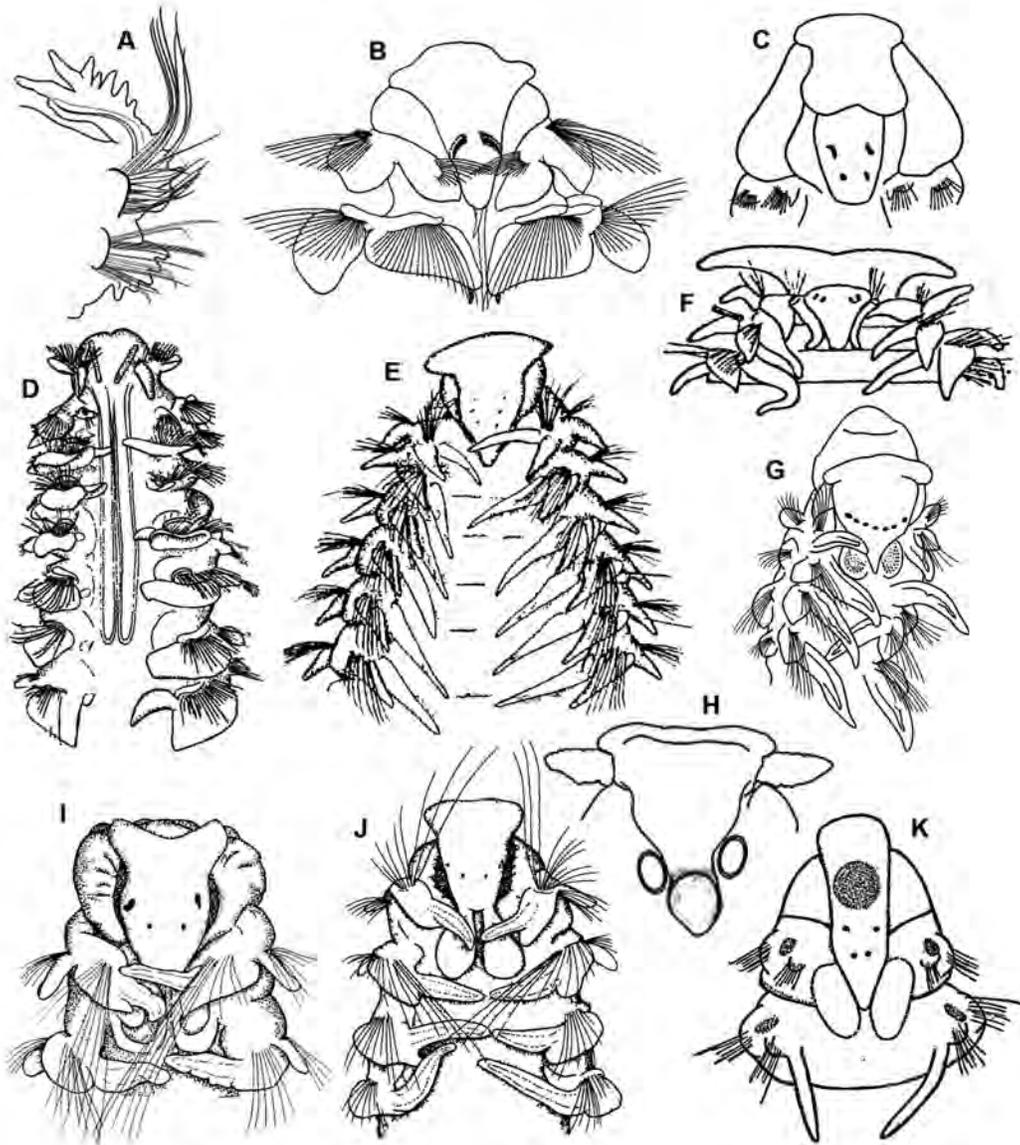


Figura 6. *Dispio bescanzae* A) Parápodo (VL). *Laonice japonica* B) Extremo anterior (VD). *L. pugettensis* C) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *L. bassensis* D) Extremo anterior (VD). *Malacoceros indicus* E) Extremo anterior (VD). *M. vanderhorsti* F) Extremo anterior. *M. cariacensis* G) Extremo anterior (VD). *M. longiseta* H) Prostomio (VD). *Marenzelleria jonesi* I) Extremo anterior (VD). *M. viridis* J) Extremo anterior (VD). *Microspio pigmentata* K) Extremo anterior (VD). Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal. Modificado de: A, Delgado-Blas & Díaz-Díaz (2016); B, Moore (1907); D, Blake & Kudenov (1978); E, Fauvel (1928); F, Augener (1927); G, Delgado-Blas & Díaz-Díaz (2010); H, Delgado-Blas & Díaz-Díaz (2013); I, Maciolek (1984); J, Verrill (1873); K, Reish (1959).

Malacoceros de Quatrefages, 1843

- 1** Prostomio con incisión frontal; con cuernos frontales (Fig. 6F); ganchos con 3-4 dientes accesorios; ganchos encapuchados a partir del setígero 70; con 2 cirros anales *M. vanderhorsti* (Augener, 1927) (P, Q) (G)
 – Prostomio sin incisión frontal; cuernos laterales, latero-frontales o laterales subterminales . **2**
- 2(1)** Branquias libres de las lamelas notopodiales; prostomio en forma de campana y cuernos laterales (Fig. 6G); setas sables a partir del setígero 5; ganchos con 2 dientes accesorios y con capucha principal completa *M. cariacensis* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2010 (C)
 – Branquias fusionadas basalmente a las lamelas notopodiales **3**
- 3(2)** Prostomio en forma T, con cuernos latero-frontales (Fig. 6E); setas sables a partir del setígero 30-50; ganchos con 3-4 dientes accesorios a partir de los setígeros 30-50; con 4 cirros anales *M. indicus* (Fauvel, 1928) (P, G, Q)
 – Prostomio en forma triangular, con cuernos laterales subterminales (Fig. 6H); setas sables a partir del setígero 5; ganchos con 3 dientes accesorios a partir de los setígeros 52-60; con 2 cirros anales *M. longiseta* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2013 (C)

Marenzelleria Mesnil, 1896

- 1** Prostomio con hendidura frontal; peristomio más grande que la mitad del prostomio (Fig. 6I); neurópodos posteriores con muesca *M. jonesi* Maciolek, 1984 (G)
 – Prostomio entero; peristomio más pequeño que la mitad del prostomio (Fig. 6J); neurópodos posteriores sin muesca *M. viridis* (Verrill, 1873) (G)

Microspio Mesnil, 1896

- 1** Con notosetas en el setígero 1 (Fig. 6K) *M. pigmentata* (Reish, 1959) (P) (G, Q)
 – Sin notosetas en el setígero 1 **2**
- 2(1)** Prostomio redondeado con una ligera incisión en el margen anterior *M. mecznikowianus* (Claparède, 1870) (P, Q)
 – Prostomio bilobado **3**
- 3(2)** Con capilares gruesos (Fig. 7A) arreglados en U en setígeros 4-5; con capilares hirsutos en setígeros 7-10; ganchos encapuchados bi- y tridentados (Fig. 7B) *M. paradoxa* Blake, 1983 (P)
 – Sin capilares gruesos arreglados en U en setígeros 4-5; sin capilares hirsutos; ganchos encapuchados bidentados (Fig. 7C) *M. minuta* (Hartmann-Schröder, 1962) (P)

Minuspio Foster, 1971

- 1** Con cuatro pares de branquias **2**
 – Con seis o más pares de branquias **3**
- 2(1)** Pares de branquias 1 y 4 cirriformes arrugadas, pares 2-3 triangulares lisas a ligeramente arrugadas (Fig. 7D); con crestas dorsales *M. fauchaldi* (Maciolek, 1985) (G, C)
 – Todas las branquias cirriformes (Fig. 7E); sin crestas dorsales *M. japonica* (Okuda, 1935) (P, Q)

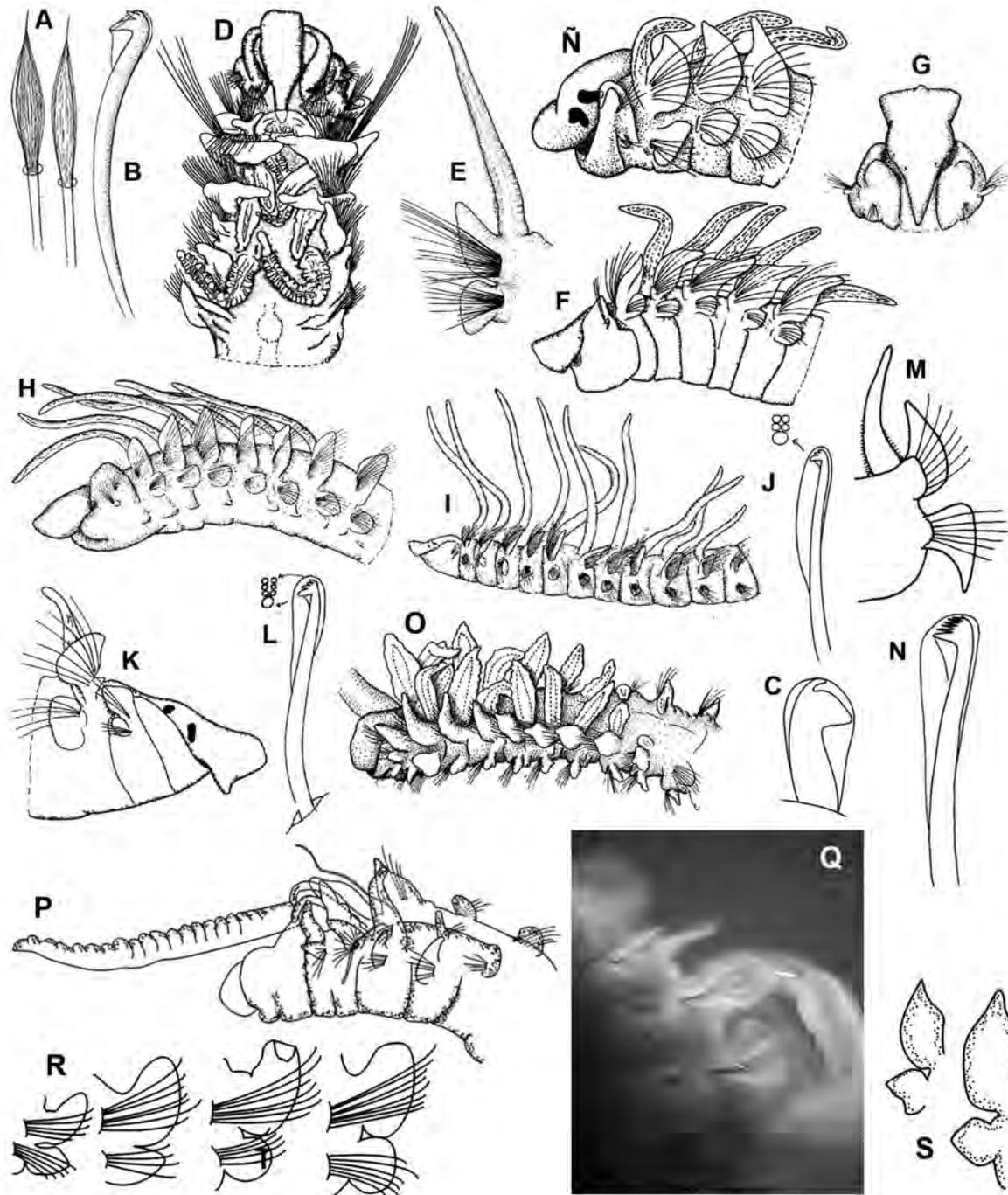


Figura 7. *Microspio paradoxa* A) setas anteriores, B) gancho semienapuchado. *M. minuta* C) Gancho encapuchado. *Minuspio fauchaldi* D) Extremo anterior (VD). *M. japonica* E) Parápodo con branquia cirriforme. *Minuspio* sp. F) Extremo anterior, vista lateral (VL). *M. delta* G) Extremo anterior (VD), H) Extremo anterior (VL). *M. pulchra* I) Extremo anterior (VL). *M. perkinsi* J) gancho cubierto. *M. wireni* K) Extremo anterior (VL), L) Gancho cubierto. *M. cirrifera* M) Parápodo con branquia, N) Gancho cubierto multidentado. *M. multibranchiata* Ñ) Extremo anterior (VL). *M. sandersi* O) Extremo anterior (VL). *Paraprionospio dibranchiata* P) Extremo anterior (VL). *P. alata* Q) Extremo anterior (VL). *P. tamaii* R) Parápodos anteriores. *P. yokoyamai* S) Parápodos anteriores. Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal. Modificado de: A, Blake (1983); C, Hartmann-Schröder (1962), D, F, K y Ñ Maciolek (1985); E, Okuda (1935); G, Hartman (1965); I, Imajima (1990); M, Mackie (1984); O, Maciolek (1981), P y Q Delgado-Blas & Carrera-Parra (2018); R y S Delgado-Blas (2004).

3(1) Setígero 1 con lamela notopodial (Fig. 7Ñ)	6
– Setígero 1 sin lamela notopodial (Fig. 7F)	4
4(3) Con crestas dorsales	5
– Sin crestas o costillas dorsales	<i>M. lighti</i> (Maciolek, 1985) (P) (G, Q)
5(4) Prostomio con 1 protuberancia (Fig. 7G); con 6 pares de branquias cirriformes (Fig. 7H) .	<i>M. delta</i> (Hartman, 1965) (P, Q) (G)
– Prostomio con 5 protuberancias; con 9-10 pares de branquias cirriformes (Fig. 7I)	<i>M. pulchra</i> Imajima, 1989 (P, Q)
6(3) Con setas sables; ganchos encapuchados multidentados	7
– Sin setas sables; ganchos encapuchados con dos pares de dientes accesorios (Fig. 7J)	<i>M. perkinsi</i> (Maciolek, 1985) (G)
7(6) Con crestas o costillas dorsales; con 3 o 5-6 pares de dientes accesorios	8
– Sin crestas o costillas dorsales; con 4 pares de dientes accesorios	9
8(7) Neurolamela del setígero 2 ventralmente redondeada (Fig. 7K); con 8-10 pares de branquias; con 3 pares de dientes accesorios (Fig. 7L)	<i>M. wireni</i> (Maciolek, 1985) (G)
– Neurolamela del setígero 2 ventralmente puntiaguda (Fig. 7M); con 4-6 pares de branquias; con 5-6 pares de dientes accesorios (Fig. 7N)	<i>M. cirrifera</i> (Wirén, 1883) (P, Q)
9(7) Peristomio con grandes alas laterales; con ojos; branquias triangulares, lisas (Fig. 7Ñ)	<i>M. multibranchiata</i> (Berkeley, 1927) (P) (G, Q)
– Peristomio sin alas laterales; sin ojos; branquias arrugadas, robustas (Fig. 7O)	<i>M. sandersi</i> Maciolek, 1981 (P)

Paraprionospio Caullery, 1914

1 Con dos pares de branquias (Fig. 7P); peristomio con pequeñas alas laterales; notosetas capilares anteriores alimbadas	<i>P. dibranchiata</i> Delgado-Blas & Carrera-Parra, 2018 (G)
– Con tres pares de branquias; peristomio con grandes o moderadas alas laterales; notosetas capilares anteriores uni- o bilimbadas	2
2(1) Peristomio con grandes alas laterales que encierran casi todo el prostomio; lamelas neuropodiales postsetales en setígero 3 triangular, en setígeros 4–6 reniformes (Fig. 7Q); lamelas notopodiales presetales fusionadas basalmente con las lamelas notopodiales postsetales en setígeros anteriores	<i>P. alata</i> (Moore, 1923) (P)
– Peristomio con alas laterales de tamaño moderado, nunca encierra el prostomio; lamelas neuropodiales postsetales en setígero 3 redondeadas o cordadas, en setígeros 4-6 redondeadas; lamelas notopodiales presetales no fusionadas con las lamelas postsetales notopodiales en setígeros anteriores	3
3(2) Lamelas notopodiales postsetales ovales en setígeros 1–2 (Fig. 7R); setígeros 4–6 reniformes (Fig. 7R); todos los ganchos con 3 pares de dientes y un solo diente medio en el extremo distal	<i>P. tamaii</i> Delgado-Blas, 2004 (G)
– Lamelas notopodiales postsetales triangulares de los setígeros 1–2, setígeros 4-6 triangulares o subtriangulares; ganchos con 3–4 pares de dientes, sin un solo diente medio	4

- 4(3)** Crestas dorsales ausentes; lamelas neuropodiales postsetales redondeados en los setígeros 2-3 *P. pinnata* (Ehlers, 1901) (P, Q)
 – Crestas dorsales presentes; lamela neuropodial postsetal triangular en setígero 2, cordados en setígero 3 (Fig. 7S) *P. yokoyamai* Delgado-Blas, 2004 (G)

Polydora **Bosc, 1802**

- 1** Con tentáculo nucal **2**
 – Sin tentáculo nucal **4**
- 2(1)** Espinas del setígero 5 con un diente accesorio (Fig. 8A) *P. cornuta* Bosc, 1802 (P, G)
 – Espinas del setígero 5 sin diente accesorio **3**
- 3(2)** Espinas del setígero 5 delgadas, con el ápice débilmente curvo (Fig. 8B); lamela notopodial del setígero 1 corta, digitiforme (Fig. 8C) *P. nuchalis* Woodwick, 1953 (P)
 – Espinas del setígero 5 robustas, curvas con el ápice agudo y excavada en la parte convaca (Fig. 8D), con una ligera protuberancia subterminal; lamela notopodial del setígero 1 larga, o más larga que la antenna occipital (Fig. 8E) *P. cirrosa* Rioja, 1943 (P)
- 4(1)** Notópodos posteriores con espinas aciculares (Fig. 8F) *P. colonia* Moore, 1907 (G)
 – Notópodos posteriores sin espinas aciculares **5**
- 5(4)** Ganchos encapuchados desde el setígero 7; espinas falcadas del setígero 5 con o sin un diente accesorio **6**
 – Ganchos encapuchados desde el setígero 9 o posteriores; espinas falcadas del setígero 5 con un diente accesorio (Fig. 8G) *P. heterochaeta* Rioja, 1939 (P)
- 6(5)** Espinas del setígero 5 sin diente accesorio, con reborde o collar **7**
 – Espinas del setígero 5 con un diente accesorio lateral, sin reborde o collar (Fig. 8K) **9**
- 7(6)** Espinas del setígero 5 con un collar subterminal, dando la apariencia de dos largos dientes (Fig. 8H) *P. spongicola* Berkeley & Berkeley, 1950 (P)
 – Espinas del setígero 5 sin collar **8**
- 8(7)** Espinas del setígero 5 falcadas con borde o ceja lateral (Fig. 8I)
 *P. websteri* Hartman, 1943 (P, G, C)
 – Espinas del setígero 5 falcadas, con una débil protuberancia lateral (Fig. 8J)
 *P. aggregata* Blake, 1969 (G)
 – Espinas del setígero 5 con una concavidad subdistal confinada por un reborde
 *P. wobberi* Light, 1970 (P)
- 9(6)** Prostomio entero; carúncula se extiende hasta los setígero 3-4 **10**
 – Prostomio inciso; carúncula se extiende hasta el setígero 2..... *P. ciliata* (Johnston, 1838) (P)
- 10(9)** Con dos ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 3; espinas del setígero 5 con un diente accesorio corto (Fig. 8L) *P. quintanarooensis* Delgado-Blas, 2008 (C)
 – Sin ojos; carúncula se extiende hasta el setígero 5; espinas del setígero 5 con un diente accesorio largo (Fig. 8M) *P. rickettsi* Woodwick, 1961 (P)

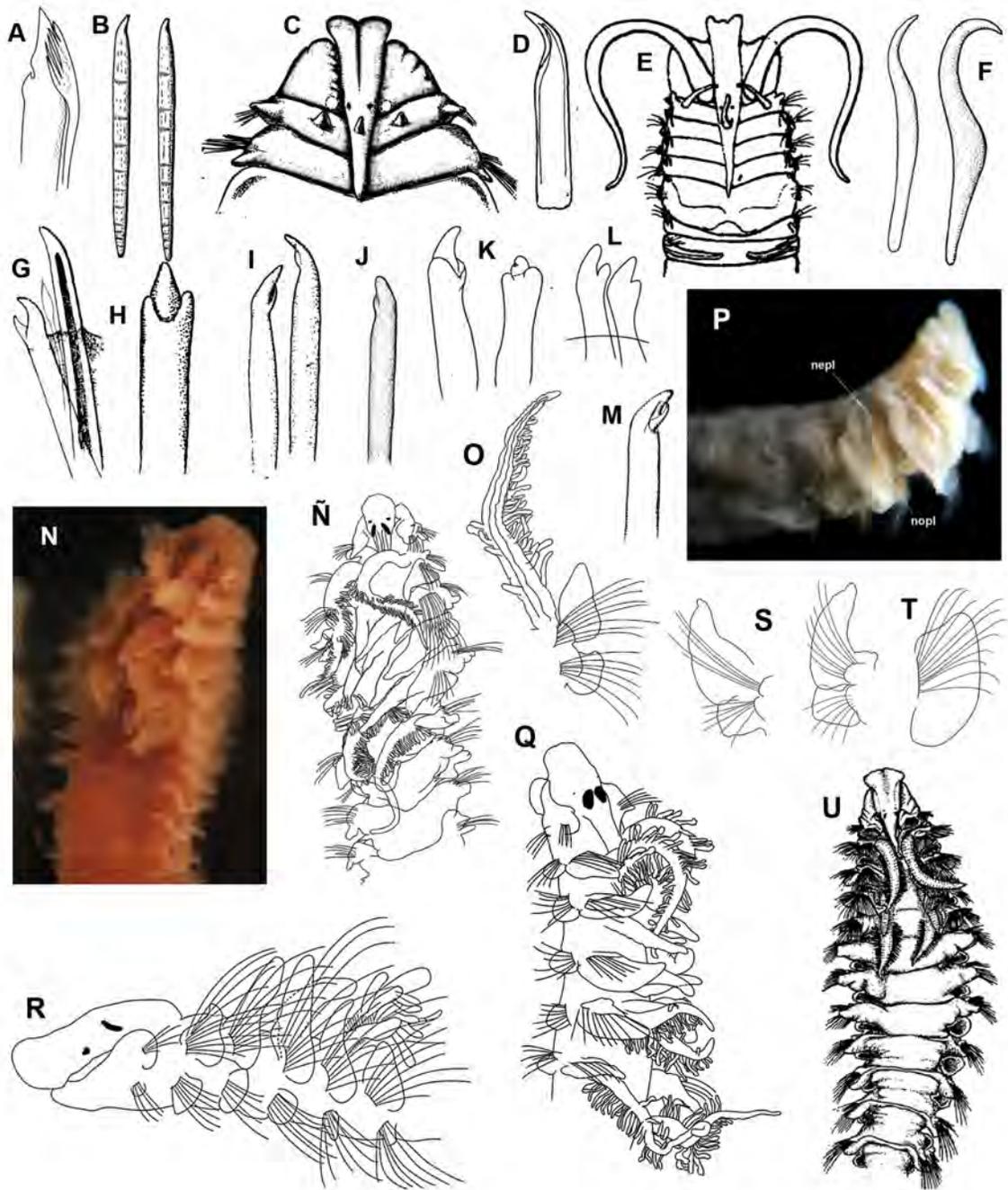


Figura 8. *Polydora cornuta* A) Espinas y setas acompañantes del setígero 5. *P. nuchalis* B) Espinas del setígero 5, C) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *P. cirrosa* D) Espina del setígero 5, E) Extremo anterior (VD). *P. colonia* F) Espinas de segmentos posteriores. *P. heterochaeta* G) Espinas y setas acompañantes del setígero 5. *P. spongicola* H) Espina del setígero 5. *P. websteri* I) Espinas del setígero 5 de dos ángulos. *P. aggregata* J) Espina del setígero 5. *P. ciliata* K) Espinas del setígero 5. *P. quintanarooensis* L) Espinas del setígero 5. *P. ricketts* M) Espina del setígero 5. *Prionospio heterobranchia* N) Extremo anterior (VDL). *P. caribensis* Ñ) Extremo anterior (VD). *P. rosariae* O) Parápodo y branquia del setígero 2, VL. *P. newportensis* P) Región anterior, VL. *P. texana* Q) Extremo anterior (VDL). *P. spongicola* R) Región anterior (VL). *P. jamaicensis* S) Parapodos de los setígeros 2 y 3. *P. crassumbranchiata* T) Neuropodo del setígero 3; *P. bocki* U) Extremo dorsal (VD). Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal; VDL= vista dorso-lateral. Modificado de: A, Blake (1996); B, Woodwick (1953); D, Rioja (1943); F, Moore (1907); G, Rioja (1939); H, Berkeley & Berkeley (1950); I, Hartman in Loosanoff & Engle (1943); J, Blake (1969); K, Johnston (1838); L, Delgado-Blas (2008); M, Woodwick (1961); N-S, Delgado-Blas (2014); T, Delgado-Blas (2015).

Prionospio Malmgren, 1867

- 1 Con cinco pares de branquia, 1, 4 y 5 pinadas (Fig. 8N), 2 y 3 cirriformes (Fig. 8N) 2
 – Con cuatro pares de branquias 8
- 2(1) Crestas o pliegues dorsales en varios setígeros post-branquiales 3
 – Crestas o pliegues dorsales ausentes a lo largo del cuerpo 4
- 3(2) Prostomio en forma triangular y peristomio pequeño fusionado con un par de pequeñas lamelas notopodiales (Fig. 8N); cuarto par de branquias pinadas con el tallo central triangular; grandes lamelas neuropodiales presetales anteriores; setas capilares anteriores siempre granuladas y ligeramente estriadas *P. heterobranchia* Moore, 1907 (P, Q) (G)
 – Prostomio en forma de botella y peristomio de tamaño moderado (Fig. 8Ñ); cuarto par de branquias pinadas con el tallo central elongado; pequeñas lamelas neuropodiales presetales anteriores; setas capilares anteriores no granuladas o estriadas
 *P. caribensis* Delgado-Blas, 2014 (C)
- 4(2) Lamelas neuropodiales post-setales del setígero 2 redondeadas, cuadradas o romboidales; los bordes ventrales y dorsales de las lamelas notopodiales y neuropodiales anteriores traslapadas o se tocan entre ellas 5
 – Lamelas neuropodiales post-setales del setígero 2 subrectangulares, con procesos dorsalmente dirigido y las esquinas inferiores redondeadas (Fig. 8O); los bordes ventrales y dorsales de las lamelas notopodiales y neuropodiales anteriores separadas entre ellas ...
 *P. rosariae* Delgado-Blas, 2014 (C)
- 5(4) Prostomio con un pequeño chipote medial en el margen anterior; lamelas neuropodiales del setígero 3 subtriangular y grandes lamelas neuropodiales pre-setales en la región anterior (Fig. 8P); los bordes ventrales y dorsales del notopodio y neuropodio traslapados en los setígeros 2–8; ganchos sin capuchas secundarias *P. newportensis* Reish, 1959 (P)
 – Prostomio sin chipote medial; lamelas neuropodiales del setígero 3 redondeadas o cuadradas y pequeñas lamelas neuropodiales pre-setales anteriores; bordes ventrales y dorsales de las lamelas notopodiales y neuropodiales traslapadas o se tocan en los setígeros 2–4; ganchos con capuchas secundarias 6
- 6(5) Prostomio redondeado anteriormente; peristomio largo; lamelas neuropodiales del setígero 2 cuadrados o romboide; setas notopodiales anteriores no granuladas; ganchos encapuchados con 2-3 pares de dientes 7
 – Prostomio truncado anteriormente; peristomio corto; lamelas neuropodiales de los setígeros 2–3 redondeados (Fig. 8Q); setas notopodiales anteriores granuladas; ganchos encapuchados con 4 pares de dientes *P. texana* Hartman, 1951 (G)
- 7(6) Lamelas neuropodiales romboides del setígero 2 y del setígero 3 redondeado (Fig. 8R); setas sable sin vainas; ganchos encapuchados con 2-3 pares de dientes
 *P. spongicola* Wesenburg-Lund, 1958 (C)
 – Lamelas neuropodiales de los setígeros 2–3 cuadrados (Fig. 8S); setas sable con vainas; ganchos encapuchados con 3 pares de dientes *P. jamaicensis* Delgado-Blas, 2014 (C)
- 8(1) Primer par de branquias con pínulas y los pares 2-4 apinadas; bolsas interparapodiales presentes 9
 – Primer y cuarto par de branquias pinadas y pares 2-3 apinadas; bolsas interparapodiales ausentes 10
 – Primero, segundo y tercer par apinados y cuarto par pinado
 *P. vermillionensis* (Fauchald, 1972) (B)

- 9(8)** Lamelas neuropodiales post-setales rectangulares, más angular, dorsalmente dirigidas sobre los setígeros 2–5 (Fig. 8T); lamelas neuropodiales pre-setales cortas en los setígeros medios; todos los capilares de los setígeros anteriores alimbados; setas sable con puntas ligeramente limbadas; ganchos con seis pares de dientes pequeños *P. crassumbranchiata* Delgado-Blas, 2015 (G)
- Lamelas neuropodiales del setígero 2 redondeadas; angular, dorsalmente dirigida en el setígero 3; ampliamente redondeado, cada vez más elíptica en los setígeros 4–5; lamelas neuropodiales pre-setales conspicuos en los setígeros medios; todos los capilares de la región anterior con vaina; setas sable sin puntas limbadas; ganchos con seis o siete pares de dientes pequeños *P. ehlersi* Fauvel, 1928 (P, Q)
- 10(8)** Con bolsas interparapodiales desde los setígeros 2-3 (Fig. 8U) *P. bocki* Söderström, 1920 (P, Q)
- Sin bolsas interparapodiales desde los setígeros 2-3 **11**
- 11(10)** Crestas o pliegues dorsales en varios setígeros post-branquiales ausentes **12**
- Crestas o pliegues dorsales en varios setígeros post-branquiales presentes **13**
- 12(11)** Lamelas notopodiales pre-setales and postsetales basalmente fusionadas entre ellas en la región branquial (Fig. 9A); lamela neuropodial post-setal cuadrada en setígero 3; todos los capilares en setígeros anteriores unilimbados; setas sable robustas, moderadamente granuladas; todos los ganchos encapuchados con cuatro pares de dientes pequeños *P. jonatani* Delgado-Blas, 2015 (G)
- Lamelas notopodiales pre-setales y postsetal no fusionadas basalmente entre ellas en la región branquial; lamelas neuropodiales post-setales foliares (Fig. 9B), con puntas redondeadas que se proyectan dorso-lateralmente en el setígero 3; todos los capilares en setígeros anteriores alimbados; setas sable delgadas, distalmente granuladas; ganchos encapuchados con tres o cuatro pares de dientes pequeños *P. dubia* Day, 1961 (P)
- 13(11)** Pliegues cuticulares dorso-lateral en setígeros 4 a 9–13; setígero 1 con lamelas notopodiales post-setales grandes y subtriangulares *P. steenstrupi* Malmgren, 1867 (P)
- Pliegues cuticulares dorso-laterales ausentes; setígero 1 con lamelas notopodiales post-setales pequeñas y redondeadas **14**
- 14(13)** Con crestas dorsales prominentes desde algunos de los setígeros 6–9 y pliegues dorsales pequeños presentes o ausentes en los siguientes setígeros; ganchos encapuchados con capucha secundaria **15**
- Sin crestas dorsales prominentes en los setígeros 7–9, pero si pliegues dorsales pequeños en los siguientes setígeros; ganchos encapuchados sin capucha secundaria; prostomio con un pequeño chipote medial (Fig. 9C); lamelas neuropodiales pre-setales anteriores grandes.... *P. austella* Delgado-Blas, 2015 (G)
- 15(14)** Con crestas dorsales prominentes a partir del setígero 6 y a través de un número variable de setígeros (Fig. 9D); con un chipote medial en el margen anterior del prostomio; pares de branquias 1 y 4 de distinto tamaño *P. jubata* Blake, 1996 (P)
- Con crestas dorsales a partir del setígero 7; sin chipote medial en el prostomio **16**

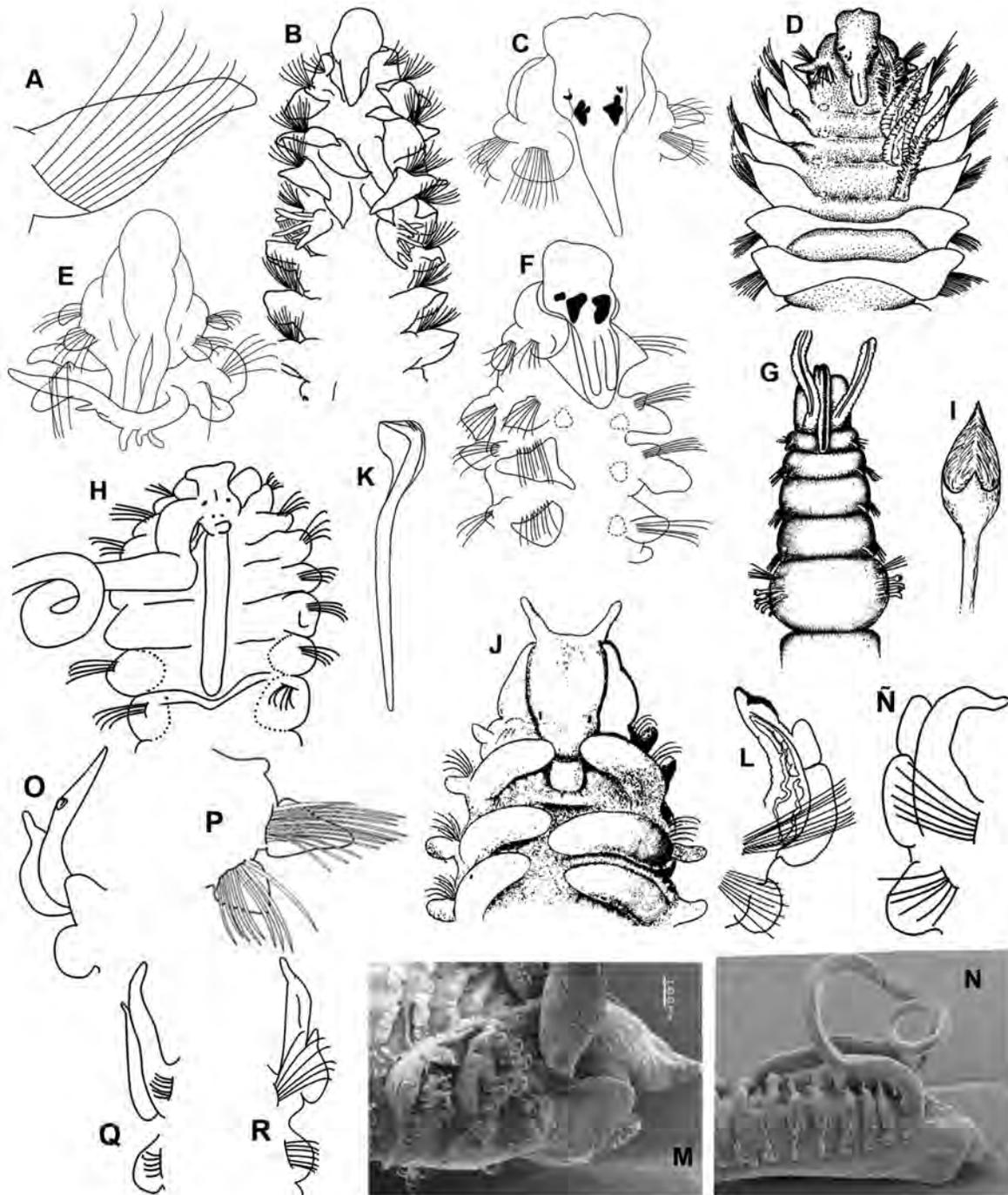


Figura 9. *Prionospio jonatani* A) Notopodo del setígero 2. *P. dubia* B) Extremo anterior (VD). *P. austella* C) Prostomio (VD). *P. jubata* D) Extremo anterior (VD). *P. rotunda* E) Extremo anterior (VD). *P. oligopinnulata* F) Extremo anterior (VDL). *Pseudopolydora reishi* G) Extremo anterior (VD). *P. floridensis* H) Extremo anterior (VD). *P. antennata* I) Espina bidentada (VF). *Rhynchospio glutaea* J) Extremo anterior (VD). *Scolelepis tridentata* K) Gancho cubierto. *S. squamata* L) Parápodo con branquia; *Scolelepis* sp. M) Extremo anterior (VDL). *S. vossae* N) Extremo anterior (VL). *S. agilis* Ñ) Parápodo con branquia. *S. goodbodyi* O) Parápodo con branquia. *S. andradei* P) Parápodos (VL). *S. acuta* Q) Parápodo con branquia. *S. minuta* R) Parápodo con branquia. Abreviaturas: VL= vista lateral; VD= vista dorsal; VF= vista frontal; VDL= vista dorso-lateral. Modificado de: A, C, E y F, Delgado-Blas (2015); B, Day (1961); D, I-K Blake (1996); G, Woodwick (1964); H, Delgado-Blas (2008); J, Ehlers (1897); L, M, N, Ñ, Q y R Delgado-Blas (2006); O, Jones (1962); P, Delgado-Blas, Díaz & Linero-Arana (2010).

- 16(15)** Cresta dorsal grande en el setígero 7; sin pliegues dorsales en los setígeros post-branquiales; prostomio redondeado anteriormente (Fig. 9E); lamelas neuropodiales del setígero 1 redondeadas; trapezoide y ligeramente puntiaguda dorsalmente en el setígero 3; segundo y tercer par branquial cirriforme; todos los ganchos con cuatro pares de dientes .
 *P. rotunda* Delgado-Blas, 2015 (G, C)
- Crestas dorsales grandes en los setígeros 7 y 8 o 7–9; con pliegues dorsales bajos en los setígeros post-branquiales **17**
- 17(16)** Prostomio de forma cuadrada, anteriormente truncado (Fig. 9F); lamela postsetal notopodial del setígero 1 de tamaño moderado, no erectas; crestas dorsales altas en los setígeros 7 y 8; pliegues dorsales bajos en los setígeros 9–14; lamelas presetales notopodiales anteriores cortas; lamelas postsetales neuropodial subtriangulares y puntiagudas ventralmente en los setígeros 2–3; pares branquiales 2 y 3 apinadas, triangulares
 *P. oligopinnulata* Delgado-Blas, 2015 (G)
- Prostomio subtriangular, redondeado anteriormente; lamela postsetal notopodial del setígero 1 grande y erecta; crestas dorsales altas en los setígeros 7–9; pliegues dorsales bajos en los setígeros 10–12; lamelas presetales notopodiales anteriores grandes; lamela postsetal neuropodial del setígero 2 redondeadas, y neuropodio del setígero 3 trapezoidal, dirigidas dorsalmente; pares branquiales 2 y 3 apinadas, cirriformes ... *P. cristata* Foster, 1971 (G, C)

Pseudopolydora Czerniavsky, 1881

- 1** Con antena nucal; carúncula se extiende después del setígero 3 **2**
 – Sin antena nucal; carúncula se extiende hasta el margen posterior del setígero 1 (Fig. 9G).....
 *P. reishi* Woodwick, 1964 (P)
- 2(1)** Prostomio en forma de T (Fig. 9H) *P. floridensis* Delgado-Blas, 2008. GC.
 – Prostomio inciso **3**
- 3(2)** Carúncula se extiende hasta los setígeros 5-6; espinas del setígero 5 bidentadas (Fig. 9I) .
 *P. antennata* (Claparède, 1870) (C)
 – Carúncula se extiende hasta los setígeros 3-4; espinas del setígero 5 unidentadas
 *P. kempfi* (Southern, 1921) (P, Q)

Rhynchospio Hartman, 1936

- 1** Peristomio moderadamente a bien desarrollado (Fig. 9J); con dos o más de pares de ojos; branquias largas y sobrelapadas entre ellas **2**
 – Peristomio reducido; con un par de ojos; ganchos encapuchados desde el setígero 37; branquias cortas..... *R. inflatus* (Foster, 1971) GC
- 2(1)** Ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 8-9.....
 *R. harrisae* Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2010 (G)
 – Ganchos encapuchados neuropodiales desde los setígeros 13-21
 *R. glutaea* (Ehlers, 1897) (P, G, Q)

Scolelepis de Blainville, 1828

- 1** Ganchos multidentados, eje de los ganchos curvos (*Parascolelepis*) Maciolek, 1987 **2**
 – Ganchos falcados con 0-3 pequeños dientes, eje de los ganchos rectos
 (*Scolelepis*) Maciolek, 1987 **3**

2(1) Primer setígero unirrameo; ganchos encapuchados multidentados	<i>S. (P.) texana</i> Foster, 1971 (P, Q) (G)
– Primer setígero birrameo; ganchos encapuchados tridentados (Fig. 9K)	<i>S. (P.) tridentata</i> (Southern, 1914) (P)
3(1) Con ganchos encapuchados notopodiales	4
– Sin ganchos encapuchados notopodiales	7
4(3) Ápice de las branquias con protuberancias glandulares (Fig. 9L)	<i>S. (S.) squamata</i> (Müller 1806) (P, Q)
– Ápice de las branquias sin protuberancias glandulares	5
5(4) Peristomio separado del prostomio, con pequeñas alas laterales (Fig. 9M); ganchos bi- y tridentados.....	6
– Peristomio completamente fusionado al prostomio, sin alas laterales (Fig. 9N); ganchos uni-, bi- y tridentados.....	<i>S. (S.) vossae</i> Delgado-Blas, 2006 (G)
6(5) Notópodos anteriores con lamelas enteras, onduladas; ganchos tridentados	<i>S. (S.) lighti</i> Delgado-Blas, 2006 (G, C)
– Notópodos anteriores con lamelas bilobadas (Fig. 9Ñ); ganchos bi- y tridentados.....	<i>S. agilis</i> (Verrill, 1873) (P, Q)
7(3) Con tentáculo occipital	<i>S. arenicola</i> Hartmann-Schröder, 1959 (P)
– Sin tentáculo occipital.....	8
8(7) Peristomio largo; ganchos uni, bi-,tridentados	9
– Peristomio corto; ganchos sólo tridentados	10
9(8) Lamela neuropodial del setígero 1 redondeada; alas peristomiales laterales pequeñas; región media del cuerpo con branquias con células glandulares en el margen distal (Fig. 9O); ganchos uni, bi-, tridentados	<i>S. (S.) goodbodyi</i> (Jones, 1962) (C)
– Lamela neuropodial del setígero 1 subtriangular (Fig. 9P); alas peristomiales laterales bien desarrolladas; branquias sin células glandulares en el margen distal; ganchos uni, bidentados	<i>S. (S.) andradei</i> Delgado-Blas & Díaz-Díaz, 2009 (C)
10(8) Peristomio con alas laterales bien desarrolladas; branquias alargadas y cónicas (Fig. 9Q); notópodo del setígero 1 triangular	<i>S. (S.) acuta</i> (Treadwell, 1914) (P)
– Peristomio con alas laterales poco desarrolladas; branquias ovales alargadas y abruptamente estrechas en el ápice (Fig. 9R); notópodo del setígero 1 oval	<i>S. (S.) minuta</i> (Treadwell, 1939) (C)

Spio Fabricius, 1785

1 Prostomio con incision frontal (Fig. 10A); neuroganchos bidentados	<i>Spio filicornis</i> (Müller, 1776) (P, Q)
– Prostomio entero; neuroganchos tridentados (Fig. 10B)	2
2(1) Branquia del setígero 1 reducida (Fig. 10C)	<i>S. maculata</i> Hartman, 1961 (P)
– Branquia del setígero 1 bien desarrollada	3
3(2) Setas sable falcadas bidentadas (Fig. 10D)	<i>S. blakei</i> Blake & Hudenov, 1978 (P, Q)
– Setas sable no falcadas, unidentadas	<i>S. pettibonae</i> Foster, 1971 (G, C)

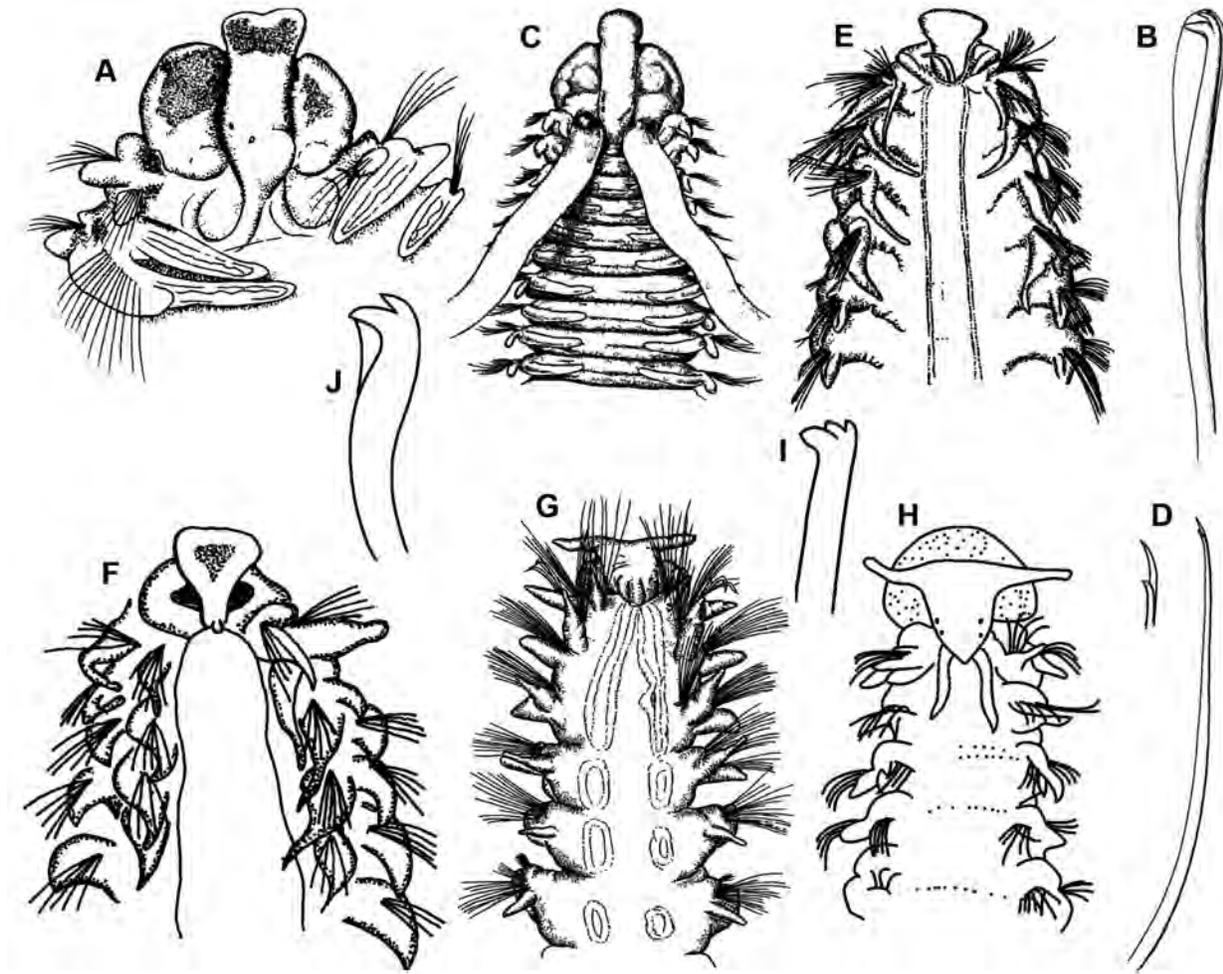


Figura 10. *Spiophanes filicornis* A) Extremo anterior (VD). *Spiophanes* sp. B) Gancho cubierto. *S. maculata* C) Extremo anterior (VD). *S. blakei* D) Setas bifidas. *Spiophanes kroeyeri* E) Extremo anterior (VD). *S. lowai* F) Extremo anterior (VD); *S. anoculata* G) Extremo anterior (VD), *S. bombyx* H) Extremo anterior (VD). *S. duplex* I) Gancho sin capucha. *S. wigleyi* J) Gancho semicapuchado. Abreviaturas: VD= vista dorsal. Modificado de: A, Maciolek (1990); C, Hartman (1961); D, Maciolek (1990); E, Grube (1860); F, Solís-Weiss (1983), G) *S. anoculata* Hartman (1960), H) *S. bombyx* Blake (1996), I) *S. duplex* Blake (1996), J) *S. wigleyi* Blake (1996).

Spiophanes Grube, 1860

- 1 Con antenna occipital 2
- Sin antenna occipital 6

- 2(1) Con bolsas vetrolaterales intersegmentales 3
- Sin bolsas ventrolaterales intersegmentales 5

- 3(2) Órganos nucles se extienden hasta los setígeros 14-16 (Fig. 10E); lamelas de los setígeros 1-7 y 14-35 pigmentadas *S. kroeyeri* Grube, 1860 (P, G, Q)
- Órganos nucles dorsales se extienden hasta los setígeros 8-11; lamelas de los setígeros 9-14 pigmentadas 4

- 4(3) Prostomio pigmentado (Fig. 10F) *S. lowai* Solís-Weiss, 1983 (P)
- Prostomio sin pigmentación *S. fimbriata* Moore, 1923 (P)

- 5(2)** Órganos nucales se extienden hasta el setígero 15; ganchos neuropodiales sin capucha (Fig. 2J) *S. berkeleyorum* Pettibone 1962 (P)
 – Órganos nucales se extienden hasta el setígero 3, en los subsiguientes prolongándose como parches hasta la mitad del cuerpo (Fig. 10G); ganchos neuropodiales con capucha reducida (Fig. 2I) *S. anoculata* Hartman, 1960 (P)
- 6(1)** Prostomio con cuernos digitiformes largos; órganos nucales se extienden hasta el setígero 2 (Fig. 10H) *S. bombyx* (Claparède, 1870) (P, G, Q)
 – Prostomio con cuernos cortos o sin proyecciones antero-laterales; órganos nucales se extienden hasta después del setígero 4 7
- 7(6)** Órganos nucales se extienden hasta los setígeros 13-14; ganchos neuropodiales sin capucha (Fig. 10I) *S. duplex* (Chamberlin, 1919) (P)
 – Órganos nucales se extienden hasta el setígero 4; ganchos neuropodiales con capucha reducida (Fig. 10J) *S. wigleyi* Pettibone, 1962 (P) (G, Q)

Agradecimientos

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). Se agradecen los comentarios de Luis Fernando Carrera-Parra (ECOSUR) y Óscar Felipe Díaz Díaz que con sus observaciones ayudaron a mejorar sustancialmente el trabajo.

Referencias

- Andrews EA. 1891. Report upon annelid polychaeta of Beaufort, North Carolina. Proc Nat Mus, 14, 852: 277–302
- Augener H. 1927. Polychaeten von Curaçao. Bijdr Dierkunde Amsterdam, 25, 39–82.
- Berkeley E. & Berkeley C. 1950. Notes on Polychaeta from the coast of western Canada. IV. Polychaeta Seditaria. Ann Mag Nat Hist, ser 12, 3: 50–69.
- Blake JA. 1969. Reproduction and larval development of *Polydora* from northern New England (Polychaeta: Spionidae). Ophelia 7: 1–63.
- Blake JA. 1979. Four new species of *Carazziella* (Polychaeta: Spionidae) from North and South America, with a redescription of two previously described forms. Proc Biol Soc Wash 92: 466–481.
- Blake JA. 1981. *Polydora* and *Boccardia* species (Polychaeta: Spionidae) from western Mexico, chiefly from calcareous habitats. Proc Biol Soc Wash 93:947–962.
- Blake JA. 1986. A new species of *Boccardia* (Polychaeta: Spionidae) from the Galápagos Islands and a redescription of *Boccardia basilaria* Hartman from Southern California. Bull South Calif Acad Sci 85: 16–21.

- Blake JA. 1996. Family Spionidae Grube, 1850. In: Blake JA, Hilbig B & Scott PH (eds) Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel. The Annelida Part 3 vol. 6. Santa Barbara Mus Nat Hist, pp 81–223.
- Blake JA. & Arnofsky PL. 1999. Reproduction and larval development of the spioniform. Polychaeta with application systematics and phylogeny. Hidrobiologia 402: 57–106.
- Blake JA. & Kudenov JD. 1978. The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas, with a revision of the genera. Mem Nat Mus Victoria 39: 171–280.
- Blake JA. & Kudenov JD. 1981. Larval development, larval nutrition, and growth for two *Boccardia* species (Polychaeta: Spionidae) from Victoria, Australia. Mar Ecol Progr Ser 6: 175–182.
- Blake JA. 1983. Polychaetes of the family Spionidae from South America, Antarctica and adjacent seas and islands. Biology of Antarctic Seas XIV. Antarct Res Ser 39:205–288.
- Blake JA. & Maciolek NJ. 1992. A new genus and two new species of Spionidae (Polychaeta) from hydrothermal vents at the Guaymas Basin and Juan de Fuca Ridge, with comments are a related species from the western North Atlantic. Proc Biol Soc Wash. 105: 723–732.
- Blake JA. & Woodwick KH. 1972. New species of *Polydora* from the coast of California (Polychaeta: Spionidae). Bull South Calif Acad Scien 70: 72–79.
- Blake JA. Maciolek NJ & Meißner K. 2017. Spionidae Grube, 1850. In: W Westheide & P Günter (eds) Annelida: Polychaetes. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Handbook of Zoology Online 1–109.
- Claparède E. 1870. Les Annelides Chetopodes du Golfe de Naples. Mém Soc Phys Hist Nat Genève 20(2): 365–542, 14 plates.
- Dauer DM. 1985. Functional morphology and feeding behavior of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta: Spionidae). Mar Biol 85: 143–151.

- Dauer DM. 1997. Functional morphology and feeding behavior of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae). *Bull Mar Sci* 60: 512–516.
- Dauer DM, Maybury CA & Ewing RM. 1981. Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. *J Exp Mar Biol Ecol* 54: 21–38.
- Dauer DM, Mahon HK & Sarda R. 2003. Functional morphology and feeding behavior of *Streblospio benedicti* and *S. shrubsolei* (Polychaeta: Spionidae). *Hydrobiologia* 496: 207–213.
- Day JH. 1961. The polychaete fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dredged off Cape coasts with a few new records from the shore. *J Linn Soc London* 44: 463–560.
- Delgado-Blas VH. 2004. Two new species of *Paraprionospio* (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region and comments of the genus status. *Hydrobiologia* 520: 189–198.
- Delgado-Blas VH. 2006. Partial revision of *Scolecopsis* (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean Region, with the description of two new species and a key to species recorded in the area. *Contr Zool* 75(1/2): 75–97.
- Delgado-Blas VH. 2008. *Polydora* and related genera (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region. *J Nat Hist* 42(1): 1–19.
- Delgado-Blas VH. 2014. Redescriptions and reestablishments of some species belonging to the genus *Prionospio* (Polychaeta, Spionidae) and descriptions of three new species. *Helgol Mar Res* 68: 113–132.
- Delgado-Blas VH. 2015. *Prionospio* (Polychaeta, Spionidae) from the Grand Caribbean Region, with the descriptions of five new species and a key to species recorded in the area. *Zootaxa* 3905: 69–90.
- Delgado-Blas VH & Carrera-Parra LF. 2018. New phylogenetic analysis of *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta: Spionidae), with description of a new species from the Gulf of Mexico. *Zool Stud* 57: 52
- Delgado-Blas VH & Díaz-Díaz O. 2010. Description of two new species of *Malacoceros* and *Rhynchospio* spionids (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region. *Rev Chilena Hist Natur* 83: 249–257.
- Delgado-Blas VH & Díaz-Díaz O. 2013. *Malacoceros longiseta*, a new species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. *Mar Biodivers* 43: 181–187.
- Delgado-Blas VH & Díaz-Díaz O. 2016. Redescription of two species and five new species of *Dispio* Hartman, 1951 (Spionidae: Polychaeta) from the Eastern Pacific Coast and Caribbean Sea, with a review of the genus. *Zootaxa* 4178(2): 151–181.
- Delgado-Blas VH, Díaz-Díaz O & Viétez JM. 2018. New species of *Dispio* Hartman, 1951 and *Streblospio* Webster, 1879 (Polychaeta, Spionidae) from the coast of the Iberian Peninsula. *Zootaxa* 4410(3): 525–538.
- Delgado-Blas VH, Díaz-Díaz O & Viétez JM. 2019. On the diversity of the genus *Spiophanes* Grube, 1860 (Annelida: Spionidae) in the Spanish peninsular coast, with descriptions of two new species. *Cah Biol Mar* 60: 335–351.
- Delgado-Blas VH & Salazar-Silva P. 2011. Taxonomic catalogue of the Spionidae (Annelida: Polychaeta) of the Grand Caribbean. *Zootaxa* 2782: 39–66.
- Dorsett DA 1961. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing. *J Mar Biol Assoc UK* 41: 577–590.
- Ehlers E. 1897. Polychaeten. Hamburger Magalhaenische Sammelreise. Hamburg, Friedrichsen & Co. 148 pp., 9 plates.
- Fauvel P. 1928. Annelides polychetes nouvelles de l'Indie. *Bulltin Museum d'Histoire Naturelle, Paris* 34: 90–96.
- Foster N. 1969. New species of spionids (Polychaeta) from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea, with a partial revision of the genus *Prionospio*. *Proc Biol Soc Wash* 82: 381–400.
- Foster N 1971. Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands* 36: 1–183.
- Gibson GI, Paterson H, Taylor & B Woodrudge. 1999. Molecular and morphological evidence of a single species, *Boccardia proboscidea* (Polychaeta: Spionidae), with multiple development modes. *Mar Biol* 134: 743–751.
- Hannerz L. 1956. Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool Bidrag Upps* 31: 1–204.
- Hartman O. 1939. The polychaetous annelids collected on the presidential cruise of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 98(13): 2–17.
- Hartman O. 1940. *Boccardia proboscidea*, a new species of spionid worm from California. *J Wash Acad Sci* 30: 382–387.
- Hartman O. 1943. Description of *Polydora websteri* Hartman. In: Loosanoff, V.L. and J.B. Engle, *Polydora* in oysters suspended in the water. *Biol Bull* 85: 69–78.
- Hartman O. 1960. Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins of Southern California. *Allan Hancock Pac Exped* 22: 69–215.
- 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.
- Hartmann-Schröder G. 1962. Die Polychaeten des Eulitorals. Zur Kenntnis des Eulitorals der chilenischen Pazifikküste und argentinischen Küste II. *Mitt Hamn Zool Mus* 60 Ergänzungsband: 57–167.
- Hernández-Alcántara P, González-Ortiz L & Solís-Weiss V. 1994. Los espionidos (Polychaeta: Spionidae) del Golfo de California y Golfo de Tehuantepec, México. *Rev Biol Trop* 42(3): 567–577.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 1995. Seasonal variations of the Spionida (Palpata: Canalipalpata) in

- the sublittoral zone of the Gulf of California. *Mar Ecol* 26: 273–285.
- 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.
- Imajima M. 1990. Spionidae (Annelida, Polychaeta) from Japan III. The genus *Prionospio* (*Minuspio*). *Bull Nat Sci Mus Ser A (Zoology)* 16: 61–78.
- Imajima, M. 1992. Spionidae (Annelida, Polychaeta) from Japan VIII. The genus *Scolelepis*. *Bull Nat Sci Mus Ser A (Zoology)* 18: 1–34.
- Jacobi R. 1883. Anatomisch-histologische Untersuchung der Polydoren der Kieler Bucht. Inaugural Dissertation, Kiel: 1–35, 2 plates.
- Jones ML. 1962. On some polychaetous annelids from Jamaica, the West Indies. *Bull Amer Mus Nat Hist* 124 (5), 169–212.
- Johnson PG. 1984. Family Spionidae Grube, 1850. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds.) *Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. Barry A. Vittor & Associates, Inc. Mobile, AL. pp 6–1 to 6–69.
- Johnston G. 1838. *Miscellanea zoologica, Aricidae*. *Mag Zool Bot* 2:63–73, pls. 2–3. Edinburgh.
- Langerhans P. 1880. Die Wurmfauna von Madeira. *Z Wiss Zool* 34: 87–143.
- Maciolek NJ. 1981. A new genus and species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from the North and South Atlantic. *Proc Biol Soc Wash* 94: 228–239.
- Maciolek NJ. 1984. A new species of *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) from deep water in the north-west Atlantic Ocean, and new records of other polydoridae species. *Sarsia* 69: 123–131.
- Maciolek NJ. 1985. A revision of the genus *Prionospio* Malmgren, with special emphasis on species from the Atlantic Ocean, and new records of species belonging to the genera *Apoprionospio* Foster and *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta, Annelida, Spionidae). *Zool J Linn Soc* 84: 325–383.
- Maciolek NJ. 1990. A redescription of some species belonging to the genera *Spio* and *Microspio* (Polychaeta: Annelida) and descriptions of three new species from the northwestern Atlantic Ocean. *J Nat Hist* 24: 1109–1141.
- Maciolek NJ. 2000. New species and records for *Aonidella*, *Laonice*, and *Spiophanes* (Polychaeta: Spionidae) from shelf and slope depths of the Western North Atlantic. *Bull Mar Sci* 67: 529–547.
- Mackie ASY. 1984 On the identity and zoogeography of *Prionospio cirrifera* Wiren, (1883) and *P. multibranchiata* Berkeley, (1927) (Polychaeta: Spionidae). *Proc 1st Int Polychaete Conf* 35–47.
- Meißner K. 2005. Revision of the genus *Spiophanes* (Polychaeta, Spionidae); with new synonymies, new records and descriptions of new species. *Mitt Mus Nat Kd Berl Zool Reihe* 81(1): 3–66.
- Meißner K & Hutchings P. 2003. *Spiophanes* species (Polychaeta: Spionidae) from Eastern Australia with descriptions of new species and an emended generic diagnosis. *Rec Aust Mus* 55: 117–140.
- Meißner K & Blank M. 2009. *Spiophanes norrisi* n. sp. (Polychaeta: Spionidae) – a new species from the NE Pacific coast, separated from the *Spiophanes bombyx* complex based on both morphological and genetic studies. *Zootaxa* 2278: 1–37.
- Mesnil F. 1896. Etudes de morphologie externe chez les annelides. 1. Les spionidens des côtes de la Manche. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique* 29: 110–287, pls. 7–15.
- Mesnil F. 1897. Etudes de morphologie externe chez les annelides. H. Remarques complémentaires sur les spionidiens, la famille nouvelle des disomidés. La place des *Aonides* (*sensu* Tauber, Levinsen). *Bull Biol Fr Belg* 30: 83–100, 1 plate.
- Moore JP. 1907. Description of new species of spioniform annelids. *Proc Acad Nat Sci Phil* 59: 195–207.
- Morgan TS, Rogers AD, Paterson GLJ, Hawkins LE & Shearer M. 1999. Evidence for poecilogony in *Pygospio elegans* (Polychaeta: Spionidae). *Mar Ecol Prog Ser* 178: 121–132.
- Okuda S. 1935 Some lacustrine polychaetes with a list of brackish-water polychaetes found in Japan. *Annot Zool Japon* 15: 240–246.
- Orrhage L. 1964. Anatomische und morphologische Studien über die Polychaetenfamilien Spionidae, Disomidae, und Poecilochaetidae. *Zool Bidrag Uppsala* 36: 335–405.
- Pettibone MH. 1962. New species of polychaete worms (Spionidae: *Spiophanes*) from the east and west coast of North America. *Proc Biol Soc Wash* 75: 77–88.
- Pettibone MH. 1982. Classification of Polychaeta. In: Parker SP (ed) *Synopsis and Classification of Living Organisms*. McGraw-Hill 3–43.
- Quiroga E, Soto R & Rozbaczyllo N. 1999. Los poliquetos espiónidos (Polychaeta: Spionidae) y su importancia en la estructura de una comunidad: un caso de estudio en bahía Iquique, Norte de Chile (20°11'S; 70°10'W). *Gayana* 63(1): 1–16.
- Radashevsky VI, Neretina TV, Pankova VV, Tzetlin AB & Choi JW. 2014. Molecular identity, morphology and taxonomy of the *Rhynchospio glutaea* complex with a key to *Rhynchospio* species (Annelida, Spionidae). *Syst Biodivers* 12(4): 424–433.
- Radashevsky VI, Malyar VV, Pankova VV & Nuzhdin SV. 2016a. Molecular analysis of six *Rhynchospio* Hartman, 1936 species (Annelida: Spionidae) with comments on the evolution of brooding within the group. *Zootaxa* 4127(3): 579–590.
- Radashevsky VI, Pankova VV, Neretina TV, Stupnikova AN & Tzetlin AB. 2016b. Molecular analysis of the *Pygospio elegans* group of species (Annelida: Spionidae). *Zootaxa* 4083(2): 239–250.
- Reish DJ. 1959. New species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from southern California. *Bull South Calif Acad Sci* 58: 11–16.
- Rice SA & Levin LA. 1998. *Streblospio gynobranchiata*, a

- new spionid polychaete species (Annelida: Polychaeta) from Florida and the Gulf of Mexico with an analysis of phylogenetic relationships within the genus *Streblospio*. *Proc Biol Soc Wash* 111(3): 694–707.
- Rioja E. 1939. Estudios anelidológicos I. Observaciones acerca de varias formas larvarias y postlarvarias pelágicas de Spionidae, procedentes de Acapulco, con descripción de una especie nueva del género *Polydora*. *An Inst Biol Méx* 10: 297–311.
- Rioja E. 1943. Estudios anelidológicos VIII. Datos acerca de las especies del género *Polydora* Bosc de las costas Mexicanas del Pacífico. *An Inst Biol Méx* 14: 229–241.
- Rioja E. 1947. Estudios anelidológicos XVII. Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortes. *An Inst Biol Méx* 18: 197–224.
- Rioja E. 1962. Estudios anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. *An Inst Biol Méx* 33: 131–189.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool Scr* 26: 139–204.
- Rousset V, Pleijel F, Rouse G, Erséus C & Sidall M. 2007. A molecular phylogeny of annelids. *Cladistics* 23: 41–63.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del gran Caribe. *An Inst Biol Univ Nal Auton Mexico Ser Zool* 67(1): 11–50.
- Salazar-Vallejo SI y Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. *An Inst Biol, Univ Nal Auton Mexico, Ser Zool* 75(1): 9–97.
- Sato-Okoshi W, Abe H, Nishitani G & Simon CA. 2017. And then there was one: *Polydora uncinata* and *Polydora hoplura* (Annelida: Spionidae), the problematic polydorid pest species represent a single species. *J Mar Biol Assoc UK* 97(8): 1675–1684.
- Schmarda LK. 1861. Neue wirbellose Thiere Beobachtet und Gesammelt auf einer Reise um die Erde 1853 bis 1857. Leipzig, Vol. 1. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. Pt. 2: 1–164, 22 plates.
- Schroeder PC & Hermans CO. 1975. Annelida: Polychaeta. In: Giese AC & Pearse JS (Eds.) *Reproduction of marine Invertebrates*. Vol 3: 1–213, Academic Press, New York.
- Sigvaldadóttir E. 1998. Cladistic analysis and classification of the *Prionospio* and related genera (Polychaeta, Spionidae). *Zool Scr* 27(3): 175–187.
- Sigvaldadóttir E, Mackie ASY & Pleijel F. 1997. Generic interrelationships within Spionidae (Annelida Polychaeta). *Zool J Linn Soc* 119: 473–500.
- Söderström A. 1920. Studien Über die Polychaetenfamilie Spionidae. Inaugural-Dissertation, Uppsala, Almquist and Wicksells. 288 pp.
- Struck TH, Nesnidal MP, Purschke G & Halanych KM. 2008. Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). *Mol Phylogenet Evol* 48: 628–645.
- Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S, Hösel C, Kube M, Lieb B, Meyer A, Tiedemann R, Purschke G & Bleidorn C. 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471: 95–98.
- Verrill AE. 1873. Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with and account of the physical characters of the region. *United States Fish Commission*, 295–778.
- Webster HE. 1879. Annelida Chaetopoda of the Virginian coast. *Transactions of the Albany Institute*, New York 9: 202–269, 11 plates.
- 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.
- Webster HE. 1879. Annelida Chaetopoda of the Virginian coast. *Transactions of the Albany Institute*, New York 9: 202–269, 11 plates.
- Wilson DP. 1928. The larvae of *Polydora ciliata* Johnston and *Polydora hoplura* Claparède. *J Mar Biol Assoc UK* 15: 567–589.
- Wilson DP. 1929. The larvae of British Sabellarians. *J Mar Biol Assoc U K* 16: 221–268.
- Woodwick KH. 1953. *Polydora nuchalis*, a new species of polychaetous annelid from California. *J Wash Acad Sci* 43: 381–383.
- Woodwick KH. 1961. *Polydora rickettsi*, a new species of spionid polychaete from Lower California. *Pac Sci* 15: 78–81.
- Woodwick KH. 1964. *Polydora* and related genera (Annelida, Polychaeta) from Eniwetok, Majuro and Bikini Atolls, Marshall Islands. *Pac Sci* 18: 146–159.
- Yokoyama H. 2007. A revision of the genus *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta: Spionidae). *Zool J Linn Soc* 151: 253–284.
- 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.

57. Sternaspidae Carus, 1863

Sergio I. Salazar-Vallejo¹, Oscar Díaz-Díaz^{2,3} & Nicolás Rozbaczylo³

1) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, México
sav551216@hotmail.com, ssalazar@ecosur.mx

2) Postgrado en Ciencias Marinas, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Venezuela

3) FAUNAMAR Ltda., Consultorías Medio Ambientales e Investigación Marina, Santiago, Chile.

Introducción

El nombre de la familia se basa en *Sternaspis* Otto, 1821 y se formó fusionando los vocablos griegos para pecho (*stern*) y escudo (*aspis*), lo que revela la confusión entonces imperante sobre los extremos del cuerpo. En realidad, el escudo se ubica en la superficie ventral, pero en la región abdominal del cuerpo. Durante casi 200 años, el patrón morfológico de los esternáspidos se reconocía como una familia separada, con un género único y que habría una o dos especies cosmopolitas, considerando las otras propuestas como sinónimos menores (Fauchald 1977).

Los esternáspidos son fácilmente reconocibles por la forma de sus cuerpos cortos e hinchados, por lo que han sido llamados gusanos maní, aunque no deben confundirse con los Sipuncula ni con los Echiura, que presentan similitudes morfológicas. También se les ha denominado lechuzas del fango, ya que el cuerpo contraído y el escudo ventral visible semejan el rostro de esas rapaces. presentan simplificación corporal. El escudo ventral tiene diferentes formas y patrones de pigmentación, pero casi siempre se distingue del resto del cuerpo.

Los miembros de esta familia se ubican en unas 50 especies descritas que se caracterizan, además de la forma del cuerpo y la presencia de un escudo ventral quitinizado, porque carecen de parápodos prominentes, y por tener hileras conspicuas de setas aciculares gruesas en el extremo anterior, haces de setas capilares que bordean al escudo, y además muchas branquias filiformes localizadas en la parte postero-dorsal del cuerpo (Hutchings 2000, Petersen 2000, Sendall & Salazar-Vallejo 2013).

Los miembros de las especies del grupo son de tamaño moderado; los adultos alcanzan los 30 mm y presentan 30-34 segmentos. Se les encuentra usualmente en fondos arenosos, fangosos o mixtos, aunque una especie, *S. fossor* Stimpson, 1853, se ha encontrado en fondos de distinta composición, desde fondos fangosos o arenosos hasta mixtos con guijarros y conchilla (Treadwell 1914, Hartman 1963, Rouse 2001). Se distribuyen desde el intermareal hasta profundidades abisales (6500 m). En algunos casos los esternáspidos pueden llegar a ser dominantes en las comunidades bénticas como se ha registrado para Corea, China, Brasil, Chile y algunas zonas del Ártico (Fiege 2019), donde pueden alcanzar densidades de 1300 ind·m⁻² (Sendall & Salazar-Vallejo 2013).

La mayoría de las especies son marinas. Por lo general, los organismos se encuentran parcialmente enterrados con su lado dorsal hacia arriba y los filamentos branquiales extendidos hacia la interfase con la columna de agua y la parte anterior del cuerpo retraída (Rietsch 1882); sin embargo, Jumars *et al.* (2015) indicaron que pueden permanecer enterrados completamente en el sedimento durante largos períodos de tiempo y que el escudo quitinizado sirve para cubrir la entrada de la excavación (Day, 1967). Para Fauchald & Jumars (1979) y Jumars *et al.* (2015) los esternáspidos son consumidores de depósito subsuperficial como micrófagos no selectivos. Estudios posteriores no han rechazado esta generalización.

Sistemática

Sendall & Salazar-Vallejo (2013) realizaron una revisión de la familia basada en atributos

morfológicos, prestando atención especial a los correspondientes al escudo. Desde entonces, la familia tiene tres géneros: *Caulleryaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013, *Petersenaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013 y *Sternaspis* y 43 especies nominales (Salazar-Vallejo 2014b, Salazar-Vallejo & Buzhinskaja 2013, Wu *et al.* 2015; Díaz-Díaz & Rozbaczylo 2017; Salazar-Vallejo 2017; Zhadan *et al.* 2017). Un género monotípico, *Mauretanaspis* fue propuesto recientemente (Fiege & Barnich 2020).

El género *Sternaspis* cuenta con el mayor número de especies (33), 11 de las cuales han sido registradas para el continente americano, dos recientemente descritas para ambientes tropicales en nuestra región y sólo tres para Sudamérica: *S. maureri* Salazar-Vallejo & Buzhinskaja, 2013, recolectada en Trujillo, Perú, entre 1296 y 6489 m de profundidad, *S. chilensis* Díaz-Díaz & Rozbaczylo, 2017 recolectada en la provincia biogeográfica magallánica, Chile entre 50 y 515 m de profundidad (Montiel *et al.* 2004, Rozbaczylo *et al.* 2006a; Rozbaczylo *et al.* 2006b, como *S. scutata* (Ranzani, 1817) y *S. londognoi* Salazar-Vallejo 2017 para el sudeste del Gran Caribe (Surinam y Venezuela), sudoeste del Gran Caribe (Panamá y Colombia) y Golfo de México (Luisiana y Texas) de la zona de mareas hasta 340 m de profundidad. Una especie, *S. uschakovi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaja, 2013, tiene una amplia distribución en el Pacífico ya que se considera que alcanza California y el golfo de California. En el caso de *S. scutata*, se ha notado que está incrementando su rango de distribución en el Reino Unido, quizá debido al cambio climático, o como resultado de acciones humanas (Townsend *et al.* 2006).

Por otro lado, debe indicarse que la propuesta de nuevos géneros, así como las de nuevas especies en la revisión mencionada arriba y en publicaciones posteriores, no fueron corroboradas con análisis genéticos. Un par de estudios recientes (Kobayashi *et al.* 2018, Drennan *et al.* 2019) enfatizaron dos cuestiones muy importantes. La primera, que en varias especies del mar profundo hay una magnífica conectividad a lo largo de miles de kilómetros. La segunda, que la variación del escudo no se refleja en diferencias significativas en los atributos del escudo, lo que lo haría poco confiable para delimitar nuevos taxa. Por lo tanto, ambos estudios recomendaron que las propuestas de nuevas especies integren información morfológica y molecular, y que

incluso los géneros propuestos sean validados con métodos moleculares. Curiosamente, en ambos estudios refrendaron que las especies de aguas someras tenían marcada segregación genética pese a no mostrar muy marcada diferenciación en los atributos del escudo.

Morfología

Los esternáspidos tienen cuerpo corto y engrosado, constituido por hasta 34 segmentos en los adultos, sin incluir prostomio y peristomio (Petersen 2000, Rouse 2001) con longitudes que alcanzan unos 30 mm de longitud y 10–15 mm de ancho. En organismos preservados en alcohol el cuerpo es gris claro a crema, mientras que en los especímenes vivos la coloración suele ser amarillo pálido (Rietsch 1882). El cuerpo está dividido en tres regiones (Fig. 1A): a) la anterior, tórax o introverto que comprende 5 o 6 segmentos cilíndricos similares que pueden estar retraídos dentro del cuerpo; b) región media o abdominal y c) región posterior o branquial.

Integumento. La superficie corporal está más o menos recubierta por papilas, siendo mucho más numerosas cerca de la región de la boca, en comparación con la densidad observable en otras regiones corporales. Díaz-Díaz & Rozbaczylo (2017) detallaron que en *S. chilensis* la superficie dorsal de los segmentos 6-7 se encuentra densamente poblada de papilas filiformes delicadas, al igual que la superficie de los gonópodos (otrora llamados papilas genitales). Sendall & Salazar-Vallejo (2013) describieron cinco tipos de papilas en distintas partes del cuerpo (cuerpo, boca, genital, del área del escudo e interbranquial). Fiege (2019) señaló que en *S. scutata*, hay por lo menos dos tipos de papilas del integumento al observarse con microscopio electrónico de barrido.

Prostomio y peristomio. El extremo anterior es retráctil, como se observa en los miembros de las familias Flabelligeridae y Acrocirridae. La región retráctil o introverto incluye, además del prostomio y peristomio, los primeros 5–6 setígeros. El prostomio es un simple lóbulo cónico sin apéndices, sin ojos ni órganos nucales, aunque Petersen (2000) registró ojos en el prostomio en una especie de *Sternaspis* de California, así como la posible presencia de órganos nucales en *S. fossor*

(como los indicados en la figura 1B). Aunque no se hayan confirmado con estudios finos, histológicos o de microscopía láser confocal o de barrido, un par de depresiones oblicuas, someras, encima del prostomio, podrían corresponder con los órganos nucales. Sendall & Salazar-Vallejo (2013) mostraron que juveniles tempranos de *S. affinis* Stimpson, 1864 mostraban un par de ojos. El peristomio está limitado a la región bucal, y

aunque éste no presenta estructuras complejas, suele estar densamente papilado. La observación hecha en *S. spinosa* Sluiter, 1882, de un par de palpos extremadamente largos, sin surcos ciliados y con el extremo distal de los mismos ligeramente expandido se considera una confusión porque no se ha vuelto a documentar (Sendall & Salazar-Vallejo 2013).

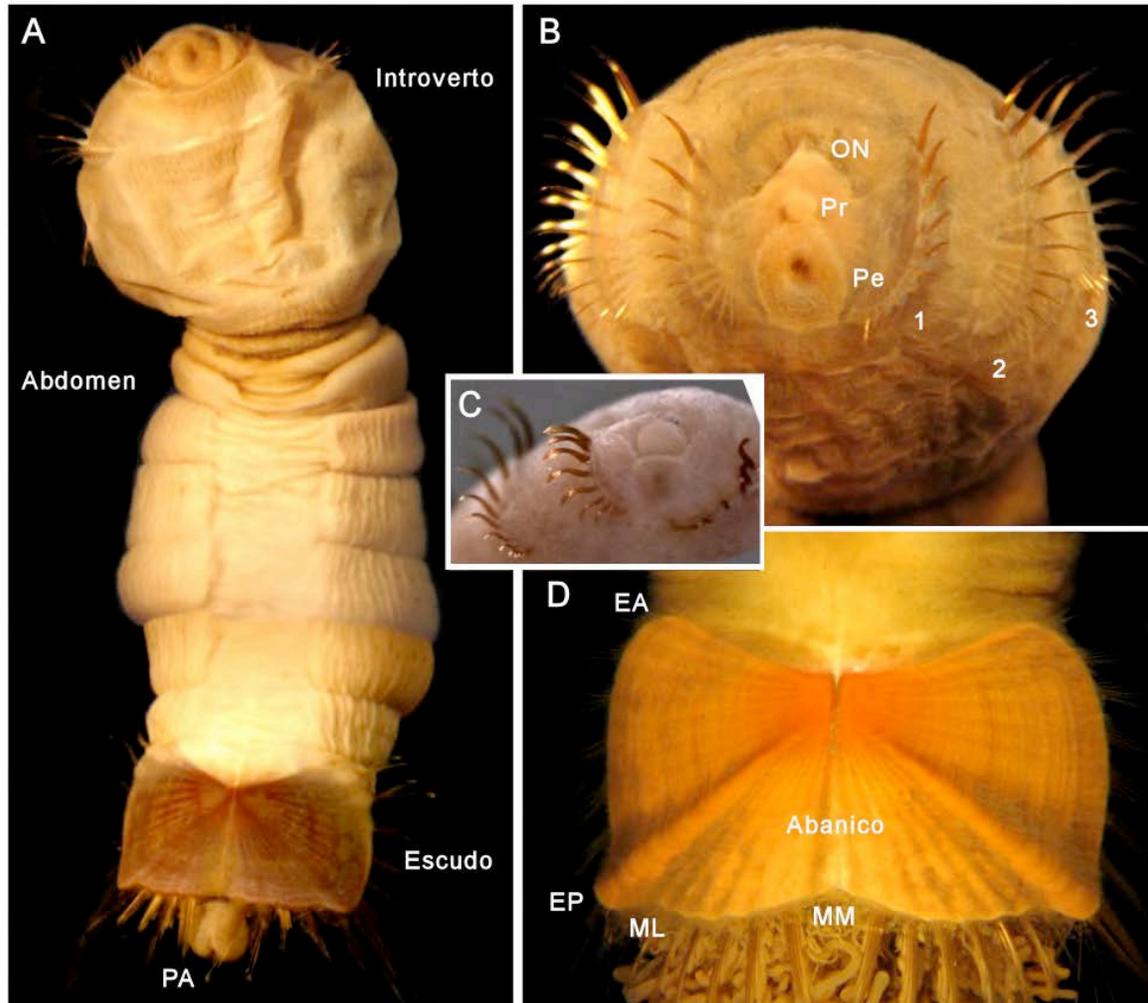


Figura 1. *Sternaspis maior* Chamberlin, 1919 (UNAM-Mazatlán). A) Vista ventral, gonópodos perdidos (PA: pedúnculo anal). B) Otro ejemplar, extremo anterior, vista frontal (1–3: setíferos, ON: órganos nucales, Pe: peristomio, Pr: prostomio). *Petersenaspis capillata* (Nonato, 1966), no tipo, C) extremo anterior, VF. *S. maior*, D) escudo, vista frontal (EA: esquina anterior, EP: esquina posterior, ML: muesca lateral, MM: muesca media; foto C: Kelly Sendall).

Metastomio. Pese a carecer de parápodos o setas, la segmentación es evidente en todas las regiones corporales debido a la presencia de surcos intersegmentarios a lo largo del cuerpo. La región anterior o introverto incluye los segmentos 1–6, la

media los segmentos 7–14, y la posterior los segmentos 15–20. Carecen de parápodos, acúlas y cirros parapodiales (dorsal o ventral). Un par de proyecciones llamadas comúnmente papilas genitales, son eversibles (de aquí en adelante las

denominaremos gonópodos), están presentes en los márgenes de los segmentos 6 y 7, y delimitan la región anterior de la media. La región anterior es retraíble, y cuando está retraída deja expuestos a los gonópodos. Los segmentos 1–3 están equipados, cada uno, con una hilera de 10–19 setas aciculares gruesas, amarillas a marrón, denominadas ganchos del introverto, que incrementan su longitud y robustez en dirección dorsal. En *Sternaspis* los ganchos son distalmente falcados y aguzados con punta entera en todo el cuerpo, incluyendo las setas marginales al escudo. Sin embargo, Rallo & Moya (1987) documentaron un hallazgo excepcional; mostraron ganchos bidentados marginales al escudo en dos ejemplares de *S. scutata*, de 15 y 28 mm de largo, recolectados en la Bahía de Vizcaya. Como la presencia de ganchos bidentados no ha sido confirmada, es necesario revisar materiales de esa región para corroborar esta variación tan interesante.

Por otro lado, en *Caulleryaspis* los ganchos son rectos y puntiagudos, como en *Sternaspis*, mientras que en *Petersenaspis* están distalmente expandidos (Fig. 1B). Los ganchos (10–19 por lado) forman un cinturón incompleto a cada lado del segmento. Durante muchos años se ignoró si las setas del introverto eran noto- o neurosetas, o ambas. Por ejemplo, para Vej dovský (1882) eran ambas, y para Petersen (2000) eran sólo neurosetas, lo que se confirmó recientemente porque las notosetas son diminutas, frágiles y sólo están presentes en juveniles (Zhadan *et al.* 2017). Los segmentos siguientes de la región anterior (4–5 o 4–6) carecen de setas (aquetos) y son más estrechos que los segmentos anteriores, formando una especie de cuello.

La región media comprende 7 setígeros (*Sternaspis* y *Caulleryaspis* Sendall & Salazar-Vallejo 2013), u 8 setígeros (*Petersenaspis*) con numerosas papilas en la superficie, en número superior a las observadas en la región anterior. El diámetro de estos segmentos se incrementa gradualmente en dirección posterior o caudal. Aunque los parápodos en los segmentos de esta región no son distinguibles, los segmentos 7–13/14 tienen, cada uno, un par de fascículos setales rudimentarios con setas capilares cortas, que están embebidas en la pared corporal y que en algunos casos apenas si emergen de la pared corporal. La superficie dorsal y ventral de esta

región se distingue porque los surcos intersegmentales no parecen extenderse alrededor de ellos, por lo que parecen lisos.

Escudo ventral. La región posterior del metastomio está marcada por la presencia del escudo ventral, que comienza entre los segmentos 13 y 14 y comprende entre 14 y 29 segmentos. El escudo suele ser de color rojizo, marrón a violeta y está dividido en dos mitades laterales, aunque la división a veces no es fácilmente distinguible por la fusión de las mitades, o por la cantidad de sedimento adherido.

En el escudo pueden reconocerse tres patrones estructurales: a) rígido con costillas y, a veces, con líneas concéntricas como en *Sternaspis* (Fig. 3B, D, E), b) rígido con costillas débilmente definidas, pero sin líneas concéntricas como en *Petersenaspis* (Fig. 2C, D, F), y c) blando a menudo con partículas de sedimento firmemente adheridas como en *Caulleryaspis* (Fig. 2B). Si bien está formado por quitina también contiene diferentes minerales entre los cuales el hierro es el principal componente (Lowenstam 1972, Bartolomaeus 1992).

Los escudos tienen varias estructuras diagnósticas (Fig. 1D), aunque la forma del escudo puede llegar a ser variable y poco confiable por lo menos en un par de especies antárticas (Drennan *et al.* 2019). Por su apariencia rectangular, se considera que tiene esquinas anteriores o posteriores, cuyo desarrollo varía entre las especies del mismo género. La superficie puede presentar costillas radiales en la región media posterior y por la forma que adquieren las dos mitades fusionadas semejan un abanico (Fig. 1C). También se pueden distinguir líneas concéntricas, o de crecimiento, a lo largo de las mitades anteriores del escudo, y es común que se presenten ambas, o pueden ocurrir unas sin las otras. El margen posterior del abanico puede tener una muesca media, o puede proyectarse más allá del nivel de las esquinas posteriores, y en el mismo margen, puede haber dos muescas laterales de profundidad variable. En los márgenes del escudo y en posición lateral y posterior, hay entre 14 y 20 lóbulos parapodiales cónicos con largas setas capilares relativamente fuertes, cubiertas por una especie de vaina pilosa o hirsuta en los fascículos laterales. En *S. chilensis* las setas hirsutas se disponen con un patrón en

forma de C invertida y la vaina pubescente es frágil (Díaz-Díaz & Rozbaczylo 2017), que en las hileras posteriores se encuentran capilares lisos muy largos, además de setas aciculares, generalmente de color ámbar, situadas en las esquinas posterolaterales del escudo, acompañada medialmente por un par de fascículos de capilares sumamente delgados y capilares no tan finos (Zhadan *et al.* 2017).

Extremo posterior. El resto del cuerpo es aqueto y está cubierto por el borde del escudo. Del extremo posterior parten numerosas branquias filiformes retráctiles. El ano es terminal y se ubica en un cono retráctil que puede considerarse como el pigidio, reportado desde los registros más antiguos y que podría tratarse realmente de una cauda o pedúnculo caudal, como el que se observa

en Sabellariidae (Sendall & Salazar-Vallejo 2013). Estas observaciones fueron confirmadas por Zhadan *et al.* (2017). Sin embargo, Fiege (2019) consideró que dicho pedúnculo no está claramente definido, aunque la discrepancia sería en que en los esternápidos es invaginable, por lo que no estaría siempre expuesto como en los sabeláridos. Cirros pigidiales ausentes.

Branquias. Las branquias tienen espacios celómicos y vasos sanguíneos rodeados por músculos y suelen ser rojo-naranja en vida. Se enrollan y desenrollan y, se presume, que de este modo impulsan la sangre. Las branquias están agrupadas en dos paquetes o placas laterales al ano. La superficie de esta región también es papilada.

Clave para todos los géneros

(Modificada de Salazar-Vallejo 2017)

- 1 Región pre-escudo con 8 segmentos 2
- Región pre-escudo con 7 segmentos; ganchos del introverto aguzados, no expandidos distalmente (Fig. 1B) 3
- 2(1) Ganchos del introverto aguzados, no expandidos; escudo cubierto por sedimento, anaranjado o rojizo; quillas anteriores conspicuas *Mauretenaspis* Fiege & Barnich, 2020¹
- Ganchos del introverto distalmente expandidos (Fig. 1C); escudo anaranjado a rojizo, con margen anterior truncado *Petersenaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013
- 3(1) Escudo ventral flexible con abundantes partículas de sedimento adheridas, raramente sin sedimento; ganchos del introverto aguzados y rectos *Caulleryaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013² Escudo amarillento a parduzco, con costillas radiales distintivas *C. villamari* Salazar-Vallejo, 2017 (P)
- Escudo ventral rígido, generalmente con costillas radiales y líneas concéntricas; ganchos del introverto puntiagudos y distalmente falcados *Sternaspis* Otto, 1821

Comentarios

- 1) Semeja al grupo de especies en *Caulleryaspis* con escudo recubierto por sedimento.
- 2) El registro de *C. fauchaldi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaja, 2013 por Méndez & Yáñez-Rivera (2015) no puede confirmarse. Es quizá una indescrita. Los juveniles de la especie, de tamaño similar a los indicados por las autoras, no tienen cobertura de sedimento en el escudo y es del mismo color que la pared corporal.

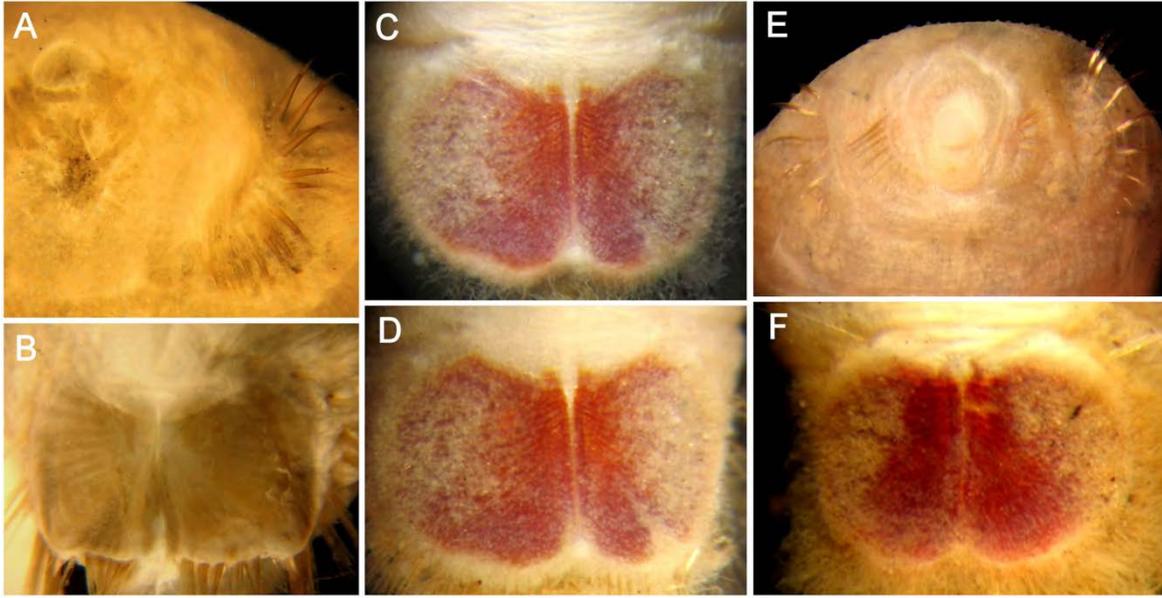


Figura 2. A) *Caulleryaspis villamari* Salazar-Vallejo, 2017, holotipo (USNM), extremo anterior, vista frontal. B) Mismo, escudo, vista frontal. C) *Petersenaspis capillata* (Nonato, 1966), no tipos (USNM), escudo, vista frontal. D) Otro ejemplar, escudo, vista frontal. E) *P. deani* Salazar-Vallejo, 2017, holotipo (USNM), extremo anterior, vista frontal. E) Mismo, escudo, vista frontal.

Clave para especies de *Petersenaspis* Sendall & Salazar-Vallejo, 2013

(modificada de Salazar-Vallejo 2017)

- 1 Escudo con esquinas anteriores aguzadas; margen posterior con muescas laterales someras (Fig. 2C, D); primeros tres setíferos con unos 10 neuroganchos por lado *P. capillata* (Nonato, 1966) Gran Caribe
- Escudo con esquinas anteriores redondeadas; margen posterior sin muescas laterales (Fig. 2F); primeros tres setíferos con 14–16 neuroganchos por lado (Fig. 2E) (cuerpo 7 mm de largo) *P. deani* Salazar-Vallejo, 2017 Pacífico Oriental Tropical

Clave para especies de *Sternaspis* Otto, 1821

(Modificada de Salazar-Vallejo 2017)

- 1 Abanico del escudo con muesca media notoria (Fig. 1C); escudo con costillas radiales notorias, líneas concéntricas apenas visibles; abanico del escudo tan ancho como el margen anterior, o más ancho; margen posterior truncado a ligeramente proyectado, muescas laterales reducidas *S. maior* Chamberlin, 1919 Pacífico Oriental Tropical
 - Abanico del escudo sin muesca media notoria, margen crenulado (proyecciones cortas); escudo con costillas y líneas concéntricas; esquinas posteriores indistintas **2**
- 2(1)** Introverto con 10–12 neuroganchos por parápodo **3**
 - Introverto con 15–22 neuroganchos dorados por parápodo (Fig. 3C); esquina anterior redondeada a ligeramente aguzada; márgenes laterales rectos o ligeramente curvos (Fig. 3D) *S. londognoi* Salazar-Vallejo, 2017 Gran Caribe

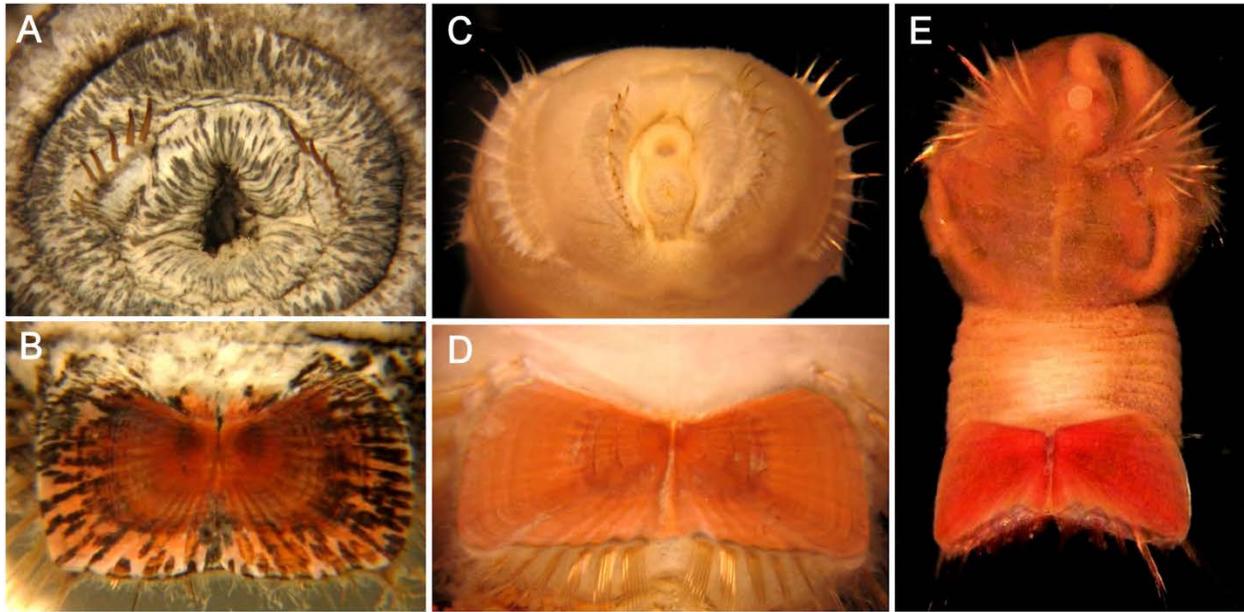


Figura 3. A) *Sternaspis lindae* Salazar-Vallejo, 2017, holotipo (USNM), extremo anterior, vista frontal. B) Mismo, escudo, vista frontal. C) *S. londognoi* Salazar-Vallejo, 2017, holotipo (USNM), extremo anterior, vista frontal. D) Mismo, escudo, vista frontal. E) *S. uschakovi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaya, 2013, no tipo (UNAM-Mazatlán), vista ventral.

- 3(2)** Abanico no proyectado posteriormente; margen posterior crenulado; márgenes laterales rectos o ligeramente curvos (Fig. 3B); introverto con 12 neuroganchos pardos por parápodo (Fig. 3A) *S. lindae* Salazar-Vallejo, 2017 Pacífico Oriental Tropical
 – Abanico proyectado posteriormente (Fig. 3E); margen posterior denticulado; márgenes laterales curvos; introverto con 9–11 ganchos dorados por parápodo
 *S. uschakovi* Salazar-Vallejo & Buzhinskaya, 2013¹ Pacífico Oriental Tropical

Comentarios

- 1) Algunos registros previos de *S. fossor* Stimpson, 1853, descrita para el Atlántico noroccidental, para el POT (Fauchald 1972: 238, Méndez 2007: 613), corresponden con esta especie.

Estudios futuros

La supuesta afinidad entre los flabeligéridos, los fauveliósidos y los esternáspidos hizo que uno de los coautores (Sergio) emprendiese el estudio de las especies de estas tres familias. Como podría anticiparse, el estudio comparativo de los materiales disponibles permitió reconocer patrones morfológicos distintos y que había muchas especies indescritas, mismas que fueron ya descritas en una serie de publicaciones (Salazar-Vallejo 2014a, 2014b, 2017, Salazar-Vallejo y Buzhinskaja 2013, Sendall y Salazar-Vallejo 2013, Wu *et al.* 2015, Zhadan *et al.* 2017). Con dichos resultados podría parecer que todo está hecho, o que no falta nada por hacer, pero no es así. Como ya se mencionó, dos estudios sobre afinidades moleculares sobre los esternáspidos

permitieron detallar que había homogeneidad a lo largo de grandes distancias, así que el escudo no siempre es confiable, especialmente en las especies de aguas profundas, y que, al mismo tiempo, había una serie de formas indescritas o crípticas, que se revelaban por distancias genéticas de varios genes (Kobayashi *et al.* 2018, Brennan *et al.* 2019). En consecuencia, nuestra recomendación es que se complementen los estudios morfológicos con análisis de afinidades moleculares con, por lo menos, la secuencia del COI.

También enfatizamos que desconocemos los patrones reproductivos, el desarrollo temprano de las larvas, y los procesos de alimentación de la mayoría de las especies de esternáspidos. Nos faltan también esfuerzos para resolver estos enigmas.

Agradecimientos

Sergio agradece 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, así como de Linda Ward y Katherine Ahlfeld del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), de Nataliya Budaeva y Andrey Gebruk del Instituto Shirshov de Oceanología (SIORAS), y de Anna Zhadan de la Universidad Lomonosov, todos de Moscú, así como de Galina Buzhinskaja (ZIRAS), de San Petersburgo, que fueron fundamentales para la realización de los estudios que derivaron en este capítulo. La lectura cuidadosa por María Ana Tovar-Hernández, María Emilia Diez, y Verónica Rodríguez-Villanueva, mejoraron mucho la claridad de la información de este capítulo. La segunda edición fue mejorada por la amable revisión de las Dras. Beatriz Yáñez, María Ana Tovar, María Emilia Deiz y Nuri Méndez.

Referencias

- Bartolomaeus T 1992 On the ultrastructure of the cuticle, the epidermis and the gills of *Sternaspis scutata* (Annelida). *Microf Mar* 7:237–252.
- Chamberlin RA 1919 The Annelida Polychaeta. *Mem Mus Comp Zool, Harvard* 48:1–514, 80 Láms.
- Day JH 1967. A monograph of Polychaeta of Southern Africa. Pt. 1 Errantia. Pt. 2. Sedentaria. *Trust Brit Mus Nat Hist Pub*, 656. Londres. 878 pp.
- Díaz-Díaz O & Rozbaczylo N 2017 *Sternaspis chilensis* n. sp., a new species from austral Chilean channels and fjords (Annelida, Sternaspidae). *Zootaxa*, 4254:269–276.
- Drennan R, Wiklund H, Rouse GW, Georgieva MN, Wu X, Kobayashi G, Yoshino K & Glover AG 2019 Taxonomy and phylogeny of mud owls (Annelida: Sternaspidae), including a new synonymy and new records from the Southern Ocean, North East Atlantic Ocean and Pacific Ocean: challenges in morphological delimitation. *Mar Biodiv* 00:00–00.
- 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* 28:1–188.
- 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 2019 Sternaspidae Carus, 1863, *In*: Purschke G, Böggemann M & Westheide W (Eds), *Handbook of Zoology: Annelida*, 1. Annelida Basal Groups and Pleistoannelida, Sedentaria. DeGruyter, Berlin, pp 440–457.
- Fiege D & Barnich R. 2020. A new genus and species of Sternaspidae (Annelida: Polychaeta) from the deep eastern Atlantic. *Eur J Tax* 699:1–13.
- Hartman O 1963 *Submarine Canyons of Southern California*, 3. Systematics: Polychaetes. *Allan Hancock Pac Exped* 27(3):1–93.
- Hutchings PA 2000 Family Sternaspidae. *In* Beesley PL, GJB Roos & CJ Glasby (eds), *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publishing, Melbourne, pp 224–226.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Ann Rev Mar Sci* 2015:497–520.
- Kobayashi G, Mukai R, Alalykina I, Miura T & Kojima S 2018 Phylogeography of benthic invertebrates in deep waters: A case study of *Sternaspis* cf. *williamsae* (Annelida: Sternaspidae) from the northwestern Pacific Ocean. *Deep Sea Res II* 154:159–166.
- Lowenstam HA 1972 Phosphatic hard tissues of marine invertebrates: Their nature and mechanical function, and some fossil implications. *Chem Geol* 9:153–166.
- Méndez N 2007 Relationships between deep-water polychaete fauna and environmental factors in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Scientia Mar* 71:605–622.
- Méndez N & Yáñez-Rivera B 2015 Distribution and morphometry of the deep-sea sternaspids *Sternaspis maior*, *Sternaspis uschakovi*, and *Caulleryaspis fauchaldi* (Polychaeta), in Mexican Pacific waters. *Bull Mar Sci* 91:457–467.
- Montiel A, Ríos C, Mutschke E & Rozbaczylo N 2004 Poliquetos de fiordos y canales adyacentes al Campo de Hielo Patagónico Sur, Chile (Annelida: Polychaeta). *Cienc Tecnol Mar* 27:49–67.
- Nonato EF 1966 *Sternaspis capillata* sp. n. (Annelida, Polychaeta). *Bol Inst Oceanogr Univ São Paulo* 15(1):79–83.
- Otto AG 1821 *Animalium maritimum non dum editorum genera duo*. *Verh Kaiser Leopold- Carol Akad Natur* 10:618–634.
- Petersen ME 2000 Family Sternaspidae Carus 1863. *In* Blake JA, B Hilbig & PV Scott (eds) *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel. Vol. 4. Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, California*, pp. 311–336.
- Rallo A & Moya J 1987 Contribución al conocimiento de la anatomía externa de *Sternaspis scutata* (Renier, 1807) (Annelida: Polychaeta), estudiada por microscopía electrónica de barrido. *Actas VIII Biental R Soc Esp Hist Nat, Pamplona*, 21–24 Sep. 1987:45–50.

- Ranzani C 1817 Beschreibung einer neuen Gattung *Thalassema*. Opus Scient 2:112–116, Lám. 4.
- Rietsch M 1882 Étude sur le *Sternaspis scutata*. Ann Sci Nat, Sixième Série Zool 13:1–84.
- Rouse GW 2001 *Sternaspis* Otto, 1821 In: Rouse GW & Pleijel F Polychaetes. Oxford University Press, Oxford, pp 229–231.
- Rozbaczylo N, Moreno RA, Díaz-Díaz O & Martínez S 2006a Poliquetos bentónicos submareales de fondos blandos de la región de Aysén, Chile: Clado Terebellida (Annelida, Polychaeta). Cienc Tecnol Mar 29:71–90.
- Rozbaczylo N, Moreno RA & Montes MJ 2006b Poliquetos bentónicos submareales de fondos blandos desde el seno Reloncaví hasta boca del Guafo, Chile (Annelida, Polychaeta). Cienc Tecnol Mar 29:95–106.
- Salazar-Vallejo SI 2014a *Sternaspis piotrowskiae* sp. nov. (Polychaeta: Sternaspidae) from the Philippine Islands In: Williams GC & TM Gosliner (eds) The Coral Triangle: The 2011 Hearst Philippine Biodiversity Expedition. California Academy of Sciences, San Francisco, pp. 165–169.
- Salazar-Vallejo SI 2014b Three new polar species of *Sternaspis* Otto, 1821 (Polychaeta: Sternaspidae). Zootaxa 3861:333–344.
- Salazar-Vallejo SI 2017 Six new tropical sternaspid species (Annelida, Sternaspidae) with keys to identify genera and species. Zool Stud 56(32):1–16.
- Salazar-Vallejo SI & G Buzhinskaja 2013 Six new deep-water sternaspid species (Annelida, Sternaspidae) from the Pacific Ocean. ZooKeys 348:1–27.
- Sendall K & SI Salazar-Vallejo 2013 Revision of *Sternaspis* Otto, 1821 (Polychaeta, Sternaspidae). ZooKeys 286:1–74.
- Sluiter CP 1882 Ueber einen indischen *Sternaspis* und seine Verwandtschaft zu den Echiuren. Natuurk Tijdschr Ned-Indie 41:235–287.
- Townsend M, Worsfold TM, Smith PRJ, Martina LJ, McNeill CL & Kendall MA 2006 Occurrence of *Sternaspis scutata* (Polychaeta: Sternaspidae) in the English Channel. Cah Biol Mar 47:281–285.
- Treadwell AL 1914 Polychaetous annelids of the Pacific coast in the collection of the Zoological Museum of the University of California. Univ Calif Publ Zool 13:175–234.
- Vejdovský F 1882 Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternaspis*. Denks Kaiserl Akad Wiss, Math-naturwiss Classe 43:33–90.
- Wu X, Salazar-Vallejo SI & Xu K 2015 Two new species of *Sternaspis* Otto, 1821 (Polychaeta: Sternaspidae) from China seas. Zootaxa 4052:373–382.
- Zhadan AE, Tzetlin AB & Salazar-Vallejo SI 2017 Sternaspidae (Annelida, Sedentaria) from Vietnam with description of three new species and clarification of some morphological features. Zootaxa 4226:75–92.

58. Syllidae Grube, 1850

Gerardo Góngora-Garza

Laboratorio de Biosistemática, Facultad de Ciencias Biológicas,
Universidad Autónoma de Nuevo León
gerardogongora@gmail.com

Introducción

La familia Syllidae es una de las más diversas y abundantes dentro de los anélidos marinos. Se encuentran en todas las latitudes y son dominantes en muchas comunidades bénticas, principalmente en sustratos duros y en zonas cubiertas de macroalgas, tanto en número de especies como en número de individuos (Franke 1999). Se han reportado en todos los mares y viven en una gran variedad de hábitats, desde la zona intermareal, donde son muy abundantes, hasta las profundidades donde son escasos (al menos en apariencia), colonizando sustratos suaves y duros muy variados, como arenas, rocas, corales vivos y muertos, pastos marinos y entre raíces de mangles. Otros viven asociados a colonias de hidrozoarios y briozoarios, como simbioses con esponjas, corales e incluso con otros poliquetos. Algunos son parasitados por otros poliquetos de la familia Oeonidae, por ejemplo, *Labrostratus parasiticus* Saint-Joseph, 1888, en *Sphaerosyllis pirifera* Claparède, 1868, y *Labrostratus luteus* Uebelacker, 1978, en *Haplosyllis spongicola* (Grube, 1855) que viven en la cavidad celómica, aunque la mayoría de las relaciones son más cercanas al comensalismo o mutualismo más que al parasitismo (Martín & Britayev 2018).

La familia se distingue por un carácter autapomórfico, presenta una estructura compacta, dura y muy llamativa denominada proventrículo, que forma parte del aparato digestivo y se encuentra localizado en la parte anterior, justo por detrás de la faringe; al parecer funciona como una bomba que succiona durante la alimentación (Fauchald & Jumars 1979), en algunas especies carnívoras se cree que usan el diente faríngeo para romper y penetrar la pared corporal de sus víctimas para luego succionar los jugos mediante el proventrículo. Algunos estudios recientes

demuestran que el proventrículo funciona, en parte, como un órgano endócrino que regula los procesos de reproducción y regeneración (Weidhase *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2018).

Se reproducen principalmente por dos formas: a) Epigamia, que corresponde a la transformación completa del organismo para formar al individuo reproductor (*Odontosyllis heterodonta* Góngora-Garza & De León-González, 1993), y b) Esquizogamia, en la cual el organismo solo modifica la parte posterior del mismo, para después desprenderse de esa porción y formar un individuo reproductor independiente llamado estolón, dentro de éste último tipo encontramos dos variantes: 1) Escisiparidad que es la formación de un solo estolón (*Syllis prolifera* Krohn, 1852) o un grupo formando un racimo (*Trypanedenta gemmipara* Johnson, 1901) y 2) Gemmiparidad, que es la formación de una cadena de estolones, uno tras otro, y se va desprendiendo el más posterior que es el primero que alcanza la madurez como en *Myrianida pachycera* (Augener, 1913). Por lo general, después de reproducirse, los organismos mueren, aunque se han visto algunas excepciones (*Streptosyllis websteri* Southern, 1914). Existen otros tipos de reproducción, aunque no son los más comunes. Por reproducción asexual, los adultos se seccionan en muchos segmentos cortos y cada uno de ellos empieza a regenerarse y formar organismos independientes (como por ejemplo *Procerastea halleziana* Malaquin, 1893); el otro tipo es el viviparismo (*Parexogone meridionalis* Cognetti, 1955, *Dentatisyllis mangalis* Russell, 1995 y otros más) en cuyo caso los organismos adultos gestan en la cavidad del celoma uno o dos embriones y los expulsan como juveniles.

Sistemática

El primer registro que se tiene de un sílido fue hecho por O.F. Müller en 1771 cuando describió

Nereis armillaris, especie que posteriormente se incluyó en el género *Syllis* Savigny in Lamarck, 1818 (San Martín, 2003). Grube (1850) fue el primer investigador en reconocer a los sílidos como una familia distinta. Actualmente se reconocen cinco subfamilias: Anoplosyllinae, Aguado & San Martín, 2009, Autolytinae Langerhans, 1879, Eusyllinae, Malaquin, 1893, Exogoninae Langerhans, 1879 y Syllinae, Grube, 1850.

A todas las subfamilias se les atribuye un origen monofilético, no obstante hay muchos géneros considerados como *Incertae Sedis* (*Acritagasyllis* Lucas et al., 2010, *Amblyosyllis* Grube 1857, *Anguillosyllis* Day 1963, *Basidiosyllis* San Martín, López & Aguado 2009, *Bollandiella* Glasby & Krell 2009, *Brachysyllis* Imajima & Hartman, 1964, *Brevicirrosyllis* San Martín, López & Aguado, 2009, *Clavisyllis* Knox 1957, *Dioplosyllis* Gidholm 1962, *Guillermogonita* Böggemann 2009, *Haplosyllides* Augener 1924, *Lamellisyllis* Day 1960, *Miscellania* Martín, Alós & Sardá 1990, *Murrindisyllis* San Martín, Aguado & Murray 2007, *Neopetitia* San Martín 2003, *Nooralia* San Martín 2002, *Palposyllis* Hartmann-Schröder 1977, *Paraehlersia* San Martín, 2003, *Perkinsyllis* San Martín, López & Aguado, 2009, *Psammosyllis* Westheide 1990, *Streptodonta* San Martín & Hutchings 2006, *Westheidesyllis* San Martín, López & Aguado 2009). San Martín (2003) considera que los Exogoninos podrían no formar un grupo monofilético, ya que dos grandes grupos se reproducen de manera distinta, el primer grupo incubaba los huevos en la parte ventral, mientras que el segundo lo hace en la parte dorsal del cuerpo. Aguado & San Martín, 2009, comentan que la familia Syllidae es tan compleja que quizás debería considerarse como una superfamilia dividida en varias familias, aunque prefieren mantener la división a subfamilias mientras se encuentra nueva evidencia evolutiva que soporte esa nueva propuesta taxonómica. Hartman (1965) propuso la subfamilia Eurysyllinae para incluir los géneros *Eurysyllis* Ehlers, 1864 y *Plakosyllis* Hartmann-Schröder 1956, pero la mayoría de los autores no siguieron esta propuesta y consideran a éstos géneros dentro de la subfamilia Syllinae. Glasby (1993) incluye a las familias *Calamyzidae* y *Levidoriidae* como parte de la familia Syllidae, sin embargo, Aguado *et al.* (2013) en su análisis de los grupos Nautiliniellidae and Calamyzidae concluyen que deben ser incluidos en

Chrysopetalidae. Esta familia comprende alrededor de 76 géneros y poco más de 700 especies.

Morfología

Los sílidos son organismos pequeños, generalmente de pocos milímetros de longitud, aunque algunas especies de *Trypanosyllis* Claparède, 1864 y *Syllis* pueden alcanzar hasta 90 mm, mientras que *Megasyllis corruscans* (Haswell, 1885) puede llegar a los 140 mm de longitud. El sílido de mayor tamaño registrado hasta el momento es *Trypanosyllis sanchezi* Álvarez-Campos, Taboada, San Martín, Leiva & Riesgo, 2018 cuyo holotipo es un organismo incompleto que midió 196 mm, por lo que podemos concluir que ejemplares de ésta especie pueden ser mayores.

Aunque la distinción entre las regiones es gradual, podemos dividir el cuerpo de los sílidos en tres partes: Región anterior, que consta del prostomio, peristomio y los primeros segmentos setíferos hasta la zona donde se encuentra el proventrículo. Región media, que corresponde a unos pocos segmentos setíferos después del proventrículo hasta cerca de la parte final del cuerpo, y por último la región posterior que consta de unos pocos segmentos muy cercanos al pigidio y el pigidio mismo. En general, la forma del cuerpo sigue un patrón más o menos definido, el prostomio, el peristomio y los primeros segmentos setíferos delgados, poco a poco ensanchándose hacia la zona del proventrículo y continuando hacia la zona media del cuerpo hasta alcanzar una anchura máxima, después adelgazándose de manera progresiva hacia la parte posterior y terminando de manera abrupta en unos pocos segmentos muy cortos y el pigidio. Para los organismos más pequeños, la zona más ancha del cuerpo se encuentra alrededor del proventrículo. En algunos Autolytinos la anchura del cuerpo parece ser más o menos la misma a todo lo largo del cuerpo, con los adelgazamientos obvios en la parte anterior y el pigidio.

Para la correcta identificación de los sílidos tomemos en consideración los siguientes rasgos morfológicos:

Cuerpo. Lo primero que hay que notar en la identificación de los sílidos es su cuerpo, que puede ser de varias formas, los hay subcilíndricos

con la parte ventral aplanada (*Exogone* Örsted, 1845, *Opisthodonta* Langerhans, 1879), aplanados dorsoventralmente (*Trypanosyllis*, *Xenosyllis* Marion & Bobretzky, 1875) o con una combinación de ambas formas, en la parte anterior subcilíndricos y en la parte media-posterior y posterior aplanados dorsoventralmente (*Syllis castroviejo* Capa, San Martín & López, 2001, *Syllis adamantea* Treadwell, 1914). La superficie dorsal del organismo puede ser lisa (*Myrianida*, *Amblyosyllis*, *Brania*), papilada (*Sphaerosyllis* sp, *Opisthosyllis leslieharrisae* Aguado, San Martín & Nigren 2005), con gránulos sub-epidérmicos (*Syllis castroviejo* Capa, San Martín & López, 2001) o verrugas (*Opisthosyllis* sp), pueden tener una serie de tubérculos acomodados en filas longitudinales (*Eurysyllis*) o estrías longitudinales (*Xenosyllis*). También debemos tomar en cuenta el número de segmentos setíferos, así como la longitud y la anchura del cuerpo, ésta última medida en la región del proventrículo, con y sin los parapodios. Estos rasgos hay que tomarlos con precaución ya que la reproducción de algunos sílidos es por esquizogamia, por lo que organismos que acaban de desprenderse del estolón serán mas cortos y tendrán menos segmentos setíferos que aquellos individuos que no se están reproduciendo o aquellos que aún tienen el estolón en formación. Sin embargo, para evitar confusiones en la definición de especies "grandes" o "pequeñas" podemos dividir a los organismos en pequeños (menores a 5 mm), medianos (entre 5 y 15 mm) grandes (entre 15 y 30 mm) y muy grandes (mayores a 30 mm), ya que podemos tener organismos de unos pocos milímetros hasta 80-90 mm o incluso llegar a los 140 mm como en *Megasyllis corruscans* (Haswell, 1885). La longitud se mide desde la punta de los palpos hasta la punta del pigidio, sin considerar la longitud de antenas, cirros peristomiales y cirros anales.

Pigmentación. El patrón de pigmentación es importante, aunque hay que ser muy cuidadosos con éste rasgo ya que muchos especímenes pueden perderlo después de la fijación y podríamos confundirlos con especies sin pigmento. Encontramos sílidos coloreados de rojo, rosa, morado, naranja y negro. Generalmente la

parte dorsal anterior es en la que se presenta el pigmento, que va disminuyendo gradualmente hacia la región media e incluso se pierde con frecuencia en la parte posterior del cuerpo. Los dibujos son variados, algunas especies presentan figuras en forma de ocho transversalmente (*Syllis alosae* San Martín, 1992), otras presentan bandas sencillas (*Proceraea filiformis* Hartman-Schröder, 1989) o dobles en cada segmento (*Syllis gracilis* Grube, 1840), mientras que otras especies presentan la región anterior fuertemente pigmentada (*Syllis schulzi* Hartman-Schröder, 1960). En el género *Amblyosyllis* encontramos una gran variedad en el patrón de coloración, los hay con líneas transversales oscuras, líneas longitudinales claras u oscuras, manchas en forma de trapecio, en forma de rombo, algunos con los cirros coloreados de morado (*Amblyosyllis plectorhyncha* Marenzeller, 1874). La manera más sencilla de observar el patrón de pigmentación es revisando organismos vivos, pero esto no siempre es posible, sobre todo si nuestros métodos de muestreo incluyen el anestesiado y fijación de los especímenes en el lugar mismo de la recolección.

Parte anterior. El prostomio puede ser de varias formas, los hay ovales, sub-cuadrangulares, sub-rectangulares o con una escotadura posterior. Los palpos pueden o no ser fusionados, cuando están fusionados a veces en la base, en la mitad de su longitud o por completo dejando una escotadura distal. Los ojos son generalmente 4, aunque a veces carecen de ellos (*Syllis anocolata* Hartman-Schröder, 1962), pueden ser lenticulados o no. A veces se presentan también un par de manchas oculares situadas en el margen anterior del prostomio.

Órganos nucleales. La presencia o ausencia de órganos nucleales es útil para la separación de géneros y especies. Al parecer funcionan como órganos sensoriales. En algunos géneros (*Amblyosyllis*, *Myrianida*) están bien desarrollados, tienen forma de lengüeta y se extienden por el dorso de los primeros segmentos. Para el resto se presentan como pequeños surcos o parches en la parte posterior del prostomio, a veces quedando cubiertos por el pliegue anterior del peristomio.

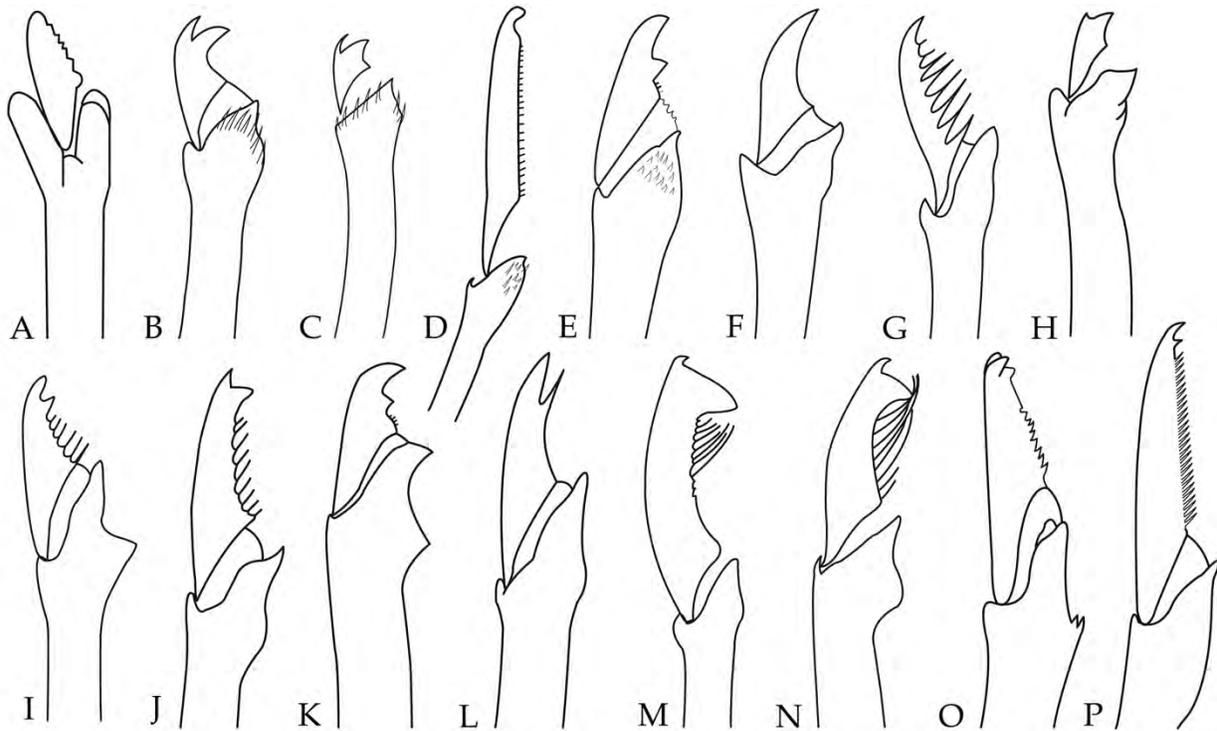


Figura 1. Algunos falcíferos de lámina corta. **A)** *Streptospinigera heterosetosa*, **B)** *Myrianida multidentata*, **C)** *M. arborea*, **D)** *Eusyllis kupfferi*, **E)** *Odontosyllis luminosa*, **F)** *Prosphaerosyllis sotoi*, **G)** *Sphaerosyllis tetralobata*, **H)** *Exogone longicirris*, **I)** *Syllis bifurcata*, **J)** *S. barbata*, **K)** *S. setoensis*, **L)** *S. fasciata*, **M)** *S. magnipectinis*, **N)** *S. ortizi*, **O)** *Dioplosyllis octodentata*, **P)** *Amblyosyllis rhombeata*. Redibujadas de: Kudenov 1983, A); Westheide 1974, B-C), H); San Martín 1990, D-E); Salcedo *et al.* 2016, F-G); Hartmann-Schröder 1980, I); San Martín 1992, J) y N); Imajima 1966, K); Licher 1999, L-M); Perkins 1981, O); Aguado *et al.* 2019, P).

En raras ocasiones se presenta un engrosamiento dorsal que se extiende hasta el primer segmento, formado por pliegues en forma de peine o lamelas (*Nuchalosyllis lamellicornis* Rullier & Amoureux, 1979)

Caperuza occipital. En algunas especies se presenta una prolongación del peristomio que cubre parcialmente el prostomio formando una caperuza occipital. Puede formar un pliegue muy pequeño (*Syllis cf. prolifera*) o cubrir parcial o casi totalmente el prostomio (*Odontosyllis*, *Opisthosyllis*).

Apéndices corporales. Los apéndices corporales son de varios tipos: antenas, cirros peristomiales o tentaculares, cirros dorsales, cirros ventrales y cirros anales. Pueden ser lisos, articulados, o irregularmente lisos o articulados. Las antenas, generalmente son tres, una media y dos laterales, cuya importancia estriba en el tamaño y la relación entre ellas, así como la zona de inserción

en el prostomio. Uno o dos pares de cirros tentaculares o peristomiales, la longitud y la proporción entre ellos y con respecto a las antenas tiene su valor taxonómico también. Los cirros dorsales pueden ser cortos o largos, medidos con respecto a la anchura del cuerpo, y pueden alternar en tamaño y grosor. Los cirros anales pueden ser cortos o largos y a veces se presenta un tercer cirro de posición ventral y liso. Su importancia taxonómica es relativa.

Setas. Las setas son de varios tipos: Falcíferos con la lámina corta (Fig. 1A-P), falcíferos de lámina larga (Fig. 2A-D), pseudoespiníferos (falcíferos con la lámina muy larga semejantes a los verdaderos espiníferos que se encuentran en otras familias de poliquetos como en Nereididae) (Fig. 2E-K), setas simples de posición dorsal y ventral (Fig. 3A-F), falcíferos modificados que se han convertido en setas pseudosimples por dos vías principales, por la fusión del mango y el artejo (Fig. 4A-H) o por la pérdida del artejo y el

engrosamiento del mango (Fig. 4I-J). Existe un tipo de setas compuestas llamadas úngulas (del latín *Ungis* que significa uña o garra, su diminutivo *ungula* y el plural *ungulae*) características del género *Branchiosyllis*, que se

forman por la rotación de 90° de la lámina o el artejo con respecto al mango de la seta (Fig. 4K-L). Los falcíferos pueden ser unidentados (Fig. 1F-G), sub-bidentados o bidentados (Fig. 1I-N) y en algunas raras ocasiones tridentados (Fig. 1 O).

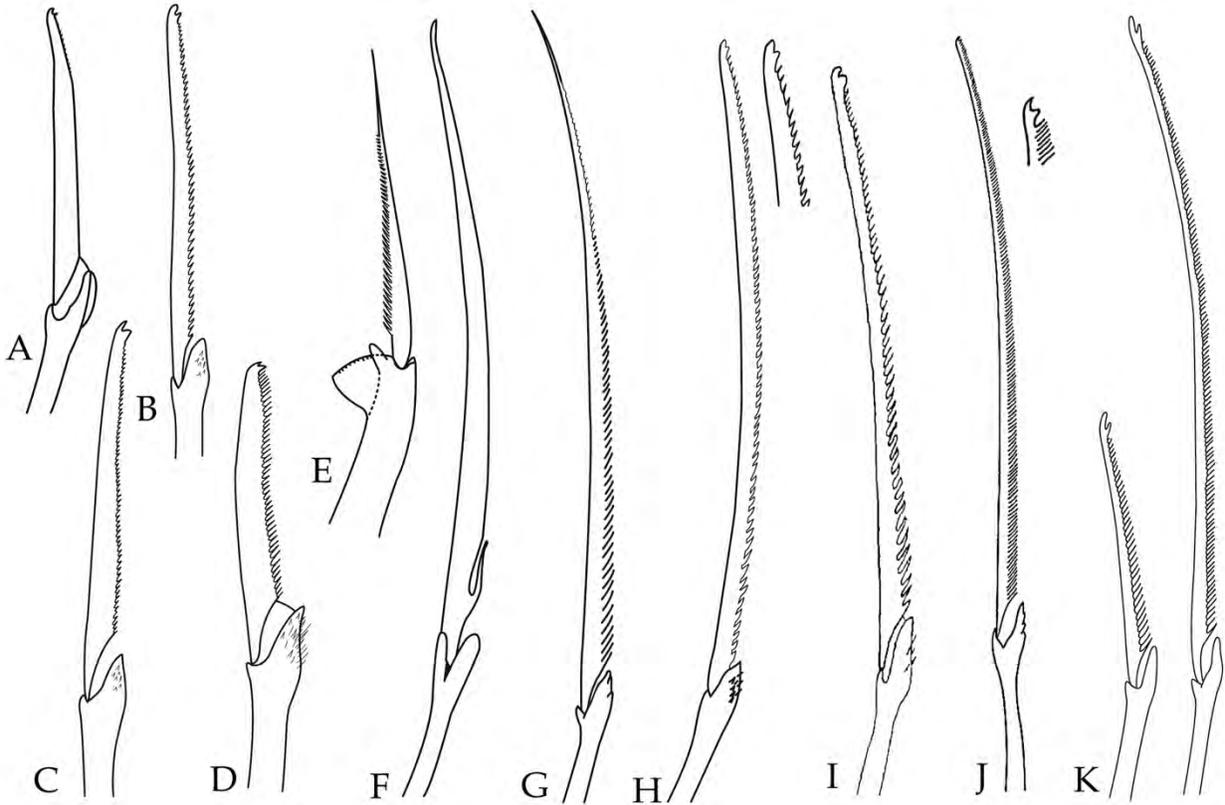


Figura 2. Algunos tipos de falcíferos de lámina larga y pseudoespínigeros. **A)** *Syllides gomezi*, **B)** *Syllis beneliahue*, **C)** *S. tegulum*, **D)** *Branchiosyllis lorenae*, **E)** *Exogone arenosa*, **F)** *Streptodonta heterosetosa*, **G)** *S. broomensis*, **H)** *S. magna*, **I)** *S. maryae*, **J)** *S. hyperioni*, **K)** *S. caeca*. Redibujados de: San Martín 1990, A); Licher 1999, B-C); San Martín & Boone 1999, D); Perkins 1981, E); Kudenov 1983, F); Licher 1999, G) y K); Westheide 1974, H); San Martín 1992, I); Dorsey & Philips 1987, J).

La dentición es de importancia para la separación específica; en el caso de los sub-bidentados y bidentados el tamaño de cada uno de los dientes y la relación entre ellos es importante también. La gradación en el tamaño entre las setas dorsales y ventrales también se toma en cuenta, generalmente las láminas de los falcíferos más dorsales son más largas que las de los falcíferos más ventrales; En la parte final de la región media del cuerpo y, mas a menudo, en la región posterior a veces se encuentran dos setas

simples, una dorsal y otra ventral (Fig. 3A-F), la seta simple ventral es muy parecida a la forma de los falcíferos más posteriores.

Acículas. Las acículas (Fig. 5A-R) varían en número, forma y grosor a lo largo del cuerpo. En la región anterior hay varias acículas, mientras que en la media puede haber una o varias, y en la posterior una sola. En *Syllis*, las acículas posteriores son relevantes para diferenciar especies.

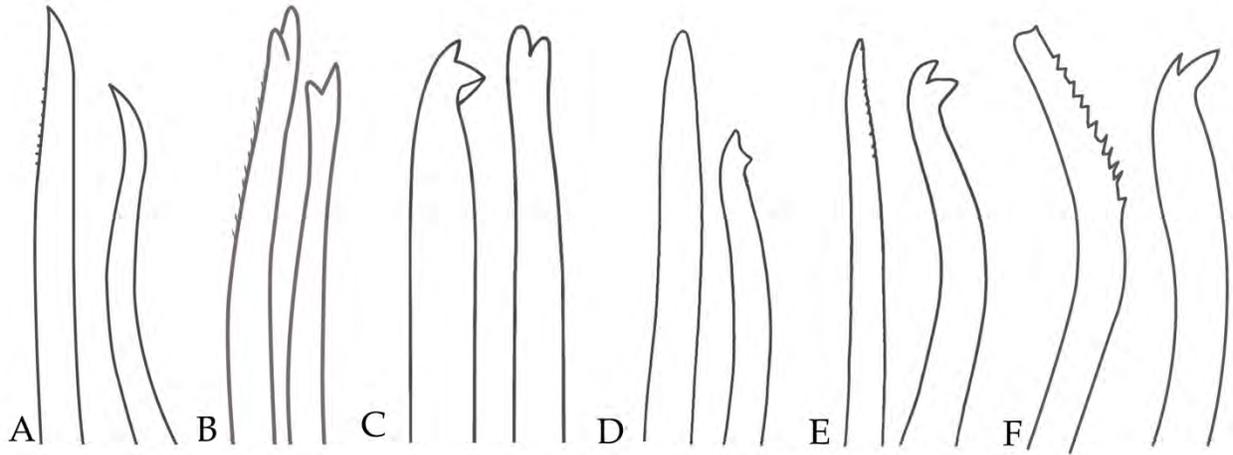


Figura 3. Algunos tipos de setas simples dorsal (Izquierda) y ventral (Derecha). **A)** *Salvatoria swedmarki*, **B)** *S. mediodentata*, **C)** *Syllis glarearia*, **D)** *S. curticirris*, **E)** *S. cruzi*, **F)** *Paraehlersia ferrugina*. Redibujadas de: Gidholm, 1962 A); Westheide, 1974 B-C); Licher, 1999 D-E); San Martín, 2003 F).

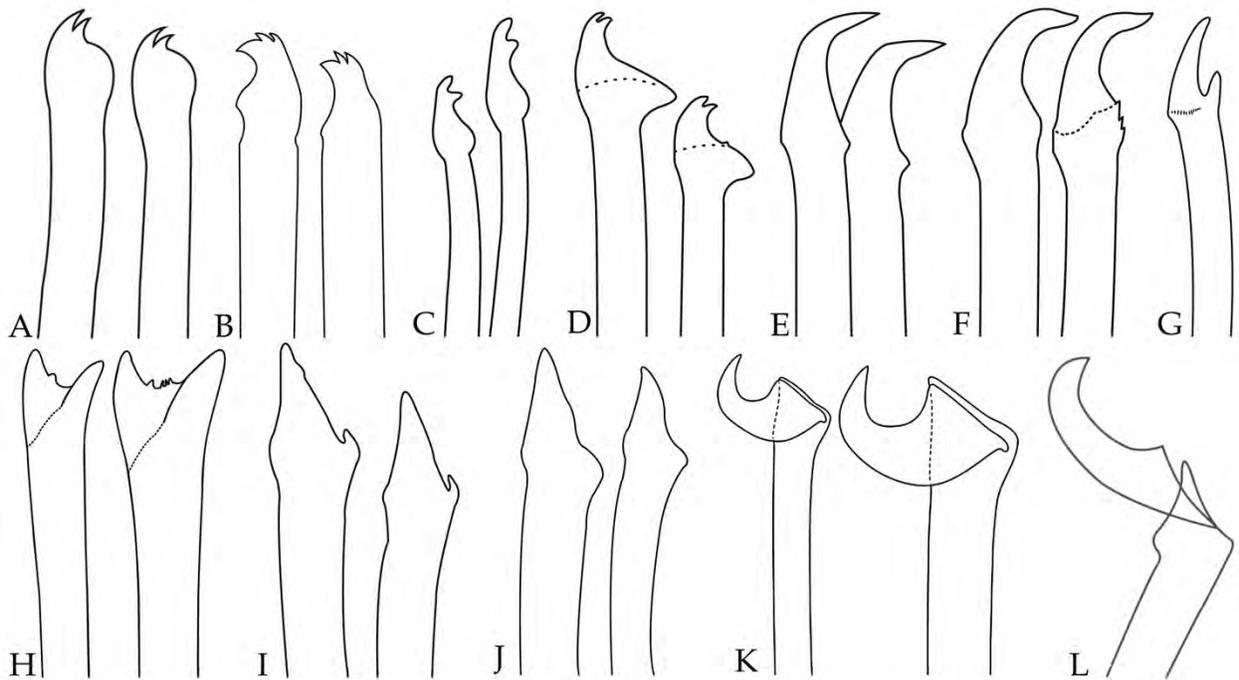


Figura 4. Algunas setas pseudosimples y úngulas. **A)** *Levidorum hartmanae*, **B)** *Haplosyllides floridana*, **C)** *Haplosyllis agelas*, **D)** *H. chaetafusorata*, **E)** *Alcyonosyllis exiliformis*, **F)** *Trypanosyllis inglei*, **G)** *Trypanobia depressa*, **H)** *Syllisca gracilis*, **I)** *Syllis ferrani*, **J)** *Parasphaerosyllis malimalii*, **K)** *Branchiosyllis tamandarensis*, **L)** *B. lorenae*. Redibujadas de: Nygren 2004, A); San Martín *et al.* 1997, B); Uebelacker 1982, C); Lattig & Martín 2011, D); Imajima 2003, E); Perkins 1981, F); Imajima 1966, G); Alós & San Martín 1987, I); Paresque *et al.* 2016, K); San Martín & Boone 1999.

Faringe y proventrículo. La faringe es parcialmente eversible y puede ser recta o sinuosa; es importante definir su longitud por la longitud de los segmentos corporales donde se

ubica y comparada en relación al tamaño del proventrículo. Puede tener un diente único, o dientes marginales que bordean la parte anterior, o trepan, o ambos. En ocasiones el círculo de

dientes es incompleto, como una banda ventral (*Odontosyllis*). Cuando hay un diente único, su posición es anterior (*Exogone*), media (*Opisthodonta*) o posterior (*Opisthosyllis*). Para el proventrículo es importante notar, además de su longitud y relación con la faringe, el número de anillos de células musculares (ACM).

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.

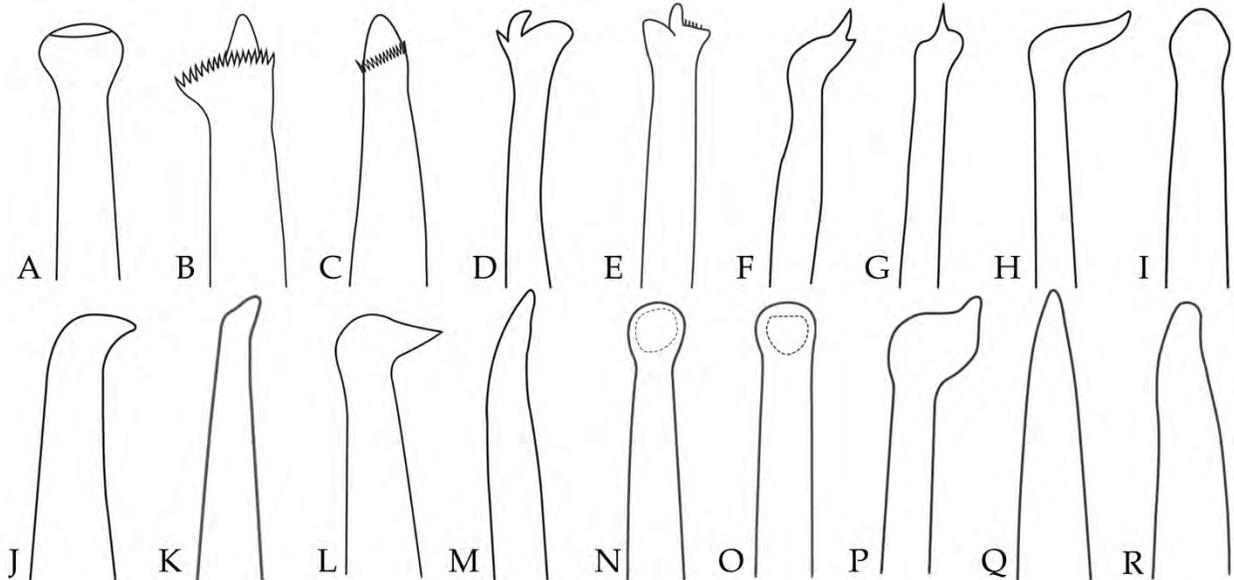


Figura 5. Tipos de acículas. **A)** *Streptosyllis websteri*, **B)** *Odontosyllis heterodonta*, **C)** *Opisthodonta uraga*, **D)** *Synmerosyllis aciculata*, **E)** *Nudisyllis divaricata*, **F)** *Erinaceusyllis bidentata*, **G)** *Cicese sphaerosylliformis*, **H)** *Sphaerosyllis magnidentata*, **I)** *Exogone arenosa*, **J)** *Haplosyllis niphatesicola*, **K)** *H. navasi*, **L)** *Haplosyllis* sp. **M)** *Plakosyllis curvispina*, **N)** *Syllis* sp. **O)** *Syllis antoniae*, **P)** *S. pseudoarmillaris*, **Q)** *Trypanosyllis microdenticulata*, **R)** *T.inglei*. Redibujadas de: Kudenov 1983 A); Imajima 1966 C); San Martín 1990 D-E); Russell 1989 F); Díaz-Castañeda & San Martín 2001 G); Perkins 1981 H-I) y R); Lattig & Martín 2011 J-K); Salcedo *et al.* 2011 M), O) y Q); Nogueira & San Martín 2002 P).

Clave a las subfamilias y los *Incertae sedis*

- 1 Cirro ventral ausente (aparentemente fusionado al lóbulo parapodial) **Autolytinae**
- Cirro ventral presente **2**
- 2(1)** Faringe larga y sinuosa, con una o varias sinuosidades; órganos nucleares como lengüetas dorsales evidentes *Amblyosyllis*
- Faringe recta; órganos nucleares, si presentes, no como lengüetas dorsales **3**
- 3(2)** Palpos fusionados en toda o casi toda su longitud; apéndices cortos; organismos pequeños o muy pequeños **Exogoninae**
- Palpos libres o fusionados solamente en la base **4**
- 4(3)** Antenas y cirros articulados (Fig. 6D) (reproducción por esquizogamia) **Syllinae**
- Antenas y cirros lisos o irregularmente articulados (Fig. 6B) (reproducción por epigamia, excepto *Haplosyllides* que se reproduce por estolones triceros) **5**

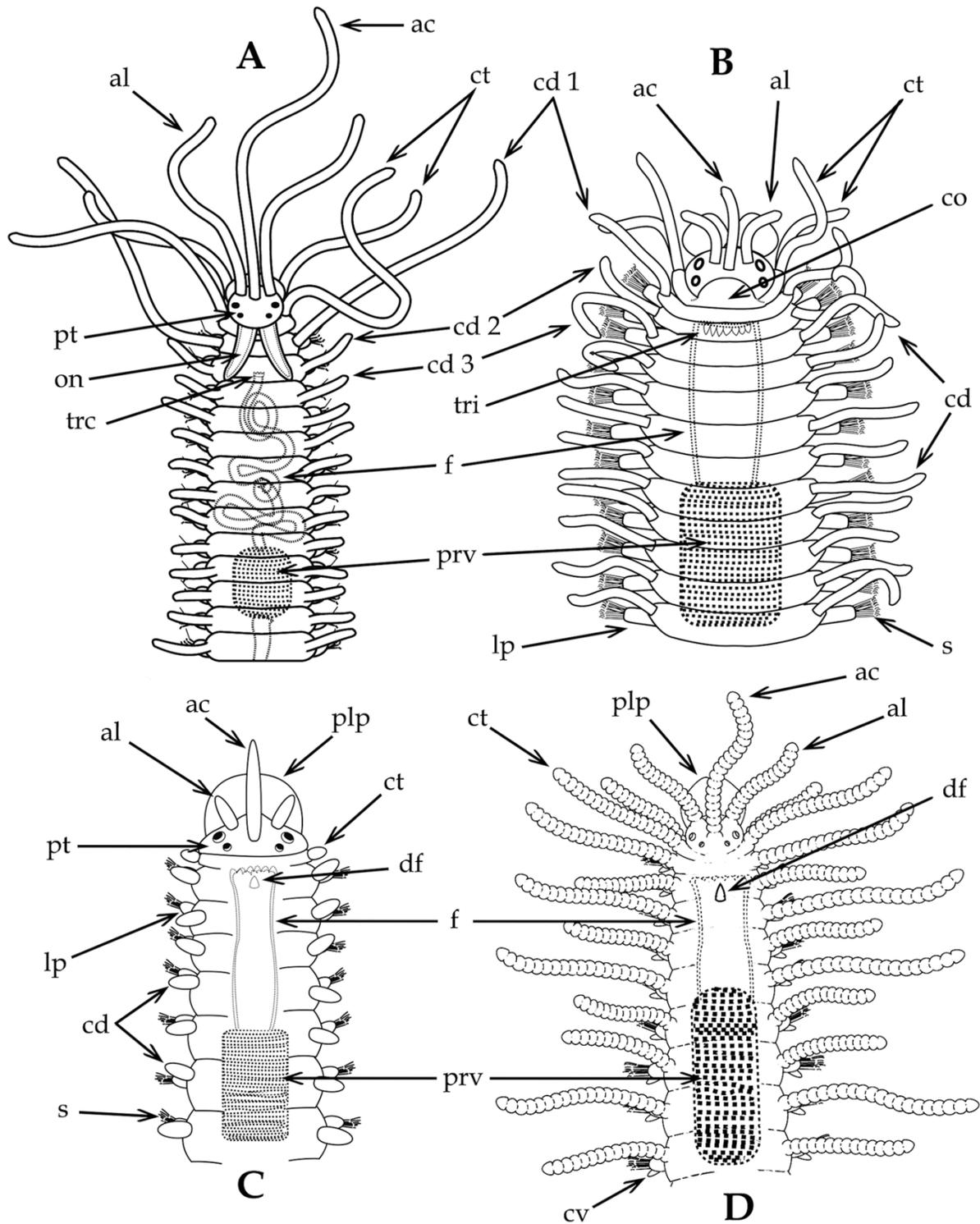


Figura 6. Estructuras básicas para las distintas subfamilias. **A)** *Autolytinae*, **B)** *Anoplosyllinae* y *Eusyllinae*, **C)** *Exogoninae* y **D)** *Syllinae* (Abreviaturas: al = antena lateral, ac = antena media, cd = cirro dorsal, cd 1 = primer cirro dorsal, cd 2 = segundo cirro dorsal, cd 3 = tercer cirro dorsal, co = caperuza occipital, ct = cirros tentaculares, cv = cirro ventral, df = diente faríngeo, f = faringe, lp = lóbulo parapodial, on = órganos nucales, plp = palpos, prv = proventriculo, pt = prostomio, s = setas, trc = trepan completo, tri = trepan incompleto). Dibujos originales.

5(4) Faringe armada con diente mediodorsal y/o trepan	6
- Faringe inerme (sin dientes o trepan)	Anoplosyllinae
6(5) Solo con setas pseudosimples (Fig. 4B), generalmente 2 por parapodio ... <i>Haplosyllides</i> ..	7
- Con falcíferos y/o pseudoespiníferos	8
7(6) Seta pseudosimple con el diente mayor con serración dorsal; acícula acuminada (Fig. 7A)	<i>H. ophiocomae</i> Martín, Aguado & Britayev 2009 (G, C)
- Seta pseudosimple con el diente mayor con el dorso liso, acícula truncada (Fig. 7B)	<i>H. floridana</i> Augener, 1924 (G, C)
8(6) Con falcíferos tridentados (Fig. 7C)	<i>Dioplosyllis octodentata</i> Perkins, 1981 (G, C)
- Sin falcíferos tridentados	9
9(8) Cirros dorsales muy pequeños, excepto el primer par, sobrepasan ligeramente el lóbulo parapodial	<i>Brevicirrosyllis weismanni</i> (Langerhans, 1879) (G, C)
- Cirros dorsales claramente más largos que el lóbulo parapodial	10
10(9) Papila sub-cirral presente (Fig. 7E)	<i>Paraehlersia</i>
- Papila sub-cirral ausente	11
11(10) Apéndices anteriores claramente articulados; seta simple dorsal unidentada, seta simple ventral bidentada (Fig. 7D-F)	<i>P. ferrugina</i> (Langerhans, 1881) (G, C; P Q)
- Apéndices anteriores vagamente articulados o lisos (Fig. 7G), setas simples dorsal y ventral bidentadas	<i>P. articulata</i> (Kudenov & Harris, 1995) (P)
12(10) Algunas setas con espinas sub-distales claramente más largas que las distales	<i>Perkinsyllis</i>
- Sin tales espinas sub-distales alargadas	13
13(12) Setígero 2 sin cirro dorsal (Fig. 7H)	<i>Perkinsyllis homocirrata</i> (Hartman-Schröder, 1958) (P)
- Setígero 2 con cirro dorsal (Fig. 7I)	<i>P. spinisetosa</i> (San Martín, 1990) (G, C)
14(12) Cirros dorsales alternados, largos y cortos, claramente distintos, muy largos y muy cortos	<i>Westheidesyllis</i>
- Cirros dorsales más o menos de la misma longitud	Eusyllinae
15(14) Prostomio y lóbulos parapodiales con bandas ciliadas evidentes	<i>W. gesae</i> (Perkins, 1981) (G, C)
- Sin tales bandas ciliares	<i>W. heterocirrata</i> (Hartman-Schröder, 1958) (P)

Amblyosyllis Grube, 1857

1 Órganos nucales cortos, redondeados, más o menos esféricos	2
- Órganos nucales alargados	3

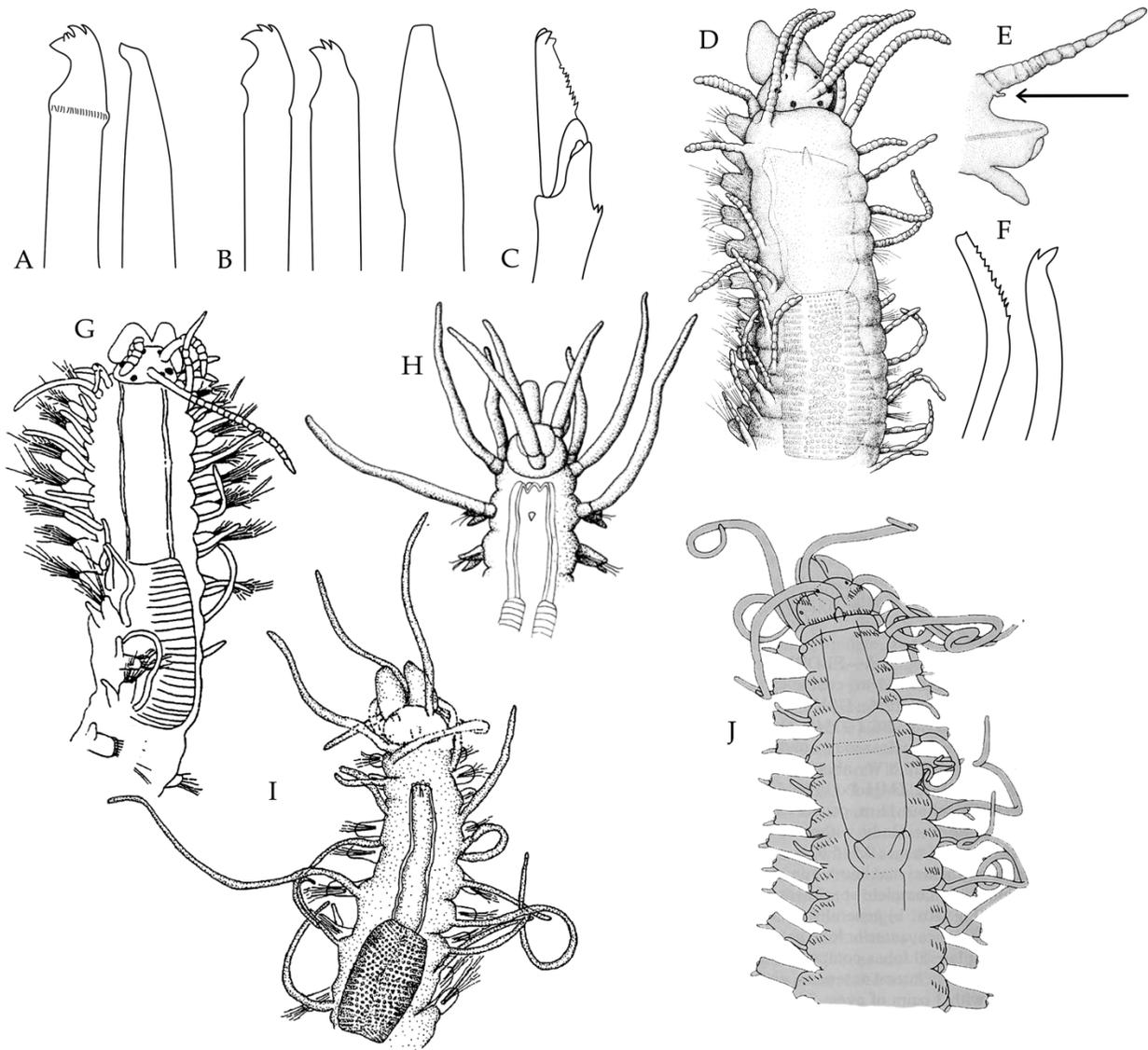


Figura 7. *Haplosyllides ophiocomae* A) Seta pseudosimple y acícula; *H. floridana* B) Setas pseudodimples y acícula; *Dioplosyllis octodentata* C) Falcígero tridentado; *Paraehlersia ferrugina* D) parte anterior, E) Parapodio mostrando la papila sub-cirral, F) Setas simples dorsal y ventral; *P. articulata* G) Parte anterior; *Perkinsyllis homocirrata* H) Parte anterior; *P. spinisetosa* I) Parte anterior; *Westheidesyllis gesae* J) Parte anterior. Redibujados de: Martín *et al.* 2009, A); San Martín *et al.* 1997, B); Perkins 1981, C) y J); San Martín 2003, D-F); Kudenov & Harris 1995, G); Hartman-Scröder 1980, H); San Martín 1990, I).

- 2(1) Con una línea oscura, delgada y bien marcada en la parte posterior de cada segmento (Fig. 8A) *A. lineata* Grube, 1863 (G, C)
- Pigmentación no bien definida o ausente (Fig. 8 F) ... *A. madreinsis* Langerhans, 1879 (G, C)

- 3(1) Falcígeros con el diente distal y el proximal más o menos de la misma forma y tamaño, a veces el distal ligeramente mayor; con 6-8 manchas oscuras, alargadas, en arreglo más o menos simétrico (Fig. 8 C)
- *A. ovei* Aguado, Capa, Lago-Barcia, Gil, Pleijel & Nygren, 2019 (G, C)
- Falcígeros con el diente distal claramente mayor que el proximal; pigmentación distinta ... 4



Figura 8. *Amblyosyllis*, cuerpos completos de organismos vivos. *A. lineata* A); *A. rhombeata* B); *A. ovei* C); *A. hectori* D); *A. spectabilis* E); *A. madeirensis* F). Modificados de Aguado *et al.* 2019.

- 4(3) Con varias líneas transversas oscuras en el centro del segmento y varias líneas longitudinales en los costados (Fig. 8D) *A. hectori* Aguado, Capa, Lago-Barcia, Gil, Pleijel & Nygren, 2019 (P)
- A veces con varias líneas transversas, ocasionalmente con manchas oscuras en la parte anterior de cada setígero (Fig. 8 E) *A. spectabilis* (Johnston 1865) (G, C)
- Con varias líneas oscuras transversas formando un rombo (Fig. 8B) *A. rhombeata* Grube & Ørsted *in* Grube, 1857 (G, C)

Anoplosyllinae Aguado & San Martín, 2009

Organismos de tamaño pequeño a diminuto; cuerpo subcilíndrico; palpos fusionados en la base, sin surco central. Tres antenas, más largas que los palpos, dos pares de cirros tentaculares. Con cuatro ojos y a veces con manchas oculares en el borde anterior del prostomio. Faringe recta, corta e inerme. Antenas, cirros tentaculares y primeros cirros dorsales lisos, el resto lisos o semiarticulados. Reproducción por epigamia. Con 5 géneros: *Anoplosyllis*, *Astreptosyllis*, *Streptosyllis*, *Streptospinigera* y *Syllides* y unas 40 especies.

- 1 Acícula de parapodios anteriores fuertemente engrosada (Fig. 5A) 2
- Acícula fuertemente engrosada de parapodios anteriores ausente *Syllides*
- 2(1) Setas capilares y pseudo-espiníferos presentes (Fig. 9A)
..... *Streptospinigera heteroseta* Kudenov, 1983 (G, C)
- Setas capilares y pseudo-espiníferos ausentes
..... *Streptosyllis websteri* Southern, 1914 (G, C; P Q)

***Syllides* Ørsted, 1845**

- 1 Falcíferos con una pequeña cubierta transparente en la parte alargada de la articulación (Fig. 9B) *S. gomezi* San Martín, 1990 (G, C)
- Sin tal cubierta transparente 2
- 2(1) Falcíferos de lámina larga con una o varias espinas en la base articular (Fig. 9C, G) 3
- Falcíferos sin tales espinas *S. fulvus* (Marion & Bobretzky, 1875) (G, C)
- 3(2) Con una sola espina larga en la base del artejo (Fig. 9 E, G) 4
- Con unas tres espinas largas en la base del artejo (Fig. 9 C) . *S. floridanus* Perkins, 1981 (G, C)
- 4(3) Solo los falcíferos de lámina larga en la parte media del fascículo setal con una espina larga en la base articular (Fig. 9E); antena media surge entre los ojos posteriores, cirros dorsales articulados con hasta 20 artejos (Fig. 9D) *S. bansei* Perkins, 1981 (G, C)
- Falcíferos de lámina larga en la parte media y dorsal del fascículo con una espina larga en la base del artejo (Fig. 9G), antena media surge entre los ojos anteriores, cirros dorsales articulados con 5-7 artejos (Fig. 9F) *S. caribica* Licher, 1996 (G, C)

Autolytinae Langerhans, 1879

Organismos de tamaño mediano a grande; cuerpo subcilíndrico; palpos fusionados. Generalmente tres antenas y dos pares de cirros tentaculares, lisos. Faringe larga y delgada, sinuosa. Trepan presente, sin diente único. Cirros dorsales lisos, a veces con un cirróforo bien marcado; cirro ventral ausente (aparentemente fusionado al lóbulo parapodial). Órganos nucales en forma de lengüeta sobre el dorso de los primeros setíferos (Fig. 1A). Reproducción por esquizogamia. Actualmente con 12 géneros: *Epigamia*, *Erseia*, *Imajimaea*, *Levidorum*, *Myrianida*, *Pachiprocerastea*, *Paraproceraea*, *Paraprocerastea*, *Planicirrata*, *Proceraea*, *Procerastea*, *Virchowia* y unas 90 especies.

- 1 Sin apéndices cefálicos *Levidorum* 2
- Por lo menos con antenas 3
- 2(1) Setas con dos grandes dientes (Fig. 4A) *L. hartmanae* Perkins, 1987 (G, C)
- Setas con 3-5 pequeñas espinas distales (Fig. 9H) *L. pettibonae* Perkins, 1987 (G, C)

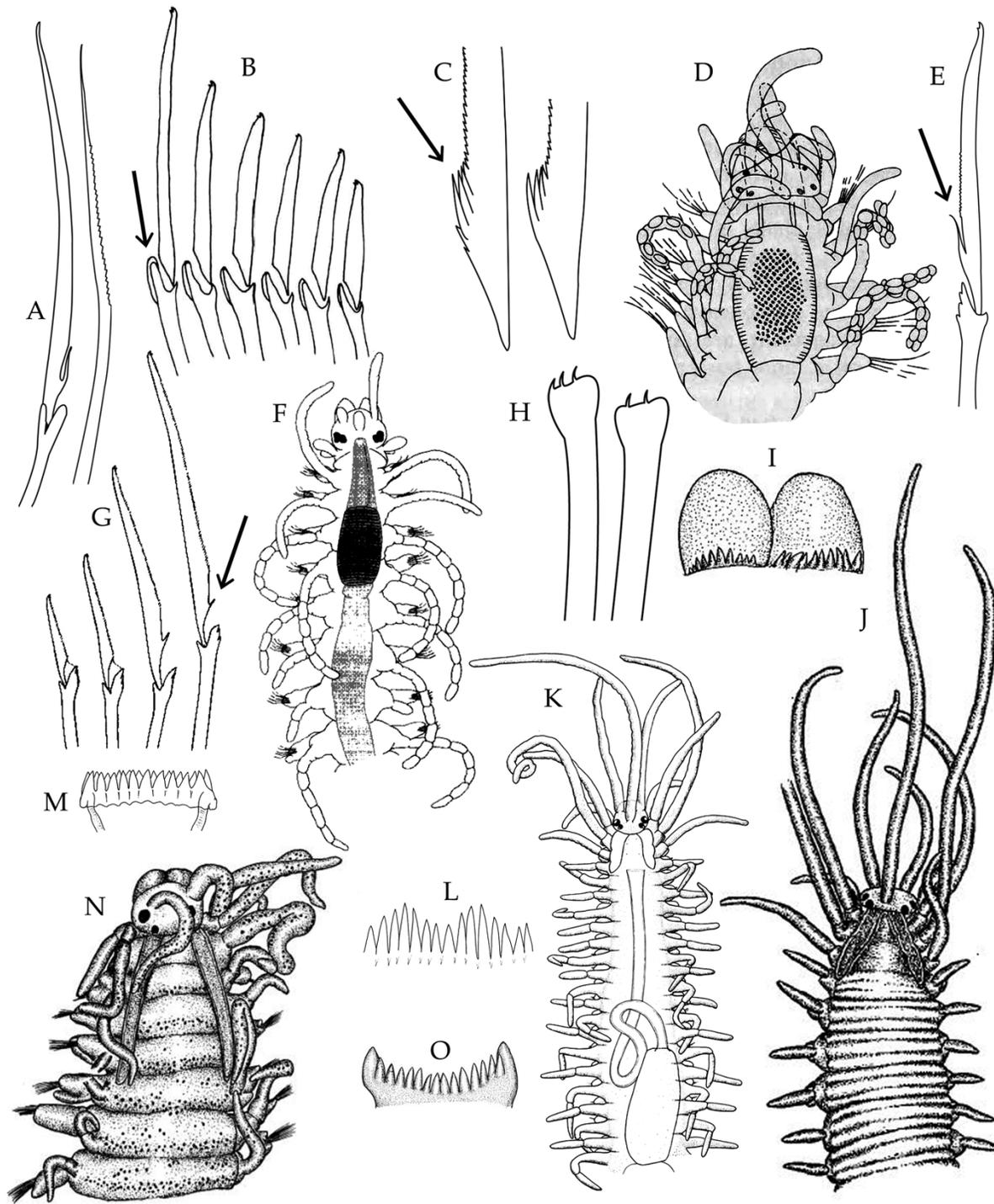


Figura 9. *Streptospinigera heterosetosa* A) pseudo-espinigero y setal capilar; *Syllides gomezi* B) falcígeros en segmento medio; *S. floridanus* C) detalle espinas en la base de los artejos; *S. bansei* D) parte anterior, E) falcígero; *S. caribica* F) parte anterior, G) falcígeros; *Levidorum pettiboneae* H) setas pseudo-simples; *Paraproceraea tamana* I) detalle del trepan, J) parte anterior; *Myrianida multidenticulata* K) parte anterior, L) detalle del trepan; *M. arborea* M) detalle del trepan; *M. dentalia* N) parte anterior, O) detalle del trepan. Redibujadas de: Kudenov 1983, A); San Martín 1990, B); Perkins 1981, C-E); Licher 1996, F-G); Perkins 1987, H); Imajima 1966, I-J) y N-O); Westheide 1974, K-M).

- 3(1)** Trepan con alrededor de 90 dientes sub-iguales, segmentos de la región anterior con apariencia trianulada (Fig. 9I, J) *Paraproceraea tamana* (Imajima, 1966) (G, C Q)
 - Trepan con menos de 70 dientes; segmentos sin apariencia trianulada **4**
- 4(3)** Cirróforos en cirros tentaculares y en el primer cirro dorsal solamente
 *Proceraea anopla* (Monro, 1933) (G, C)
 - Cirróforos presentes en todos los setíferos (Fig. 9K) *Myrianida*

Myrianida **Milne-Edwards, 1845**

- 1** Todos los apéndices con inclusiones hyalinas *M. juventudensis* (San Martín, 1994) (G, C)
 - Apéndices sin inclusiones hyalinas **2**
- 2(1)** Con 4 manchas rojas dorsales en cada segmento ... *M. rubropunctata* (Grube, 1860) (G, C)
 - Sin tales manchas rojas dorsales **3**
- 3(2)** Cirros dorsales de longitud similar (excepto setífero 1) **4**
 - Cirros dorsales de distinta longitud **7**
- 4(3)** Faringe sinuosa varias veces cerca del proventrículo *M. convoluta* (Cognetti, 1953) (G, C)
 - Faringe cuando mucho con una sinuosidad **5**
- 5(4)** Antena media y cirros anales blancos ... *M. quindecimdentata* (Langerhans, 1884) (G, C Q)
 - Sin tal patrón de coloración **6**
- 6(5)** Trepan con alrededor de 18 dientes (Fig. 9M) *M. arborea* (Westheide, 1974) (P)
 - Trepan con 20-25 dientes *M. brevipes* (Hartmann-Schröder, 1959) (P)
- 7(3)** Trepan con dientes sub-iguales **8**
 - Trepan con dientes de distinto tamaño **9**
- 8(7)** Todos los cirróforos de los cirros dorsales más largos que el lóbulo parapodial
 *M. brevicirrata* (Winternitz, 1936) (G, C)
 - Al menos algunos cirróforos de los cirros iguales o más cortos que el lóbulo parapodial
 *M. prolifera* (O. F. Müller, 1788) (G, C; P Q en todas)
- 9(7)** Faringe con 56-65 dientes formando 9 grupos; órganos nucales llegan al tercer setífero (Fig. 9K, L) *M. multidenticulata* (Westheide, 1974) (P)
 - Trepan con dos dientes grandes y 25-38 dientes pequeños; órganos nucales largos llegan al quinto setífero (Fig. 9N, O) *M. dentalia* (Imajima, 1966) (G, C Q)

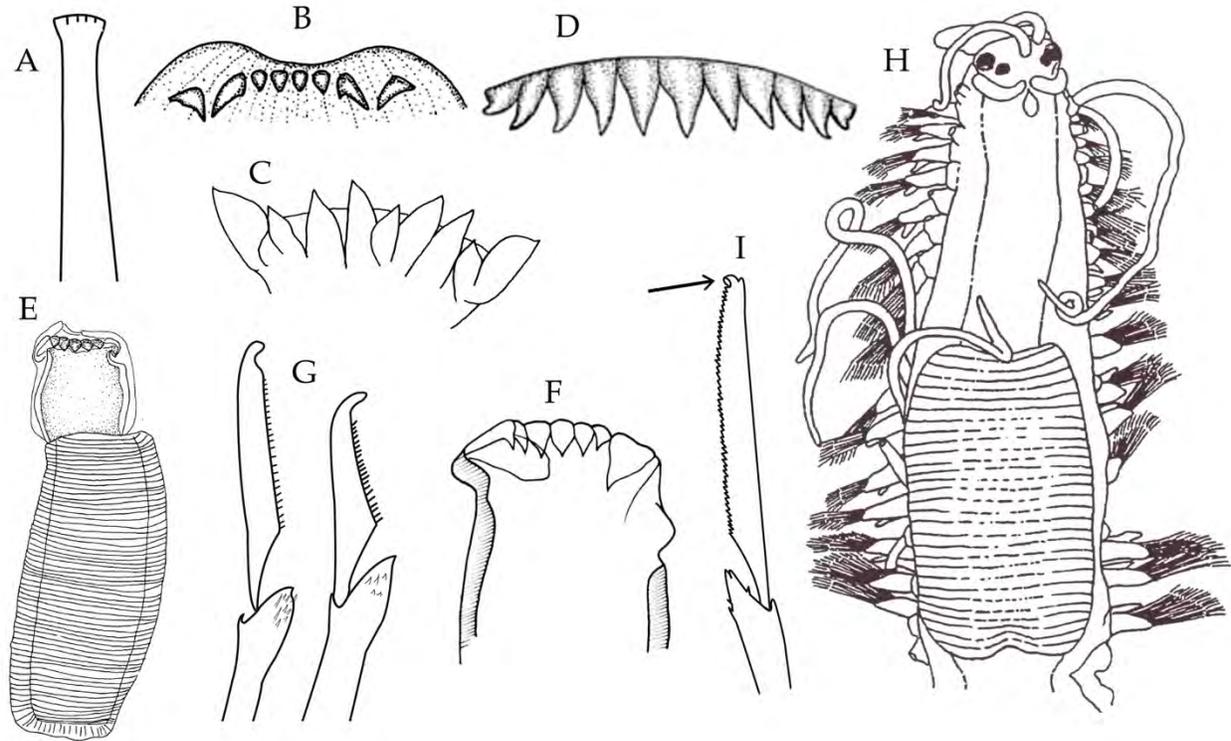


Figura 10. *Odontosyllis longigulata* A) acícula; *O. heterodonta* B) detalle del trepan; *O. septemdentata* C) detalle del trepan; *O. undecimdongta* D) detalle del trepan; *O. luminosa* E) proventriculo y faringe mostrando detalle del trepan; *O. dolerens* F) detalle del trepan; *Eusyllis kupfferi* G) falcígeros; Redibujadas de: Perkins 1981, A); Salcedo *et al.* 2016, C); Imajima 1966, D); San Martín 1990, E); Westheide 1974, F).

Eusyllinae Malaquin, 1893

Organismos de pequeños a muy grandes, usualmente de más de 10 mm de longitud, a veces hasta más de 50 mm. Palpos libres o fusionados solo en la base. Órganos nucales evidentes; algunas especies con caperuza occipital. Faringe armada, generalmente recta, con diente mediodorsal en posición anterior, media o posterior, a veces con trepan completo o incompleto (arco de dientecillos ventrales). Tres antenas y dos pares de cirros tentaculares; cirro ventral presente. Se reproducen por epigamia, en *Nudysyllis* Knox & Cameron, 1970 se presenta incubación dorsal. En la figura 5 se muestran los caracteres básicos. Actualmente se reconocen 6 géneros: *Eusyllis*, *Nudysyllis*, *Odontosyllis*, *Opisthodonta*, *Pionosyllis* y *Synmerosyllis* y unas 67 especies.

- | | |
|--|--|
| 1 Faringe armada solo con diente medio-dorsal | 2 |
| - Faringe con diente medio-dorsal y/o trepan | 5 |
| 2(1) Diente alejado de la abertura faríngea | <i>Opisthodonta</i> |
| - Diente situado en la parte anterior muy cerca de la abertura faríngea | 3 |
| 3(2) Segmentos de la región media del cuerpo con grupos de 2-3 setíferos fusionados en uno solo | <i>Synmerosyllis</i> |
| - Segmentos de la región media del cuerpo no fusionados | 4 |
| | <i>Nudysyllis divaricata</i> (Keferstein, 1862) (G, C) |

- 4(3)** Segmentos posteriores con acícula muy engrosada, tridentada, sobresale del lóbulo setal, con el diente proximal muy grueso, el medio más pequeño y el distal fino y agudo (Fig. 5D) *S. aciculata* (San Martín, 1990) (G, C)
 - Segmentos posteriores con acícula no engrosada, no sobresale del lóbulo setal
 *S. lamelligera* (de Saint-Joseph, 1886) (G, C)
- 5(4)** Diente medio-dorsal presente *Eusyllis*
 - Diente medio-dorsal ausente *Odontosyllis*

Eusyllis Malmgren, 1867

- 1** Cirro ventral del setígero 1 aplanado, en forma de hoja, más grande y diferente al resto de los otros cirros ventrales *E. lamelligera* Marion & Bobretzky, 1875 (G, C; P Q)
 - Todos los cirros ventrales más o menos de la misma forma **2**
- 2(1)** Acícula de parapodios medios engrosada fuertemente, con la punta curvada, sobresale del lóbulo setal *E. assimilis* von Marenzeller, 1875 (P Q)
 - Acícula no fuertemente engrosada y no sobresale del lóbulo setal **3**
- 3(2)** Artejos de las setas compuestas de tamaño similar, varían muy poco en longitud **4**
 - Artejos de las setas compuestas cortos y largos, claramente diferentes en tamaño y forma (Fig. 10G) *E. kupfferi* Langerhans, 1879 (G, C)
- 4(3)** Antenas y cirros tentaculares semiarticulados *E. blomstrandii* Malmgren, 1867 (P Q)
 - Antenas y cirros tentaculares lisos *E. spirocirrata* Hartmann-Scroder, 1959 (P)

Odontosyllis Claparède, 1863

- 1** Caperuza occipital presente (Fig. 6B) **2**
 - Caperuza occipital ausente *O. detecta* Augener, 1913 (G, C Q)
- 2(1)** Acícula puntiaguda, a menudo con una corona de dientecillos (Fig. 5B, C) **3**
 - Acícula con la punta roma, sin corona de dientecillos (Fig. 10A)
 *O. longigulata* Perkins, 1981 (G, C)
- 3(2)** Trepan con 4 dientes cónicos centrales y 4 placas laterales (Fig. 10B)
 *O. heterodonta* Góngora-Garza & de León-González, 1993 (P)
 - Trepan diferente al anterior **4**
- 4(3)** Trepan con 7 dientes cónicos centrales y dos placas laterales (Fig. 10C)
 *O. septedentata* Salcedo *et al* 2016 (P)
 - Trepan diferente al anterior **5**
- 5(4)** Trepan con 11 dientes cónicos que aumentan su tamaño hacia el centro (Fig. 10D)
 *O. undecimdongta* Imajima & Hartman, 1964 (P Q)
 - Trepan diferente al anterior **6**
- 6(5)** Trepan con 6 dientes y 2 placas laterales **7**
 - Trepan diferente al anterior **8**

7(6) Faringe corta, de 2-3 segmentos setíferos de largo	
..... <i>O. fulgurans</i> (Audouin & Milne-Edwards, 1833) (G, C; P Q)	
- Faringe larga, de unos 6 segmentos setíferos	<i>O. twincayensis</i> Russell, 1989 (G, C)
8(6) Trepan con 8 dientes	9
- Trepan con 6 dientes sub-iguales (Fig. 10E)	<i>O. luminosa</i> San Martín, 1990 (G, C)
9(8) Trepan con 8 dientes sub-iguales	<i>O. octodentata</i> Treadwell, 1917 (G, C)
- Trepan con 6 dientes centrales 2 mayores laterales	10
10(9) Trepan situado en el tercio posterior de la faringe	
..... <i>O. guillermoi</i> Fukuda & Nogueira, 2006 (G, C)	
- Trepan situado en la parte distal de la faringe (Fig. 10F)	<i>O. dolerens</i> Westheide, 1974 (P)

Opisthodonta Langerhans, 1879

1 Artejos de algunas setas con un tendón que conecta el diente proximal y el borde del artejo (Fig. 10I)	2
- Artejos sin ese tendón	4
2(1) Diente faríngeo localizado anteriormente (Fig. 10H)	
..... <i>O. tridentata</i> (Kudenov & Harris, 1995) (B, P)	
- Diente alejado de la abertura faríngea	3
3(2) Cirro dorsal más corto que la anchura del cuerpo <i>O. luquei</i> (San Martín, 1990) (G, C; P Q)	
- Cirro dorsal más largo que la anchura del cuerpo	<i>O. templadoi</i> (San Martín, 1991) (G, C)
4(1) Diente faríngeo localizado anteriormente	<i>O. uraga</i> (Imajima, 1966) (P Q)
- Diente faríngeo claramente alejado de la abertura faríngea	5
5(4) Falcíferos con una sola línea de espinas en el margen	
..... <i>O. mitcheli</i> Kudenov & Harris, 1995 (B, P)	
- Falcíferos con varias líneas de espinas en el margen	
..... <i>O. russelli</i> San Martín, López & Aguado, 2009 (G, C)	

Exogoninae Langerhans, 1879

Organismos pequeños a muy pequeños, generalmente de menos de 8 mm de largo; cuerpo subcilíndrico. Palpos fusionados en toda o casi toda su longitud. Tres antenas (excepto *Exogone acerata* San Martín & Parapar, 1990, que carece de antenas); Uno o dos pares de cirros tentaculares; Organos nucales como surcos ciliados entre el prostomio y el peristomio. Faringe recta, con o sin diente único, sin trepan. Cirro ventral presente. Reproducción por epigamia con incubación de los huevos, algunos de manera dorsal y otros ventralmente. Actualmente se reconocen 9 géneros: *Brania*, *Cicese*, *Erinaceosyllis*, *Exogone*, *Parapionosyllis*, *Paraxogone*, *Prosphaerosyllis*, *Salvatoria* y *Sphaerosyllis* y unas 100 especies.

1 Con un par de cirros tentaculares	2
- Con dos pares de cirros tentaculares	11
2(1) Palpos fusionados en la mitad o dos tercios de su longitud	<i>Parapionosyllis</i>
- Palpos fusionados en toda su longitud, a veces con una pequeña muesca al final	5

3(2) Cirro dorsal liso, ojos presentes	4
- Cirro dorsal biarticulado, ojos ausentes (Fig. 10A)	<i>P. floridana</i> San Martín, 1991 (G, C)
4(3) Falcígeros dorsales con la lámina al menos 3 ó 4 veces más larga que los ventrales, ocelos ausentes (Fig. 10B, C)	<i>P. uebelackerae</i> San Martín, 1991 (G, C)
- Falcígeros dorsales con la lámina a lo mucho dos veces más larga que los ventrales, ocelos presentes	<i>P. longicirrata</i> (Webster & Benedict, 1884) (G, C)
5(2) Cirro dorsal piriforme (a veces en forma de cebolla), cuerpo cubierto con gran cantidad de papilas diminutas	6
- Cirro dorsal papiliforme u ovoide, cuerpo liso	10
6(5) Acícula con la punta formando ángulo recto (Fig. 5H)	<i>Sphaerosyllis</i>
- Acícula acuminada (Fig. 10E)	7
7(6) Antenas y cirros dorsales con cirrostilo alargado y retráctil	<i>Prosphaerosyllis</i>
- Antenas y cirros dorsales sin cirrostilo retráctil	<i>Erinaceusyllis</i>
8(7) Setígero 2 sin cirro dorsal (Fig. 11F)	<i>P. sotoi</i> Salcedo <i>et al</i> 2016 (P)
- Setígero 2 con cirro dorsal	9
9(8) Dos pares de ojos en la parte posterior del prostomio, ocelos presentes (Fig. 11D)	<i>P. riseri</i> Perkins, 1981 (G, C)
- Un par de ojos posteriores y otro par en el borde anterior del prostomio, sin ocelos (Fig. 11G)	<i>P. brevidentata</i> Perkins, 1981 (G, C)
10(5) Setas compuestas de dos tipos, falcígeros y pseudoespinígeros, a veces las láminas se pierden o se fusionan al mango formando setas pseudosimples	<i>Exogone</i>
- Setas compuestas solo falcígeros con láminas de tamaño similar, a veces con láminas de distinta longitud, con la misma forma general	<i>Parexogone</i>
11(1) Dorso liso	12
- Dorso papilado	<i>Cicese</i>
12(11) Acículas acuminadas; fijación de huevos y embriones dorsal	<i>Salvatoria</i>
- Acículas con punta redondeada, hinchada y hueca; fijación de huevos y embriones ventral	<i>Brania</i>
13(11) Falcígeros unidentados	<i>C. arenacea</i> (Rioja, 1943) n. comb. (B, P)
- Falcígeros bidentados	<i>C. sphaerosylliformis</i> Díaz-Castañeda & San Martín, 2001 (B, P)

Brania de Quatrefages, 1865

1 Setígero 2 sin cirro dorsal	2
- Setígero 2 con cirro dorsal	3
2(1) Seta simple inferior bidentada (Fig. 11H); proventrículo con unos 45 ACM	<i>B. gallagheri</i> Perkins, 1981 (G, C)
- Seta simple inferior unidentada (Fig. 11I), proventrículo con unos 30 ACM	<i>B. wellfletensis</i> Pettibone, 1956 (G, C)

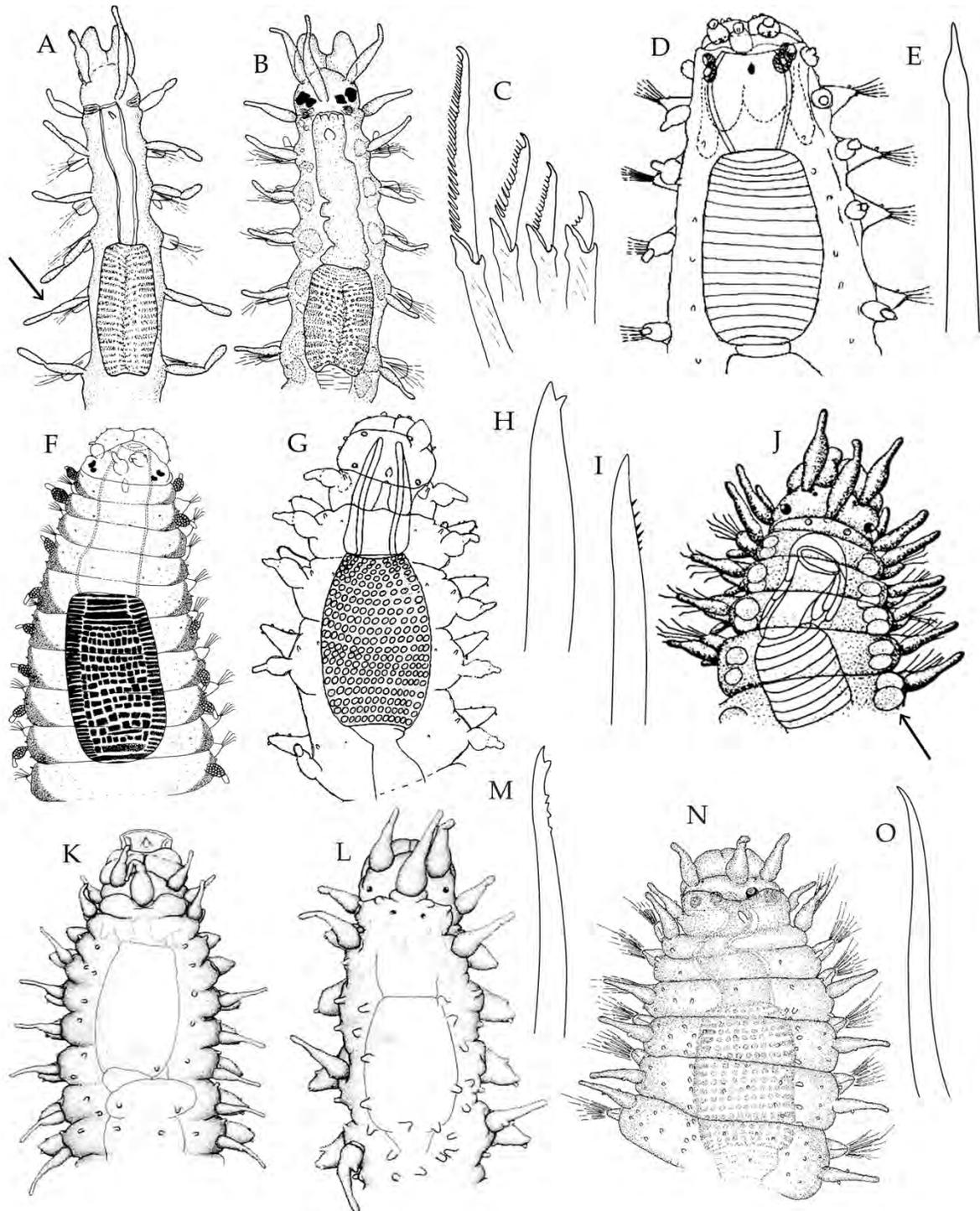


Figura 11. *Parapionosyllis floridana* A) parte anterior; *P. uebelackerae* B) parte anterior, C) falcígeros de segmentos anteriores; *Prosphaerosyllis riseri* D) parte anterior, E) acícula; *P. sotoi* F) parte anterior; *P. brevidentata* G) parte anterior; *P. gallaheri* H) seta simple ventral; *P. weellfleetensis* I) seta simple ventral; *Brania glandulosa* J) parte anterior; *Erinaceusyllis longilamina* K) parte anterior; *E. parvoculata* L) parte anterior, M) seta simple dorsal; *E. bidentata* N) parte anterior, O) seta simple dorsal. Redibujadas de: San Martín 1991, A-C); Perkins 1981, D-E) G-I); Salcedo *et al.* 2016, F); Hartmann-Schröder 1980, J); Russell 1989, K-M); San Martín 2005, N-O).

- 3(1)** Falcígeros con lámina larga; con inclusiones sub-epidérmicas a los costados de cada segmento, muy cercanas al cirro dorsal (Fig. 11J) *B. glandulosa* Hartmann-Schröder, 1980 (G, C)
 - Falcígeros con lámina corta, sin inclusiones glandulares **4**
- 4(3)** Antena media mayor que las laterales **5**
 - Antenas de longitud similar *B. uebelackerae* Ruiz-Ramirez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)
- 5(4)** Proventrículo con 30-32 ACM *B. russelli* Ruiz-Ramirez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)
 - Proventrículo con 18-20 ACM *B. westheidei* Ruiz-Ramirez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)

Erinaceusyllis San Martín, 2005

- 1** Ojos presentes **2**
 - Ojos ausentes (Fig. 11K) *E. longilamina* (Russell, 1989) (G, C)
- 2(1)** Todos los falcígeros bidentados **3**
 - Al menos algunos falcígeros unidentados **5**
- 3(2)** Ocelos presentes: seta simple dorsal unidentada (Fig. 11O) **4**
 - Ocelos ausentes: seta simple dorsal bidentada (Fig. 11L, M)
 *E. parvooculata* (Russell, 1989) (G, C)
- 4(3)** Antena media surge de la parte posterior del prostomio *E. bilobata* (Perkins, 1981) (G, C)
 - Antena media surge de la parte anterior del prostomio (Fig. 11N)
 *E. bidentata* (Hartman-Schröder, 1974) (P Q)
- 5(2)** Todas los falcígeros unidentados (Fig. 9E)
 *E. centroamericana* (Hartmann-Schröder, 1959) (P)
 - Al menos algunos falcígeros bidentados **6**
- 6(5)** Diente faríngeo cerca del margen anterior, proventrículo con unos 13 ACM (Fig. 9D)
 *S. belizensis* (Russell, 1989) (G, C)
 - Diente faríngeo a 1/3 de la longitud de la faringe, proventrículo con unos 18-21 ACM
 *E. perkinsi* (Riser, 1991) (G, C)

Exogone Örsted, 1845

- 1** Con setas pseudo-simples formadas por la fusión del mango y el artejo (Fig. 12A)
 *E. naidinoides* Westheide, 1974 (G, C Q; P)
 - Setas compuestas falcígeros y pseudoespinígeros, pseudosimples ausentes **2**
- 2(1)** Antenas de longitud similar **3**
 - Antena media claramente mayor que las laterales **6**
- 3(2)** Cirro dorsal presente en el setígero 2 **4**
 - Cirro dorsal ausente en el setígero 2 *E. verugera* Claparède, 1868 (G, C; P Q)
- 4(3)** Pseudoespinígeros del setígero 2 con una prolongación triangular en el mango
 *E. uniformis* (Hartman, 1961) (G, C Q; B, P)
 - Pseudoespinígeros del setígero 2 sin tal modificación **5**

5(4) Acícula con la punta formando ángulo recto <i>E. bondi</i> Ruiz-Ramírez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)	
- Acícula con la punta redondeada <i>E. brevi antennata</i> Hartman-Schröder, 1959 (G, C Q; P)	
6(3) Pseudospinífero del setífero 2 con una prolongación triangular en el mango (Fig. 2E) ..		7
- Pseudoespiníferos del setífero 2 sin tal modificación		9
7(6) Seta simple dorsal con una espina gruesa bien definida (Fig. 12B) <i>E. arenosa</i> Perkins, 1981 (G, C)	
- Sin tal espina en la seta simple dorsal		8
8(7) Seta simple dorsal de setíferos medios y posteriores engrosada, fuertemente bidentada (Fig. 12C), proventrículo corto con unos 15 ACM ...	<i>E. pseudolourei</i> San Martín, 1991 (G, C)	
- Seta simple dorsal sin tal modificación, proventrículo con unos 20 ACM <i>E. lourei</i> Berkeley & Berkeley, 1948 (G, C Q; B, P)	
9(6) Antenas insertas aproximadamente en la mitad del prostomio, entre los ojos anteriores; antena media hasta 2.5 veces más larga que las laterales <i>E. dispar</i> (Webster, 1879) (G, C; P Q)	
- Antenas insertas en la parte anterior del prostomio; antena media al menos 4 veces más larga que las laterales (Fig. 12D) <i>E. longicornis</i> Westheide, 1974 (P)	

Parexogone (Mesnil & Caullery, 1918)

1 Setífero 2 sin cirro dorsal		2
- Setífero 2 con cirro dorsal		6
2(1) Antenas diminutas, aproximadamente de la misma longitud (Fig. 12E)		3
- Antenas no diminutas, antena media mayor que las laterales		4
3(2) Seta simple ventral bidentada, ocasionalmente con dos dientecillos secundarios (Fig. 12G) <i>P. atlantica</i> (Perkins, 1981) (G, C)	
- Seta simple ventral unidentada (Fig. 12F) <i>P. microtentaculata</i> (Westheide, 1974) (P)	
4(2) Antenas situadas en el centro del prostomio		5
- Antenas situadas en la parte posterior del prostomio	<i>P. caribensis</i> San Martín, 1991 (G, C)	
5(4)	Antena media 1/3 más larga que las laterales; falcíferos con el mango liso <i>P. meridionalis</i> Cognetti, 1955 (G, C)
- Antena media del doble de la longitud que las laterales, falcíferos con el mango serrado <i>P. sanmartini</i> Ruiz-Ramírez & Salazar-Vallejo, 2001 (G, C)	
6(1) Con dos paquetes glandulares dorsales en la base del parapodio <i>P. glandulosa</i> (Rioja, 1943) (P)	
- Sin tales paquetes glandulares		7

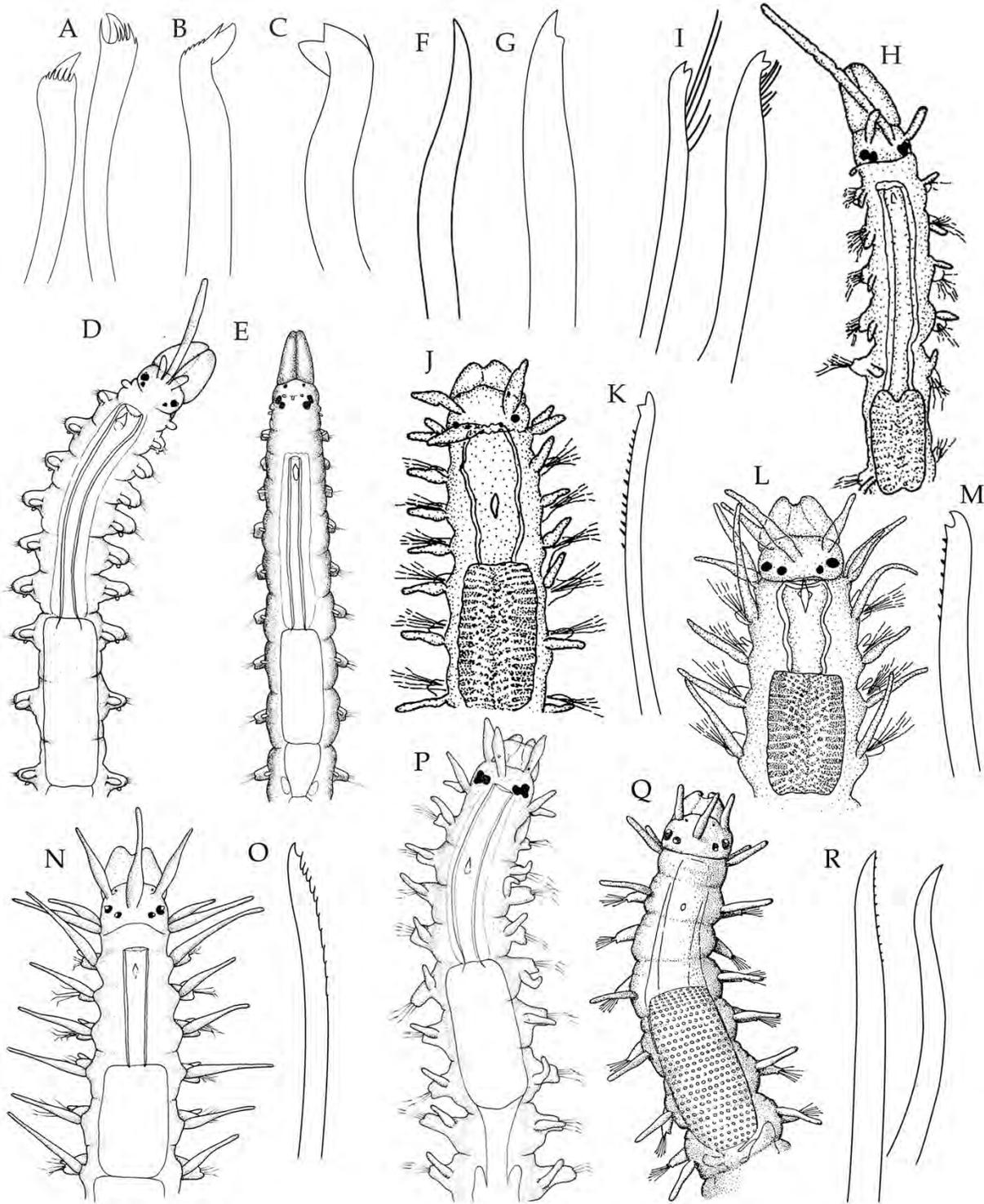


Figura 12. *Exogone naidinoides* A) Setas pseudo-simples; *E. arenosa* B) Seta simple dorsal; *E. pseudolourei* C) Seta simple dorsal; *E. longicornis* D) parte anterior; *Parexogone microtentaculata* E) parte anterior, F) seta simple dorsal; *P. atlantica* G) seta simple ventral; *P. wolffi* H) parte anterior, I) setas simples dorsal y ventral; *Salvatoria rugulosa* J) parte anterior, K) seta simple dorsal; *S. nitidula* L) parte anterior, M) seta simple dorsal; *S. concinna* N) parte anterior, O) seta simple dorsal; *S. mediudentata* P) parte anterior; *S. swedmarki* Q) parte anterior, R) setas simples dorsal y ventral. Redibujadas de: Westheide 1974, A), D-F), N-P); Perkins 1981, B) y G); San Martín 1991, C) H-I), J-M); Gidholm 1962 Q-R).

- 7(6) Seta simple dorsal y ventral con aristas que sobrepasan la longitud de los dientes (Fig. 12I) 8
 - Sin tales setas *P. exmouthensis* (Hartmann-Schröder, 1980) (G, C)
- 8(7) Antena media se extiende hasta la punta de los palpos
 *P. longicirris* (Webster & Benedict, 1887) (G, C)
 - Antena media del doble de la longitud del prostomio y los palpos juntos (Fig. 12H)
 *P. wolffi* San Martín, 1991 (G, C)

Salvatoria McIntosh, 1885

- 1 Antena media situada cerca del margen posterior del prostomio (Fig. 12J) 2
 - Antena media situada entre el par de ojos anteriores (Fig. 12L) 6
- 2(1) Cirros dorsales cortos, un poco más largos que la longitud del lóbulo parapodial 3
 - Cirros dorsales largos, sobrepasan por mucho la longitud del lóbulo parapodial 4
- 3(2) Seta simple dorsal unidentada *S. clavata* (Claparède, 1863) (G, C)
 - Seta simple dorsal bidentada (Fig. 12 K) *S. rugulosa* (Verrill, 1900) (G, C)
- 4(2) Falcígeros unidentados o sub-bidentados 5
 - Falcígeros claramente bi-dentados *S. vieitezi* (San Martín, 1984) (G, C)
- 5(4) Falcígeros unidentados *S. limbata* (Claparède, 1868) (G, C)
 - Falcígeros sub-bidentados (diente secundario diminuto)
 *S. subterranea* (Hartmann-Schröder, 1956) (G, C)
- 6(1) Faringe con el diente situado cerca de la parte anterior (Fig. 12N) 7
 Faringe con el diente situado mucho más atrás de la abertura faríngea (Fig. 12P) 10
- 7(6) Cirros dorsales largos, sobrepasan por mucho la longitud del lóbulo parapodial 8
 - Cirros dorsales cortos, un poco más largos que la longitud del lóbulo parapodial
 *S. heterocirra* (Rioja, 1941) (G, C Q; P)
- 8(7) Seta simple dorsal bidentada (Fig. 12M); diente medio-dorsal muy cerca de la abertura faríngea 9
 - Seta simple dorsal sub-bidentada (Fig. 12O), diente medio-dorsal un poco alejado de la abertura faríngea (Fig. 12N) *S. concinna* (Westheide, 1974) (P)
- 9(8) Diente romboidal, relativamente grande (Fig. 12L) *S. nitidula* (Verrill, 1900) (G, C)
 - Diente ovalado, relativamente pequeño *S. euritmica* (Sardá, 1984) (G, C)
- 10(6) Diente faríngeo situado más o menos en la mitad de la faringe (Fig. 12P); setas simples dorsal y ventral bidentadas (Fig. 3B) *S. mediodentata* (Westheide, 1974) (P)
 - Diente faríngeo alejado más o menos un tercio de la longitud de la faringe (Fig. 12Q); setas simples dorsal y ventral unidentadas (Fig. 12R) *S. swedmarki* (Gidholm, 1962) (G, C)

Sphaerosyllis Claparède, 1863

- 1 Ojos ausentes 2
 - Ojos presentes 3

2(1) Prostomio y peristomio bien definidos	<i>S. renaudae</i> Hartmann-Schröder, 1958 (G, C)	
- Prostomio y peristomio aparentemente fusionados (Fig. 13A)		
.....	<i>S. anoculata</i> Hartmann-Schröder, 1980 (G, C)	
3(1) Cada segmento dividido en cuatro anillos (Fig. 13B)		
.....	<i>S. tetralobata</i> Salcedo, San Martín & Solis-Weiss 2016 (P)	
- Segmentos no divididos en anillos		4
4(3) Glándulas parapodiales ausentes		5
- Glándulas parapodiales presentes		6
5(4) Prostomio y peristomio bien delimitados (Fig. 13 C)	<i>S. pirifera</i> Claparède, 1868 (G, C)	
- Prostomio y peristomio parcialmente fusionados	<i>S. piriferopsis</i> Perkins, 1981 (G, C)	
6(4) Antena media surge de la parte anterior del prostomio; faringe con el diente muy grande (Fig. 13D)	<i>S. magnidentata</i> Perkins, 1981 (G, C)	
- Antena media surge de la parte media o posterior del prostomio, faringe con el diente normal		7
7(6) Glandulas parapodiales con bastoncillos		8
- Glandulas parapodiales distintas al anterior		9
8(7) Todos los setíferos solo con falcíferos	<i>S. taylori</i> Perkins, 1981 (G, C)	
- Setíferos medios y posteriores con setas pseudo-simples formadas por la pérdida del artejo (Fig. 12H)	<i>S. aciculata</i> Perkins, 1981 (G, C)	
9(7) Glándulas parapodiales con granulos esféricos (fig. 13F)	<i>S. glandulata</i> Perkins, 1981 (G, C)	
- Glándulas parapodiales con inclusiones hialinas (Fig. 13G)		
.....	<i>S. sandrae</i> Álvarez & San Martín, 2009 (G, C)	

Syllinae Grube, 1850

Organismos de tamaño mediano a muy grande, usualmente mayores a 10 mm de longitud. Cuerpo subcilíndrico o deprimido; palpos libres o fusionados solamente en su base. Antenas, cirros tentaculares, dorsales y anales articulados (*Eurysyllis* y *Plakosyllis* con un solo artejo); con cuatro ojos y a veces con un par de ocelos; con dos pares de cirros tentaculares (*Karroonsyllis* con un solo par). Organos nucleares pequeños o inconspicuos, formados por dos surcos ciliados entre el prostomio y el peristomio (*Nuchallosyllis* con láminas). Reproducción por esquizogamia. Actualmente se consideran 24 géneros: *Alcyonosyllis*, *Branchiosyllis*, *Dentatisyllis*, *Eurysyllis*, *Haplosyllis*, *Inermosyllis*, *Karroonsyllis*, *Megasyllis*, *Nuchalosyllis*, *Opisthosyllis*, *Parahaplosyllis*, *Paraopisthosyllis*, *Parasphaerosyllis*, *Plakosyllis*, *Pseudosyllis*, *Ramisyllis*, *Rhopalosyllis*, *Syllis*, *Tetrapalpia*, *Trypanedenta*, *Trypanobia*, *Trypanospina*, *Trypanosyllis*, *Xenosyllis* y unas 270 especies.

1 Órganos nucleares como peines formados por varias láminas	<i>Nuchalosyllis</i>	2
- Órganos nucleares, si presentes, de otra forma		3
2(1) Órganos nucleares dirigidos hacia atrás; cirróforos lisos (Fig. 14A)		
.....	<i>N. lamellicornis</i> Rullier & Amoureux, 1979 (G, C)	
- Órganos nucleares dirigidos hacia adelante; cirróforos con papilas espinosas triangulares (Fig. 14B)	<i>N. maiteae</i> Fukuda & Nogueira, 2013 (G, C)	

- 3(1) Apéndices cortos, esféricos, de un solo artejo 4
 - Apéndices largos, articulados o semiarticulados 6
- 4(3) Dorso cubierto con cuatro filas longitudinales de tubérculos esféricos, similares a los cirros dorsales (Fig. 14C) *Eurysyllis tuberculata* Ehlers, 1864 (G, C)
 - Dorso sin tales tubérculos *Plakosyllis* 5
- 5(4) Acícula recta con punta aguda; antenas surgen del borde anterior del prostomio (Fig. 14D, E) *P. quadrioculata* Perkins, 1981 (G, C)
 - Acícula oblicua con punta roma; antenas surgen anteroventralmente, parcialmente cubiertas por el prostomio (Fig. 14F, G)
 *P. curvispina* Salcedo, San Martín & Solis-Weiss, 2011 (P)
- 6(2) Úngulas presentes (Fig. 4K, L) *Branchiosyllis*
 - Úngulas ausentes 7
- 7(6) Solo con setas pseudo-simples formadas por la fusión del mango y el artejo ... *Haplosyllis*
 - Al menos algunas setas compuestas presentes 8

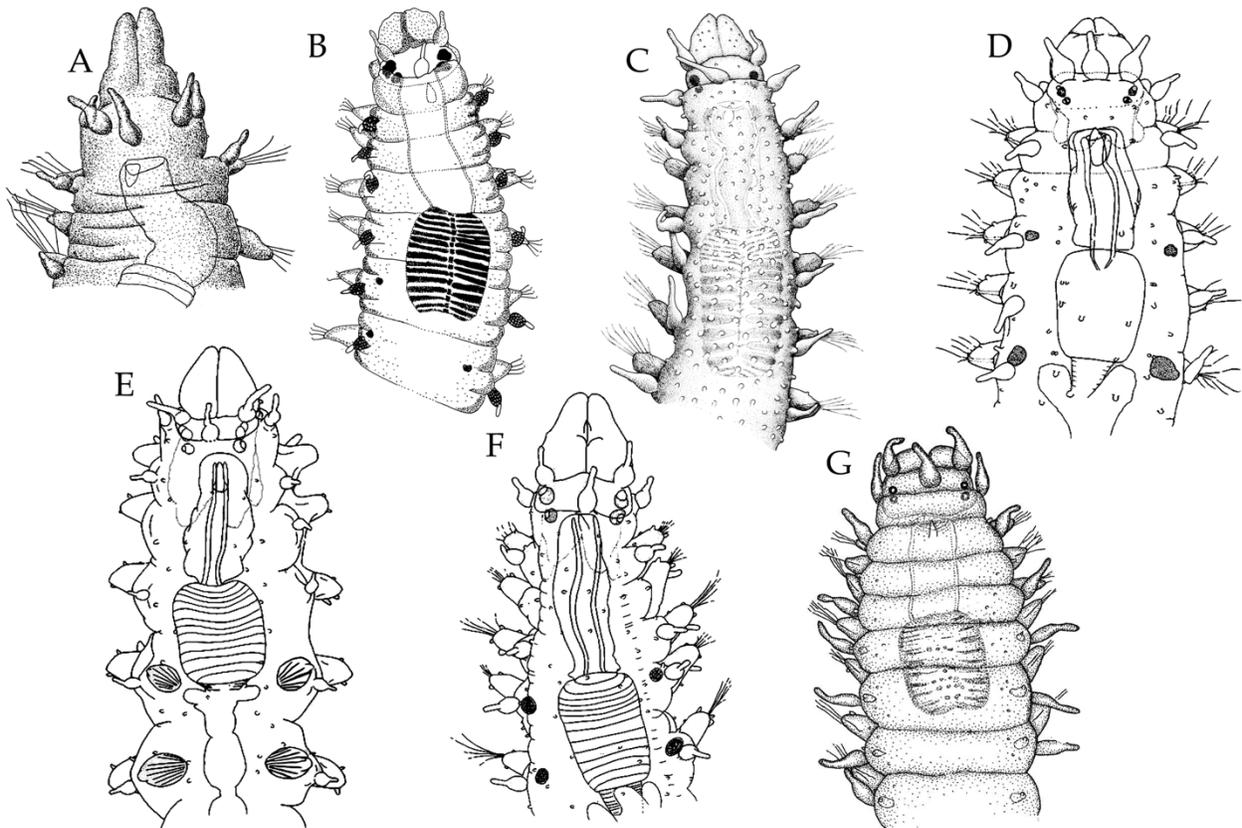


Figura 13. Algunas especies de *Sphaerosyllis*. *S. anoculata* A) parte anterior; *S. tetralobata* B) parte anterior; *S. pirifera* C) parte anterior; *S. magnidentata* D) parte anterior; *S. aciculata* E) parte anterior; *S. glandulata* F) parte anterior; *S. sandrae* G) parte anterior. Redibujadas de: Hartman-Schröder 1980, A); Salcedo *et al.* 2016, B); San Martín 2003, C); Perkins 1981, D-F); Álvarez & San Martín 2009, G).

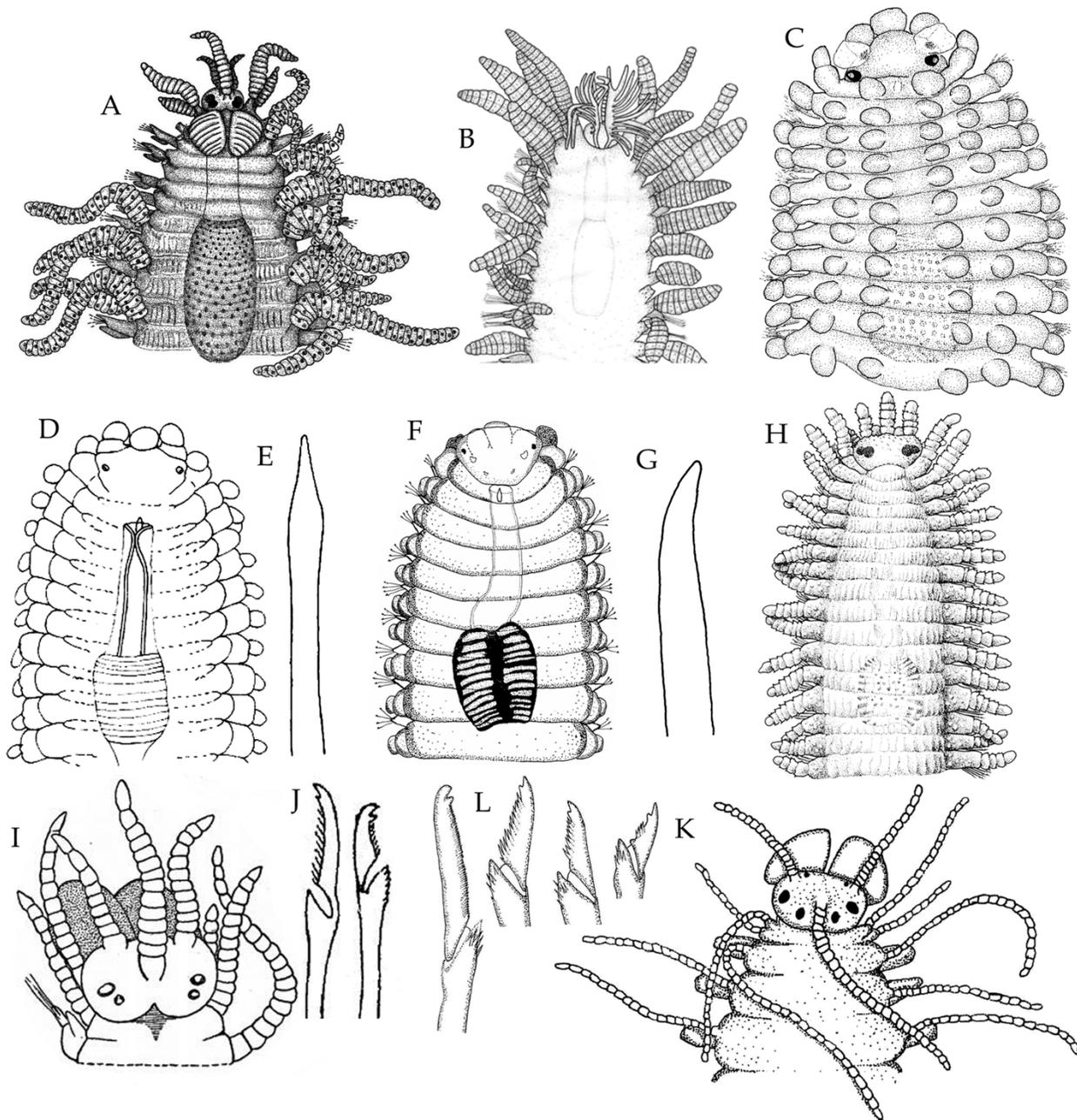


Figura 14. *Nuchalosyllis lamellicornis* A) parte anterior; *N. maiteae* B) parte anterior; *Eurisyllis tuberculata* C) parte anterior; *Plakosyllis quadrioculata* D) parte anterior, E) acícula; *P. curvispina* F) parte anterior, G) acícula; *Xenosyllis scabra* H) parte anterior; *Inermosyllis curacaoensis* I) parte anterior, J) falcígeros; *I. mexicana* K) parte anterior, L) falcígeros. Redibujadas de A) Aguado & San Martín 2008; B) Fukuda & Nogueira 2013; C) San Martín *et al.* 2008; D-E) Perkins 1981; F-G) Salcedo *et al.* 2011; H) San Martín 2003; I-J) Augener 1927; K-L) Dibujo original.

- 8(7) Cuerpo deprimido (aplanado dorsoventralmente) 9
 - Cuerpo sub-cilíndrico, generalmente con el vientre plano, a veces la región posterior del cuerpo deprimida 12
- 9(8) Faringe inerme, cuerpo cubierto con papilas y surcos (Fig. 14H)
 - *Xenosyllis scabra* (Ehlers, 1864) (G, C; P Q)
 - Faringe armada con diente único, trepan o ambos 10

10(9) Faringe armada con trepan y diente medio-dorsal	11
- Faringe con trepan, diente medio-dorsal ausente	
..... <i>Trypanedenta gemmipara</i> (Johnson, 1901) (G, C Q; B, P)	
11(10) Falcígeros con las espinas más distantes en el artejo alcanzan o sobrepasan el siente distal o primario	<i>Pseudosyllis brevipennis</i> Claparède, 1868 (G, C)
- Falcígeros no como el anterior	<i>Trypanosyllis</i>
12(8) Faringe inerme	<i>Inermosyllis</i> 13
- Faringe armada con diente único, trepan o ambos	14
13(12) Prostomio sub-circular con escotadura nugal; falcígeros bidentados de lámina corta (Fig. 14I, J)	<i>I. curacaoensis</i> (Augener, 1927) (G, C)
- Prostomio oval, sin escotadura nugal; falcígeros dorsales con el artejo delgado y alargado y con fuerte gradación dorsoventral (Fig. 14K, L) <i>I. mexicana</i> (Góngora-Garza & de León-González, 1993) (P)
14(12) Cirros dorsales de dos tipos, largos y cirriformes alternados con cortos y ovoides <i>Parasphaerosyllis</i> 15
- Todos los cirros cirriformes, ovoides ausentes	16
15(14) Setígeros medios y posteriores solo con setas pseudo-simples formadas por el engrosamiento del mango y la pérdida del artejo (Fig. 4J) <i>P. malimalii</i> Capa, San Martín & López, 2001 (P)
- Setígeros medios y posteriores sin setas pseudo-simples	<i>P. indica</i> Monro, 1937 (G, C Q; P Q)
16(14) Cirros dorsales en forma de maza (con el extremo más grueso) (Fig. 15A) <i>Paraopisthosyllis victoriae</i> (San Martín, López & Aguado, 2009) (G, C)
- Cirros dorsales más o menos uniformes o adelgazándose distalmente	17
17(16) Faringe armada con trepan y diente medio-dorsal	<i>Dentatysyllis</i> 18
- Faringe armada solo con diente medio-dorsal	20
18(17) Trepan con unos 10 dientes (Fig. 15C)	19
- Trepan con unos 50 dientecillos	<i>D. morrocoyensis</i> San Martín & Boone, 1999 (G, C)
19(18) Cirros dorsales de setígeros medios con 30 artejos	<i>D. carolinae</i> (Day, 1973) (G, C)
- Cirros dorsales de setígeros medios con 3–8 artejos (Fig. 15B)	<i>D. mangalis</i> Russell, 1995 (G, C)
20(17) Diente medio-dorsal en la parte media o posterior de la faringe	<i>Opisthosyllis</i>
- Diente medio-dorsal en la parte anterior de la faringe	<i>Syllis</i>

Branchiosyllis Ehlers, 1887

1 Con protuberancias sobre los lóbulos parapodiales que son consideradas branquias	2
- Sin tales protuberancias o branquias	4
2(1) Setígeros con falcígeros y úngulas	<i>B. diazi</i> Rioja, 1958 (G, C)
- Setígeros sin falcígeros, solo úngulas en todos ellos	3

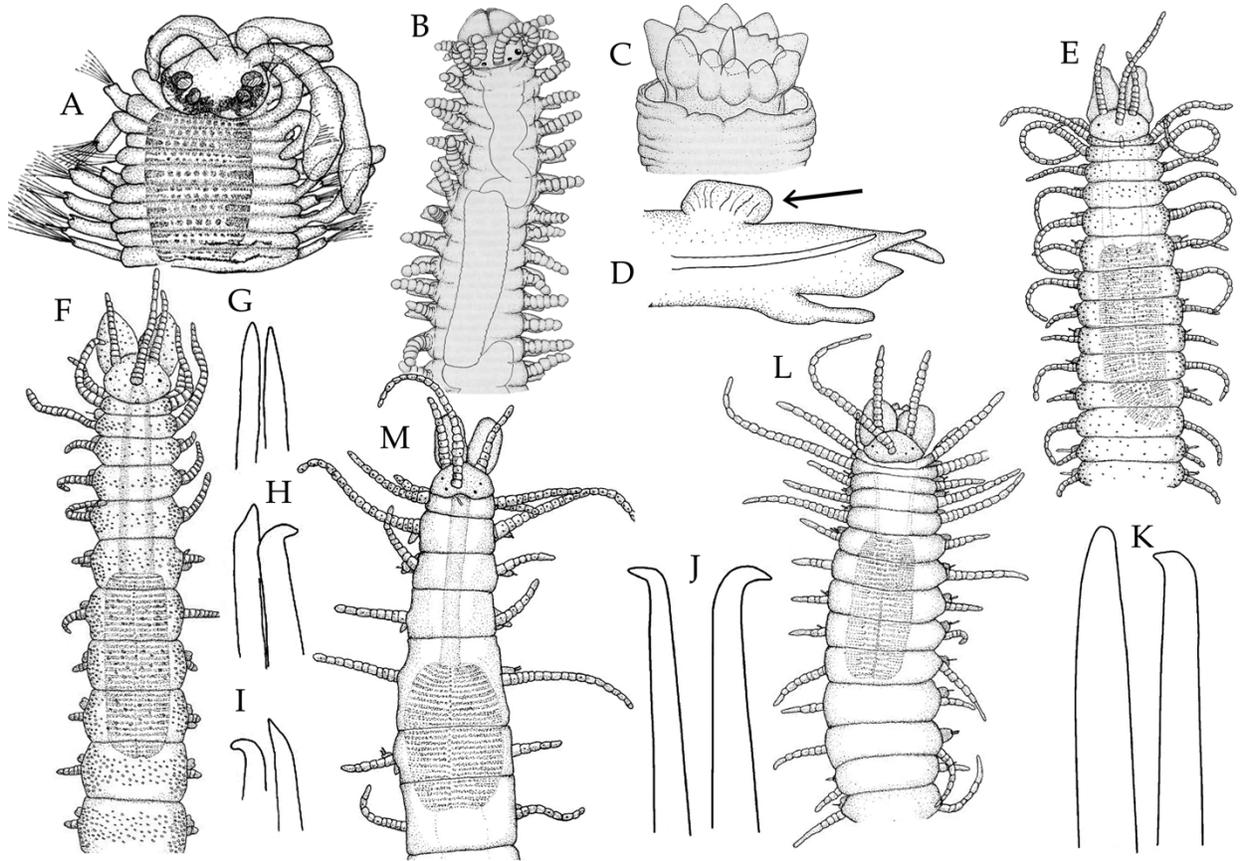


Figura 15. *Paraopisthosyllis victoriae* A) parte anterior; *Dentatisyllis mangalis* B) parte anterior, C) detalle del trepan; *Branchiosyllis oculata* D) parapodio, vista lateral mostrando la branquia; *Haplosyllis niphatensis* E) parte anterior; *H. cephalata* F) parte anterior; *H. spongicola* acículas G) anteriores, H) medias, I) posteriores; *H. gula* J) acículas; *H. chaetofusorata* K) acículas; *H. aplysinicola* L) parte anterior; *H. navasi* M) parte anterior; Modificadas de: San Martín *et al.* 2009, A); Russell 1995, B-C); San Martín *et al.* 2013, D); Lattig *et al.* 2007, G-I); Lattig *et al.* 2011 F), J-M).

- 3(2) Branquias uni-lobuladas (Fig. 15D) *B. oculata* Ehlers, 1887 (G, C)
- Branquias bilobuladas *B. pacifica* Rioja, 1941 (P)

- 4(1) Falcígeros de setígeros anteriores con lámina larga y algo curva (Fig. 2D)
 *B. lorenae* San Martín & Boone, 1999 (G, C)
- Sin tales falcígeros en setígeros anteriores 5
- 5(4) Patrón de coloración ausente 6
- Patrón de coloración presente 7

- 6(5) Setígeros anteriores solo con falcígeros bi-dentados
 *B. exilis* (Gravier, 1900) (G, C; P Q en ambos)
- Setígeros anteriores con falcígeros bi-dentados dorsales y uni-dentados ventrales
 *B. riojai* Góngora-Garza, García-Garza & de León-González, 2011 (P)

- 7(5) Patrón de coloración con el dorso completamente negro
 *B. sanmartini* Góngora-Garza, García-Garza & de León-González, 2011 (P)
- Parte anterior sin patrón de coloración, regiones media y posterior del cuerpo con una
 banda transversal negra sencilla *B. salazari* Ruiz-Ramírez & Harris, 2008 (G, C)

Haplosyllis Langerhans, 1879

- 1 Con al menos una acícula con punta oblicua, casi en ángulo recto (Fig. 5J) 2
 - Todas las acículas con punta recta o ligeramente doblada, no en ángulo recto 5
- 2(1) Acícula de segmentos medios y posteriores engrosada, más gruesa que las setas 3
 - Acícula de segmentos medios y posteriores no engrosada 4
- 3(2) Cirros dorsales alternándose largos (5-9 artejos) y cortos (1-4 artejos) (Fig. 15E)
 *H. niphatesicola* Lattig & Martin, 2011 (G, C)
 - Cirros dorsales no alternados, cortos, con 1-4 artejos (Fig. 15F) *H. cephalata* Verrill, 1900 (G, C)
- 4(2) Acículas rectas y oblicuas (Fig. 15G, I) *H. spongicola* (Grube, 1855) (G, C; P Q)
 - Todas las acículas oblicuas (Fig. 15J) *H. gula* Treadwell, 1924 (G, C)
- 5(1) Acícula recta de segmentos medios engrosada (Fig. 15K)
 *H. chaetofusorata* Lattig & Martin, 2011 (G, C)
 - Acículas de segmentos medios no engrosadas 6
- 6(5) Proventrículo con unos 40-49 ACM *H. agelas* Uebelacker, 1982 (G, C)
 - Proventrículo con 20-33 ACM 7
- 7(6) Faringe tan ancha como el proventrículo (27-33 ACM); cirros dorsales alternados largos (6-11 artejos) y cortos (2-7 artejos) (Fig. 15L) *H. aphysinicola* Lattig & Martin, 2011 (G, C)
 - Faringe delgada, aproximadamente la mitad del proventrículo (20-25 ACM); cirros dorsales no alternados con 5-9 artejos (Fig. 15M) *H. navasi* Lattig & Martin, 2011 (G, C)

Opisthosyllis Langerhans, 1879

- 1 Diente medio-dorsal muy grande y situado en la parte media de la faringe (Fig. 16A)
 *O. longidentata* San Martín, 1991 (G, C)
 - Diente medio-dorsal situado en la parte posterior de la faringe 2
- 2(1) Setígeros medios con 1-2 setas pseudo-simples formadas por el engrosamiento del mango y la pérdida del artejo; caperuza occipital bilobulada (Fig. 16B, C)
 *O. japonica* Imajima, 1966 (G, C; P Q en ambas)
 - Setígeros medios sin tales setas, caperuza occipital distinta al anterior 3
- 3(2) Falcígeros unidentados en todos los setígeros 4
 - Falcígeros bidentados, setígeros posteriores con falcígeros unidentados
 *O. corallicola* Hartmann-Schröder, 1965 (G, C Q)
- 4(3) Falcígeros posteriores con el mango engrosado y con un pequeño diente distal; antena media con unos 25 artejos (Fig. 16D, E) *O. brunnea* Langerhans, 1879 (G, C; P Q)
 - Sin tal engrosamiento del mango en falcígeros posteriores; antena media con unos 14 artejos *O. arboricola* Hartmann-Schröder, 1959 (G, C Q; P)

Syllis Savigny in Lamarck, 1818

- 1 Acícula de setígeros posteriores con la punta hinchada y hueca (Fig. 5N, O) 2
 - Acícula de setígeros posteriores de otra forma 4

2(1) Falcígeros claramente bidentados	3
- Falcígeros unidentados o sub-bidentados	<i>S. vivipara</i> Krohn, 1869 (G, C)
3(2) Seta simple dorsal bidentada	<i>S. prolifera</i> Krohn, 1852 (G, C; P Q)
- Seta simple dorsal unidentada	<i>S. antoniae</i> Salcedo, San Martín & Solis-Weiss, 2012 (P)
4(1) Segmentos medios y posteriores con setas pseudo-simples formadas por la fusión del mango y el artejo o por el engrosamiento del mango y la pérdida del artejo	5
- Sin tales setas en segmentos medios y posteriores	8
5(4) Setas simples formadas por la fusión del mango y el artejo	6
- Setas simples formadas por el engrosamiento del mango y la pérdida del artejo	7
6(5) Con setas pseudo-simples ipsiloides (Fig. 4H)	<i>S. gracilis</i> Grube, 1840 (G, C; P Q)
- Setas pseudo-simples ipsiloides ausentes	<i>S. brasiliensis</i> McIntosh, 1885 (G, C)
7(5) Falcígeros sub-bidentados a unidentados, proventrículo dos veces más largo que la faringe, con unos 38-42 ACM	<i>S. amica</i> de Quatrefages, 1865 (G, C; P Q)
- Falcígeros unidentados, proventrículo del mismo largo que la faringe, con unos 45-50 ACM	<i>S. elongata</i> (Johnson, 1901) (B, P)
8(4) Setas compuestas: falcígeros y pseudo-espiníferos (Fig. 2G-K)	9
- Setas compuestas solamente falcígeros (Fig. 1I-N)	24
9(8) Segmentos anteriores con 20-28 setas compuestas por haz <i>S. heterochaeta</i> Moore, 1909 (G, C Q; B, P)
- Segmentos anteriores con menos de 20 setas compuestas por haz	10
10(9) Tres pares de glándulas dorsales en los setígeros 14-16 (Fig. 16F) <i>S. maryae</i> San Martín, 1992 (G, C)
- Sin tales glándulas	11
11(10) Patrón de coloración en forma de ochos en la región anterior (Fig. 16G) <i>S. alosae</i> San Martín, 1992 (G, C)
- Sin patrón de coloración	12
12(11) Parte proximal de la faringe dividida en 10 regiones longitudinales, cada una con una hilera de 5-6 papilas <i>S. papillosus</i> Tovar-Hernández, Granados-Barba & Solis-Weiss, 2002 (G, C)
- Parte proximal de la faringe sin tales hileras de papilas	13
13(12) Ojos presentes	14
- Ojos ausentes	23
14(13) Cirro dorsal de la región media del cuerpo con unos 40 artejos <i>S. magna</i> Westheide, 1974 (P)
- Cirro dorsal de la región media del cuerpo con 10-35 artejos	15

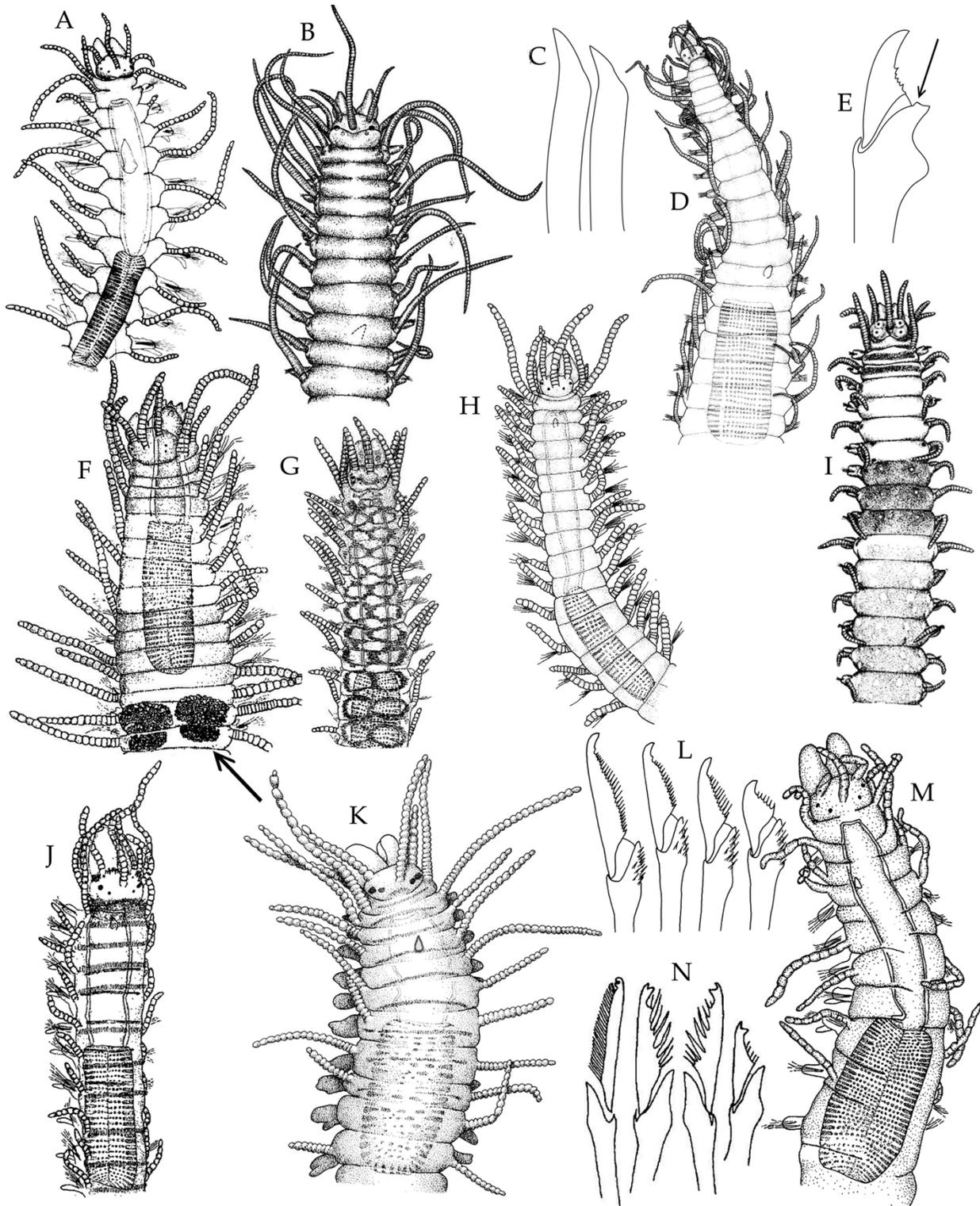


Figura 16. *Opisthosyllis longidentata* A) parte anterior; *O. japonica* B) parte anterior, C) setas pseudo-simples; *O. brunnea* D) parte anterior, E) falcígero de setígeros posteriores; *Syllis maryae* F) parte anterior; *S. alosae* G) parte anterior; *S. rosea* H) parte anterior; *S. okadai* I) parte anterior; *S. barbata* J) parte anterior; *S. pectinans* K) parte anterior, L) falcígeros; *S. riojai* M) parte anterior, N) falcígeros. Modificadas de: San Martín 1991, A); Imajima 1966, B-C), I); San Martín *et al.* 2008, D-E); San Martín 1992, F-G), J); Álvarez-Campos *et al.* 2015, H); San Martín 2003, K-L); San Martín 1990, M-N).

15(14) Parapodios con una acícula muy delgada, en forma de aguja, además de las acículas comunes	16
- Parapodios sin acícula en forma de aguja	17
16(15) Pseudo-espiníferos unidentados <i>S. beneliahuae</i> (Campoy & Alquézar, 1982) (G, C; P Q)	
- Pseudo-espiníferos bidentados <i>S. garciai</i> (Campoy, 1982) (G, C)	
17(15) Parapodios de todas las regiones con una sola acícula	18
- Al menos los parapodios de la región anterior con varias acículas	19
18(17) Proventrículo con unos 40 ACM <i>S. botosaneanui</i> (Hartmann-Schröder, 1973) (G, C)	
- Proventrículo con unos 24-27 ACM (Fig. 16H) <i>S. rosea</i> Langerhans, 1879 (G, C)	
19(17) Acícula posterior acuminada	20
- Acícula posterior recta y aguda	22
20(19) Pseudo-espiníferos unidentados (Fig. 2G)	21
- Pseudo-espiníferos bidentados	
..... <i>S. lagunae</i> Tovar-Hernández, Hernández-Alcántara & Solis-Weiss, 2008 (G, C)	
21(20) Proventrículo con unos 30 ACM <i>S. broomensis</i> (Hartmann-Schröder, 1979) (G, C)	
- Proventrículo con unos 40 ACM <i>S. mexicana</i> (Rioja, 1960) (G, C)	
22(19) Seta simple ventral unidentada, borde serrado	<i>S. alternata</i> Moore, 1908 (B, P)
- Seta simple ventral bidentada, borde liso <i>S. cornuta</i> (Rathke, 1843) (G, C; P Q en ambos)	
23(13) Antena con unos 32 artejos; proventrículo con unos 34-35 ACM	
..... <i>S. caeca</i> Monro, 1933 (P)	
- Antena media con 24-26 artejos; proventrículo con 40-43 ACM	
..... <i>S. hyperioni</i> (Dorsey & Phillips, 1987) (B, P)	
24(8) Segmentos anteriores con 20-25 setas por haz	<i>S. vittata</i> Grube, 1840 (G, C)
- Segmentos anteriores con hasta 16-18 setas por haz	25
25(24) Peristomio y algunos segmentos anteriores completamente pigmentados	26
- Segmentos anteriores no completamente pigmentados	27
26(25) Peristomio y setíferos 1, 2, 7, 8 y 9 completamente pigmentados (Fig. 16I)	
..... <i>S. okadai</i> Fauvel, 1934 (P Q)	
- Peristomio y setífero 1 completamente pigmentados, setíferos 2 y 3 sin pigmento, segmentos anteriores con una delgada banda roja transversal (Fig. 16J)	
..... <i>S. barbata</i> San Martín, 1992 (G, C)	
27(25) Cuerpo dorso-ventralmente aplanado en la mitad posterior del cuerpo	28
- Cuerpo subcilíndrico, generalmente con el vientre plano	29
28(27) Falcíferos unidentados	<i>S. adamantea</i> (Treadwell, 1914) (B, P)
- Falcíferos bidentados <i>S. castroviejoii</i> Capa, San Martín & López, 2001 (P)	
29(27) Diente medio-dorsal alejado de la abertura faríngea (Fig. 16K, M)	30
- Diente medio-dorsal muy cercano a la abertura faríngea	31

- 30(29)** Falcígeros unidentados a sub-bidentados (Fig. 16L), seta simple ventral finamente bidentada *S. pectinans* Haswell, 1920 (G, C Q)
 - Falcígeros bidentados (Fig. 16N); seta simple ventral claramente bidentada
 *S. riojai* (San Martín, 1990) (G, C)
- 31(29)** Solamente falcígeros unidentados *S. fasciata* Malmgren, 1867 (G, C Q)
 - Falcígeros bidentados o sub-bidentados, a veces en combinación con unidentados **32**
- 32(31)** Diente proximal de los falcígeros ventrales en la región media del cuerpo al menos el doble del grueso que el distal **33**
 - Diente proximal de los falcígeros ventrales en la región media del cuerpo igual, más pequeño o ligeramente más grande que el distal **36**
- 33(32)** Segmentos medios con 1-3 falcígeros engrosados, con el diente proximal claramente mayor que el distal (Fig. 1M, N) **34**
 - Segmentos medios sin tales falcígeros **35**
- 34(33)** Falcígeros engrosados con el artejo más corto que los "falcígeros normales" (Fig. 17A)
 *S. ortizi* San Martín, 1992 (G, C)
 - Falcígeros engrosados con el artejo más largo que los "falcígeros normales" (fig. 17B)
 *S. magnipectinis* Storch, 1967 (G, C)
- 35(33)** Cirros dorsales en segmentos medios con 23-25 artejos
 *S. glarearia* (Westheide, 1974) (P)
 - Cirros dorsales en segmentos medios con 36-38 artejos
 *S. lutea* (Hartmann-Schröder, 1960) (G, C Q)
- 36(32)** Antenas, cirros tentaculares y cirros del primer setífero 2-3 veces más largos que el resto *S. heterocirrata* (Hartmann-Schröder, 1960) (G, C Q)
 - Apéndices distintos al anterior **37**
- 37(36)** Cirro dorsal de la región media del cuerpo con menos de 10 artejos **38**
 - Cirro dorsal de la región media del cuerpo con más de 15 artejos **40**
- 38(37)** Acícula posterior con la punta roma (Fig. 17C, D) *S. hyalina* Grube, 1863 (G, C; P Q)
 - Acícula posterior acuminada (Fig. 5P) **39**
- 39(38)** Falcígeros bidentados *S. pseudoarmillaris* Nogueira & San Martín, 2002 (G, C)
 - Falcígeros sub-bidentados a unidentados
 *S. armillaris* (O. F. Müller, 1771) (G, C; P Q en ambos)
- 40(37)** Primer par de cirros dorsales mucho más gruesos que el resto (Fig. 17E)
 *S. setoensis* (Imajima, 1966) (P Q)
 - Todos los cirros dorsales con el mismo grosor relativo **41**
- 41(40)** Falcígeros de la región media del cuerpo con el mango ahorquillado (Fig. 17F)
 *S. bifurcata* (Hartmann-Schröder, 1980) (G, C)
 - Falcígeros con el mango no ahorquillado **42**

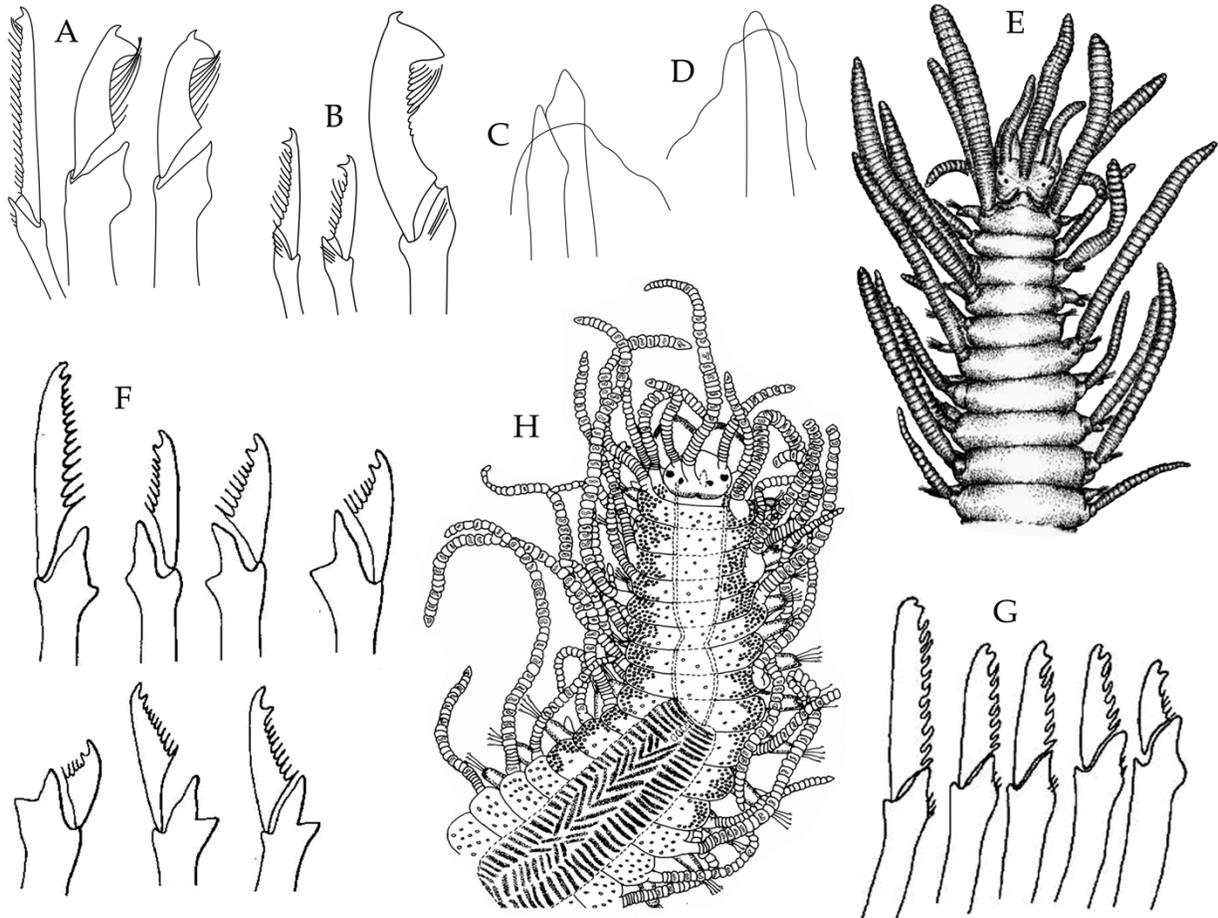


Figura 17. *Syllis ortizi* A) falcíferos de segmentos posteriores; *S. magnipectinis* B) falcíferos del segmento 25; *S. hyalina* C) acículas de la región media, D) acícula de segmentos posteriores; *S. setoensis* E) parte anterior; *S. bifurcata* F) falcíferos; *S. danieli* G) falcíferos; *S. deleoni* H) parte anterior. Modificadas de: San Martín 1992, A y G); Licher 1999, B); San Martín 2003, C-D); Imajima 1966, E); Hartman-Schröder 1980, F); Salcedo *et al.* 2016, H).

- 42(41) Todos los parapodios con una sola acícula
 *S. truncata* Haswell, 1920 (G, C; P Q en ambos)
- Parapodios anteriores con al menos dos acículas 43

- 43(42) Patrón de coloración presente 44
- Patrón de coloración ausente 45

- 44(43) Patrón de coloración en forma de ocho o de anteojos
 *S. variegata* Grube, 1860 (G, C; P Q)
- Con dos bandas transversas rojizas en cada segmento anterior
 *S. bella* (Chamberlin, 1919) (B, P)

- 45(43) Segmentos anteriores con 2-3 acículas por parapodio 46
- Segmentos anteriores con 4-5 acículas por parapodio 48

- 46(45) Falcíferos más dorsales (en la región media del cuerpo) con los dos dientes muy cercanos entre sí (Fig. 17G) *S. danieli* San Martín, 1992 (G, C)
- Falcíferos con los dientes no tan cercanos entre sí 47

- 47(46)** Cirros dorsales en la región media del cuerpo alternados largos (37-46 artejos) y cortos (17-23 artejos) (Fig. 17H); seta simple dorsal bífida con el diente proximal más pequeño que el distal *S. deleari* Salcedo, San Martín & Solis-Weiss, 2012 (P)
- Cirros dorsales en la región media del cuerpo alternados largos (13-20 artejos) y cortos (10-14 artejos); seta simple dorsal bidentada con el diente proximal mayor al distal
.....*S. gerlachi* (Hartmann-Schröder, 1960) (G, C; P Q en ambos)
- 48(45)** Seta simple dorsal unidentada; cirros dorsales de la región media alternados largos (20-24 artejos) y cortos (16-18 artejos) *S. aciculata* Treadwell, 1945 (P)
- Seta simple dorsal bidentada; cirros dorsales de la región media alternados largos (44-50 artejos) y cortos (35-38 artejos) *S. corallicola* Verrill, 1900 (G, C; P Q)

Trypanosyllis Claparède, 1864

- 1** Con setas pseudo-simples formadas por la fusión del mango y el artejo (Fig. 4F)
..... *T.inglei* Perkins, 1981 (G, C)
- Sin tales setas pseudo-simples **2**
- 2 (1)** Trepan con 10 dientes diminutos **3**
- Trepan con dientes no diminutos **4**
- 3(2)** Diente medio-dorsal presente *T. parvidentata* Perkins, 1981 (G, C)
- Diente medio-dorsal ausente
.....*T. microdenticulata* Salcedo, San Martín & Solis-Weiss, 2011 (P)
- 4(2)** Falcíferos unidentados *T. prampramensis* Augener, 1918 (G, C)
- Falcíferos bidentados **5**
- 5(4)** Proventrículo más largo que la faringe *T. vittigera* Ehlers, 1887 (G, C)
- Proventrículo más corto que la faringe **6**
- 6(5)** Cirros dorsales de setíferos medios con 3-4 artejos *T. savagei* Perkins, 1981 (G, C)
- Cirros dorsales de setíferos medios con al menos 5-6 artejos **7**
- 7(6)** Con dos líneas delgadas transversas café-oscuras, una en la parte anterior y la otra en el centro de cada segmento *T. californiensis* Álvarez-Campos & Rouse, 2017 (B, P)
- Con dos bandas café, una en la parte anterior y la otra en la parte posterior del segmento, tan cercanas una de la otra que aparentan una sola banda
..... *T. luquei* Álvarez-Campos & Verdes, 2017 (B, P)
- Con dos bandas anchas transversas rojo-naranja en el centro del segmento, la anterior más ancha *T. zebra* (Grube, 1860) (G, C; P Q en ambos)

Agradecimientos

Esta nueva contribución se mejoró mucho por la cuidadosa lectura y recomendaciones por los Drs. Daniel Martín y Guillermo San Martín.

Referencias

- Aguado MT, Capa M, Lago-Barcia D, Gil J, Pleijel F & NIGREN A 2019 Species delimitation in *Amblyosyllis* (Annelida, Syllidae). Plos ONE 14(4): 1-71.
- Aguado MT, G San Martín & E Nishi 2008 Contribution to the knowledge of Syllidae (Annelida,

- Phyllodocida) from Japan with descriptions of three new species. *Syst Biodiv* 6(4):521–550.
- Aguado MT & G San Martín 2008 Re-description of some enigmatic genera of Syllidae (Phyllodocida: Polychaeta). *J Mar Biol Assoc UK* 88(1): 35–56.
- Aguado MT & G San Martín 2009 Phylogeny of Syllidae (Polychaeta) based on morphological data. *Zool Scripta* 2009: 1-24.
- Álvarez P & G San Martín 2009 A new species of *Sphaerosyllis* (Annelida: Polychaeta: Syllidae) from Cuba, with a list of syllids from Guanahacabibes Biosphere Reserve (Cuba). *J Mar Biol Assoc UK* 1-9.
- Álvarez-Campos P, Giribet G, San Martín G, Rouse G & Riesgo A 2017 Straightening the striped chaos: systematics and evolution of *Trypanosyllis* and the case of its pseudo-cryptic type species *Trypanosyllis khronii* (Annelida, Syllidae). *Zool J Linn Soc* 179:492-540.
- Álvarez-Campos P, Taboada S, San Martín G, Leiva C & Riesgo A 2018a Phylogenetic Relationships and Evolution of Reproductive modes within flattened syllids (Annelida: Syllidae), with the description of a new genus and five new species. *Invert Syst* 32:224-251.
- Audouin JV y Milne-Edwards H 1833 Classification des Anélides et description de celles qui habitent les côtes de la France. *Ann Sci Nat Paris* (ser 1) 29: 195-269.
- Augener H 1913 Polychaeta 1. Errantia; pp 65-304 *In* Michaelsen W and Hartmeyer R ed. Die fauna Südwest-Australiens. *Ergebn Hamb südwest-austral Forschungs* 1905. Gustav Fisher, Jena 4(5):65-304, Pls 2-3.
- Augener H 1924 Über litorale polychaeten von Westindien. *Sitzungsber Gessellsch Naturfors Freunde Berlin* 1922: 38-53.
- Augener H 1927 Polychaeten von Curaçao, Bijdragen tot de Kennis der Fauna van Curaçao. Resultaten cetner Reisvan Dr. C. J. van der Horst in 1920. *Jaarb Zool Natura Artis Magistra* 25: 39–82.
- Banse K & KD Hobson 1974 Benthic errantiate polychaetes of British Columbia and Washington. *Bull Fish Res Bd Canada* 185:1-111.
- Bastida-Zavala JR 1991b Previous list of the Polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Cabo Pulmo-Los Frailes reef, B.C.S., Mexico. *Bull Mar Sci* 48:584.
- 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* 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.
- Berkley E & Berkley C 1948 Canadian Pacific Fauna 9. Annelida, 9b(1). Polychaeta Errantia. Univ Toronto Press, 100pp.
- Campoy A 1982 Fauna de España: Anélidos Poliquetos de la Península Ibérica. *Publ Biol, Univ Navarra* 7: 1-463.
- Campoy A y Alquezar E 1982 Anélidos poliquetos de las formaciones de *Dendropoma petraeum* (Monterosato) de las costas del Sureste de España. *Actas II Simp Ibérico Estud Benthos Marinho, Lisboa* 2: 121-137.
- Capa M, San Martín G & López E 2001b Description of a new species of *Parasphaerosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae). *Proc Biol Soc Wash* 114(1):280-284.
- Capa M, San Martín G & López E 2001c Syllinae (Syllidae: Polychaeta) del Parque Nacional de Coiba, Panamá. *Rev Biol Trop* 49:103-115.
- Claparède E 1863 Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig, Engelmann.
- Claparède E 1868 Les annélides chétopodes du Golfe de Naples. *Mém Soc Phys Hist Nat Genève* 19: 313-584.
- Cognetti G 1953 Osservazioni sulla biologia riproduttiva di una nuova specie di *Autolytus* del Golfo di Napoli. *Arch Zool Ital* 38: 323-332.
- Cognetti G 1955 Ricerche sui Sillidi del Golfo di Napoli, 4. Osservazioni su specie criptiche e su nuove sottospecie geografiche ed ecologiche. *Pubbl Staz Zool Napoli* 26):1-11.
- Chamberlin RV 1919 New polychaetous annelids from Laguna Beach, California. *J Entomol Zool Pomona Coll* 11:1-23.
- Day JH 1973 New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. NOAA Technical Reports NMFS CIRC 375: 1–140.
- Díaz-Castañeda V & San Martín G 2001 Syllidae (Polychaeta) from San Quintín Bay, Baja California, México, with descriptions of a new genus. *Proc Biol Soc Wash* 114(3): 708–719.
- Dorsey JH & Phillips CA 1987 A new species of *Syllis* (*Ehlersia*) (Polychaeta: Syllidae) from Southern California, and description of the epitoke and atoke variation in *S. (Ehlersia) heterochaeta* Moore, 1909. *Bull Biol Soc Wash* 7: 152-161.
- Ehlers EH 1864 Die Borstenwürmer (Annelida Chaetopoda) nach systematischen und anatomischen Untersuchungen dargestellt. Engelmann, Leipzig, Part 1, 268 pp.
- Ehlers E 1887 Report on the annelids of the dredging expedition of the U.S. coast survey steamer Blake. *Mem Mus Comp Zool Harvard Coll* 15:1-335.
- 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 1977b Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. *Smithson Contr Zool* 221:1-81.
- Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaetes feeding guilds. *Ocean Mar Biol Ann Rev* 17:193-284.
- Fauvel P 1923 Poliquetos Errantes. *FauneFrance* 5:1- 486.

- Franke HD 1999 Reproduction of the Syllidae. In *Reproductive Strategies and Developmental Patterns in Annelids*. A.W.C. Dorresteyn & W. Westheide (eds), Hydrobiologia 402: 39–55.
- Fukuda MV & Nogueira MM 2006. A new species of *Odontosyllis* Claparède, 1863 (Polychaeta: Syllidae: Eusyllinae), and description of Brazilian Material of *Odontosyllis cf. fulgurans* (Audouin & Milne Edwards, 1834). Zool Stud 45(2): 223-233.
- Fukuda MV & Nogueira MM 2013. On a new species of *Nuchalosyllis* (Polychaeta: Syllidae), a rare syllid genus only known from Brazilian waters. J Mar Biol Assoc UK 93(04): 963-966.
- Gardiner SL 1976 Errant Polychaetes from North Carolina. *J Elisha Mitchel Sci Soc* 91(3): 77-220.
- Gidholm L 1962 Sur quelques polychètes syllidiens des sables de la région de Roscoff avec description de deux nouvelles espèces. Cah Biol Mar 3(3): 249-260.
- Glasby CJ 1993 Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida). Invert Taxon 7: 1551–1573.
- Gómez P, Mercado JA, Mitchell LM & Salazar-Vallejo SI 1997 Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca, México. Rev Biol Trop 45:1067-74.
- Góngora-Garza G & JA de León-González 1993 Dos nuevos sílidos (Polychaeta:Syllidae) y nuevos registros para México, con una clave a las especies de sílidos del Pacífico mexicano. Cah Biol Mar 34:17-28.
- Góngora-Garza G, García-Garza, ME & de León-González JA 2011 Two new species of *Branchiosyllis* (Polychaeta: Syllidae) from Western Mexico. Proc Biol Soc Wash 124: 378–385.
- Hartman 1959 Catalogue of the polychaetous annelids of the world. Allan Hancock Found Occ Pap 23:1-628.
- Hartman O 1961 Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Pac Exped 25:1–226.
- Hartman O 1968 Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California. Allan Hancock Foundation, Univ So Calif, Los Angeles.
- Hartmann-Schröder G 1958 Einige Polychaeten aus dem Küstengrund-wasser der Bimini Inseln (Bahamas). Kiel Meeresforsch 14: 233-240.
- Hartmann-Schröder G 1959 Zur Ökologie der Polycheten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitr neotrop Fauna 1: 69-183.
- Hartmann-Schröder G 1960 Polychaeten aus dem Roten Meer. Kiel Meeresforsch 16: 69–125.
- Hartmann-Schröder G 1974 Zur Kenntnis des Eulitorals der afrikanischen Westküste zwischen Angola und Kap der Guten Hoffnung und der afrikanischen Ostküste von Südafrika und Mocambique unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden, 2. Die Polychaeten des Untersuchungsgebietes. Mitt Hamb Zool Mus Inst 69 (Suppl): 95-228.
- Hartmann-Schröder G 1977 Die Polychaeten der Kubanisch-Rumänischen Biospelogischen Expedition nach Kuba 1973. Résult Exp Biospéol Cubano-Roum 2:51-63.
- Hartmann-Schröder G 1978 Einige Sylliden-Arten (Polychaeta) von Hawaii und aus Karibischen Meer. Mitt Hamb Zool Mus Inst 75:49-61.
- Hartmann-Schröder G 1980 Die Polychaeten der Amsterdam-Expeditionen nach Westindien. Bijdr Dierk 50(2): 387-401.
- Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe S & Solís-Weiss V 2003 Commented checklist of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. Bull So Cal Acad Sci 102(1):1-16.
- 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 & Solís-Weiss V 1999 Systematic and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. Océanides 13(2), 14(1):25-38.
- Imajima M 1966 The Syllidae (polychaetous annelids) from Japan, 1. Exogoninae, 2. Autolytinae, 3. Eusyllinae, 4. Syllinae 1, 5. Syllinae 2. Publ Seto Mar Biol Lab 13:385-404, 14:27-83, 14:27-83, 14:85-116, 14:219-252, 14:253-294.
- Imajima M & O Hartman 1964 The polychaetous annelids of Japan. Allan Hancock Found Occ Pap 26:1-452.
- Johnston G 1865 A catalogue of the British non-parasitical worms in the collection of the British Museum. Brit Mus Nat Hist, 365 pp. Pls 1-20.
- Kudenov JD 1983. *Streptospinigera heteroseta*, a new genus and species of Eusyllinae (Polychaeta: Syllidae) from the western shelf of Florida. Proc Biol Soc Wash 96(1) pp 84-88.
- Kudenov L & Harris L 1995. Family Syllidae Grube, 1850. In *axonomic Atlas of Benthic Fauna of the Santa María Basin and Western Santa Barbara Channel*, ed. J. Blake, B. Hilbig & P.H. Scott, pp 1-97. Santa Barbara, California: Santa Barbara Museum of Natural History.
- Lagos MA, León MV, Quiroga SY & Martínez A 2017 Intertidal annelids from the Caribbean Coast of Colombia. Rev Biol Trop 66(2): 658-673.
- Langerhans P 1879. Die Würmfauna von Madeira. Zeitschr Wissenschaft Zool 33: 513-592.
- Lattig P & Martin D 2011. Sponge-associated *Haplosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from the Caribbean Sea, with the description of four new species. Scientia Mar 75(4): 733-758.
- Lattig P, San Martín G & Martín, D 2007 Taxonomic and morphometric analyses of the Haplosyllis spongicola complex (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from the Spanish seas, with re-description of the type species and description of two new species. Scientia Mar 71: 551–570.

- Licher F 1999. Revision der Gattung *Typosyllis* Langerhans, 1879 (Polychaeta: Syllidae): Morphologie, Taxonomie und Phylogenie. *Abbild Senckenberg nat Ges* 551:1-336.
- Martín D, Aguado M & Britayev 2009. Review of the symbiotic Genus *Haplosyllides* (Polychaeta: Syllidae), with a description of a new species. *Zool Sci* 26: 646-655.
- Martín D & Britayev TA 1998 Symbiotic polychaetes: review of known species. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 36, 217-340.
- Martín D & Britayev TA 2018. Symbiotic Polychaetes revisited: An update of the known species and relationships (1998-2017). *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 56, 371-448.
- Martín D, Núñez J, Riera R, & Gil J 2002 On the associations between *Haplosyllis* (Polychaeta, Syllidae) and gorgonians (Cnidaria, Octocorallia), with the description of a new species. *Biol J Linn Soc* 77: 455-477.
- Monro CCA 1933 On a collection of Polychaeta from Dry Tortugas, Florida. *Ann Mag Nat Hist* 12: 244-269.
- Monro CCA 1937 Polychaeta. The John Murray Expedition 1933-34. *Brit Mus Nat Hist, Sci Rep* 4(8): 32-321.
- Moore JP 1909. The polychaetous annelids dredged by the U.S.S. "Albatross" off the coast of Southern California in 1904. I. Syllidae, Sphaerodoridae, Hesionidae and Phyllodocidae: *Proc Acad Nat Sci Phila* 61: 321-355, Láms 15-16.
- Nogueira JM & Fukuda MV 2008 A new species of *Trypanosyllis* (Polychaeta: Syllidae) from Brazil, with a redescription of Brazilian material of *Trypanosyllis zebra*. *J Mar Biol Assoc UK* 88.
- Nogueira JM & San Martín G 2002 Species of *Syllis* Savigny in Lamarck, 1818 (Polychaeta: Syllidae) living in corals in the state of São Paulo, southeastern Brazil. *Beaufortia* 52(7): 57-93.
- Nygren A 2004 Revision of Autolytinae (Syllidae: Polychaeta). *Zootaxa* 680, 1-314.
- Perkins TH 1981 Syllidae (Polychaeta), principally from Florida, with descriptions of a new genus and twenty-one new species. *Proc Biol Soc Wash* 93(4):1080-1172.
- Rioja E 1941 Estudios anelidológicos, 3. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. *An Ins Biol, UNAM* 12: 669-746.
- Rioja E 1943 Estudios anelidológicos. VII. Aportaciones al conocimiento de los Exogoninos (Anélidos Poliquetos) de las costas Mexicanas del Pacífico. *An Ins Biol UNAM* 14: 207-227.
- Rioja E 1958 Estudios anelidológicos. XXII. Datos para el conocimiento de la fauna de anélidos poliquetos de las costas orientales de México. *An Ins Biol UNAM* 29: 219-301.
- Ruiz-Ramirez J & Harris L 2008 *Branchiosyllis salazari* sp. n. (Polychaeta: Syllidae) del Caribe Noroccidental y comentarios sobre el material tipo de *B. exilis* (Gravier, 1900). *Animal Biodiv Conserv* 31.2: 1-9.
- Ruiz-Ramirez J & Salazar-Vallejo SI 2001 Exogoninae (Polychaeta: Syllidae) del Caribe mexicano con una clave para las especies del Gran Caribe. *Rev Biol Trop* 70(3): 127-138.
- Russell DE 1989 Three new species of *Sphaerosyllis* (Polychaeta, Syllidae) from mangrove habitats in Belize. *Zool Scripta* 18(3) 375-380.
- Russell DE 1995 Description of a new viviparous species of *Dentatisyllis* (Polychaeta: Syllidae) from Belize with an assesment of growth and variation, and emendation of the genus. *Proc Biol Soc Wash* 108(4): 568-576.
- Salazar-Vallejo SI 1989 (1988) Enrique Rioja y su contribución al estudio de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) en México. *Brenesia* 30:39-65.
- Salcedo DL, San Martín G & Solis-Weiss V 2011 Two new species of Syllidae (Annelida: Polychaeta) from the Southern Mexican Pacific. *Zootaxa* 2800: 41-52.
- Salcedo DL, San Martín G & Solis-Weiss V 2012 The genus *Syllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) in the Southern Mexican Pacific with the description of two new species and three new records. *Zootaxa* 3263: 47-62.
- Salcedo DL, San Martín G & Solis-Weiss V 2016 Eusyllinae, Exogoninae and Autolytinae (Syllidae: Polychaeta) from the Southern Pacific, with description of three new species. *Zootaxa* 4158(4): 507-522.
- San Martín G 1982 *Pseudosyllides balearica* n. sp. un nuevo Syllido (Poliquetos: Errantes) del Mar Mediterráneo. *Cah Biol Mar* 23: 21-27.
- San Martín G (1984) Estudio biogeográfico, faunístico y sistemático de los Poliquetos de la familia Síllidos (Syllidae: Polychaeta) en Baleares. *Univ Complutense Madrid*, 187, 529 pp.
- San Martín G 1990. Eusyllinae (Syllidae, Polychaeta) from Cuba and Gulf of Mexico. *Bull Mar Sci* 46(3): 590-619.
- San Martín G 1991 Syllinae (Polychaeta: Syllidae) from Cuba and the Gulf of Mexico. *Bull Mar Sci* 48(2): 236-241.
- San Martín G 1992 *Syllis* Savigny in Lamarck, 1818 (Syllinae: Syllidae: Polychaeta) from Cuba, the Gulf of México, Florida and North Carolina, with a revision of several species described by Verrill. *Bull Mar Sci* 51(3): 407-419.
- San Martín G 1994 Autolytinae (Polychaeta, Syllidae) from Cuba and North American Atlantic Ocean. *Mém Mus Natl Hist Nat* 162: 269-277.
- San Martín G 2003 Annelida Polychaeta, 2- Syllidae. *Fauna Ibérica* 21: 1-554.
- San Martín G 2005 Exogoninae (Polychaeta, Syllidae) from Australia, with the description of a new genus and twenty-two new species. *Rec Aust Mus* 57: 39-152.
- San Martín G & Bone D 1999 Two new species of *Dentatisyllis* and *Branchiosyllis* (Polychaeta: Syllidae):

- Syllinae) from Venezuela. Proc Biol Soc Wash 112: 319–326.
- San Martín G & Hutchings P 2006 Eusyllinae (Polychaeta, Syllidae) from Australia with the description of a new genus and fifteen new species. Rec Aust Mus 58: 257–370.
- San Martín G, P Hutchings & Aguado MT 2008a Syllinae (Polychaeta, Syllidae) from Australia. Part. 2. Genera *Inermosyllis*, *Megasyllis* n. gen., *Opisthosyllis*, and *Trypanosyllis*. Zootaxa 1840: 1–53.
- San Martín G, P Hutchings & MT Aguado 2008b Syllinae (Polychaeta, Syllidae) from Australia. Part. 1. Genera *Branchiosyllis*, *Eurysyllis*, *Karroonsyllis*, *Parasphaerosyllis*, *Plakosyllis*, *Rhopalosyllis*, *Tetrapalpia* n. gen., and *Xenosyllis*. Rec Aust Mus 60: 119–160.
- San Martín G, López E & Aguado MT 2009 Revision of the genus *Pionosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Eusyllinae), with a cladistic analysis, and the description of five new genera and two new species. J Mar Biol Assoc UK 1-44.
- San Martín G, Álvarez-Campos P & Hutchings P 2017 The genus *Syllis* Savigny in Lamarck, 1818 (Annelida: Syllidae: Syllinae) from Australia (second part): four new species and re-description of twelve previously described species. Zootaxa 4237(2): 201–243.
- Southern R 1914 Clare Island Survey. Archiannelida and Polychaeta. Proc R Irish Acad 31(47): 1–160.
- Tovar-Hernández MA, Granados-Barba A & Solís-Weiss V 2002 *Typosyllis papillosus*, a new species (Annelida: Polychaeta: Syllidae) from the Southwest Gulf of Mexico. Proc Biol Soc Wash 115(4): 760–768.
- Tovar-Hernández MA, Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 2008 Description of *Syllis lagunae* sp. nov. (Polychaeta: Syllidae) from the Southern Gulf of México and designation of a neotype for *Syllis mexicana* (Rioja, 1960) Cah Biol Mar 49: 337–350.
- Treadwell AL 1914 New Syllidae from San Francisco Bay, collected by the U.S.S. "Albatross". Univ Calif Publ Zool 13(9): 235–238.
- Treadwell AL 1917 Polychaetous annelids from Florida, Porto Rico, Bermuda and the Bahamas. Carnegie Inst Wash Publ 251: 255–272, Láms 1–3.
- Treadwell AL 1923 Polychaetous annelids from Lower California with descriptions of new species. Am Mus Novit 74: 1–11.
- Treadwell AL 1924 Polychaetous annelids collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918. Univ Iowa Stud Nat Hist 10(4): 3–23, Láms 1–2.
- Treadwell AL 1945 New species of polychaetous annelids from Massachusetts and California. Amer Mus Novitates 1280: 1–3.
- Uebelacker JM 1982 *Haplosyllis agelas*, a new polychaetous annelid (Syllidae) from the Bahamas. Bull Mar Sci 32: 856–861.
- Uebelacker JM 1982 Review of some little-known species of syllids (Annelida: Polychaeta) described from the Gulf of Mexico and Caribbean by Hermann Augener in 1924. Proc Biol Soc Wash 95:583–593.
- Uebelacker JM 1984 Family Syllidae Grube, 1850. In: Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico, vol. IV. Uebelacker, J. M. & Johnson, P. G. (Eds). Barry A. Vittor and Associates, Mobile, 1–151.
- Uschakov PV 1955 Polychaeta of the Far Eastern Seas of the USSR. Israel Progr Sci Transl, Jerusalem. 419 p.
- Westheide W 1974 Interstitielle Fauna von Galapagos, 11. Pisionidae, Hesionidae, Pilargidae, Syllidae (Polychaeta). Microfauna Meeresb 44: 194–338.

59. Terebellidae Johnston, 1846

Mario H. Londoño-Mesa

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

Introducción

Los terebélidos son poliquetos conspicuos, componentes del bentos en aguas marinas o salobres. Cuando son adultos presentan tallas variables, desde 1 cm hasta 40 cm. Son gusanos sedentarios que generalmente construyen tubos con materiales que encuentran en el fondo, como granos de limo o arena, pequeñas piedras, restos de corales y algas calcáreas, foraminíferos, fragmentos de conchas y/o porciones de algas y pastos marinos. Sin embargo, también hay especies excavadoras en fondos blandos o, incluso, nadadoras (Rouse 2001).

Pese a esta composición tan variada, los tubos generalmente no se han usado para diferenciar especies, pues se pueden encontrar tubos semejantes contruidos por diferentes especies. Estos tubos están sobre o dentro del sedimento, bajo las rocas en el fondo o entre sustratos de algas. La mayoría de las especies presentan tubos sencillos y curvos; sin embargo, algunas construyen tubos con arreglos muy elaborados como estructuras reticulares en su extremo anterior, para poder posar sus tentáculos y tomar el alimento suspendido en la columna de agua. Los terebélidos generalmente se alimentan de pequeñas partículas ricas en microalgas y otros microorganismos; estas partículas las toman con sus tentáculos al posarlos sobre el fondo; luego, a través de un canal ciliado, las dirigen hacia los labios bucales y boca, igualmente ciliados (Rouse 2001).

El nombre de la familia tal vez derive del aspecto que tienen sus especies. *Terebella* viene del latín *terebro*, que significa perforar. El término se usó para designar un taladro manual que tiene dos lugares de agarre, uno superior plano con el que se sostiene el eje (semejante al extremo anterior del gusano) y otro abultado, en la parte media, con la que se da la vuelta al "taladro"

(semejante al tórax del gusano cuando se ensancha por movimientos peristálticos); por la semejanza con este taladro, posiblemente se le denominó a la familia.

De acuerdo con lo registrado por Londoño-Mesa (2009, 2012), para el Gran Caribe se han registrado 23 géneros y 46 especies. Mientras que para el Pacífico oriental tropical no se ha hecho un estudio similar; sin embargo, Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004), en un listado de las especies registradas en esta región, incluyeron 21 géneros y 53 especies. No obstante, algunos de los registros del Pacífico son dudosos por ser especies descritas en regiones lejanas y muy distintas, ecológicamente hablando.

No obstante, un ejercicio de revisión, por Londoño-Mesa (2011), del material de ocho géneros y 11 especies previamente reportadas para el Caribe colombiano, por Báez & Ardila (2003), encontró que el número real fue de 11 géneros y 17 especies. Esto evidencia que aún faltan más estudios locales que ayuden a estimar realmente la riqueza de especies para la región del Gran Caribe y Pacífico oriental tropical.

Sistemática

De acuerdo a Hessle (1917), la primera referencia de un terebélido fue *Terebella lapidaria* Linnaeus, 1767, apareciendo sólo como un nombre sin descripción, siendo Müller (1776) quien describió formalmente la especie. El nombre de la familia se le debe a Johnston (1846), quien la estableció para incluir nueve especies del género *Terebella*. Sin embargo, la autoría de la familia permaneció erróneamente adjudicada por mucho tiempo a Grube (1850), quien reconoció el grupo dentro de los poliquetos, y nombrando la familia como Terebellacea, término que luego Malmgren (1867)

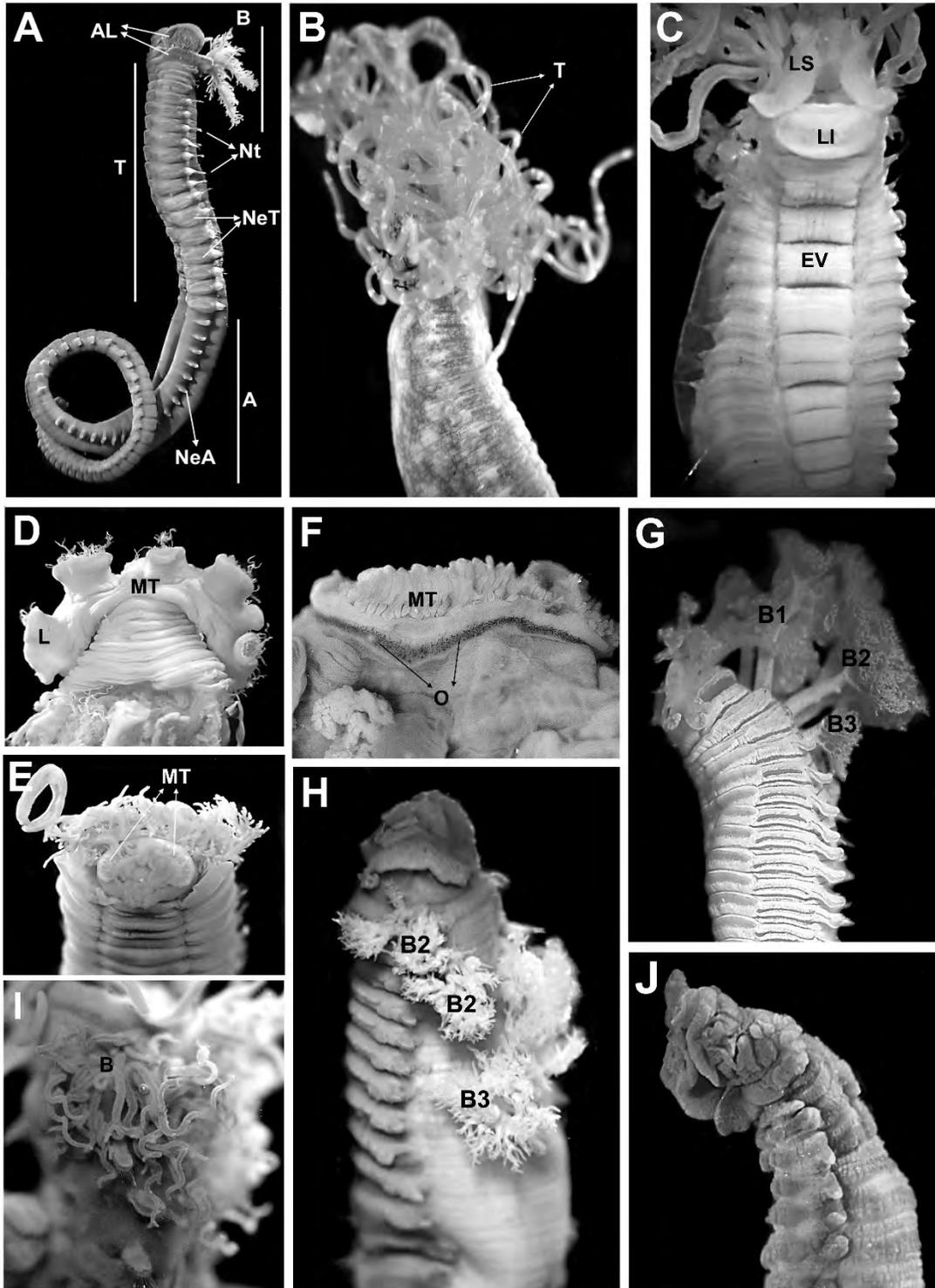


Figura 1. *Pista palmata*: A) ejemplar completo, VL; *Lanicola carus*: B) extremo anterior, VL; *Terebella turgidula*: C) extremo anterior, VV; *Biremis blandi*: D) extremo anterior, VD; *Lanicola garciagomezi*: E) extremo anterior, VF; *Eupolymnia rullieri*: F) extremo anterior, VD; G) extremo anterior, VL; *Terebellobranchia hiata*: H) extremo anterior, VL; *Thelepus haitiensis*: I) extremo anterior, VL; *Enoplobranchus sanguineus*: J) extremo anterior, VL. Abreviaturas: A= abdomen; AL= alas laterales; B= branquias; EV= escudos ventrales; L= lóbulos; LI= labio inferior; LS= labio superior; MT= membrana tentacular; Ne= neurópodo; NeA= neurópodo abdominal; NeT= neurópodo torácico; Nt= notópodo; O= ocelos; T= tentáculos; Tx= tórax; VD= vista dorsal; VF= vista frontal; VL= vista lateral; VV= vista ventral.

retomó como Terebellidae, incluyéndola dentro del orden Terebellida y separando las familias Ampharetidae y Pectinariidae (Hutchings 2000).

La familia posee tres subfamilias, Polycirrinae Malmgren, 1867, Terebellinae Johnston, 1846 y Thelepodinae Hesse, 1917, las cuales incluyen 65 géneros y 616 especies válidas (Read & Fauchald 2019). Malmgren (1866) reconoció, además, a Artacaminae como subfamilia, pero posteriormente el género *Artacama* fue incluido dentro de Terebellinae. Por último, Malmgren (1867) también reconoció a Trichobranchinae como una subfamilia, pero Hesse (1917), redefiniéndola, la separó de Terebellidae. No obstante, la propuesta de subfamilia aún es seguida por Garraffoni & Lana (2004). En este libro se continúa considerando la propuesta morfológica de la edición anterior, en concordancia con el estudio molecular presentado de Zhong *et al.* (2011), considerando Terebellidae, con sus tres subfamilias (Polycirrinae, Terebellinae y Thelepodinae), así como a Trichobranchidae como familia independiente.

Una propuesta alterna en cuanto a la sistemática de la familia fue presentada por Nogueira *et al.* (2013), quienes sustentan la hipótesis de que la familia Terebellidae realmente está conformada por cuatro familias: Polycirridae, Telothelepodidae, Thelepodidae y Terebellidae. Esta hipótesis no es seguida en el presente capítulo, en congruencia con Read & Fauchald (2019). El aumento en la terminología morfológica, en los últimos años, ha hecho que se mezclen tanto caracteres como sus estados de caracteres. Por lo tanto, se requiere mayor argumentación que ayude a la estandarización de los caracteres, sustente sus sinapomorfías y satisfaga las relaciones evolutivas entre los clados, ya sea usando morfológica o técnicas moleculares.

Las tres subfamilias, reconocidas aquí, están separadas principalmente por la presencia o ausencia de branquias y por la organización de los uncinos. Terebellinae incluye géneros con branquias y uncinos en dobles hileras. Thelepodinae (a veces escrito incorrectamente como Thelepiniae) incluye géneros con branquias y uncinos en hileras sencillas. Por último, Polycirrinae incluye géneros que carecen de branquias y presentan uncinos en hileras sencillas.

Morfología

Los terebelidos tienen un cuerpo robusto, generalmente liso dorsalmente y con segmentación corporal visible (Fig. 1A). Se distinguen fácilmente los tentáculos en la región anterior (Fig. 1B), mismos que al agruparse, semejan espaguetis (de allí el nombre de gusanos espagueti). Estos tentáculos son numerosos, rodeando la boca y emergiendo de una membrana tentacular, producto de la fusión del prostomio con el peristomio. Esta fusión forma anteriormente un labio superior y, ventralmente, fusionado al primer segmento, forma un labio inferior (Fig. 1C) bien desarrollado en algunos grupos (Hutchings 2000). La membrana tentacular puede ser lobulada (Fig. 1D) o lisa y circular (Fig. 1E). Adicionalmente, puede presentar series de ocelos u ojos simples dispuestos en bandas alrededor de todo su borde (Fig. 1F), o localizados en grupos laterales.

Las branquias siempre son dorsales, emergiendo de los primeros segmentos torácicos. Son estructuras arborescentes dicotómicas o ramificadas, presentes en segmentos continuos (Fig. 1G) o discontinuos (Fig. 1H), como en la subfamilia Terebellinae, o bien, son filamentos sésiles digitiformes, presentes en segmentos continuos (Fig. 1I), como en la subfamilia Thelepodinae. La subfamilia Polycirrinae carece de branquias (Fig. 1J).

Algunos géneros se distinguen por la presencia de alas laterales, las cuales son proyecciones laterales membranosas o carnosas transversales u oblicuas, con respecto al eje del cuerpo, presentes en los primeros segmentos. Su número y forma sirven para diferenciar especies. En Terebellinae, algunos géneros como *Eupolymnia* Verrill, 1900, pueden presentar poco desarrollo de ellas (Fig. 2A), mientras que otros, como *Loimia* Malmgren, 1866 y *Pista* Malmgren, 1866 presentan alas laterales muy amplias (Figs. 1A, 2B). La mayoría de los géneros en Thelepodinae no tienen alas laterales (Fig. 2C), mientras que las alas laterales están ausentes en Polycirrinae (Fig. 1J).

En la superficie ventral del tórax se distinguen unos rebordes carnosos o escudos ventrales, que son cojinetes glandulares en el tórax y con mayor desarrollo en los primeros

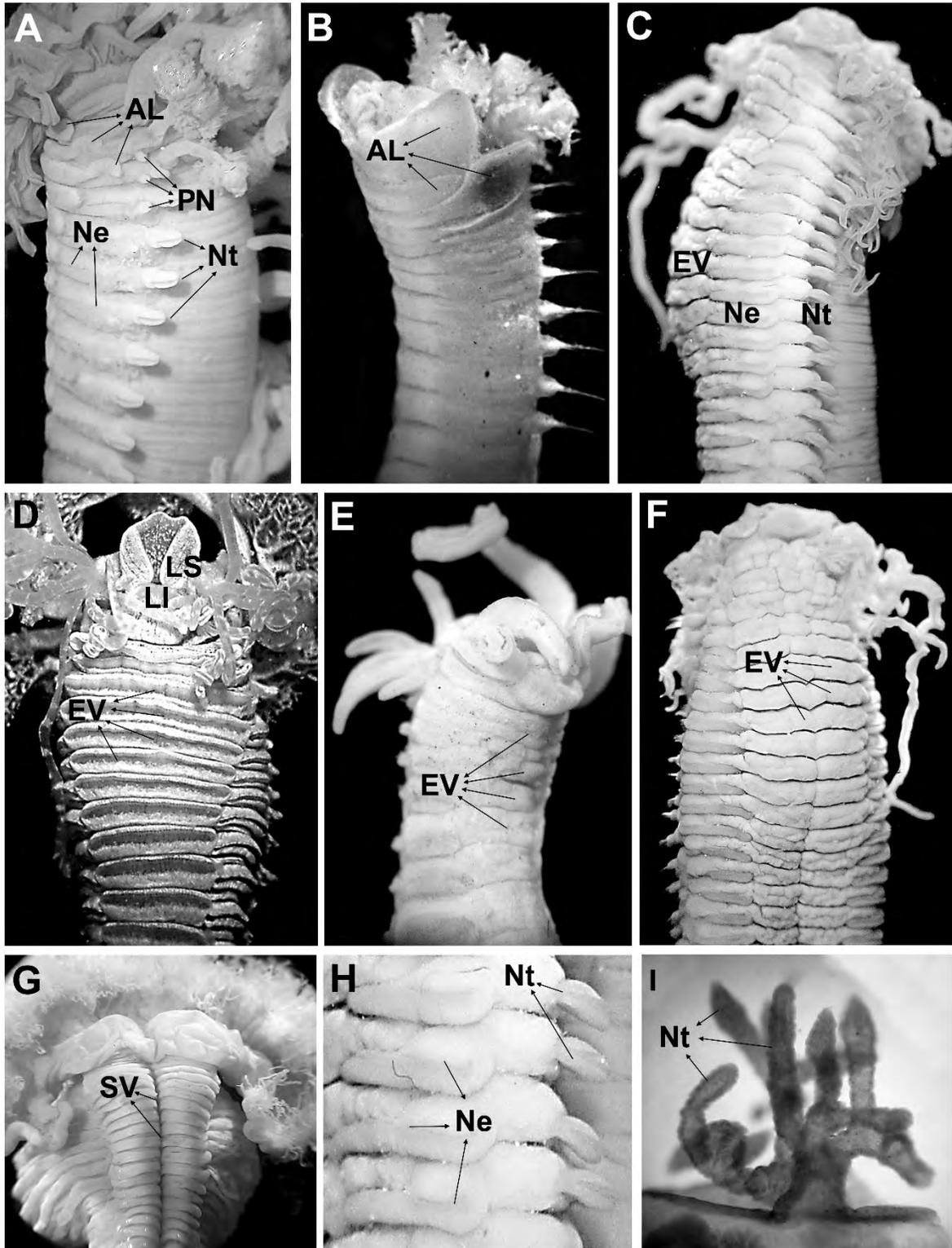


Figura 2. *Eupolyornia nebulosa*: A) extremo anterior, VL; *Pista palmata*: B) extremo anterior, VL; *Thelepus haitiensis*: C) extremo anterior, VL; *Eupolyornia rullieri*: D) extremo anterior, VV; *Thelepus crassibranchiatus*: E) extremo anterior, VV; *Thelepus haitiensis*: F) extremo anterior, VV; *Biremis blandi*: G) extremo anterior, VV; *Thelepus haitiensis*: H) parápodos torácicos; *Lanicides taboguillae*: I) parápodos torácicos. Abreviaturas: AL= alas laterales; EV= escudos ventrales; Ne= neuropodo; Nt= notópodo; PN= papilas nefridiales; SV= surco ventral; VL= vista lateral; VV= vista ventral.

segmentos. Su forma puede variar dentro de los grupos y son fácilmente reconocibles en Terebellinae (Fig. 2D). En Thelepodinae generalmente son difusos (Fig. 2E), aunque en algunos géneros y especies se pueden apreciar fácilmente (Fig. 2F). En Polycirrinae son pequeños, casi siempre con un surco ventral medio que los divide en dos (Fig. 2G).

Las papilas nefridiales son evidentes en algunos géneros de las tres subfamilias. Son estructuras esféricas, globosas o en forma de tubo que se presentan en el lado ventral o lateral de los notópodos, entre éstos y los neuropódos. Se localizan generalmente en los primeros segmentos (Fig. 2A), siendo estas papilas una evidencia de nefridios mixtos con función liberadora de gametos; las papilas de nefridios posteriores son sólo órganos excretorios. En algunos géneros y especies son un carácter taxonómico.

Generalmente los primeros tres segmentos carecen de parápodos y setas (Fig. 2A). Los notópodos, generalmente comenzando en el segmento 4, pueden ser cilíndricos y largos o cortos, con setas sobresalientes (Fig. 2H). El género *Enoplobranchus* Verrill, 1879 presenta notópodos furcados o arborescentes en la primera mitad del tórax (Fig. 2I), los cuales tienen setas reducidas al final de cada uno de los cirros. Pocos géneros carecen de setas notopodiales y/o neuropodiales. En la mayoría de los taxones, el tórax se reconoce tanto por la presencia de notópodos y setas notopodiales, como por la reducción abrupta del grosor corporal, debido a que el sistema digestivo presenta una circunvolución que hace que el tórax sea más grueso. Las setas notopodiales (notosetas) son capilares simples, con diversas ornamentaciones; pueden ser capilares simples o alimbadas (Fig. 3A), unilimbadas, bilimbadas (Fig. 3B), serradas (Fig. 3C), tipo "Spinospaera" (Fig. 3D) o verticiladas (conos sobrepuestos) (Fig. 3E).

Los neuropódos torácicos son bajos, cortos y anchos (Fig. 2H), a los cuales se les denomina torus (tori) uncinífero (unciníferos); los abdominales, en cambio, pueden ser apéndices cortos sobresalientes, generalmente aplanados antero-posteriormente (Fig. 1A). Las setas neuropodiales (neurosetas) están transformadas en ganchos cortos llamados uncinos. La organización de éstos en el neuropódo varía según la subfamilia. En Terebellinae es común encontrar

uncinos en hilera simple (Fig. 3H) entre el segmento 5 y 10, luego cambian a dobles hileras en forma de cremallera (Fig. 3I) entre el segmento 11 y 20, lo cual marca el final del tórax; algunas especies pueden tener también uncinos en hileras dobles en el abdomen. Generalmente los uncinos se presentan en hileras simples en el abdomen (Fig. 3J). Las subfamilias Thelepodinae y Polycirrinae presentan uncinos en hileras sencillas tanto en el tórax como en el abdomen.

Los uncinos pueden ser tipo aviculares, o con forma de ave (Figs. 3F, 4A), con una o varias series horizontales de dientes accesorios, sobre un diente principal, o tipo pectinados o pectiniformes, con dientes del mismo tamaño (Figs. 3G, 4B), con una sola hilera de dientes alineados verticalmente. Así, cada tipo de uncino se puede describir de acuerdo con una terminología especial propuesta por Day (1967), y mejorada por Holthe (1986). La figura 4 ilustra la terminología para cada una de las regiones en las que se compone un uncino, y que es seguida en las claves del presente capítulo.

Por último, Day (1967) y Holthe (1986) también propusieron una fórmula dental teniendo en cuenta tanto el tipo de uncino, como la cantidad vertical de filas con dientes y la cantidad horizontal de dientes en cada una de las filas. De esta forma, como ejemplo, en una fórmula dental MF:2:2:α, MF ("main fang", por sus siglas en inglés) representa al primer diente principal; los números separados por dos puntos (:2:2:) significan el número de dientes para cada una de las filas, por encima del diente principal; así, habrá tantos números separados por dos puntos, como filas de dientes habrá en el uncino. Finalmente, "α" representa un número de dientes en la última fila, difícil de contar, al menos usando microscopía óptica.

El abdomen posee un número variable de segmentos, desde unos cuantos hasta más de 100 en algunas especies gigantes; sin embargo, su número dependerá de la edad del individuo. Es cilíndrico, pero disminuye en grosor y tamaño en los últimos segmentos, el último de los cuales conforma el pigidio (Fig. 3K). En éste, la abertura anal puede ser lisa (Fig. 3L), o presentar papilas cortas o cirros digitados largos. Por último, el tubo de los terebélidos es construido con el tipo de materiales que cada especie tenga a su disposición. Algunos tubos son construidos con pequeñas piedras, fragmentos de conchas y corales, así como

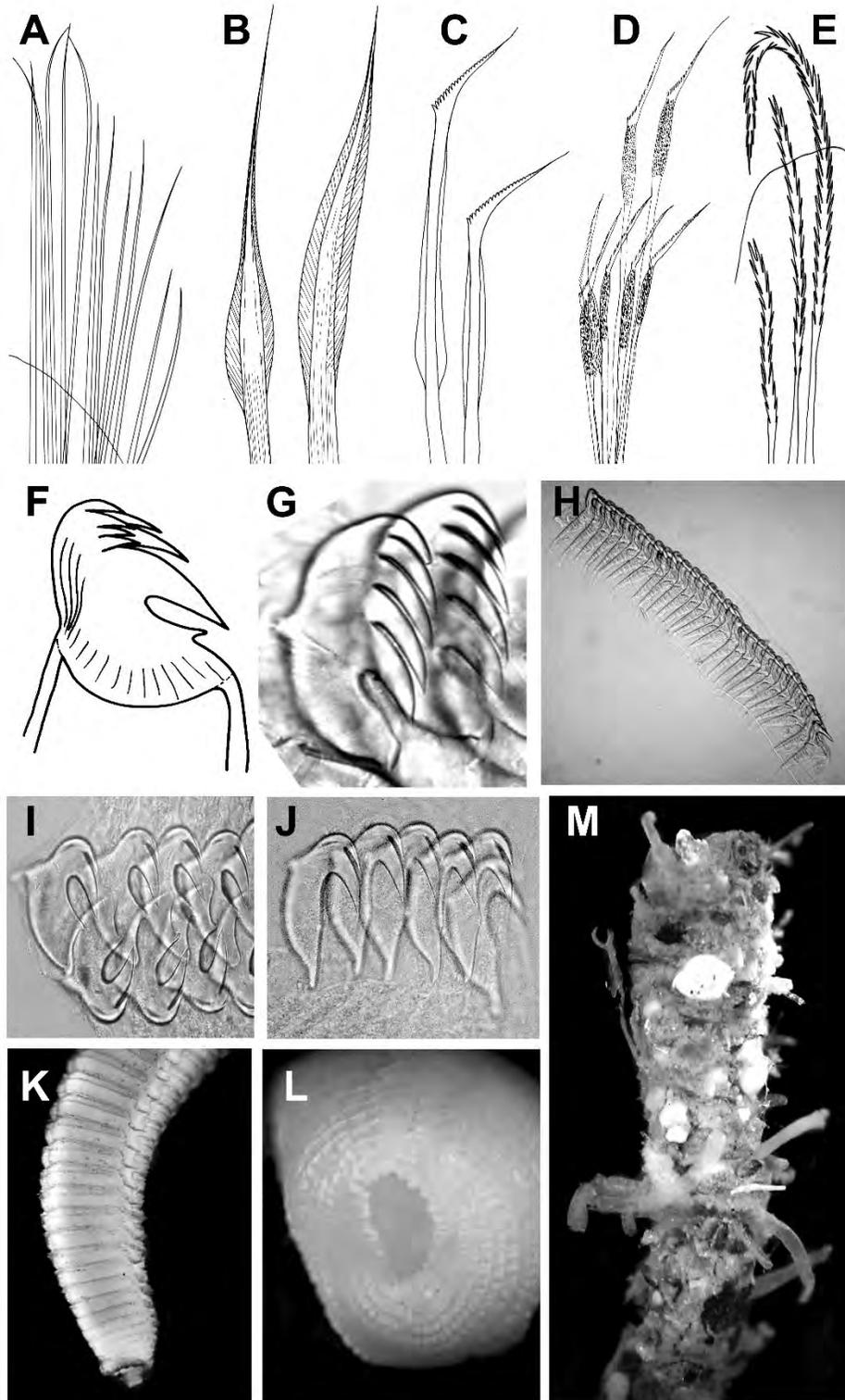


Figura 3. *Amacena* sp.: A) setas capilares alimbadas; *Pista palmata*: B) setas torácicas bilimbadas; *Terebella turgidula*: C) setas torácicas serradas; *Spinosphaera hutchingsae*: D) setas torácicas tipo "Spinosphaera"; *Enoplobranchus sanguineus*: E) setas torácicas verticiladas; *Pista palmata*: F) uncino avicular abdominal; *Loimia bermudensis*: G) uncino pectiniforme torácico; *Pista palmata*: H) uncinos en hileras simples del segmento 5; *Eupolymnia rullieri*: I) uncinos torácicos en hileras dobles; J) uncinos abdominales en hileras simples; *Pista palmata*: K) abdomen posterior y pigidio; *Biremis blandi*: L) ano; *Pista palmata*: M) tubo.

porciones de algas y pastos marinos (Fig. 3M), mientras que otros están compuestos sólo por pequeñas piedras. Sin embargo, sólo en algunos géneros, el tipo de tubo y su composición tienen importancia taxonómica.

Claves taxonómicas

Las siguientes claves taxonómicas incluyen información relevante sobre la distribución de cada una de las especies. Para ello se usan las siguientes siglas: **B** para las especies con

distribución en la costa occidental de Baja California (según Hernández-Alcántara *et al.* 2003); **P** para las de distribución en el Pacífico oriental tropical, desde el golfo de California hasta el norte de Perú (según Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa 2004); **G** para las que tienen distribución en el golfo de México (según Londoño-Mesa 2009); y **C** para las especies con distribución en el mar Caribe, incluyendo hasta el norte de Brasil (según Salazar-Vallejo 2000 y Londoño-Mesa 2009). Para las especies con una distribución dudosa en la región, donde podría haber más de una especie bajo el mismo nombre, se incluyó una **Q** de cuestionable.

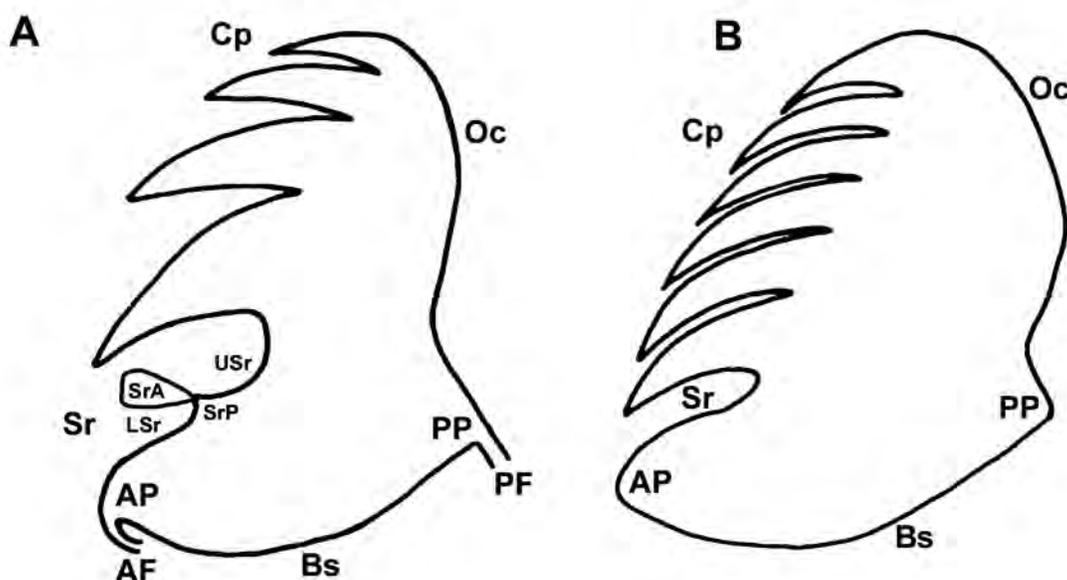


Figura 4. Tipos de uncinos y terminología de la morfología, según Day (1967) y Holthe (1986). A) Uncino avicular; B) uncino pectinado. Abreviaturas: Oc= occipitio ("occipitium"); PP= proceso posterior; PF= filamento posterior; Bs= base; AP= proceso anterior; AF= filamento anterior; Sr= subrostrum ("subrostrum"); USr= subrostrum superior ("upper subrostrum"); SrP= proceso subrostral; Sr= apéndice subrostral; LSr= subrostrum bajo ("lower subrostrum"); Cp= capitium ("capitium").

Clave para subfamilias y géneros de Terebellidae

- | | | |
|------|--|--------------------------------------|
| 1 | Uncinos torácicos en hileras dobles en algunos setíferos (Fig. 3I) | 2 |
| | Terebellinae Grube, 1850 ... | 2 |
| | - Uncinos torácicos en hileras simples, o sin uncinos torácicos | 26 |
| 2(1) | Con faringe eversible; faringe papilada | Artacama Malmgren, 1866 ¹ |
| | - Sin faringe eversible | 3 |
| 3(2) | Con branquias (Fig. 1G-H) | 4 |
| | - Sin branquias | 21 |

4(3) Notosetas con puntas serradas o dentadas (Fig. 3C)	5
– Notosetas con puntas lisas (Fig. 3B)	11
5(4) Con alas laterales (Figs. 1A, 2A–B)	6
– Sin alas laterales	7
6(5) Branquias con tallos largos	<i>Neoamphitrite</i> Hesse, 1917
– Branquias con tallos muy reducidos o sin tallos	<i>Amphitrite</i> Müller, 1771 ²
7(5) Neurópodos desde el setígero 3	<i>Neoleprea</i> Hesse, 1917
– Neurópodos desde el setígero 2	8
8(7) Branquias en los segmentos 2 y 3	<i>Amphitritides</i> Augener, 1922 ³
– Branquias en otros segmentos	9
9(8) Branquias en segmentos continuos 2–4, arborescentes desde la base o con un tallo corto	<i>Terebella</i> Linnaeus, 1767 ⁴
– Branquias en segmentos discontinuos	10
10(9) Notópodos desde el segmento 2; neurópodos desde el segmento 3	<i>Polymniella</i> Verrill, 1900 ⁵
– Notópodos desde el segmento 4; neurópodos desde el segmento 5	<i>Terebellobranchia</i> Day, 1951
11(4) Uno o dos pares de branquias	12
– Tres pares de branquias	17
12(11) Dieciséis setígeros torácicos	<i>Paraxionice</i> Fauchald, 1972 ⁶
– Número de setígeros torácicos mayor o menor que 16	13
13(19) Un par de branquias en el segmento 4	<i>Scionella</i> Moore, 1903 ⁷
– Un par de branquias en el segmento 2, o dos pares de branquias en segmentos 2 y 3	14
14(13) Uncinos del primer neurópodo con proceso posterior largo	<i>Pista</i> Malmgren, 1866, <i>partim</i>
– Uncinos de todos los neurópodos con proceso posterior corto o sin proceso posterior	15
15(14) Con alas laterales	16
– Sin alas laterales	<i>Nicolea</i> Malmgren, 1866
16(15) Tres alas laterales en los segmentos 1, 2 y 3	<i>Pistella</i> Hartmann-Schröder, 1996 ⁸
– Un ala lateral en segmentos combinados 2/3	<i>Lanicola</i> Hartmann-Schröder, 1986
17(11) Con alas laterales	18
– Sin alas laterales	<i>Scionides</i> Chamberlin, 1919 ⁹
18(17) Alas laterales cortas, en los segmentos 2, 3 y 4 (Fig. 2A)	<i>Eupolymnia</i> Verrill, 1900
– Alas laterales largas, en otra combinación	19
19(18) Alas laterales en los segmentos 3 y 4	<i>Lanice</i> Malmgren, 1866
– Alas laterales en los segmentos 1 y 3, o bien 2 y 3 (Fig. 2B)	20
20(19) Uncinos aviculares (Figs. 3F, 4A)	<i>Lanicides</i> Hesse, 1917 ¹⁰
– Uncinos pectinados (Figs. 3G, 4B)	<i>Loimia</i> Malmgren, 1866

21(3) Con alas laterales	22
– Sin alas laterales	23
22(21) Alas laterales en los segmentos 1, 2 y 3.....	<i>Pista</i> Malmgren, 1866, <i>partim</i> ¹¹
– Alas laterales en los segmentos 2 y 3	<i>Proclea</i> Saint-Joseph, 1894 ¹²
23(21) Neurópodos desde el segmento 10 o bien el 13	24
– Neurópodos desde el segmento 5	25
24(23) Neurópodos desde el segmento 10	Género <i>B</i> Kritzler, 1984 ¹³
– Neurópodos desde el segmento 13	<i>Leaena</i> Malmgren, 1866 ¹⁴
25(23) Notosetas subdistalmente lisas, con extremos serrados	<i>Lanassa</i> Malmgren, 1866 ¹⁵
– Notosetas tipo “ <i>Spinospaera</i> ” (Fig. 3D)	<i>Spinospaera</i> Hesse, 1917
26(1) Con branquias (Fig. 1I)	Thelepodinae Hesse, 1917 ... 27
– Sin branquias (Fig. 1J)	Polycirrinae Malmgren, 1867 ... 34
27(26) Membrana tentacular con dos lóbulos transversales sobre la superficie dorsal; dos tamaños de tentáculos	<i>Kritzlerius</i> Londoño-Mesa, 2009 ¹⁶
– Membrana tentacular lisa; sólo un tamaño de tentáculos	28
28(27) Notópodos desde el segmento 2	<i>Streblosoma</i> Sars, 1872
– Notópodos desde el segmento 3	29
29(28) Con alas laterales	<i>Euthelepus</i> McIntosh, 1885 ¹⁷
– Sin alas laterales	30
30(29) Con uncinos torácicos	32
– Sin uncinos torácicos	31
31(30) Dos pares de branquias	<i>Telothelepus</i> Day, 1955 ¹⁸
– Tres pares de branquias	<i>Pseudothelepus</i> SchmarDA, 1918 ¹⁹
32(30) Neurópodos desde el segmento 5	<i>Thelepus</i> Leuckart, 1849
– Neurópodos desde el segmento 8 o el 9	33
33(32) Neurópodos desde el segmento 8	<i>Rhinothelepus</i> Hutchings, 1974 ²⁰
– Neurópodos desde el segmento 9	<i>Glossothelepus</i> Hutchings & Glasby, 1986 ²¹
34(26) Con uno o más tipos de setas	35
– Sin setas	<i>Hauchiella</i> Levinsen, 1893 ²²
35(34) Sin uncinos torácicos	36
– Con uncinos torácicos	38
36(35) Notópodos torácicos furcados o arborescentes (Fig. 2I)	<i>Enoplobranchus</i> Verrill, 1879 ²³
– Notópodos torácicos no furcados ni arborescentes	37
37(36) Con notosetas torácicas y uncinos abdominales	<i>Amaeana</i> Hartman, 1959
– Sólo con notosetas torácicas	<i>Lysilla</i> Malmgren, 1866

- 38(35)** Con notosetas *Polycirrus* Grube, 1850
 – Sin notosetas *Biremis* Polloni, Rowe & Teal, 1973²⁴

Comentarios

- 1) Sólo se reporta *Artacama coniferi* Moore, 1905, para el Pacífico oriental tropical.
- 2) Sólo se reporta *Amphitrite cirrata* (Müller, 1771), para el Pacífico oriental tropical, pero es cuestionable por que fue descrita para Islandia.
- 3) Sólo se reporta *Amphitritides bruneocomata* (Ehlers, 1887), para el Caribe.
- 4) *Terebella alata* Grube, 1858 (P) y *T. frondosa* Grube, 1859 (P) no se añadieron a la clave porque su información es escasa y, según Holthe (1986), son especies cuestionables por falta de información.
- 5) Sólo se reporta *Polymniella aurantiaca* (Verrill, 1900) para el Caribe y golfo de México.
- 6) Sólo se reporta *Paraxionice artifex* Fauchald, 1972, para el Pacífico oriental tropical y costa occidental de Baja California.
- 7) *Scionella japonica* Moore, 1903, fue registrada para el Pacífico oriental tropical, pero es cuestionable por que fue descrita para Japón, O.
- 8) Sólo se reporta *Pistella papillosa* (Tourtellotte & Kritzler, 1988) para el Caribe y golfo de México. Nueva combinación en Londoño-Mesa (2009).
- 9) Sólo se reporta *Scionides reticulata* (Ehlers, 1887) para el Caribe.
- 10) Sólo se reporta *Lanicides taboguillae* (Chamberlin, 1919), para el Pacífico oriental tropical.
- 11) Sólo incluye "*Pista*" *sombrieriana* McIntosh, 1885, para el Caribe. La descripción original menciona que carece de branquias (y tentáculos), por lo que se supone, se desprendieron y no fueron observadas; por lo tanto, se desconoce cuántos pares de branquias tiene la especie. Una revisión del holotipo denotó un elevado estado de deterioro, por lo que se debe considerar como *nomen dubium*, puesto que no hay material tipo adicional para su re-descripción. Ver Londoño-Mesa (2009) y Nogueira *et al.* (2011) para comentarios adicionales.
- 12) Sólo se reporta *Proclea* sp. 1, para el Caribe. Primer registro del género en la región (Londoño-Mesa 2009).
- 13) Género sin establecer formalmente por Kritzler (1984), para el golfo de México.
- 14) *Leaena caeca* Hartman, 1960 y *L. videns* Chamberlin, 1919, para California, son indiferenciables por falta de información en descripciones originales y subsiguientes.
- 15) Sólo se reporta *Lanassa* sp. A, especie no descrita formalmente en Kritzler (1984).
- 16) *Kritzlerius anomalus* Londoño-Mesa, 2009, para el golfo de México, es la única especie del género.
- 17) Sólo se reporta *Euthelepus kritzleri* Londoño-Mesa, 2009, para el golfo de México.
- 18) Sólo se reporta *Telothelpepus* cf. *capensis* Day, 1955, por Kritzler (1984), para el golfo de México.
- 19) Sólo se reporta *Pseudothelepus oligocirrus* (Schmarda, 1861), para el Caribe.
- 20) Sólo se reporta *Rhinothelepus* sp. A, por Kritzler (1984), para el golfo de México.
- 21) Sólo se reporta *Glossothelepus mexicanus* Hutchings & Glasby, 1986, para la costa occidental de Baja California y el Pacífico oriental tropical.
- 22) Sólo se reporta *Hauchiella* sp. A, por Kritzler (1984), para el golfo de México.
- 23) Sólo se reporta *Enoplobranchus sanguineus* (Verrill, 1873), para el Caribe.
- 24) Sólo se reporta *Biremis blandi* Polloni, Rowe & Teal, 1973, para el Caribe.

Claves para especies de la subfamilia Terebellinae Grube, 1850

Eupolymnia Verrill, 1900

- 1** Primeros cinco unciníferos torácicos en hileras simples *E. rullieri* Londoño-Mesa, 2009 (C)
 – Primeros seis unciníferos torácicos en hileras simples **2**
- 2(1)** Alas laterales del segmento 3 considerablemente de mayor tamaño que el resto **3**
 – Alas laterales de igual tamaño (Fig. 3A) **4**
- 3(2)** Primer par de branquias más largas que el resto de las branquias
 *Eupolymnia* sp. A Kritzler, 1984 (G)
 – Tercer par de branquias más largas que el resto de las branquias
 *E. insulana* Chamberlin, 1919 (P)

4(2) Con 25 setígeros torácicos	<i>E. crassicornis</i> (Schmarda, 1861) (C)	
– Con 17 setígeros torácicos		5
5(4) Uncinos torácicos con subrostro y diente principal cortos		6
– Uncinos torácicos con subrostro y diente principal largos (Fig. 3I)		7
6(5) Uncinos torácicos y abdominales con fórmula dental MF:2 (Fig. 3I–J)	<i>E. magnifica</i> (Webster, 1884) (C)	
– Uncinos torácicos y abdominales con fórmula dental MF:1:1	<i>E. regnans</i> Chamberlin, 1919 (P)	
7(5) Uncinos abdominales con proceso anterior curvo hacia abajo	<i>E. nebulosa</i> (Montagu, 1818) (P, Q)	
– Uncinos abdominales sin proceso anterior curvo	<i>E. crescentis</i> Chamberlin, 1919 (P)	

Lanice **Malmgren, 1866**

1 Uncinos aviculares	<i>L. conchilega</i> (Pallas, 1766) ¹ (P, Q)	
– Uncinos pectinados	<i>L. haitiana</i> Augener, 1922 (C)	

Comentario

1) Descrita para Holanda.

Lanicola **Hartmann-Schröder, 1986**

1 Tórax con dorso liso	<i>L. carus</i> (Young & Kritzler, 1987) (C)	
– Tórax con dorso anterior con tubérculos	<i>L. garciagomezi</i> (Londoño-Mesa, 2006) (C)	

Loimia **Malmgren, 1866**

1 Uncinos pectiniformes (Figs. 3G, 4B)		2
– Uncinos aviculares (Figs. 3F, 4A)		5
2(1) Notosetas de un sólo tamaño en el mismo parápodo	<i>L. medusa</i> (Savigny in Lamarck, 1818) ¹ (P, Q)	
– Notosetas de dos tamaños en el mismo parápodo		3
3(2) Uncinos anteriores con proceso posterior largo	<i>L. salazari</i> Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)	
– Todos los uncinos sin proceso posterior		4
4(3) Segundo par de alas laterales compartido en los segmentos 2 y 3	<i>L. ingens</i> (Grube, 1878) ² (P, Q)	
– Segundo par de alas laterales sólo en el segmento 3	<i>L. minuta</i> Treadwell, 1929 (C)	
5(1) Primeros escudos ventrales hinchados y extendidos lateralmente	<i>L. viridis</i> Moore, 1903 (C)	
– Primeros escudos ventrales hinchados ventralmente, no extendidos lateralmente		6

- 6(5)** Segundo par de alas laterales perpendiculares al eje del cuerpo *L. grubei* Holthe, 1984³ (P, Q)
 *L. bermudensis* Verrill, 1900 (C)
 – Segundo par de alas laterales oblicuas al eje del cuerpo *L. bermudensis* Verrill, 1900 (C)

Comentarios

- 1) Descrita para el mar Rojo.
 2) Descrita para Filipinas.
 3) Descrita para Filipinas. Posible sinonimia con *Loimia montagui* (Grube, 1878).

Neoamphitrite Hessle, 1917

- 1** Notosetas con región subdistal larga y bilimbada, sin alcanzar la región distal dentada *N. robusta* (Johnson, 1901) (P)
 *N. robusta* (Johnson, 1901) (P)
 – Notosetas con región subdistal larga y bilimbada, alcanzando la región distal dentada **2**
- 2(1)** Uncinos torácicos en hileras simples en los setígeros 2–6 *Neoamphitrite* sp. A Kritzler, 1984 (G)
 *Neoamphitrite* sp. A Kritzler, 1984 (G)
 – Uncinos torácicos en hileras simples en los setígeros 2–7 *N. glasbyi* Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)
 *N. glasbyi* Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)

Neoleprea Hessle, 1917

- 1** Uncinos hasta los setígeros 33–34 *N. spiralis* (Johnson, 1901) (P)
 *N. spiralis* (Johnson, 1901) (P)
 – Uncinos hasta el final del abdomen o 10 segmentos antes de terminar **2**
- 2(1)** Papilas nefridiales en los setígeros 3–9 *Neoleprea* sp. A Kritzler, 1984 (G)
 *Neoleprea* sp. A Kritzler, 1984 (G)
 – Papilas nefridiales en los setígeros 1 y 5–19 *N. californica* (Moore, 1904) (B)
 *N. californica* (Moore, 1904) (B)

Nicolea Malmgren, 1866

- 1** Con 15 setígeros torácicos *N. zostericola* (Ørsted 1844)¹ (P, Q)
 *N. zostericola* (Ørsted 1844)¹ (P, Q)
 – Con 17 setígeros torácicos **2**
- 2(1)** Notosetas desde el segmento 3 *N. modesta* Verrill, 1900 (P)
 *N. modesta* Verrill, 1900 (P)
 – Notosetas desde el segmento 4 **3**
- 3(2)** Segmentos torácicos separados ventralmente por surcos intersegmentales profundos *N. latens* Chamberlin, 1919 (P, B)
 *N. latens* Chamberlin, 1919 (P, B)
 – Segmentos torácicos separados ventralmente solo por una línea intersegmental **4**
- 4(3)** Papilas nefridiales en los segmentos 6–7 o incluso el octavo *N. galapagensis* (Chamberlin, 1919) (P)
 *N. galapagensis* (Chamberlin, 1919) (P)
 – Papilas nefridiales en los segmentos 3, 6–7 *N. chilensis* (Schmarda, 1861) (P)
 *N. chilensis* (Schmarda, 1861) (P)

Comentario

- 1) Descrita para Dinamarca.

Pista Malmgren, 1866

- 1** Un par de branquias; uncinos en hileras simples en los segmentos 5–9 *Pista* sp. B Kritzler, 1984 (G)
 *Pista* sp. B Kritzler, 1984 (G)
 – Dos o tres pares de branquias; uncinos en hileras simples en los segmentos 5–10 **2**

2(1) Dos pares de branquias.....	3
– Tres pares de branquias	<i>P. elongata</i> Moore, 1909 (P)
3(2) Todos los uncinos torácicos con proceso posterior largo	4
– Algunos uncinos sin proceso posterior	5
4(3) Branquias no espiraladas; sin alas laterales en segmento 2. <i>P. fasciata</i> (Grube, 1870) ¹ (P, Q)	
– Branquias espiraladas; con alas latero-ventrales en segmento 2	<i>P. vossae</i> Londoño-Mesa, 2009 (C)
5(3) Dorso liso	6
– Dorso en segmento 4 con lóbulos	9
6(5) Con alas laterales pequeñas en segmentos 6 y 7	<i>P. brevibranchiata</i> Moore, 1923 (P)
– Sin alas laterales en segmentos 6 y 7	7
7(6) Branquias en espiral, en forma de escobillón	8
– Branquias arborescentes dicotómicas	<i>P. herpini</i> Fauvel, 1928 ² (P)
8(7) Uncinos del primer uncinífero con proceso posterior largo	<i>P. disjuncta</i> Moore, 1923 (P)
– Uncinos de los tres primeros unciníferos con proceso posterior largo	<i>P. cristata</i> (Müller, 1776) ³ (P, Q)
9(5) Con un lóbulo dorsal en segmento 4	10
– Con dos lóbulos dorsales en segmento 4	11
10(9) Papilas nefridiales, al menos, en segmentos 7–16.....	<i>P. alata</i> Moore, 1909 (P)
– Papilas nefridiales en segmentos 6–7.....	<i>P. lizae</i> Londoño-Mesa, 2009 (C)
11(9) Lóbulos dorsales largos, cercanos uno de otro	<i>P. palmata</i> (Verrill, 1873) (C)
– Lóbulos dorsales cortos, separados por un borde medio-dorsal grueso	12
12(11) Tercer par de alas laterales con bolsillo interno; sin ocelos	<i>P. cetrata</i> (Ehlers, 1887) ⁴ (C)
– Tercer par de alas laterales sin bolsillo interno; con ocelos	<i>P. hataam</i> Londoño-Mesa, 2009 (C)

Comentarios

- 1) Descrita para Japón, considerada de amplia distribución para el Pacífico oriental norte y tropical.
- 2) Descrita para India.
- 3) Descrita para Noruega.
- 4) Combinación nueva en Londoño-Mesa (2009).

Spinospaera Hessle, 1917

1 Con 40–42 notosetíferos	<i>S. oculata</i> Hartman, 1944 (P)
– Con 15–23 notosetíferos	2
2(1) Con 20–23 notópodos; primeros siete con setas bilimbadas de igual tamaño; uncinos torácicos con fórmula dental MF:6–7:6–7:11–12:11–12; uncinos abdominales con fórmula dental MF:4–6:5–6:7–8	<i>S. hutchingsae</i> Londoño-Mesa, 2003 (C)
– Con 15 notópodos; primeros seis con setas bilimbadas de dos tamaños; uncinos torácicos y abdominales con fórmula dental MF:3:3–4:6–7	<i>S. carrerai</i> Londoño-Mesa, 2003 (C)

Terebella Linnaeus, 1767

- 1** Con ocelos; cerca de 80 notosetíferos *T. verrilli* Holthe, 1986¹ (C)
 – Sin ocelos; cerca de 26 notosetíferos *T. turgidula* Ehlers, 1887 (C)

Comentario

1) Holthe (1986) considera la homonimia con *Terebella rubra* (Verrill, 1873).

Terebellobranchia Day, 1951

- 1** Branquias en los segmentos 3, 4 y 7 (Fig. 1H)
 *T. mchughae* Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)
 – Branquias desde segmento 2 **2**
- 2(1)** Branquia en los segmentos 2, 3 y 5 *T. gorgonae* (Monro, 1933)¹ (P)
 – Branquias en los segmentos 2, 5 y 8 *T. hiata* (Treadwell, 1931)² (C)

Comentarios

- 1) *Terebella gorgonae* Monro, 1933 fue descrita con branquias discontinuas, por lo que se sugiere ubicar a la especie en este género.
 2) Nueva combinación en Londoño-Mesa (2009).

Claves para especies de la subfamilia Thelepodinae Hessle, 1917**Streblosoma Sars, 1872**

- 1** Con cinco pares de branquias *S. polybranchia* Verrill, 1900 (C)
 – Con tres pares de branquias **2**
- 2(1)** Primer par de branquias emergen anteriormente al notópodo
 *S. hartmanae* Kritzler, 1971 (C)
 – Primer par de branquias emergen dorsalmente al notópodo **3**
- 3(2)** Con 18 setíferos torácicos *S. crassibranchia* Treadwell, 1914 (P)
 – Con 22 o más setíferos torácicos **4**
- 4(3)** Con 22 setíferos torácicos *S. tenhovei* Londoño-Mesa, 2009 (C)
 – Con 36 o más setíferos torácicos **5**
- 5(4)** Con 36–39 setíferos torácicos *S. longifilis* Rioja, 1963 (P, B)
 – Con 55 setíferos torácicos *S. uncinatus* Kudenov, 1975 (P, B)

Thelepus Leuckart, 1849

- 1** Con dos pares de branquias **2**
 – Con tres pares de branquias **4**
- 2(1)** Branquias con 2–4 filamentos *T. crassibranchiatus* Treadwell, 1901 (C)
 – Cada branquia como un filamento simple **3**

- 3(2)** Notosetas lanceoladas, distalmente bilimbadas *T. tenuis* (Verrill, 1900)¹ (C)
 – Notosetas paleadas *T. pascua* (Fauchald, 1977) (C)
- 4(1)** Branquias con numerosos filamentos (Figs. 1I, 2C) 5
 – Branquias con 2–4 filamentos (Fig. 2E) 7
- 5(4)** Notópodos hasta el final del abdomen *T. comatus* (Grube, 1859) (P)
 – Notópodos en 2/3 del cuerpo; segmentos posteriores del abdomen sin notópodos 6
- 6(5)** Con 10–14 filamentos branquiales en el primer par; con 9–14 filamentos en el segundo par,
 con 6–7 filamentos en el tercer par *T. setosus* (Quatrefages, 1866) (P, Q)
 – Con 35–43 filamentos branquiales en el primer par, con 20–30 filamentos en el segundo par;
 con 20–30 filamentos en el tercer par *T. haitiensis* Treadwell, 1931 (C)
- 7(6)** Uncinos con fórmula dental MF:2:0–1 *T. verrilli* (Treadwell, 1911)¹ (C)
 – Uncinos con fórmula dental MF:2:3 *Thelepus* sp. 1 Londoño-Mesa, 2009 (C)

Comentario

1) Nueva combinación en Londoño-Mesa (2009).

Claves para especies de la subfamilia Polycirrinae Malmgren, 1866**Amaeana Hartman, 1959**

- 1** Con 11 pares de notópodos *A. antipoda* Augener, 1926¹ (P, Q)
 – Con 12 pares de notópodos *A. occidentalis* (Hartman, 1944) (P)

Comentario

1) Descrita para Nueva Zelanda.

Lysilla Malmgren, 1866

- 1** Con 9–12 setígeros torácicos *L. pacifica* Hesse, 1917¹ (P, Q)
 – Con 13 setígeros torácicos 2
- 2(1)** Membrana tentacular plegada y libre, sin lóbulos *Lysilla* sp. B Kritzler, 1984 (G)
 – Membrana tentacular con lóbulos divididos en tres proyecciones digitadas 3
- 3(2)** Con 10 pares de notópodos; setas capilares lisas *L. caribe* Londoño-Mesa, 2009 (C)
 – Con 13 pares de notópodos; setas capilares hispídas *Lysilla* sp. A Kritzler, 1984 (G)

Comentario

1) Descrita para Japón.

Polycirrus Grube, 1850

- 1** Dos tipos de notosetas (lisas y pinadas) 2
 – Un tipo de notosetas (lisas, hirsutas o verticiladas) 5
- 2(1)** Con 72 pares de notópodos *Polycirrus* sp. A Kritzler, 1984 (G)
 – Con menos de 72 pares de notópodos 3

3(2) Con 14–18 pares de notópodos	<i>P. mexicanus</i> (Rioja, 1947) (P, B)	
– Con 30–42 pares de notópodos		4
4(3) Con 31 pares de notópodos	<i>P. angeli</i> Londoño-Mesa, 2009 ¹ (C)	
– Con 39–42 pares de notópodos	<i>P. coibensis</i> Glasby & Hutchings, 2014 (P)	
5(1) Notosetas verticiladas (Fig. 3E)		6
– Notosetas lisas o hirsutas		7
6(5) Con 20 pares de notópodos; uncinos desde el segmento 21	<i>P. pennulifera</i> Verrill, 1900 (C)	
– Con 12 pares de notópodos; uncinos desde el segmento 5	<i>P. holthei</i> Londoño-Mesa & Carrera-Parra, 2005 (C)	
7(5) Notosetas lisas		8
– Notosetas hirsutas		9
8(7) Con 23 pares de notópodos; uncinos desde el segmento 16	<i>P. cf. haematodes</i> (Claparède, 1864) ² (C)	
– Con 19 pares de notópodos; uncinos desde el segmento 13	<i>P. cf. denticulatus</i> Saint-Joseph, 1894 ² (C)	
9(7) Con 10 pares de notópodos	<i>P. purpureus</i> Schmarda, 1861 (C)	
– Con 17 o más pares de notópodos		10
10(9) Con 17 pares de notópodos		11
– Con 20 o más pares de notópodos		12
11(10) Uncinos desde el segmento 17	<i>P. cf. albicans</i> Malmgren, 1866 ² (C)	
– Uncinos desde el segmento 18	<i>Polycirrus</i> sp. B Kritzler, 1984 (C)	
12(10) Con 20–25 pares de notópodos	<i>P. californicus</i> Moore, 1909 (P)	
– Con 30–60 pares de notópodos	<i>P. caliendrum</i> Claparède, 1870 ³ (P, Q)	

Comentarios

- 1) No incluida en la revisión del género hecha por Glasby & Hutchings (2014).
- 2) Como especies no descritas en Londoño-Mesa & Carrera-Parra (2005).
- 3) Descrita para el golfo de Nápoles.

Agradecimientos

Esta contribución se realizó en parte por el respaldo del proyecto “Taxonomía de poliquetos del Gran Caribe y evaluación molecular de especies anfiamericanas (Annelida: Polychaeta),” financiado por CONACYT (61609). Julio Parapar (Departamento de Biología, Universidad de la Coruña), y Pablo Hernández-Alcántara (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM), ayudaron a mejorar la presente versión.

Referencias

- Báez D & Ardila N 2003 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del mar Caribe colombiano. *Biota Colombiana* 4(1): 89–109.
- Day JH 1967 A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. *Brit Mus Nat Hist Publ* 656: 1–878.
- Garraffoni ARS & Lana PC 2004 Cladistic analysis of Trichobranchinae (Polychaeta; Terebellidae). *J Mar Biol Ass UK* 84: 973–982.
- Glasby CJ & Hutchings P 2014 Revision of the taxonomy of *Polycirrus* Grube, 1850 (Annelida: Terebellida:

- Polycirridae). *Zootaxa* 3877(1): 1–117.
- Grube AE 1850 Die familien der Anneliden. *Archiv für Naturgeschichte*, Berlin. 16(1): 249–364.
- Hernández-Alcántara P, Frontana-Uribe SC & Solís-Weiss V 2003 Commented checklist of polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. *Bull So Cal Acad Sci* 102(1): 1–16.
- Hessle C 1917 Zur kenntnis der Terebellomorphen Polychaeten. *Zool Bidr Uppsala* 5: 39–258.
- Holthe T 1986 Evolution, systematics, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. *Gunneria* 55: 1–236.
- Hutchings P 2000 Family Terebellidae. *In*: Beesley PL, Ross GJB & Glasby CJ (eds) *Polychaeta and allies: the Southern Synthesis. Fauna of Australia. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. Vol. 4a. CSIRO Pub., Melbourne, pp: 226–232.
- Johnston G 1846 An index to the British Annelides [sic]. *Ann Mag Nat Hist*, ser 1, 16 (suppl): 433–462.
- Kritzler H 1984 Chapter 52. Family Terebellidae Grube, 1950. *In*: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) *Taxonomic guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico*. Vol. 7. Barry A. Vittor & Associates Inc., Mobile, Alabama, pp: 52.1–52.72.
- Londoño-Mesa MH 2009 Terebellidae (Polychaeta: Terebellida) from the Gran Caribbean region. *Zootaxa* 2320: 1–93.
- Londoño-Mesa MH 2011 Terebellidos (Terebellidae: Polychaeta: Annelida) del Caribe colombiano. *Biota Colombiana* 12(1): 17–34.
- Londoño-Mesa MH 2012 New species of *Pista* Malmgren, 1866 (Polychaeta: Terebellidae) from the Caribbean. *Zootaxa* 3317: 39–48.
- Londoño-Mesa MH & Carrera-Parra LF 2005 Terebellidae (Polychaeta) from the Mexican Caribbean with description of four new species. *Zootaxa* 1057: 1–44.
- Malmgren AJ 1866 Nordiska Hafs-Annulater. Öfversigt af Konigl. Vet Akad Förhand Stockholm 22(5): 355–410.
- Malmgren AJ 1867 Annulata Polychaeta Spetsbergiæ, Grœnlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslæ. 127 pp.
- Müller OF 1776 *Zoologica Danicæ. Prodrum seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characters, nomine et synonyma imprimis popularium*. Copenhagen, 274 pp.
- Nogueira JMM, Harris L, Hutchings P & Fukuda MV 2011 Four terebellines (Polychaeta, Terebellidae) with problematic taxonomic histories. *Zootaxa* 2995: 1–26.
- Nogueira JMM, Fitzhugh K & Hutchings P 2013 The continuing challenge of phylogenetic relationships in Terebelliformia (Annelida: Polychaeta). *Inv Syst* 27(2): 186–238.
- Read G & Fauchald K 2019 World Polychaeta database. Terebellidae Johnston, 1846. *In*: World Register of Marine Species en: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxde tails&id=982> on 2019-08-31.
- Rouse GW 2001 Terebellidae Grube, 1850. Captítulo 86. *In*: Rouse GW & Pleijel F (eds) *Polychaetes*. Oxford University Press, New York, pp: 246–250.
- Salazar-Vallejo SI 2000 Biogeografía marina del Gran Caribe. *Interciencia* 25(1): 7–12.
- 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.
- Zhong M, Hansen B, Nesnidal M, Golombek A, Halanych KM & Struck TH 2011 Detecting the symplesiomorphy trap: a multigene phylogenetic analysis of terebelliform annelids. *BMC Evol Biol* 11: 369.

60. Tomopteridae Grube, 1848

María Ana Fernández-Álamo

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

Introducción

Los tomoptéridos son organismos exclusivamente planctónicos, con cuerpos deprimidos, sin septos segmentarios, de color ligeramente blanquecinos o transparentes. El nombre procede de *Tomopteris* Eschscholtz, 1825, que significa con las alas cortadas, en alusión a que las proyecciones parapodiales tienen una extensión membranosa, con forma de alas claramente separadas, o cortadas, a la mitad.

El carácter distintivo de estos poliquetos es que carecen de setas y acículas en los parápodos, excepto en los cirros tentaculares de los dos primeros segmentos. Éstos últimos se modifican notoriamente y llevan una sola acícula totalmente interna que les sirve de soporte. Los parápodos del tronco son distalmente bilobulados y cada rama se

encuentra rodeada por una estructura membranosa llamada pínula, en la que se encuentran varios tipos de glándulas, algunas con actividad bioluminiscente (Greeff 1885, Terio 1964, Dales 1971, Gouveneaux, 2016). El tamaño de estos poliquetos es variable, desde pocos milímetros hasta 10 cm o más (Fig 1).

Los tomoptéridos son integrantes comunes de la comunidad pelágica y constituyen una de las familias que con más frecuencia aparece en los muestreos de plancton. Su distribución es bastante amplia, registrándose en todas regiones marinas del planeta y en todas las profundidades de la columna de agua. Vivos, son como delicadas plumas cristalinas (Day 1967) y los actuales submarinos de investigación oceanográfica han podido fotografiar y filmar estos organismos en su ambiente natural.



Figura 1. Ejemplar fijado en formaldehído al 4% de *Tomopteris planktonis* del Golfo de California. Foto Adrián Fernández.

De acuerdo con Pettibone (1963) estos gusanos son depredadores voraces, se alimentan principalmente de quetognatos y tunicados (Fauchald & Jumars 1979). Cuando son dominantes en las comunidades pelágicas deben tener una importancia considerable como alimento de los peces ya que se pueden presentar en altas densidades (Southern 1911).

Schroeder & Hermans (1975) resumieron la información sobre la reproducción del grupo, incluyendo la formación de los gametos femeninos y la morfología interna de los conductos genitales. En muchos de los organismos fijados se observan las gónadas en el interior de los troncos parapodiales. Åkesson (1962) describió el desarrollo de las larvas en *Tomopteris helgolandica* Greeff, 1879 demostrando que el primer par de cirros tentaculares, denominado primer setígero, se pierde en los individuos adultos, pero se encuentra presente en los individuos jóvenes.

Sistemática

Esta familia ha sido cuidadosamente revisada por numerosos autores destacando los trabajos de Apstein (1900), Rosa (1908), Southern (1911), Malaquin & Carin (1922), Fauvel (1923), Støp-Bowitz (1948), Dales (1957), Tebble (1960, 1962), Ushakov (1955), Fernández-Álamo (1983, 2000), Pleijel & Dales (1991), Rozbaczylo *et al.* (2004), entre otros.

Debido a las características morfológicas únicas, altamente especializadas para su existencia pelágica, las relaciones filogenéticas de los tomoptéridos con el resto de los poliquetos son inciertas (Eklöf *et al.* 2007) y la mayoría de los autores los colocan como un grupo de difícil integración, principalmente relacionados con los filodócidos (Rouse & Pleijel, 2001). Grube (1850) los consideró separados del resto de los poliquetos en el grupo Gymnocopa. Mileikovsky (1977) propuso la creación del orden Tomopterimorpha y Pleijel & Dales (1991) la superfamilia Tomopteroidea. Sin embargo, Rouse & Fauchald (1997) y Rouse & Pleijel (2001) los incluyen en el orden Phyllodocida.

Struck *et al.* (2007) en un análisis multigenético definen a *Tomopteris* sp como grupo hermano del clado Goniadidae/Glyceridae (Glyceriformes), a su vez hermano del clado

Alciopidae (*Alciopina* sp y *Torrea* sp)/Phyllodocidae (*Phyllodoce groelandica*). Nygren & Pleijel (2011) comparten una idea similar a la anterior al incluir a *Tomopteris* como parte un clado formado por Goniadidae-Nereididae-Glycerida; sin embargo, difiere en que dicho clado es el grupo hermano de un clado mayor constituido por las familias Typhloscolecidae-Lopadorhynchidae-Phyllodocidae (incluyendo Alciopidae). Es importante señalar que las posibles incongruencias en este tipo de filogenias pueden deberse no solo a un problema de ensamblaje en las secuencias genéticas, sino también al utilizar un número reducido de especies, sumado a lo difícil de establecer las sinapomorfias morfológicas en los clados obtenidos.

En general los organismos de esta familia presentan una morfología bastante homogénea, haciendo difícil la caracterización de las especies. En los trabajos de finales del siglo XIX y principios del XX, se usaba el subgénero *Johnstonella* Gosse, 1853 para diferenciar organismos con o sin primeros setígeros y glándulas roseta, Tebble (1960) argumentó que los caracteres para su definición no son claros y por lo tanto rechazó este taxon. Rosa (1908), erige al género *Enapteris* y lo diferenció de *Tomopteris*, por la forma de las ramas parapodiales y la extensión de sus pínulas, e incluyó a *Tomopteris euchaeta* Apstein, 1900. Con base en la debilidad de los argumentos taxonómicos, Day (1967) debatió la validez de este género y Fernández-Álamo (1983, 2000) argumentó que la diferencia en las características de las ramas parapodiales y las pínulas no son las establecidas por Rosa (1908), por lo que coincide con la posición de Day (1967) al considerar a *Tomopteris* como el único género válido de los tomoptéridos. Rozbaczylo *et al.* (2004) consideraron que las diferencias morfológicas de los ejemplares que estudiaron son suficientes para incluirlos en cualquiera de ambos géneros. No obstante, para definir esta situación, se requiere una revisión cuidadosa que incluya la revisión del material tipo.

Dales & Peter (1972) en su revisión de los poliquetos pelágicos, mencionaron que la familia Tomopteridae incluye dos géneros *Enapteris* (ver párrafo anterior) con una sola especie y *Tomopteris*, en donde enlistan 41 especies, de las cuales 22 han sido citadas sólo una o a lo más dos veces, mientras que de las restantes 19, varias han sido consideradas en sinonimia, lo que deja en claro la

existencia de problemas taxonómicos en este grupo. Por ello, es una necesidad urgente realizar exámenes cuidadosos de las especies que integran a esta familia de poliquetos. En aguas mexicanas, los tomoptéridos 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, el Golfo de México, el Canal de Yucatán y las costas de Quintana Roo, en el Mar Caribe. También se incluyen algunos registros observados en las regiones adyacentes que por la dinámica oceánica tienen influencia sobre las costas del Pacífico mexicano, como son la Corriente de California y las aguas del Pacífico Tropical Oriental, así como del Mar Caribe.

La literatura consultada en donde aparecen estos registros es la siguiente: Rosa (1908), Dales (1957), Fernández-Álamo & Segura (1979), Salazar-Vallejo (1981, 1992), Fernández-Álamo (1983, 1987, 1989, 1991, 1992, 1996, 2000, 2006, 2008), Jiménez-Cueto & Suárez-Morales (1999), Fernández-Álamo *et al.* (2003, 2008), Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004), Fernández-Álamo & Farber (2006) y Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005). La siguiente clave se elaboró mediante el programa DELTA (Dallwitz *et al.* 1993).

Morfología

En el cuerpo, deprimido y transparente, se distinguen claramente la cabeza, el cuello y el tronco; este último puede o no prolongarse en la porción posterior para formar un alargamiento con parápodos reducidos al que se denomina cola.

La cabeza está formada por el prostomio, al que se fusionan los dos primeros segmentos del cuerpo y del que se origina un par de antenas laterales en forma de bandas que se adelgazan en su región distal, también lleva un par de ojos evidentes y un par de órganos nucales, difíciles de observar en el material fijado (Fig. 2A). Presenta una faringe protractil, corta e inerte. De cada segmento que se fusiona al prostomio, se origina un par de cirros tentaculares, soportados por acículas internas. En algunas especies durante el desarrollo del animal, la acícula o todo el cirro del primer segmento se pierden, constituyendo un carácter taxonómico importante para la

identificación de las especies; sin embargo, como su desaparición es gradual en la ontogenia, su utilización resulta difícil en los individuos jóvenes. El segundo par de cirros tentaculares es muy robusto y se alarga considerablemente, de tal forma que llega a sobrepasar la longitud de todo el cuerpo en los adultos. En algunas descripciones constituye un carácter taxonómico, pero en la mayoría de los ejemplares ésta estructura se encuentra rota, por lo que tiene poca utilidad (Fig. 2A). El cuello es la región posterior a la base de los segundos setígeros.

El tronco no presenta una delimitación clara de los segmentos (ya que no existen septos) y por ello sólo se distinguen por la presencia de los parápodos; éstos son birrámeos y aquetos, con una base alargada, de la cual se originan una rama notopodial y una rama neuropodial, ambas rodeadas por estructuras membranosas, denominadas pínulas (Fig. 2B). En éstas se presentan varios tipos de glándulas, algunas con importancia en la determinación de las especies, por lo que sus características, como la forma, el tamaño, su afinidad a los colorantes y su presencia o ausencia, tienen valor taxonómico. En las Figuras 2A y 2C se pueden apreciar algunas de las características de estas glándulas, describiéndose a continuación brevemente:

- 1) las glándulas cromófilas se encuentran en la región ventral de las pínulas neuropodiales; son llamadas así por su fuerte afinidad con la hematoxilina. Son generalmente abultadas y resaltan claramente en las pínulas, aún sin teñir.
- 2) las glándulas en agujón están íntimamente asociadas con las glándulas cromófilas. Tienen la forma de una estructura triangular con la punta curvada y dirigida hacia abajo, a veces sobresaliendo de los bordes de la pínula.
- 3) las glándulas en roseta corresponden con los órganos fosforescentes. Tienen una zona central, que se tiñe con ácido ósmico, alrededor de la cual se disponen varias células a manera de una flor, de donde viene su nombre. Se pueden presentar en el tronco de los dos primeros pares de parápodos y en la región dorsal o dorso-apical de las pínulas notopodiales y neuropodiales
- 4) las glándulas hialinas son de forma variable, no se tiñen con hematoxilina y por su claridad

son difíciles de observar. Se localizan en las pínulas notopodiales y neuropodiales.

El pigidio como tal no se describe en la diagnosis de la familia y en su lugar lo que se

considera es la presencia o ausencia del alargamiento posterior del cuerpo con parápodos reducidos para formar la cola, que es un carácter taxonómico relevante.

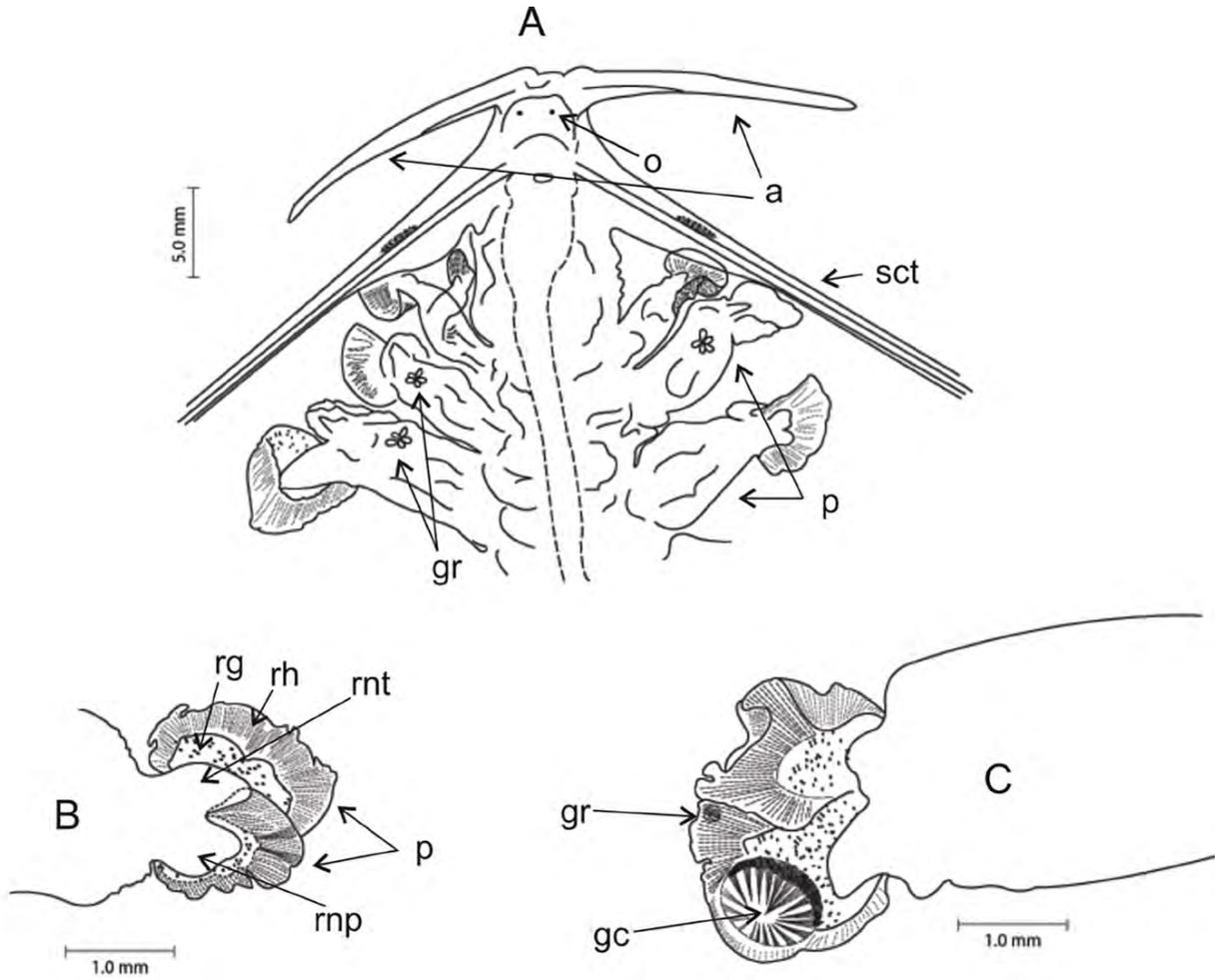


Figura 2. *Tomopteris euchaeta*. A= Región anterior, VD (o= ojos, a= antenas, sct= segundo par de cirros tentaculares, gr= glándulas en roseta, p= parápodos). B= Primer par de parápodos, VL (rnt= rama notopodial, rnp= rama neuropodial, pn= pínulas, rh= región hialina, rg= región granular). C= Tercer par de parápodos, VL (gr= glándulas en roseta, gc= glándula cromófila). Modificado de Fernández-Álamo (1983)

Clave para especies

Tomopteris Eschscholtz, 1825

- 1 Cuerpo sin proyección posterior en forma de cola 2
- Cuerpo con proyección posterior en forma de cola 4

- 2(1) Primer par de setíferos ausentes (Fig. 2A) 3
- Primer par de setíferos presentes *T. elegans* Chun, 1887¹

- 3(2)** Glándulas cromófilas triangulares, ventrales y bien diferenciadas
 *T. planktonis* Apstein, 1900²
 – Glándulas cromófilas difusas y distales en la pínula . *T. septentrionalis* de Quatrefages, 1865³
- 4(1)** Primer par de setígeros ausentes (Fig.2A) **5**
 – Primer par de setígeros presentes *T. nationalis* Apstein, 1900⁴
- 5(4)** Anchura del tronco menor o igual que la longitud de los parápodos **6**
 – Anchura del tronco mayor que la longitud parápodial *T. nisseni* Rosa, 1908⁵
- 6(5)** Pínulas homogéneas, granuladas *T. dunckeri* Rosa, 1908⁶
 – Pínulas con zonación (regiones hialina y granulada) (Fig. 2B) *T. euchaeta* Chun, 1887⁷

Comentarios

- 1) *Tomopteris elegans* tiene una amplia distribución en las aguas cálidas y templadas del Mediterráneo y de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. Como la mayoría de los poliquetos del holoplancton tiene distribuciones muy amplias, tanto horizontales como verticales, lo cual podría explicarse porque ocupan todo el ambiente pelágico, el cual tiene una estructura tridimensional con una compleja dinámica de las masas de agua. En las costas mexicanas también tiene una distribución extensa en la costa occidental de Baja California, el Golfo de California, frente a las costas de Colima y en las aguas del Canal de Yucatán y las costas de Quintana Roo en el Golfo de México.
- 2) *Tomopteris planktonis* ha sido considerada cosmopolita en el amplio significado de la palabra, con registros en las regiones polares, templadas y tropicales en todos los océanos del planeta. Ha sido ampliamente registrada en todas las aguas y costas de México.
- 3) *Tomopteris septentrionalis* se ha catalogado también como cosmopolita por la amplitud de sus registros, sin embargo parece ser que se trata de una especie estenotérmica de aguas frías, que habita en la superficie de las regiones subpolares y polares, mientras que en las regiones cálidas y templadas lo hace a profundidades considerables. Aparentemente puede ser capturada en el estrato somero en las segundas regiones debido a los fenómenos de surgencias, como sucede en el Pacífico Tropical Oriental (Fernández-Álamo & Farber 2006). Esta especie tiene escasos registros en México, en las costas de Guerrero y en las costas noroccidentales de Quintana Roo. Treadwell (1943) la registró en el Golfo de Panamá y frente a las costas de Ecuador.
- 4) *Tomopteris nationalis* se ha observado, principalmente en las aguas cálidas, en el Mar Mediterráneo y en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En México ha sido registrada en la costa occidental de Baja California Sur, en el Golfo de California, frente a las costas de Colima y Guerrero en el Pacífico, así como en las costas noroccidentales de Quintana Roo.
- 5) *Tomopteris nisseni* tiene una distribución amplia en el Atlántico, más restringida en el Índico y sus registros en el Pacífico son bastante más escasos, en la Corriente de California y en el Pacífico Tropical Oriental. Esta especie solo se ha observado en las costas noroccidentales de Quintana Roo. Treadwell (1928) la registró, como *T. opaca* frente a Costa Rica del lado del Pacífico.
- 6) *Tomopteris dunckeri* se ha registrado en el océano Índico y ha sido observada con una distribución relativamente amplia en el Pacífico Tropical Oriental (Fernández-Álamo 1981, 2000), así como en el Golfo de California (Fernández-Álamo 1981, 1989, 2000).
- 7) *Tomopteris euchaeta* se distribuye en el Mediterráneo y las aguas cálidas y templadas de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. También fue registrada por Rosa (1908) en la región central del Mar Caribe. En México se ha observado en las costas occidentales de Baja California Sur, en el Golfo de California, en la región oceánica frente a las costas de Colima en el Pacífico y en las aguas del Canal de Yucatán en el Golfo de México.

Agradecimientos

Un reconocimiento muy especial a: Adrián Fernández por la fotografía y digitalizar los dibujos, y a Magali Roa Venicio por la organización de las referencias y la edición del manuscrito.

Referencias

- Akesson B. 1962. The embryology of *Tomopteris helgolandica* (Polychaeta). Acta Zool Stockh. 42: 135–199.
- Apstein C. 1900. Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton Expedition. Ergebn Plankton Exp 11: 1–61

- 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 Board Can 28: 1487–1489.
- Dales RP & Peter G. 1972. A synopsis of the pelagic Polychaeta. J Nat Hist 6: 55–92.
- Dallwitz MJ, Paine TA & Zurcher EJ. 1993. Onwards. User's Guide to the DELTA System: a General System for Processing Taxonomic Descriptions. 4th edition. <http://delta-intkey.com>
- Day JH 1967 A Monograph on the Polychaeta of southern Africa. Part 1 Errantia. Brit Mus (nat Hist) Publ 656: 1–458.
- Eklöf J, Pleijel F & Sundberg P. 2007. Phylogeny of benthic Phyllodocidae (Polychaeta) based on morphological and molecular data. Mol Phyl Evol 45: 261–271.
- Fauchald K & Jumars P. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feedings guilds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 17:193–284.
- 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, 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. 2000. Tomopterids (Annelida Polychaeta) from the Eastern Tropical Pacific Ocean. Bull Mar Sci 67(1): 45–53.
- 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 & Farber J. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. In: Fiedler P & Lavin M (eds). A review of Eastern Tropical Pacific Oceanography. Elsevier Progr Oceano 69: 318–359.
- 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, pp 13.
- Fernández-Álamo MA, Sanvicente-Añorve L & Alatorre-Mendieta MA. 2003. Changes in pelagic polychaete assemblages along the California Current System Hydrobiologia 496: 329–336.
- Fernández-Álamo MA, Ruiz-Boijseauneau I, Vicencio-Aguilar ME, Castillo-Sandoval O, Naranjo-Zavaleta K, Piña-González MV, Aranda-Rodríguez AN, Galván-Delgado M & Solano-Vargas AF. 2008. Listados de los sifonóforos, poliquetos, decápodos y quetognatos en el Golfo de California, México. Actas XVII Bienal de la RSEHN Puerto Morelos México Madrid, pp 105–113.
- Gouveneaux, A. 2016. Bioluminescence of Tomopteridae species (Annelida): multidisciplinary approach. Tes Doc Univ. Cath Louvain, Bélgica. 205 pp.
- Greeff R. 1885. Ueber die pelagische fauna an der Küsten der Guinea-Insela. Pelagische Anneliden von Rolas. Z wiss Zool 42: 432–458.
- Jiménez-Cueto S & Suárez-Morales E. 1999. *Tomopteris* (Polychaeta: Tomopteridae) of the western Caribbean Sea. Bull Inst Royal Sci Nat Belgique Biol 69: 5–14.
- Malaquin A & Carin F. 1922. Tomoptérides provenant des campagnes de l'Hindorelle et de la Princesse-Alice (1888-1910). Rés Camp Sci Institut Ocean Monaco 61: 1–52.
- Mileikovskiy SA. 1977. On the systematic interrelationships within the polychaetes and Annelida, an attempt to create an integrated system based on their larvae morphology. In: Reish D & Fauchald K (eds) Essays on polychaetous annelids in memory of Dr. Olga Hartman. Allan Hancock Foundation, Univ Southern Cal. pp 503–524.
- Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England Region. 1 Families Aphroditidae through Trochochaetidae. Nat Mus Bull 227: 1–356.
- Pleijel F & Dales RP. 1991. Polychaetes: British Phyllodocoideans, Typhloscolecoides and Tomopteroideans. Synop Br Fauna N S 45: 1–202.
- Rosa D. 1908. Anellidi 1. Tomopteridi. Raccolte Plantoniche fatte dalla R. Nave Liguria nel viaggio di circonnavigazione del 1903-05 sotto il comando di S.A.R. Luigi di Savoia Duca degli Abruzzi. Publ R Istituto Studi Superiori Pratici Perfezionamento Firenze 1: 247–327.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scripta 26: 139–204.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press New York, 354 pp.
- Rozbaczylo N, Moreno RA, Guzmán G & Jaque J. 2004. Poliquetos pelágicos (Annelida, Polychaeta) del Pacífico suroriental frente a Chile e islas oceánicas.

- Investig mar 32 (2): 11–22.
- Salazar-Vallejo SI. 1981. La Colección de Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León, México. Tes Prof Univ Autón Nuevo León, pp 1–156.
- Salazar-Vallejo SI. 1992. Updated checklist of polychaetes (Polychaeta) from the Gulf of Mexico, the Caribbean Sea and adjacent areas in the western Atlantic Ocean. In: Navarro D & Suárez-Morales E (eds). *Diversidad Biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo Mexico Vol. II CIQRO/SEDESOL*, pp 43–76.
- 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.
- Schroeder PC & Hermans CO. 1975. Annelida: Polychaeta. In: Giese AC & Pearse JS (eds) *Reproduction of marine invertebrates. 3: Annelids and echinurans. Marine invertebrates*. Academic Press New York, pp. 1–213.
- Southern R. 1911. Polychaeta of the coasts of Ireland. 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.
- 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.
- Terio B. 1964. Possibili interrelazioni tra bioluminescenza e fluorescenza di materiali fotosensibili presenti nelle pinne e sui parapodi dei Tomopteridi. *Atti Soc Peloritana Sci Fis Mat Natur* 10: 1–11.
- Treadwell AL. 1928. Polychaetous annelids from the Arcturus Oceanographic expedition. *Zoologica* 8: 449–468.
- Treadwell AL. 1943. Polychaetous annelids. *Biology* 4. Carnegie Inst Wash Dept Terrestrial Magnetism, 555: 31–59.
- Ushakov PV. 1955. Polychaeta of the far Eastern Seas of the U.S.S.R. *Acad SciUSSR* 56:1–445.
- 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.

61. Traviidae Hartmann-Schröder, 1971

Alexandra E. Rizzo¹ & Sergio I. Salazar-Vallejo²

1) Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Brasil
aerizzo@hotmail.com

2) El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal

Introducción

Traviidae Hartmann-Schröder, 1971, ha sido recientemente elevado en rango de subfamilia a familia (Blake & Maciolek 2019) con *Travisia* Johnston, 1840 como el único género válido. Las especies de travíidos se encuentran principalmente en sedimentos de aguas profundas, desde la plataforma continental hasta las profundidades abisales, aunque varias especies se encuentran en aguas someras (Blake & Maciolek 2019). Son excavadores y comedores de depósitos, generalmente no selectivos en sedimentos finos (Jumars *et al.* 2015); su sistema digestivo incluye un intestino retorcido, aunque se sabe muy poco sobre su biología.

Los miembros de las especies de *Travisia* tienen un cuerpo relativamente corto, fusiforme, a menudo con ambos extremos cónicos, e hinchado mediamente. El epitelio es grueso, no transparente, con papilas redondas de varios tamaños. El prostomio puede ser cónico, raramente truncado, pero nunca se han reportado ojos para ninguna especie, pero hay un par de órganos nucleales eversibles. La boca está localizada ventralmente. Los parápodos están mejor desarrollados en los segmentos medianos y posteriores. Las setas son todas capilares simples, lisas o finamente espinuladas. Las branquias pueden estar presentes; si presentes, comienzan desde el setífero 2-3, siendo cirriformes, aunque se han encontrado branquias ramificadas en algunas especies. Surcos laterales y medioventrales pueden estar presentes, pero generalmente son reducidos. Se han informado surcos laterales a lo largo de los últimos 10 segmentos de *T. glandulosa* McIntosh, 1879, pero esto necesita confirmación. Según Sene-Silva (2007), estos surcos poco desarrollados son probablemente artefactos de fijación o preservación. Las crestas transversas están presentes a lo largo de los últimos segmentos, a

menudo continuadas como rebordes dorsales y ventrales que se hacen progresivamente mayores de modo que pueden unirse dorsalmente y ventralmente. El pigidio es corto y cilíndrico, con margen multilobulado, comúnmente con papilas pequeñas.

Las características diagnósticas incluyen la presencia y el tipo de branquias, la presencia de un surco lateral o medioventral, el número de segmentos (setíferos, branquíferos) y los lóbulos o pliegues posteriores. Los pliegues parapodiales son en realidad engrosamientos laterodorsal y lateroventral del integumento, proyectados sobre las ramas setales (Sene-Silva 2007).

Sistemática

Hartmann-Schröder (1971) propuso la subfamilia Traviinae para *Dindymenides* Chamberlin, 1919, *Kesun* Chamberlin, 1919 y *Travisia*, entonces considerados ofélidos. Después de más de 20 años, Dauvin y Bellan (1994) se basaron en estudios fenéticos y filogenéticos, y al no tener en cuenta la ausencia de branquias como característica diagnóstica para separar los géneros, restringieron la subfamilia para incluir solo a *Travisia*, con los otros dos nombres considerados como sinónimos menores. Sin embargo, *Travisia* fue considerada como perteneciente a los Opheliidae (Rouse 2001).

Se han realizado estudios filogenéticos morfológicos y moleculares que han resultado en la separación de *Travisia* de Opheliidae. Los ofélidos generalmente tienen cuerpos lisos y alargados, con surcos laterales y ventrales, mientras que las especies de *Travisia* tienen un cuerpo corto con un grueso tegumento papilado. Este tipo de tegumento es similar al presente en otra familia, Scalibregmatidae, y esto explica por qué algunos autores consideraron a *Travisia* como perteneciente a los escalibregmatidos (Rouse 2001;

Persson & Pleijel 2005; Law *et al.* 2013; Martínez *et al.* 2013). Sin embargo, las especies de *Travisia* tienen papilas epidérmicas que difieren de las presentes en los escalibregmátidos, que son elevaciones en forma de almohadilla cuadradas o redondeadas (Sene-Silva 2007; Vodopyanov *et al.* 2014; Blake 2016). Los estudios moleculares y morfológicos respaldaron que *Travisia* no es un ofélido, lo que sugiere afinidades evolutivas con Scalibregmatidae, cuya monofilia puede caracterizarse por la ausencia de parápodos y la presencia de pliegues parapodiales (Bleidorn *et al.* 2003; Hall *et al.* 2004; Sene-Silva 2007). Basado en estos aspectos, Blake y Maciolek (2016) elevaron la categoría de Travisiiinae y lo propusieron como una familia, Travisiiidae Hartmann-Schröder, 1971, rechazando su inclusión dentro de Opheliidae o Scalibregmatidae. Esta perspectiva se sigue en esta contribución.

Morfología

Cuerpo. Es relativamente grueso, corto, fusiforme y afilado en ambos los extremos, pero es cilíndrico en sección transversal. Surcos laterales o ventrales, si presentes, son muy reducidos y restringidos en su extensión. El número de segmentos corporales es fijo en adultos de algunas especies, pero aparentemente es variable en otras (Blake & Maciolek 2019).

Tegumento. Los segmentos del cuerpo tienen 1 a 3 anulaciones, y en el integumento se forma surcos externos adicionales o crestas transversas similares a las de los escalibregmátidos. Sin embargo, la naturaleza de estos es diferente, en que las de los escalibregmátidos son más numerosas y a menudo se subdividen en areolaciones con elevaciones en forma de almohadilla que forman patrones distintos; que a veces tiene importancia taxonómica (Blake 2016). Además de las crestas transversas, la epidermis de *Travisia* generalmente está cubierta con numerosas papilas pequeñas, especialmente en los segmentos posteriores. Tales papilas faltan en los escalibregmátidos. Los anillos de los segmentos posteriores generalmente se modifican formando pliegues completos dorsales y ventrales a los parápodos.

Prostomio y peristomio. El prostomio es pequeño, liso, redondeado, cónico, puntiagudo o truncado (Figs 1B, F, I, 2A, E, I). Cuernos o procesos

prostomiales están completamente ausentes, así como ojos prostomiales (o a lo largo del cuerpo). Los órganos nucleares son hendiduras simples. La boca de los travisidos es una abertura oval, rodeada por los labios superiores e inferiores, derivados de anulaciones alargadas del setígero 1 y 2 para el labio superior e inferior, respectivamente (Fig. 1J) (Blake & Maciolek 2019).

Parápodos. Los parápodos son birrámeos y se reducen a montículos bajos o faltan por completo (Figs 1D, 2H). Cuando presentes, son lóbulos parapodiales a lo largo de la mayor parte del cuerpo, o están limitados a los segmentos medianos y posteriores. Presentan órganos sensoriales o poros interramales.

Branquias. Las branquias están presentes o ausentes; si presentes (Figs. 1H, 2H), empiezan en el setígero 2 o 3 y continúan a lo largo de la mayor parte del cuerpo. Son típicamente estructuras cirriformes simples, cortas o alargadas, a veces anuladas. La distribución de las branquias a lo largo del cuerpo tiene importancia taxonómica. Se conocen dos especies con numerosos filamentos que surgen de un lado de una sola branquia; otra especie tiene 2–3 ramas branquiales, pero todas las demás especies con branquias tienen solo una rama (de León-González 1998, Blake & Maciolek 2019).

Setas. Las setas son todas simples, capilares (Figs. 1E, 2D). En algunas especies, las setas tienen finas estrías marginales.

Pigidio. El extremo posterior se estrecha a un pigidio relativamente simple, a veces con varios lóbulos y a menudo con papilas cortas (Figs. 1C, G, 2B, F, J). En una especie, *T. palmeri*, los segmentos pigidiales se desplazan lateralmente (Blake & Maciolek 2019).

Claves

Se incluye una clave para identificar las 35 especies y 2 subespecies de toda la familia. Debido a que algunas especies se describieron brevemente, es necesario llevar a cabo una revisión taxonómica de esta familia para aclarar algunas dudas. Los taxa marcados con asterisco no se han registrado para las regiones consideradas. En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico

oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie. Las ilustraciones presentadas son redibujadas de las usadas en las

descripciones originales, o de 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 especies de *Travisia* del mundo

(Modificada de Rizzo & Salazar-Vallejo 2020; * no registrada en la región)

1 Con branquias	2
- Sin branquias	33
2(1) Branquias cirriformes (Fig. 2H)	3
- Branquias ramificadas (Fig. 1H)	36
3(2) Prostomio cónico, aguzado (Fig. 1B, F)	4
- Prostomio truncado (Fig. 1I-J); cuerpo con 23 pares de branquias (27 setíferos, 31 segmentos); nefridióporos en los setíferos 3–14	<i>T. foetida</i> Hartman, 1969 (B, P)
4(3) Con surco medioventral; lóbulos parapodiales bien desarrolladas	5
- Sin surco medioventral	6
5(4) Cuerpo con 30-31 setíferos; pigidio con 5-9 papilas anales de diferente anchura (Fig. 1C); surco medioventral poco desarrollado	<i>T. hobsonae</i> Santos, 1977 (G)
- Cuerpo con 34-35 setíferos; pigidio con 6-7 papilas anales de anchura similar (Fig. 2B); surco medioventral bien desarrollado	<i>T. fusiformis</i> Kudenov, 1975 (P)
6(4) Cuerpo con más de 40 segmentos	7
- Cuerpo con hasta 40 segmentos	10
7(6) Parápodos posteriores proyectados en lóbulos o rebordes	8
- Parápodos posteriores no proyectados en lóbulos o rebordes	9
8(7) Lóbulos parapodiales posteriores triangulares; pigidio en forma de collar con 6 papilas anales dorsales largas (cuerpo de 10 cm de largo)	<i>T. gigas</i> Hartman, 1938 (B, P)
- Lóbulos parapodiales posteriores redondeados, pequeños; pigidio ensanchado, con papilas anales indistintas (cuerpo de 3 cm de largo)	<i>T. elongata</i> Grube, 1866 (P)
9(7) Tegumento con tubérculos gruesos grandes, dorsales y ventrales; pigidio con 12-13 papilas irregulares (cuerpo con unos 45 setíferos)	<i>T. granulata</i> ¹ Moore, 1923 (P, <i>partim</i>)
- Tegumento finamente reticulado; pigidio con 7 papilas anales (cuerpo con 44–53 setíferos)	<i>T. lithophila</i> Kinberg, 1866 (P)
10(6) Cuerpo con más de 30 segmentos	11
- Cuerpo con hasta 30 segmentos	17
11(10) Parápodos posteriores proyectados como cojinetes	12
- Parápodos posteriores no proyectados; cuerpo con 26-45 setíferos	<i>T. granulata</i> ¹ Moore, 1923 (P, <i>partim</i>)
12(11) Cuerpo con crenulaciones laterales grandes, notorias	13
- Cuerpo sin crenulaciones laterales; pigidio con 6 cirros anales de anchura similar	<i>T. amadoi</i> Elías, Bremec, Lana & Orensanz, 2003 (Atlántico SW)*

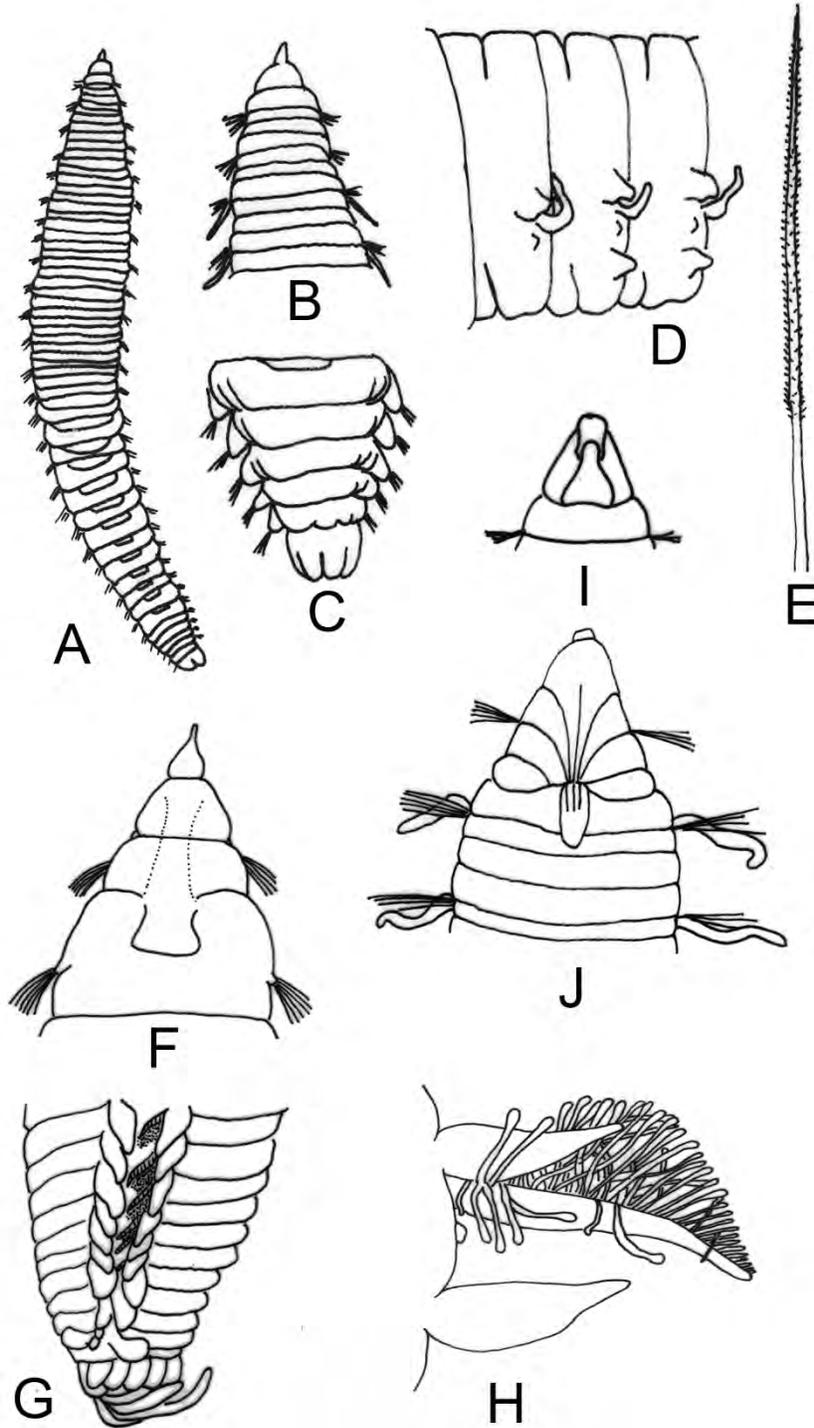


Figura 1. *Travia hobsonae*: A) Completo, VD; B) Extremo anterior, VD; C) Extremo posterior, VD; D) Setígeros 16-18, VL; E) Seta simple; *T. filamentosa*: F) Extremo anterior, VV; G) Extremo posterior, VD; H) Setígero 18, VL; I) Prostomio, VD; J) Extremo anterior, VV.

13(12) Pigidio con papilas ventrales ovales, grandes y otras 6 latero-dorsales	14
- Pigidio de otra forma	15

14(13) Cuerpo con 33 pares de branquias (35 segmentos)	
..... <i>T. concinna</i> (Kinberg, 1866) (Atlántico SE)*	
- Cuerpo con 26–32 pares de branquias (32–39 segmentos)	
..... <i>T. japonica</i> Fujiwara, 1933 (Pacífico W)*	
15(13) Cuerpo delgado	16
- Cuerpo ancho, 3.5 veces más largo que ancho, con 33 segmentos	
..... <i>T. horsti</i> Caullery, 1944 (Pacífico W)*	
16(15) 7 veces más largo que ancho, con 29–32 segmentos	<i>T. olens</i> Ehlers, 1897 (Antártico)*
- Cuerpo 5 veces más largo que ancho, con 38–40 segmentos	
..... <i>T. olens novaezealandia</i> Benham, 1927 (Pacífico SW)*	
17(10) Cuerpo con 18 setígeros (23 segmentos)	
..... <i>T. oregonensis</i> Fauchald & Hancock, 1981 (Pacífico NE)*	
- Cuerpo con más de 19 setígeros	18
18(17) Parápodos posteriores proyectados en grandes cojinetes laterales	19
- Parápodos posteriores débilmente proyectados en cojinetes laterales, o sin proyecciones	29
19(18) Cuerpo rojo púrpura en vida (negro después de la preservación); 17 pares de branquias	
..... <i>T. doellojuradoi</i> Rioja, 1944 (Atlántico SW)*	
- Cuerpo no rojo púrpura; más de 17 pares de branquias	20
20(19) Región posterior con 2 segmentos aquetos	21
- Región posterior con 3–5 segmentos aquetos	25
21(20) Extremos posterior del cuerpo truncado	22
- Extremo posterior del cuerpo cónico	24
22(21) Segmentos posteriores no crenulados; pigidio con un par de cirros anales dorsales	
..... <i>T. monroi</i> Maciolek & Blake, 2006 (Antártico)*	
- Segmentos posteriores crenulados	25
23(22) Tubo anal recto, tan largo como los últimos cuatro segmentos; cuerpo con 23–27	
segmentos	<i>T. kerguelensis</i> McIntosh, 1885 (Antártico)*
- Tubo anal desplazado lateralmente, tan largo como los dos últimos segmentos; cuerpo con	
24 segmentos; cojinetes laterales en los setígeros 15–16	
..... <i>T. palmeri</i> Maciolek & Blake, 2006 (Antártico)*	
24(21) Cuerpo con 23–26 setígeros; segmentos abdominales con margen posterior liso, no	
irregular; pigidio ovoide	<i>T. forbesii</i> Johnston, 1840 (Atlántico NE)*
- Cuerpo con 26–29 setígeros; segmentos abdominales con margen posterior ondulado o	
serrado; pigidio cilíndrico	<i>T. forbesii intermedia</i> Annenkova, 1937 (Pacífico NW)*
25(22) Cuerpo con 23–27 segmentos (20–25 setígeros)	26
- Cuerpo con 29 segmentos (23–27 setígeros)	27
26(25) Cuerpo con 20 pares de branquias (segmentos 2-21) y con 24 setígeros (27 segmentos)	
..... <i>T. chilensis</i> Kükenthal, 1887 (Pacífico SE)*	
- Cuerpo con 22 pares de branquias (segmentos 2-23) y con 20–25 setígeros (23–27 segmentos)	
..... <i>T. oksae</i> Hartmann-Schröder & Parker, 1995 (Pacífico SW)*	

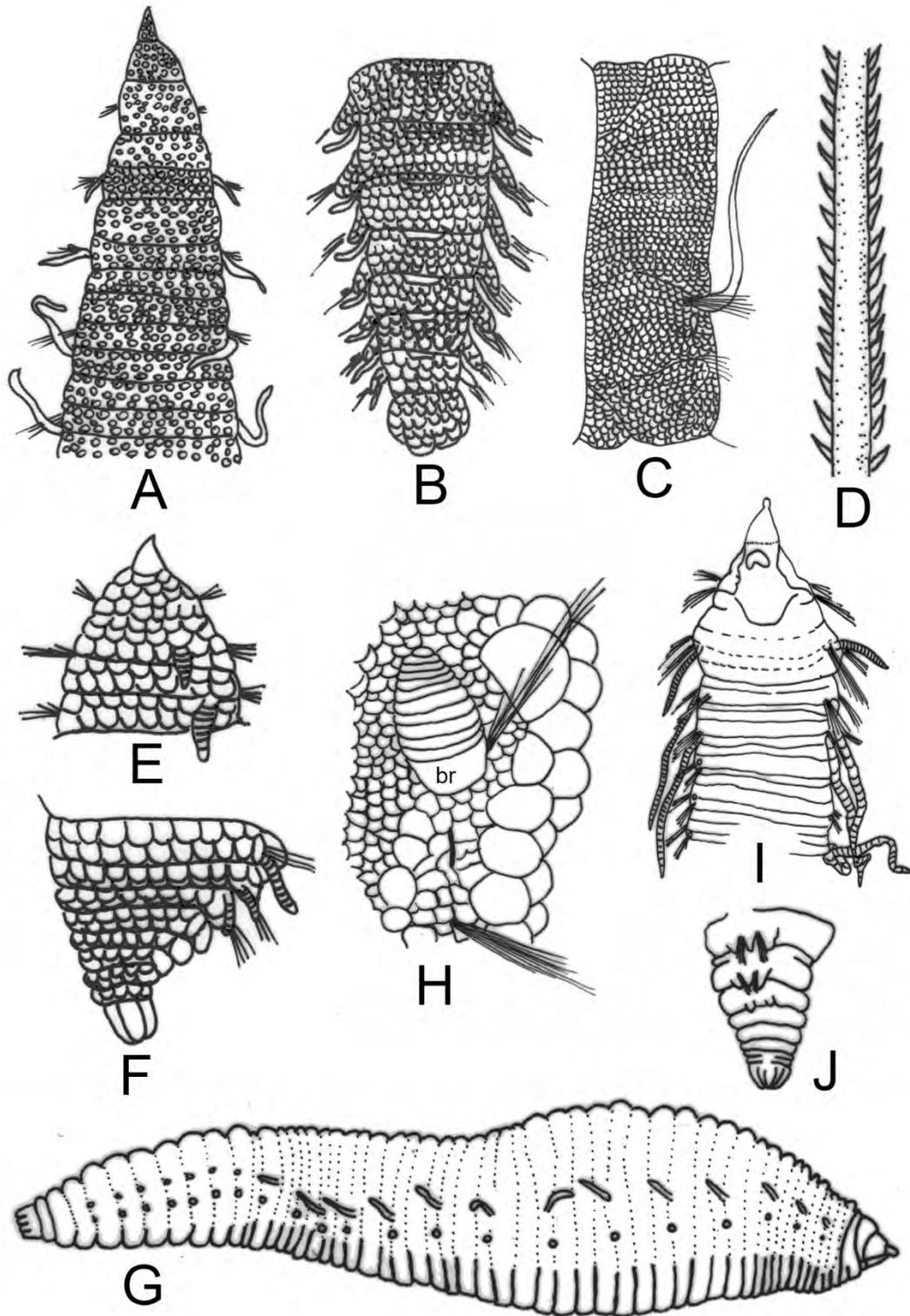


Figura 2. *Traviisia fusiformis*: A) Extremo anterior, VD; B) Extremo posterior, VD; C) Parápodo 17, VL; D) Seta simple; *T. oregonensis*: E) Extremo anterior, VD; F) Extremo posterior, VD; *T. profunda*: G) Completo, VL; H) Setígero 3, primera branquia, VL; *T. tincta*: I) Extremo anterior, VD; J) Extremo posterior, VL.

27(25) Cuerpo con 23–25 setígeros	28
- Cuerpo con 27 setígeros <i>T. chinensis</i> Grube, 1869 (Pacífico NW)*	
28(27) Branquias desde el setígero 2 (23 pares); poros interramales desde el setígero 1	
..... <i>T. araciae</i> Rizzo & Salazar-Vallejo, 2020 (Atlántico SW)*	
- Branquias desde el setígero 3 (22 pares); poros interramales desde el setígero 2	
..... <i>T. brevis</i> Moore, 1923 (B, P)	
29(17) Cuerpo con hasta 24 setígeros	30
- Cuerpo con 25 o más setígeros	31
30(29) Filamentos branquiales muy largos (Fig. 2I); cuerpo con 21 setígeros	
..... <i>T. tincta</i> Maciolek & Blake, 2006 (P)	
- Filamentos branquiales cortos; cuerpo con 24 setígeros	
..... <i>T. carnea</i> Verrill, 1873 (Atlántico NW)*	
31(29) Con 9–12 pares de branquias (Fig. 2H); cuerpo con 26 setígeros (25–27 segmentos)	
..... <i>T. profundus</i> Chamberlin, 1919 (P)	
- Con más de 15 pares de branquias	32
32(31) Con 22–25 pares de branquias; cuerpo con 25–28 setígeros (30–32 segmentos)	
..... <i>T. pupa</i> Moore, 1906 (Ártico)*	
- Con 17–21 pares de branquias; cuerpo con unos 25 setígeros (<30 segmentos); cilindro anal con papilas anales cortas	
..... <i>T. antarctica</i> Hartman, 1967 (Antártico)*	
33(1) Con surco lateral a lo largo de los últimos 10 segmentos	
..... <i>T. glandulosa</i> McIntosh, 1879 (Atlántico W) y <i>T. abyssora</i> (Monro, 1930) (Antártico)*	
- Sin surco lateral	34
34(33) Fascículos setales con setas notorias; cuerpo fusiforme (≥ 25 segmentos)	35
- Fascículos setales con setas muy cortas; cuerpo en forma de gusano (<25 segmentos); con surco medioventral	
..... <i>T. gravieri</i> McIntosh, 1908 (Atlántico NE)*	
35(34) Cuerpo con 25 setígeros (28 segmentos)	<i>T. fusus</i> (Chamberlin, 1919) (Pacífico S)*
- Cuerpo con 17 setígeros (25 segmentos)	<i>T. nigrocincta</i> Ehlers, 1913 (Antártico)*
36(2) Branquias desde el setígero 2; poros nefridiales a lo largo de los setígeros 3–14	
..... <i>T. arborifera</i> Fauvel, 1932 (Índico)*	
- Branquias desde el setígero 3 (Fig. 1H); poros nefridiales a lo largo de los setígeros 1–14	
..... <i>T. filamentosa</i> de León-González, 1998 (P)	

1) *Travisia granulata* aparece dos veces en la clave porque Moore (1923) indicó que los especímenes tenían desde 32 a casi 50 segmentos.

Agradecimientos

La lectura cuidadosa por Cheah Hoay Chuar y Marcelo Veronesi Fukuda mejoró mucho la calidad final de esa contribución.

Referencias

- Annekova N. 1937. The polychaete fauna of the northern part of the Japan Sea [in Russian]. *Issledovaniya Fauny Morei SSSR* 23:139-316.
- Benham WB. 1927. Polychaeta. *Brit Antarctic Terra Nova Exped 1910. Nat Hist Rep Zool* 7:47-182.

- Blake JA. 2016. Scalibregmatidae Malmgren, 1867. *In: Handbook of Zoology Online. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Annelida: Polychaetes.* Schmidt-Rhaesa, A. (editor-in-chief). De Gruyter. 35 pp. Online version.
- Blake JA & Maciolek NJ. 2019. Traviidae Hartmann-Schröder, 1971, New Family Status. *In: Handbook of Zoology Online. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Annelida: Polychaetes.* Schmidt-Rhaesa, A. (editor-in-chief). De Gruyter. 10 pp. Online version.
- Bleidorn C, Vogt L & Bartolomaeus T. 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Mol Phylogenet Evol* 29:279–288.
- Caullery M. 1944. Polychètes sédentaires de l'expédition du Siboga: Ariciidae, Spionidae, Chaetopteridae, Chloraemidae, Opheliidae, Oweniidae, Sabellariidae, Sternaspidae, Amphictenidae, Ampharetidae, Terebellidae. *Siboga Exped* 24:1-204.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. *Mem Mus Comp Zool, Harvard* 48:1–514.
- Dauvin JC & Bellan G. 1994. Systematics, ecology and biogeographic relationships in the sub-family Traviidae (Polychaeta, Opheliidae). *Mem Mus Natl Hist Nat* 162:169–184.
- De León-González JA. 1998. Spionidae and Opheliidae (Annelida: Polychaeta) from the western coast of Baja California, Mexico. *Bull Mar Sci* 62:7–16.
- Ehlers E. 1897. Polychaeten. *Hamburger magalhaenischen Sammelreise, Hamburg*, 148 pp.
- Ehlers E. 1913. Die Polychaeten-Sammlungen der deutschen Südpolar Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar Exped* 13(4):397-598.
- Elías R, Bremec CS, Lana PC & Orensanz JM. 2003. Opheliidae (Polychaeta) from the southwestern Atlantic Ocean, with description of *Travisia amadoi* n. sp., *Ophelina gaucha* n. sp., and *Ophelina alata* n. sp. *Hydrobiologia* 496:75–85.
- Fauchald K & Hancock DR. 1981. Deep-water polychaetes from a transect off central Oregon. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 11:1-73.
- Fauvel P. 1932. Annelida Polychaeta of the Indian Museum, Calcutta. *Mem Indian Mus Calcutta* 12(1):1-262.
- Fujiwara T. 1933. On a new species of Japanese Polychaeta, *Travisia japonica* sp. nov. *J Sci Hiroshima Univ* 2:91-103.
- Grube AE. 1866. Eine neue Annelida, zunächst einer nordischen, in der Nähe der Ophelien und Scalibregmen zu stellenden Annelide, *Euzonus arcticus*. *Jahresb Schles Gesells Vaterl Breslau* 43:64-65.
- Grube AE. 1869. Familie der Opheliaceen. *Jahresb Schles Gesells Vaterl Breslau* 46:59-68.
- Hall KA, Hutchings PA & Colgan DJ. 2004. Further phylogenetic studies of the Polychaeta using 18S rDNA sequence data. *J Mar Biol Ass UK* 84:949–960.
- Hartman O. 1938. Descriptions of new species and new generic records of polychaetous annelids from California of the families Glyceridae, Eunicidae, Stauronereidae and Opheliidae. *Univ Calif Publ Zool* 43:93-111.
- Hartman O. 1967. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic seas. *Allan Hancock Monogr Mar Biol* 2:1-387.
- 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. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Tierwelt Deutschl* 58:1–594
- Hartmann-Schröder G & Parker SA. 1995. Four new species of the family Opheliidae (Polychaeta) from southern Australia. *Rec South Aust Mus* 28:1-12.
- Johnston G. 1840. *Miscellanea zoologica British annelids.* *Ann Mag Nat Hist* 4:368-375.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsey SM. 2015. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds. *Annu Rev Mar Sci* 7:497–520.
- Kinberg JGH. 1866. *Annulata nova.* *Öfvers K Vetensk Förh* 22:239-258.
- Kudenov J. 1975. Sedentary polychaetes from the Gulf of California, Mexico. *J Nat Hist* 9:205-231.
- Kükenthal W. 1887. Die Opheliaceen der Expedition der Vettore Pisani. *Jenaische Zeits Naturw* 21: 361–373.
- Law CJ, Dorgan KM & Rouse GW. 2013. Relating divergence in polychaete musculature to different burrowing behaviors: A study using Opheliidae. *J Morphol* 275(5):548–571.
- Maciolek NJ & Blake JA. 2006. Opheliidae (Polychaeta) collected by the R/V Hero and the USNS Eltanin cruises from the Southern Ocean and South America. *Sci Mar* 70S3: 101–113.
- Martínez A, Di Domenico M & Worsaae K. 2013. Evolution of cave *Axiobuitta* and *Speleobregma* (Scalibregmatidae, Annelida). *Zool Scripta* 42(6):623–636.
- McIntosh WC. 1879. On the Annelida obtained during the cruise of H.M.S. Valorous to Davis Strait in 1875. *Trans Linn Soc London* 1:499-511.
- McIntosh WC. 1885. Report on the Annelida Polychaeta collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. *Challenger Rep* 12:1-554.
- McIntosh WC. 1908. A monograph of the British annelids. Vol. 2, pt. 1. Polychaeta. Nephtyidae to Syllidae. Ray society, London.
- Monro CCA. 1930. Polychaete worms. *Discovery Rep* 2:1-222
- Moore JP. 1906. Descriptions of two new Polychaeta from Alaska. *Proc Acad Nat Sci Phila* 32:352-355.
- Moore P. 1923. The polychaetous annelids dredged by the U.S.S. 'Albatross' off the coast of southern California in 1904. IV. Spionidae to Sabellariidae. *Proc Acad Nat Sci Phila* 75:179-259.

- Persson J & Pleijel F. 2005. On the phylogenetic relationships of *Axiokebuita*, *Travisia* and Scalibregmatidae (Polychaeta). *Zootaxa* 998:1-14.
- Rioja E. 1944. Estudios anelidológicos, 10. Estudio de algunos poliquetos del Museo Argentino de Ciencias Naturales. *An Inst Biol Mexico* 15:115-138.
- Rizzo AE & Salazar-Vallejo SI. 2020. A new species of *Travisia* (Annelida, TravisIIDae) from Campos Basin, Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environm* 9 pp.
- Rouse GW. 2001. Opheliidae Malmgren, 1867. *In*: Rouse, G.W. & Pleijel, F. (Eds.), *Polychaetes*. Oxford University Press, Oxford, pp. 53–56.
- Santos SL. 1977. A new species of *Travisia* (Polychaeta, Opheliidae) from Tampa Bay, Florida. *Proc Biol Soc Wash* 89:559–564.
- Sene-Silva G. 2007. Filogenia de Opheliidae (Annelida: Polychaeta). Unpublished Thesis, Doctor of Sciences, Univ Federal Paraná, Curitiba: Brasil.
- Vodopyanov S, Tzetlin A & Zhadan A. 2014. The fine structure of epidermal papillae of *Travisia forbesii* (Annelida). *Zoomorphology* 133(1):7–19.

62. Trichobranchidae Malmgren, 1866

Vivianne Solis-Weiss¹, Mario H. Londoño-Mesa²
& Pablo Hernández-Alcántara¹

1) Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México,
solisw@mar.icmyl.unam.mx

2) Grupo Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Colombia

Introducción

La familia Trichobranchidae está constituida por poliquetos sedentarios típicos, prácticamente sésiles en estado adulto, de cuerpo relativamente corto y compacto, cuyo tamaño varía de pocos milímetros a unos 10 cm de largo. Viven en su mayoría en tubos lodosos, generalmente no muy bien consolidados, en especial en aguas templadas o frías y en sedimentos someros, donde llegan a ser localmente abundantes. Sin embargo, también se pueden encontrar en ambientes tropicales y hasta 2700 m de profundidad (Solis-Weiss et al. 1991; Hutchings & Peart, 2000). Son predominantemente marinos, aunque se ha registrado a *Terebellides stroemii* Sars, 1835 en salinidades de 3‰ en el Báltico (Remane & Schlieper, 1958).

Se caracterizan por la fusión del prostomio y del peristomio a lo largo del margen anterior del peristomio, y por sus gruesas espinas neuropodiales curvas en el primer setífero. Esto último, aunado a que se trata de un grupo de organismos bastante uniforme, es considerado como base para determinar la monofilia de la familia (Fauchald & Rouse, 1997). Read & Fauchald (2019) registran sólo tres géneros válidos, de los 10 que se han establecido, agrupados en una única subfamilia, Trichobranchinae.

Son gonocóricos, aunque no presentan dimorfismo sexual, excepto en periodos reproductivos cuando difieren por el color del cuerpo que cambia por los gametos; los machos son blancuzcos, las hembras rosadas a verdosas). La reproducción ha sido estudiada solo en aguas del norte de Europa, donde es iterópara, con un episodio reproductivo anual a lo largo de varios

años, al menos en la más conocida de las especies, *T. stroemii*; no se conocen larvas en el plancton (Thorson, 1946), los huevos son depositados en masas gelatinosas y tienen desarrollo directo (Curtis, 1977; Christie, 1986). Son consumidores no selectivos de sedimento, o detritívoros. Su alimento principal son las bacterias y depósitos de algas que cubren las partículas que ingieren (Jumars & Fauchald, 1979; Jumars et al., 2015).

Sistemática

La familia Trichobranchidae fue propuesta por Malmgren (1866) pero como subfamilia en Terebellidae (Trichobranchinae), caracterizada por presentar un prostomio como en Terebellinae, branquias cirriformes, uncinos anteriores aciculares y posteriores aviculares. La mayoría de los autores, entre ellos muchos de los especialistas que han publicado en la última década y con los cuales estamos de acuerdo, los considera como una familia separada y bien estructurada (Holthe, 1986a, b; Hilbig, 2000; Hutchings & Peart, 2002; Rousset et al., 2003; Glasby et al., 2004; Nogueira et al., 2013; Lavesque et al., 2019). Estos autores se basan en la uniformidad de los caracteres presentes entre sus miembros, incluyendo las espinas curvas características del primer setífero que, según Fauchald & Rouse (1997), definen el carácter monofilético de la familia.

Sin embargo, Rouse & Pleijel (2001) no dan soporte a estos argumentos y vuelven a bajar al grupo al rango de subfamilia Trichobranchinae dentro de la familia Terebellidae. Es posible que esta postura se deba a que, la consideración de este grupo de organismos a nivel de familia pueda poner en entredicho la monofilia de la familia Terebellidae tal y como ya lo han referido

Fauchald & Rouse (1997). Una muy buena discusión sobre la sistemática de esta familia y sus relaciones con la familia Terebellidae fue elaborada por Garraffoni & Lana (2004). Sin embargo, recientemente, Nogueira et al. (2013) consideraron que el clado formado por Trichobanchidae, Ampharetidae, Pectinariidae y Alvinellidae crea una parafilia dentro de Terebellidae. Por esta razón, sustentan la hipótesis de que Terebellidae realmente está compuesto por 4 familias.

Hasta el momento, no hay revisiones comprensivas de la familia; Hesse (1917) y Holthe (1986a) son los únicos autores que la han analizado con algo de detalle hasta hoy, mientras que Holthe (1986a) y Garraffoni et al. (2005) presentaron catálogos de esta, tratada como subfamilia en el último trabajo. *Terebellides stroemii* fue considerada durante mucho tiempo como cosmopolita y común en los fondos blandos someros del mundo. Sin embargo, y como ha sucedido con casi todas las especies presuntamente cosmopolitas de las diferentes familias de poliquetos, esta aseveración resultó incorrecta al examinar con detalle los diferentes caracteres propios de organismos supuestamente conoespecíficos, pero originarios de diversas regiones del planeta. Por ello, Williams (1984), en uno de los trabajos pioneros en el desmontaje del mito de las especies cosmopolitas, y posteriormente Solis-Weiss et al. (1991), utilizando caracteres adicionales, describieron nuevas especies del género, y se reconocieron como válidas varias especies anteriormente consideradas sinónimas (Fauchald & Rouse, 1997). Recientemente, se llevó a cabo la revisión detallada de las especies de la familia para aguas francesas (Lavesque et al. 2019), tomando en cuenta argumentos morfológicos y moleculares, lo que actualizó el número de especies dentro de la familia y resolvió algunos problemas de distribuciones erróneamente consideradas amplias para ciertas especies en el Atlántico y Mediterráneo. La misma metodología aplicada a otras regiones del planeta revelará posiblemente una diversidad en el grupo hasta hoy subestimada.

Read & Fauchald (2019) sostienen que sólo tres géneros son válidos para la familia (dentro de la única subfamilia Trichobanchinae.): *Octobanchus* Marion & Bobretzky, 1875,

Terebellides Sars, 1835 y *Trichobanchus* Malmgren, 1866. Otros 7 géneros y sus especies han sido sinonimizados e incluidos dentro de estos tres primeros géneros. De esta forma, la familia consta actualmente de 92 especies y dos subespecies válidas.

Morfología

El prostomio, generalmente cónico y poco conspicuo, se caracteriza por una membrana tentacular amplia y numerosos tentáculos bucales de dos tipos: tentáculos acanalados no retráctiles emergiendo del borde prostomial, y tentáculos bucales normales (Fig. 1A, B).

El peristomio, fusionado en su borde anterior al prostomio, forma labios muy conspicuos: el labio superior puede llegar a formar lóbulos externos (Fig. 1C, D), similares a los presentados en los terebélicos, mientras que el labio inferior puede expandirse para formar una faringe eversible cónica cuya cresta puede estar completamente retraída (Fig. 1D). No se presentan antenas en el prostomio. Los órganos nucales sólo se presentan en *Trichobanchus* Malmgren, 1866, ya que no se han documentado en los demás géneros (McHugh, 1995). La segmentación corporal es muy visible, principalmente en el tórax (Fig. 1B, C, E). Algunas especies pueden presentar lóbulos laterales en algunos setíferos anteriores (Fig. 1C); estos lóbulos, a veces con tamaños diferentes, son similares a las alas laterales que se presentan en los terebélicos, aunque no son tan largos, por lo que se prefiere llamarles lóbulos, en lugar de alas.

El tórax se diferencia del abdomen por tener un número fijo de segmentos (Fig. 1E); es decir, un número de segmentos que varía entre géneros, pero es estable dentro de cada género. El primer segmento, fusionado a la parte cefálica, no presenta parápodos y es aqueto (Fig. 1F, G). El abdomen, a diferencia del tórax, tiene un número variable de segmentos.

Los parápodos son birrámeos, con notópodos rectangulares sólo en la región torácica (Fig. 1B, E), e insertados dorso-lateralmente. Las notosetas son distales formando haces con una o dos hileras; son capilares (Fig. 1J) con diversas

ornamentaciones que, a menudo, sólo son obvias al microscopio electrónico. Generalmente son de dos tamaños y varían en el tórax.

Los neurópodos son estructuras glandulares carnosas alargadas denominadas tori (singular: torus) (Fig. 1B), los cuales están presentes hasta el pigidio; su forma varía a lo largo del cuerpo; los tori llevan ganchos llamados uncinos que sirven para el desplazamiento dentro del tubo; no se presentan cirros ni acículas. Las neurosetas del primer neurópodo son espinas gruesas curvas (Fig. 1K); luego, se presentan como uncinos torácicos aciculares (Fig. 1L, M) o uncinos abdominales aviculares, ambos con varias series horizontales de dientes (Fig. 1N, O).

Las branquias son dorsales y están presentes en todas las especies. Se presentan en dos formas según el género, branquias lameladas con un solo tallo (Fig. 1E), o branquias digitiformes sésiles (Fig. 1F). Las especies del género *Terebellides* presentan una branquia grande con un sólo tallo en el segmento 2, formada típicamente por cuatro lóbulos lamelados (aunque pueden variar de dos a cinco lóbulos) que se unen a dicho tallo (Fig. 1G, H). Dichas lamelas pueden presentar papilas pequeñas y redondas, evidentes en el borde externo (Fig. 1I). Por el contrario, las especies del género *Trichobranchus* presentan 3 pares de filamentos branquiales sésiles cirriformes, en los segmentos 2-4 (Fig. 1F).

Las especies de *Octobranchus* tienen 4

pares de filamentos branquiales sésiles en los segmentos 2-5.

Los metanefridios anteriores tienen función excretora, y los posteriores tienen función reproductora al fusionarse con los gonoductos (mixonefridios). El pigidio (Fig. 1P) es redondo o lobulado y puede presentar pequeños cirros anales, aunque es una condición rara.

Los caracteres que se utilizan para identificar y diferenciar a las especies son: a) Estructura cefálica (prostomio y peristomio), b) Branquias, c) Estructura, distribución y alineamiento de las setas, y d) Número del segmento en que aparecen las primeras setas. Otros caracteres importantes son el número de dientes en los uncinos y el ángulo de curvatura de las espinas del primer neurópodo.

En México se han registrado 2 géneros y 15 especies, incluyendo 2 especies aún sin nombrar, sp. C. y sp. D. por Williams (1984), además de 5 especies ya reconocidas como nuevas, pero aún en etapa de descripción y por ello no se incluyen en la clave (3 por Solís-Weiss et al. para el Golfo de California, y 2 por Londoño-Mesa para el Caribe mexicano).

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 especies

- 1 Branquias sésiles pareadas, cirriformes (Fig. 1F) *Trichobranchus* Malmgren, 1866..... 2
- Branquia con un tallo simple sobre la superficie medio-dorsal (Fig. 1E)
 *Terebellides* Sars, 1835 4
- 2(1) Labio inferior expandido, formando una proboscis eversible cónica
 *Trichobranchus hancocki* (Hartman, 1955) (B)
- Labio inferior no expandido 3
- 3(2) Dos pares de branquias *T. bibranchiatus* Moore, 1903 (B, P)
- Tres pares de branquias *T. glacialis* Malmgren, 18661 (P Q)
- 4(1) Lóbulos branquiales libres desde la base (Fig. 1G) 5
- Lóbulos branquiales fusionados en gran parte de su longitud 7

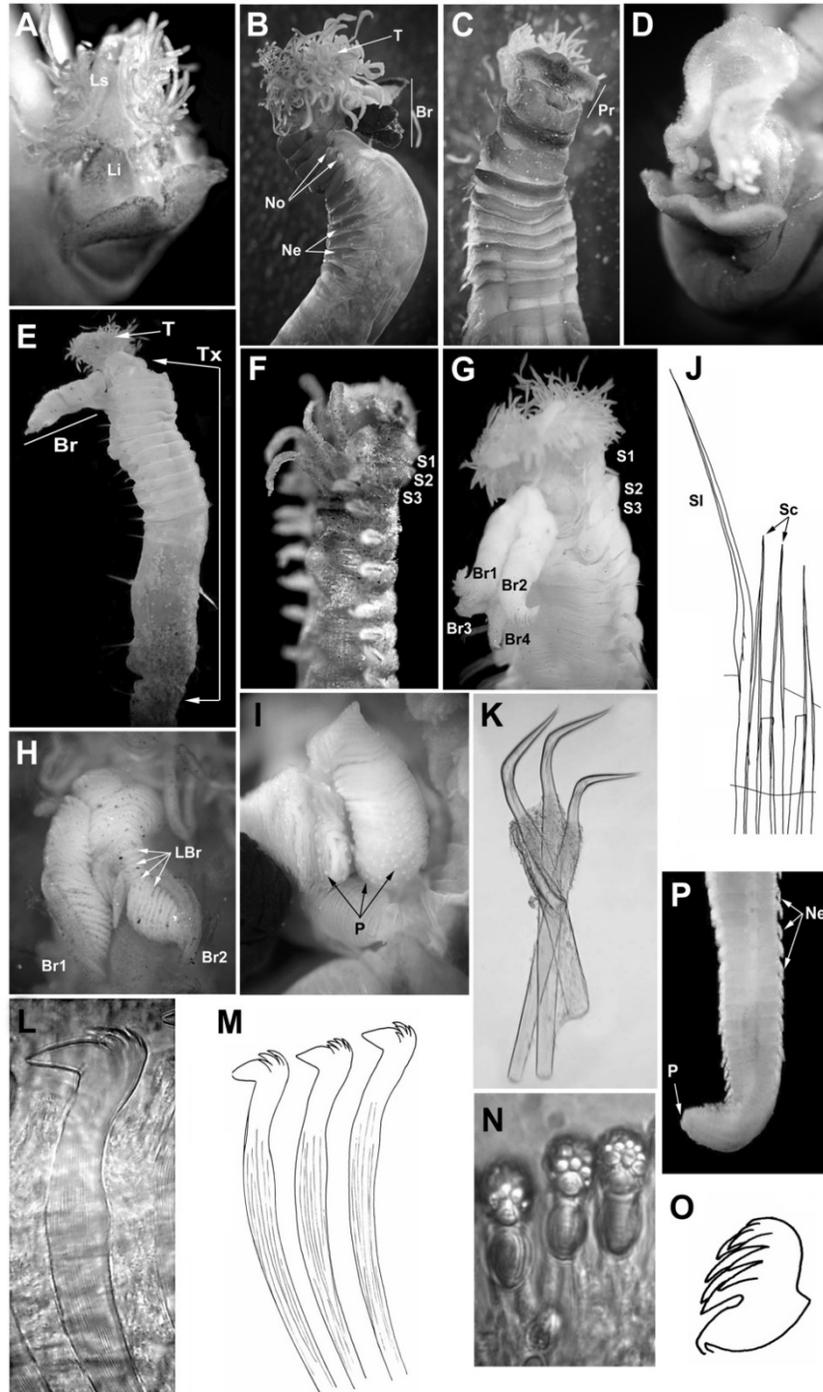


Figura 1. *Terebellides parous*: A) Extremo anterior VF; E) Extremo anterior VL; G) Extremo anterior VD; H) Branquias VD; J) Setas torácicas. K) Espinas primer neuropodo. L, M) Uncinos aciculares. N, O) Uncinos aviculares. *Terebellides* sp.: B) Extremo anterior VL. T. lanai: C) Extremo anterior VV. T. atlantis: D) Extremo anterior VF. *Trichobranchus americanus*: F) Extremo anterior VL. *Terebellides* sp. (sensu Londoño-Mesa): I) Branquias VD. *Terebellides* distinta: P) Abdomen posterior y pigidio. (Abreviaturas: Br= branquia; Br1,2,3,4= número de la branquia; LBr= lamelas branquiales; Li= labio inferior; Ls= labio superior; Ne= neuropodos; No= notópodos; P= pigidio; Pa= papilas; Pr= prostomio; S1,2,3= números de segmentos; Sc= setas cortas; Sl= seta larga; T: tentáculos; Tx= tórax).

- 5(4)** Lamelas branquiales papiladas (Fig. 1I) *T. klemani* Kinberg, 1867 (G, P)
 – Lamelas branquiales lisas (Fig. 1H) **6**
- 6(5)** Lóbulos branquiales gruesos; el par interno con un extremo posterior digitado
 *T. distincta* Williams, 1984 (G)
 – Lóbulos branquiales delgados; sin extremos digitados *T. ehlersi* McIntosh, 1885 (B)
- 7(4)** Primer par de notópodos mayor que los siguientes **8**
 – Primer par de notópodos de tamaño similar o menor que los siguientes **9**
- 8(7)** Setas del primer par de notópodos mayores que las setas del resto de los notópodos y dirigidas dorsalmente; 30-35 segmentos abdominales
 *T. californica* Williams, 1984 (B, P)
 – Setas del primer par de notópodos similares a las setas del resto de los notópodos y dirigidas lateralmente; 27 a 31 segmentos abdominales
 *Terebellides* Tipo C sensu Williams, 1984 (B)
- 9(7)** Abdomen con hasta 38 setíferos **10**
 – Abdomen con 40-55 setíferos *T. reishi* Williams, 1984 (B, P)
- 10(9)** Quinto lóbulo branquial (Fig. 1I), dirigido anteriormente hacia el prostomio
 *Terebellides* Tipo D sensu Williams, 1984 (B)
 – Dos pares de lóbulos branquiales dirigidos posteriormente desde la base (Fig. 1K) sin lóbulo branquial anterior **11**
- 11(10)** Primer par de notópodos menores que los siguientes, con setas más cortas **12**
 – Segundo par de notópodos mayores que los siguientes, con setas similares o más largas que las subsecuentes *T. horikoshii* Imajima & Williams, 1982 (B, P C)
- 12(11)** Región dorsal anterior expandida o con “joroba” (Fig. 1B); todos los lóbulos branquiales del mismo tamaño *T. carmenensis* Solís-Weiss, Fauchald & Blankensteyn, 1991 (G, C)
 – Región dorsal escasamente curva (Fig. 1E); lóbulos branquiales internos más delgados .. **13**
- 13(12)** Espinas del primer neurópodo con un ángulo de 130°; curvatura muy estrecha (Fig. 1K) **14**
 – Espinas del primer neurópodo con un ángulo inferior a 100°; extremadamente curvas a manera de gancho *T. lanai* Solís-Weiss, Fauchald & Blankensteyn, 1991 (G, C)
- 14(13)** Sin lóbulos laterales *T. parvus* Solís-Weiss, Fauchald y Blankensteyn, 1991 (G, C)
 – Con lóbulos laterales en setíferos 1-5, más largos en setíferos 2 y 3
 *T. stroemii* Sars, 18353 (G, C Q)

Comentarios

- 1) Descrita para la Antártida, pero según Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) hay dos registros en el Pacífico mexicano. Los registros son cuestionables y podría haber más de una especie bajo ese nombre.
- 2) El registro regional es cuestionable y podría haber más de una especie bajo ese nombre.
- 3) Descrita en Noruega, pero según Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) hay seis registros en el Pacífico mexicano. Se considera dicha distribución cuestionable y podría haber más de una especie bajo ese nombre.

Agradecimientos

Esta investigación fue realizada gracias al material prestado por Jesús Ángel de León-González, Universidad Autónoma de Nuevo León, México. Igualmente, el respaldo de Leslie Harris, Museo de Historia Natural de Los Angeles y Eric Lazo-Wasem, Museo Peabody, Universidad de Yale, fue indispensable para que uno de los autores (MHLM) pudiera revisar especímenes de sus colecciones. Esta investigación se realizó en parte con fondos de los proyectos Semarnat-2004-C01-0066 y Conacyt 61609. Los autores agradecen muy especialmente a los revisores Sergio Salazar-Vallejo y João Gil, por sus comentarios que contribuyeron a mejorar el presente capítulo.

Referencias

- Christie G 1986 Observations on the reproductive biology of *Trichobranchus glacialis* Malmgren, 1866 (Polychaeta: Trichobranchidae). *Sarsia* 71: 259–263.
- Curtis MA 1977 Life cycles and population dynamics of marine benthic polychaetes from the Disko Bay area of West Greenland. *Ophelia* 16: 9–58.
- 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 G 1997 Polychaete systematics: Past and present. *Zool Scripta* 26: 71–138.
- Garraffoni ARS & Lana PC 2004 Cladistic analysis of Trichobranchinae (Polychaeta: Terebellidae). *J the Mar Biol Ass UK* 84: 973–982.
- Garraffoni ARS, Lana PC & Hutchings P 2005 A catalogue of the Trichobranchinae (Polychaeta: Terebellidae) of the world. *Zootaxa* 1065: 1–27.
- Glasby CJ, Hutchings P & Hall K 2004 Assessment of monophyly and taxon affinities within the polychaete clade Terebelliformia (Terebellida). *J Me Biol Ass UK* 84: 961–971.
- Hartman O 1955 Endemism in the North Pacific Ocean, with emphasis on the distribution of marine annelids, and descriptions of new or little known species. *Essays in Natural Science in honor of Captain Allan Hancock*. Univ So Calif. 39–60 pp.
- Hessle C 1917 Zur Kenntnis der Terebellomorphen Polychaeten. *Zool Bidr Uppsala* 5: 39–258.
- Hilbig B 2000 Family Trichobranchidae Malmgren, 1866. In: JA Blake, B Hilbig & PV Scott (eds) *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel*. The Annelida Part 4 vol. 7. Santa Barbara Mus Nat Hist. pp. 295–309.
- Holthe T 1986a Evolution, systematics, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. *Gunneria* 55: 1–236.
- Holthe T 1986b Polychaeta Terebellomorpha. *Marine Invert Scandinavia* 7: 1–192.
- Hutchings PA y Peart R 2000 A revision of the Australian Trichobranchidae. *Invert Tax* 14: 225–272.
- Imajima M & Williams S 1985 Trichobranchidae (Polychaeta) chiefly from the Sagami and Suruga Bays, collected by R/V Tansei-Marui (Cruises KT-65–76). *Bull Nat Sci Mus* 11(1): 7–18.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Appendix A Family-by-Family updates. Supplemental Material: *Ann Rev Mar Sci* 7: 497–520.
- Kinberg JGH 1867 *Annulata nova* [Continuatio]. Öfversigt af Kongl. Vetensks-Akads Förhandl, Stockholm 23: 337–357.
- Lavesque N, Hutchings P, Daffe G, Nygren A & Londoño-Mesa MH 2019 A revision of the French Trichobranchidae (Polychaeta), with descriptions of nine new species. *Zootaxa* 4664(2): 151–190.
- Malmgren AJ 1866 Nordiska Hafs-Annulater. Öfversigt af Kongl. Vetensks-Akad Förhandl, Stockholm 22: 355–410.
- Marion AF & Bobretzky N 1875 Étude des annélides du golfe de Marseille. *Ann Sci Nat, Paris, Série 6, Zoologie et Paléontologie* 2: 1–106, 12 pls.
- McHugh D 1995 Phylogenetic analysis of the Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae). *Zool J Linn Soc* 114: 405–429.
- McIntosh WC 1885 Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. *Challenger Reports* 12: 1–554.
- Moore JP 1903 Polychaeta from the coastal slope of Japan and from Kamchatka and Bering Sea. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia* 55: 401–490.
- Nogueira JMM, Fitzhugh K & Hutchings P 2013 The continuing challenge of phylogenetic relationships in Terebelliformia (Annelida: Polychaeta). *Invert Syst* 27(2): 186–238.
- Read G & Fauchald K (Ed.) 2019. World Polychaeta database. Trichobranchidae Malmgren, 1866. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=983> el 2019-10-06
- Remane A & Schlieper C 1958 Die Biologie des Brackwassers. *Die Binnengewässer* 22: 1–348.
- Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford Univ Press, London, 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: 185–197.
- 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.
- Sars M 1835 Beskrivelser og lagttagelser over nogle moerkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr IV. Annelidernes, med en kort oversigt over de hidtil af Forfatteren sammesteds fundne Arter og deres Forekommen. Bergen. xii and 81 pp., 15 pls.
- Solís-Weiss V, Fauchald K & Blankensteyn A 1991 Trichobranchidae (Polychaeta) from shallow warm water areas in the Western Atlantic Ocean. Proc Biol Soc Wash 104: 147–158.
- Thorson G 1946 Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). Meddel Komm Danmarks Fisk- Havundersf 4(1): 1–523.
- Williams SJ 1984 The status of *Terebellides stroemi* (Polychaeta; Trichobranchidae) as a cosmopolitan species, based on a worldwide morphological survey, including description of new species. In: PA Hutchings (ed.). Proceedings of the First International Polychaete Conference, Linn Soc New South Wales, pp. 118–142.

63. Trochochaetidae Pettibone, 1963

Araceli Jaquelin Mercado-Santiago, Pablo Hernández-Alcántara & Vivianne Solís-Weiss

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
ara.ms@ciencias.unam.mx

Introducción

Los poliquetos de la familia Trochochaetidae Pettibone, 1963 son organismos pequeños que llegan a medir entre 3 y 90 mm de longitud (Gilbert 1984). El único género reconocido es *Trochochaeta* Levinsen, 1883 que incluye 12 especies, de las cuales únicamente tres se han registrado en América tropical: *Trochochaeta multisetosa* (Ørsted, 1843), *Trochochaeta kirkegaardi* Pettibone, 1976 y *Trochochaeta mexicana* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2011, y una especie descrita por Gilbert (1984) como *Trochochaeta* sp. A para el norte del golfo de México. Inicialmente se pensaba que la distribución de la familia estaba restringida al hemisferio norte, sin embargo, Bochert y Zettler (2013) describieron una nueva especie, *Trochochaeta ankeae* de Angola, en África, mientras que Santos *et al.* (1994) en un estudio ecológico registraron una probable nueva especie (*Trochochaeta* sp.) del sistema estuarino de Piauí, Sergipe Radashevsky *et al.* (2018) registraron *Trochochaeta japonica* para las costas de São Paulo, ambos sitios localizados al sur de Brasil.

Los miembros de esta familia son animales de hábitos sedentarios y suelen habitar en sedimentos blandos donde elaboran tubos mediante a la combinación de secreciones fibrosas elaboradas por ellos mismos con partículas de lodo fino, los tubos que crecen continuamente al ir añadiendo ramificaciones (Pettibone 1976). Se alimentan de detritus y con sus palpos seleccionan las partículas de la superficie del sedimento. Aunque la distribución batimétrica de los trocoquétidos es muy amplia, registrándose entre los 2 y 3700 m de profundidad (Pettibone 1976, Fauchald & Jumars 1979), no es una familia dominante en los ambientes bénticos (Fauchald & Jumars 1979) y sus abundancias usualmente son menores a 100 ind. m⁻² (Buzhinskaja & Jorgensen 1997; Quijón & Snelgrove 2005; Gogina *et al.* 2009).

Tanto los tubos como los propios organismos son frágiles y se rompen con facilidad, por lo que es poco común encontrar ejemplares completos en las colecciones taxonómicas (Pettibone 1976).

Los trocoquétidos tienen palpos espioniformes (Fig. 2K) y la mayoría de sus parápodos son birrámeos (Fig. 1B-D), sin embargo, en la región media del cuerpo éstos son unirrámeos, característica que los distingue de los demás miembros del Orden Spionida (Rouse 2001). De acuerdo con el estudio de Weitbrecht (1984) sobre la función de las principales regiones del cuerpo de *Trochochaeta multisetosa* (Ørsted, 1843), la región anterior del cuerpo se utiliza para la locomoción, las espinas neuropodiales son empleadas para sujetarse al interior del tubo, mientras que la región abdominal se mueve para permitir la circulación del agua a través del tubo. En la parte terminal del cuerpo se encuentran los gametos y los conductos genitales, y se presentan grupos de espinas notopodiales eversibles (Fig. 1K).

Los sexos están separados y pueden producir larvas planctotróficas, como es el caso de *Trochochaeta multisetosa*, sin embargo, *Trochochaeta carica* (Birula, 1897) genera una larva lecitotrófica que se desarrolla principalmente dentro del tubo materno, aunque posteriormente la larva sale del tubo y la presencia de setas largas temporales le ayudan a dispersarse (Buzhinskaja & Jørgensen 1997).

Sistemática

Las especies de *Trochochaeta* fueron incluidas en el género *Disoma* por Ørsted (1843), quien describió *Disoma multisetosum*, aunque colocándola junto a otros géneros como *Spio* y *Leucodorum* (= *Polydora*). Posteriormente, *Disoma* y *Poecilochaetus* Claparedè,

1875, fueron incluidos en la familia Spionidae por Levinsen (1883), quien también describió una nueva especie y estableció un nuevo género, *Trochochaeta sarsi* Levinsen, 1883, pero ubicándola dentro de la familia Amphinomidae Lamarck, 1818. Sin embargo, poco después, Michaelsen (1897) reasignó a *T. sarsi* como sinónima de *D. multisetosum* y la ubicó en la familia Spionidae.

Mesnil (1897) estableció formalmente Disomidae como una nueva familia de poliquetos, integrada por los géneros *Disoma* y *Poecilochaetus*. Posteriormente, esta familia fue renombrada como Disomididae y el género tipo como *Disomides* por Chamberlin (1919), debido a que el nombre inicial ya había sido previamente asignado a un grupo de protozoarios: *Disoma* Ehrenberg, 1831. Por su parte,

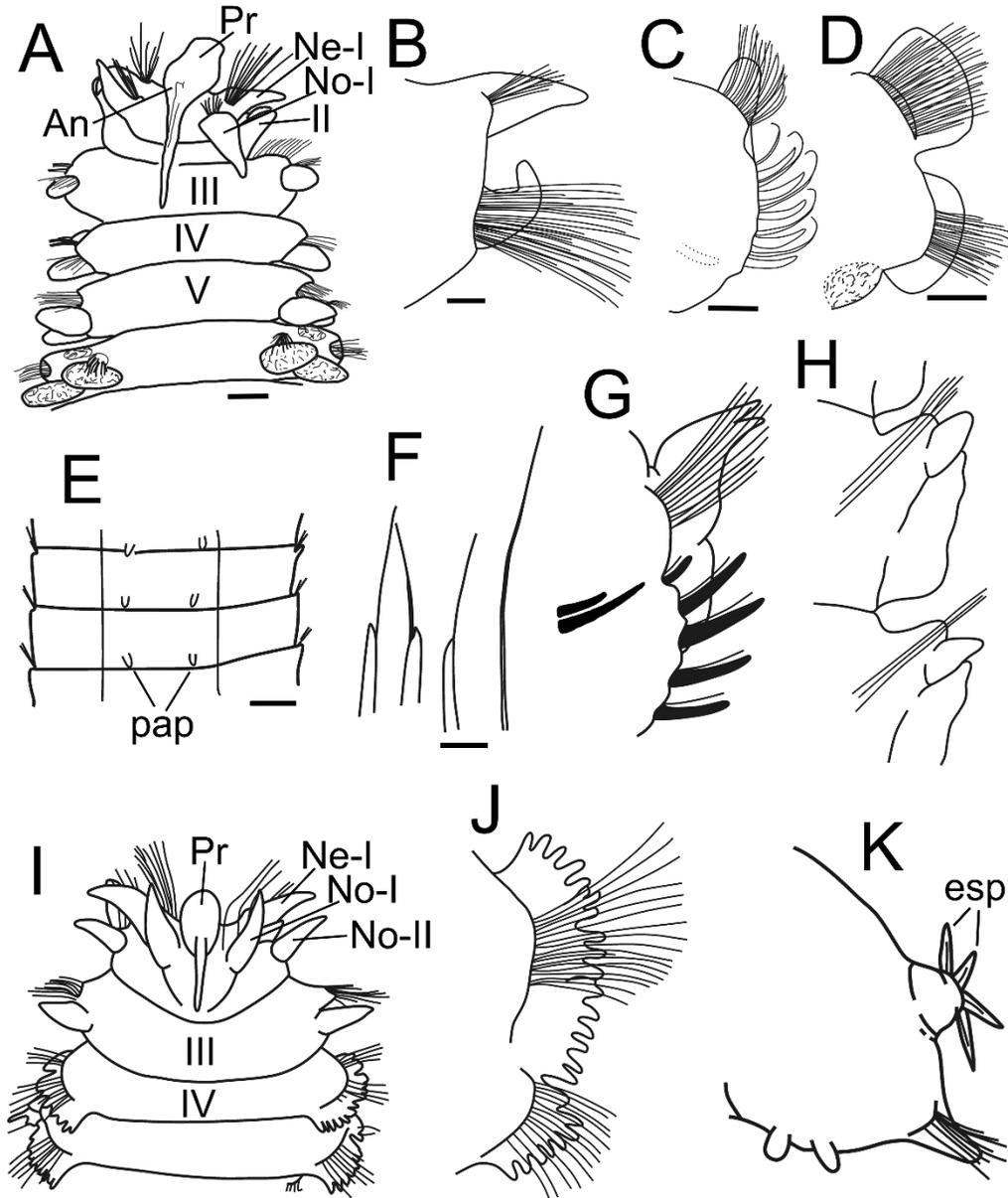


Figura 1. *Trochochaeta kirkegaardii*: A) prostomio, vista dorsal; B) setífero 1; C) setífero 3; D) setífero 5; E) papilas abdominales ventrales; F) setas abdominales; *T. multisetosa*: G) setífero 3; H) setíferos transicionales; I) prostomio, vista dorsal; J) setífero 4; K) setífero abdominal. (Abreviaturas: An= antena; esp= espinas notopodiales; Ne= neurópodo; No= notópodo; pap= papilas; Pr= prostomio; el número de los setíferos está indicado en números romanos. Escala: A= 0.25 mm; B= 0.13 mm; C-E= 0.17 mm; F= 30 μ m; G-K= sin escala. Modificados de: A-F) *T. kirkegaardii*: Pettibone (1976); G-K) *T. multisetosa*: Pettibone (1963).

Hannerz (1956) examinó larvas de *Poecilochaetus* y concluyó que pertenecían a una nueva familia, Poecilochaetidae y, sin tomar en cuenta el trabajo de Chamberlin (1919), mantuvo a *Disoma* dentro de la familia Disomidae. Pettibone (1963), basándose en la homonimia mencionada por Chamberlin (1919), reubicó a las especies previamente incluidas en *Disoma* a *Trochochaeta* Levinsen, 1883, y al mismo tiempo estableció la familia Trochochaetidae. Posteriormente, Pettibone (1976) realizó una detallada revisión de la familia, incluyendo cinco especies y la descripción de una nueva especie, mientras que Gilbert (1984), Mackie (1990), Fauchald & Rouse (1997), Rouse (2001), Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2011), Bouchert & Zettler (2013) y Blake & Maciolek (2018) han publicado revisiones breves sobre la familia.

Actualmente, la familia Trochochaetidae ha sido ubicada dentro del grupo Spionida, estrechamente relacionada con la familia Spionidae, incluso algunos autores han considerado que el género *Trochochaeta* pertenece a esta familia (Radashevsky *et al.* 2018), debido a los resultados obtenidos en estudios cladísticos basados en caracteres larvales (Blake & Arnofsky 1999, Hausen 2007). Struck *et al.* (2008) realizaron un análisis molecular confirmando la estrecha relación entre Spionidae, *Poecilochaetus* y *Trochochaeta*, pero sin esclarecer la posición taxonómica de estos tres taxones. Otros estudios han analizado caracteres morfológicos y moleculares y también han confirmado la cercanía entre Spionidae, *Trochochaeta* y *Poecilochaetus*: Zrzavý *et al.* (2009) evaluaron la filogenia de los anélidos utilizando 93 caracteres morfológicos y seis genes (18S, 28S, and 16S rRNA, EFl α , H3, and COI), en el cual ubicaron al género *Trochochaeta* junto a Spionidae y *Poecilochaetus*, que a su vez formaron un clado con Sabellidae y Sabellaridae. Por otro lado, Capa *et al.* (2012) estudiaron la relación de la familia Sabellaridae con otros poliquetos, confirmando la monofilia de los Sabellariidae y una relación de grupo hermano con el Orden Spionida, incluyendo *Polydora* sp., *Trochochaeta* y *Poecilochaetus serpens*. Sin embargo, hasta el momento, las familias Trochochaetidae y Poecilochaetidae se mantienen como válidas, mientras no haya estudios que analicen con mayor detalle la sistemática de estos grupos de poliquetos.

Morfología

El cuerpo de los trocoquetidos es largo, delgado y cilíndrico o subcilíndrico (aplanado en la región anterior) y llega a estar integrado por hasta 200 setíferos (Pettibone 1976), es frágil y es raro encontrar especímenes completos. El cuerpo se divide en una región anterior o torácica corta (Fig. 1I) y una larga región posterior o abdominal (Fig. 1E), estas regiones están separadas por uno a cinco segmentos transicionales (Fig. 1H). El prostomio es pequeño y está rodeado por los primeros dos setíferos torácicos, mismos que forman los labios bucales. Los setíferos 3 y 4 están modificados en comparación con los torácicos restantes. Los primeros setíferos abdominales difieren de los posteriores al tener el notópodo reducido, a estos setíferos, Pettibone (1963) los consideró como una región distinta o transicional; sin embargo, en estudios recientes estos setíferos son considerados parte de la región abdominal. En el pigidio se encuentra el ano en posición terminal. Se desconoce el color de los especímenes vivos, pero se ha observado que los ejemplares conservados en alcohol son blancos, cafés o amarillentos, y algunas veces los parápodos o áreas glandulares son de color café, distinguiéndose del resto del cuerpo (Blake & Maciolek 2018).

Prostomio. Es simple, elongado, oval o fusiforme, truncado, redondeado (Fig. 1A, I) o ligeramente bilobulado en el margen anterior (Fig. 2A, B); con 1–2 pares de ojos (Fig. 2B). Presenta una cresta media que se extiende posteriormente como una carúncula estrecha sobre el primer setífero (Fig. 2A, B), y a veces sobre el segundo o tercero (Fig. 1A, I); puede presentar una antena media pequeña, filiforme (Figs. 1A, 2A, B) o estar ausente (Fig. 1I). Los órganos nucleares se presentan como surcos ciliados en la parte posterior del prostomio. Hay un par de palpos espioniformes largos y extensibles con un surco longitudinal a lo largo (Fig. 2K). Los palpos se ubican lateralmente entre el prostomio y el primer setífero (Fig. 2K), se pueden romper con facilidad y es común que se desprendan durante el proceso de recolección del material biológico. La probóscide es eversible, voluminosa, lobulada, densamente ciliada y sin aparato maxilar.

Región anterior o torácica. Tiene 9–20 setíferos con parápodos birrámeos; los primeros dos se

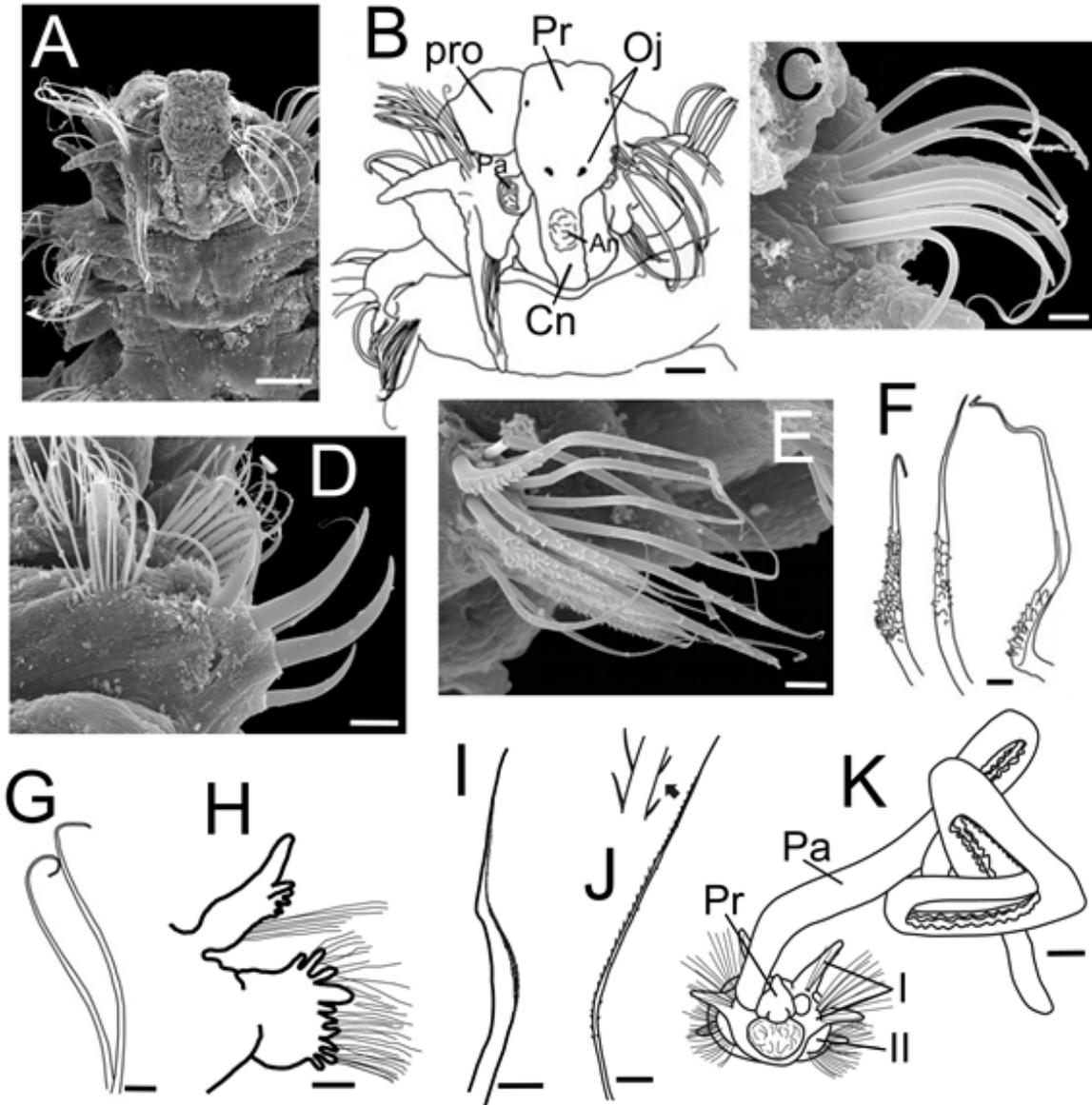


Figura 2. *Trochochaeta mexicana*: A), B) prostomio, vista dorsal; C) setígero 2; D) setígero 3; E) setígero 5; F) setas capilares con proyecciones cortas en la región basal; G) capilares lisos; *Trochochaeta* sp. A: H) setígero 11; I) seta geniculada; *T. carica*; J) seta bipinnada; K) prostomio, vista dorsal. (Abreviaturas: An= antena; Cn= cresta nugal (carúncula); Oj= ojos; Pa= palpo; Pr= prostomio; pro= probóscide; el número de los setígeros está indicado en números romanos. Escala: A= 50 μ m; B= 25 μ m; C, E= 10 μ m; D= 20 μ m; F, G= 10 μ m; H= 0.16 mm; I, J= 50 μ m; K= 0.25 mm. Modificados de: A-G) *T. mexicana*: Hernández-Alcántara & Solís-Weiss (2011); H, I) *Trochochaeta* sp. A: Gilbert (1984); J, K) *T. carica*: Pettibone (1976).

proyectan hacia adelante y rodean al prostomio, y en la porción ventral rodean a la boca.

Primeros cuatro setígeros: a) Los parápodos del primer setígero se encuentran ubicados a ambos lados del prostomio y están proyectados hacia el frente en posición dorsal, con un haz de setas capilares en el noto- y neurópodo, y lóbulos

postsetales subcónicos (Fig. 1A, B, I). b) El segundo setígero se encuentra muy unido al primero y en la porción ventral forma el labio inferior de la boca; los lóbulos postsetales son similares a los del parápodo del primer setígero y usualmente carece de notosetas; el neurópodo tiene un haz en forma de abanico de setas capilares lisas, pero en *T. carica* hay capilares bipinadas (Fig. 2J), y a veces espinas

gruesas, como es el caso de *T. mexicana* (Fig. 2C). c) El tercer setífero tiene lóbulos postsetales cortos, anchos, ovales o planos, con los bordes completos o aserrados (Fig. 1C, G); las notosetas son capilares, el neuropodo tiene espinas aciculares gruesas que pueden ser negras o ámbar y algunas setas capilares intercaladas con las espinas en forma vertical (Figs. 1C, G, 2D). d) El cuarto setífero presenta lóbulos postsetales ovalados o truncados, con los márgenes enteros o multilobulados, similares en forma a los de los setíferos torácicos posteriores, y portan notosetas y neurosetas capilares (Fig. 1J).

A partir del quinto setífero torácico, los notópodos presentan lóbulos redondeados, anchos o cortos, con setas capilares en haces con forma de abanico; los lóbulos neuropodiales son subcilíndricos (Fig. 1D) con neurosetas capilares limbadas y de otros tipos, que son más gruesas hacia el centro del haz: rectas, lanceoladas, aciculares o curvas, con el borde estriado y puntas erectas finas, y pueden estar provistas de una cubierta irregular que le dan la apariencia de ser espinosas o hirsutas (Fig. 2E-G).

Región abdominal y pigidio. En el abdomen la pared del cuerpo se vuelve notoriamente más delgada y frágil, por lo que en las colecciones biológicas es difícil encontrar ejemplares que preserven esta región corporal. En los primeros setíferos abdominales los parápodos son unirrámeos y el notópodo está ausente, aunque

algunas veces, y en ciertos segmentos, está representado por una pequeña papila. Los lóbulos neuropodiales son pequeños y los lóbulos postsetales son rebordes o membranas delgadas y ligeramente onduladas (Fig. 1F, H); portan pocas acículas gruesas y pocas setas capilares. Estos segmentos abdominales anteriores son referidos comúnmente como segmentos transicionales y suelen incluir entre uno y cinco setíferos. En los segmentos abdominales posteriores los parápodos son birrámeos, los notópodos tienen la forma de un reborde bajo y presentan pocas notosetas aciculares negras, gruesas y puntiagudas que aun cuando están retraídas son visibles a través de la pared del cuerpo, y cuando están expuestas tienen una forma parecida a una rueda (característica que deriva en su nombre τροχο=rueda) (Fig. 1K). Ventralmente, a lo largo del cuerpo, a cada lado de la línea media de los segmentos puede haber algunas papilas retráctiles cortas (Fig. 1E). El extremo posterior es cilíndrico, con un pigidio en forma de collar, o con papilas o cirros. El número de cirros anales está relacionado con el tamaño del organismo y los organismos más grandes suelen tener más cirros anales; en la parte ventral se pueden encontrar papilas retráctiles que algunas veces son referidas como branquias (Blake y Maciolek 2018).

Particularmente, en los mares de América tropical la familia Trochochaetidae está poco representada y solo se han registrado en el Pacífico este tropical y en el golfo de México (Tabla 1).

Clave para especies de Trochochaeta

- 1 Con notosetas en el setífero 2; con setas geniculadas en los setíferos 5-13 (Fig. 2I); lóbulos neuropodiales a partir del setífero 4 fimbriados (Fig. 2H) . *Trochochaeta* sp. A Gilbert, 1984
 – Sin notosetas en el setífero 2; sin setas geniculadas **2**
- 2(1)** Lóbulos postsetales noto- y neuropodiales fimbriados a partir del setífero 3 (Fig. 1J); neuroseta acicular del setífero 3 negra (Fig. 1G) *T. multisetosa* (Örsted, 1843)
 – Lóbulos postsetales simples, lisos (no fimbriados); neuroseta acicular del setífero 3 color ámbar **3**
- 3(2)** Con ojos (Fig. 2B); prostomio con antena pequeña sobre la cresta nugal que llega hasta el setífero 1 (Fig. 2A, B); sin papilas abdominales en la línea medio-ventral
 *T. mexicana* Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2011
 – Sin ojos (Fig. 1A); prostomio con una antena subtriangular pequeña sobre la cresta nugal que llega hasta el setífero 3 (Fig. 1A); con papilas abdominales en la línea medio-ventral (Fig. 1E) *T. kirkegaardi* Pettibone, 1976

Agradecimientos

Agradecemos a Julio Parapar y Cinthya S. G. Santos sus valiosas revisiones y acertados comentarios que contribuyeron significativamente 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: 27–106.
- Blake JA & Maciolek NJ. 2018. Trochochaetidae Pettibone, 1963. In: Westheide W & Purschke G (eds) *Handbook of Zoology. A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom. Annelida: Polychaetes*. De Gruyter, Berlin, (En línea).
- Bochert R & Zettler M. 2013. A record of the genus *Trochochaeta* (Polychaeta) in the southern hemisphere with description of a new species. *J Mar Biol Assoc UK* 93(4): 967–972.
- Buzhinskaja GN & Jørgensen LL. 1997. Redescription of *Trochochaeta carica* (Birula, 1897) (Polychaeta, Trochochaetidae) with notes on reproductive biology and larvae. *Sarsia* 82: 69–75.
- Capa M, Hutchings P & Peart R. 2012. Systematic revision of the Sabellariidae (Polychaeta) and their relationships with other polychaetes using morphological and DNA sequence data. *Zool J Linnean Soc* 164: 245–284.
- Chamberlin RV. 1919. The Annelida Polychaeta. *Mem Mu Comp Zool Harv* 48: 1–514.
- Fauchald K & Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 17: 193–284.
- Gilbert KM. 1984. Family Trochochaetidae Pettibone, 1963. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) *Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico, Volume 2. Mobile, AL: Barry A. Vittor and Associates, Inc.*, pp. 8.1–8.4.
- Gogina M, Glockzin M & Zettler ML. 2010. Distribution of benthic macrofaunal communities in the western Baltic Sea with regard to near-bottom environmental parameters. 1. Causal analysis. *J Mar Syst* 79: 112–23.
- Hannerz L. 1956. Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zoologiska bidrag fran Uppsala* 31: 1–204.
- Hausen H. 2007. Ultrastructure of presumptive light sensitive ciliary organs in larvae of Poecilochaetidae, Trochochaetidae, Spionidae, Magelonidae (Annelida) and its phylogenetic significance. *Zoomorphology* 126(3): 185–201.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V. 2011. *Trochochaeta mexicana*, a new species from an unusual family of Polychaeta, with comments on the world distribution of Trochochaetidae. *J Mar Biol Assoc UK* 91: 403–413.
- Levinsen GMR. 1883. Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København* 1882: 160–251.
- Mesnil F. 1897. Études de morphologie externe chez les Annélides; remarques complémentaires sur les spionidens; la famille nouvelle des Disomidiens, la place des Aonides (sensu Tauber, Levinsen). *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique* 30: 83–100.
- Michaelsen W. 1897. Die Polychaetenfauna der deutschen Meere, einschliesslich der benachbarten und verbindenden Gebiete. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Neue Folge* 2: 1–216.
- Ørsted AS. 1843. Maxicolae. Part I of *Annulatorum Danicorum Conspectus*. Copenhagen.
- Quijón PA & Snelgrove PV. 2005. Polychaete assemblages of a sub-arctic Newfoundland fjord: habitat, distribution, and identification. *Polar Biol* 28: 495–505.
- Pettibone MH. 1963. Marine polychaete worms of the New England region, Part I: Aphroditidae through Trochochaetidae. *Bul US Nat Mus* 227: 1–356.
- Pettibone MH. 1976. Contribution to the polychaete family Trochochaetidae Pettibone. *Smithsonian Contrib Zool* 230: 1–21.
- Radashevsky V, Rizzo AE & Peixoto AJM. 2018. First record of *Trochochaeta japonica* (Annelida: Spionidae) in Brazil with identification key to species of the genus. *Zootaxa* 4462: 566–578.
- Rouse GW. 2001. *Trochochaeta* Örsted, 1843. In: Rouse GW & Pleijel F (eds) *Polychaetes*. Oxford University Press, Hong Kong, pp. 273–275.
- Santos MA, Santos CSG & Oliveira CMM. 1994. Polychaeta in the estuary of the Piauí River, Sergipe, Brazil. *Mém Mus natn hist Nat, Paris* 162: 541–547.
- Struck TH, Nesnidal MP, Purschke G & Halaných KM. 2008. Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). *Mol Phylogenet Evol* 48(2): 628–645.
- Weitbrecht BE. 1984. Muscular anatomy of *Trochochaeta multisetosum* (Polychaeta: Trochochaetidae). In: Hutchings PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney*. The Linnean Society of New South Wales, Sydney, pp. 401–412.
- 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.

Tabla 1. Distribución, profundidad y tipo de sedimento de las especies de Trochochaetidae registradas en América tropical.

Especies de <i>Trochochaeta</i>	Pacífico Este Tropical	Profundidad; tipo de sedimento	Golfo de México	Profundidad; tipo de sedimento
<i>T. kirkegaardii</i> Pettibone, 1976	X	44–175 m		
<i>T. mexicana</i> Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 2011	X	40 m; arena lodosa (51.1% arena, 47.3% lodo, 1.6% grava)		
<i>T. multisetosa</i> (Örsted, 1843)			X	1–676 m; arena fina, lodo
<i>Trochochaeta</i> sp. A Gilbert, 1984			X	134–189 m; arena limosa, limo arenoso, limo arcilloso, arcilla limosa, arcilla

64. Typhloscolecidae Uljanin, 1878

María Ana Fernández-Álamo

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

Introducción

La familia Typhloscolecidae incluye organismos exclusivamente pelágicos, con un cuerpo fusiforme o cilíndrico y translúcido o blanquecino. Su talla es pequeña variando de pocos milímetros hasta cerca de 50 mm (Fig 1).

La forma de estos gusanos es bastante diferente a la del resto de las familias de poliquetos, ya que además de su especialización a la vida pelágica, se han adaptado, aparentemente, a succionar los líquidos vitales de otros grupos de invertebrados con cuerpos gelatinosos, por ejemplo medusas, sifonóforos, ctenóforos, salpas y quetognatos (Reibisch 1895, Ushakov 1972, Fernández-Álamo 2004). Como posibles ectoparásitos de algunos de estos depredadores del plancton, Feigenbaum (1979) asumió que los tifloscolécidos eran los responsables de la falta de cabeza de muchos quetognatos, fenómeno frecuentemente observado en las muestras de

zooplancton. Actualmente se ha estudiado la relación morfológica parásito hospedero de estos organismos (Øresland & Pliejel 1991, Øresland & Bray 2005).

Como en los otros grupos de poliquetos holopelágicos, no se conoce mucho de su biología y ecología. Uljanin (1878) menciona que los organismos del género *Sagitella* son hermafroditas, presentando tanto óvulos como espermatozoos que llenan la cavidad celómica, cuando los individuos alcanzan la madurez sexual, sin embargo no hace ninguna mención sobre el origen de estos gametos.

Los tifloscolécidos poseen una amplia distribución geográfica, ya que han sido observados en casi todos los mares y océanos, desde las regiones polares hasta las tropicales y desde la superficie del agua hasta zonas abisales (Benham 1929, Ushakov 1972).



Figura 1. *Sagitella kowalewski* ejemplar fijado en solución de formaldehído y teñido con una solución acuosa de rosa de bengala.

Sistemática

Desde su descripción por Uljamin en 1878, los tifloscolécidos fueron establecidos como un taxón independiente. Varios autores han considerado a esta familia como aberrante (Støp-Bowitz 1948, Ushakov 1972, Rouse & Fauchald 1997) y por la forma de uno de sus representantes, donde las estructuras ciliadas permanecen en el estado adulto, se piensa que pudieron derivar por neotenia de algún ancestro béntico (Dales 1955). Ushakov (1972) incluyó a la familia Typhloscolecidae en el suborden Phyllodociformia del orden Phyllodocemorpha; Pleijel & Dales (1991) la consideraron como la superfamilia Typhloscolecoida, mientras que Rouse & Fauchald (1997) y Rouse & Pleijel (2001) la consideran dentro de Phyllodocida. Halanych *et al.* 2007 definieron que la forma de los cirros parapodiales es una reminiscencia de los filodócidos y Ekföl *et al.* (2007) mencionan que las relaciones de los tifloscolécidos son inciertas, como sucede con los otros grupos de poliquetos holopelágicos.

Posteriormente Struck & Halanych (2010) reconocieron a partir de una filogenia molecular, con base en las unidades 18S y 28S, que Typhloscolecidae y Lopadorhynchidae constituían un clado dentro de la familia Phyllodocidae; sin embargo, Nygrens & Pleijel (2011) obtuvieron, con el mismo conjunto de secuencias, un árbol filogenético donde la unión de tifloscolécidos y lopadorrínquidos forman un grupo parafilético, y a la vez completamente fuera del clado de los filodócidos. Es evidente que las eventuales incongruencias en la obtención de dichas filogenias pueden deberse no solo a un problema de ensamblaje de las secuencias, sino también por el número reducido de especies de Typhloscolecidae de las cuales se ha logrado extraer material genético, aunado a la dificultad de establecer sinapomorfias morfológicas en los clados que se obtienen.

Dales & Peter (1972) reconocen tres géneros dentro de esta familia: *Sagitella* Wagner, 1872, *Typhloscolex* Busch, 1851 y *Travisiopsis* Levinsen, 1885. Del primero se reconoce una sola especie, *Sagitella kowalewski* Wagner, 1872 (ver sinonimias en Dales & Peter 1972, Tebble 1960, 1962); del segundo se han descrito varias especies tomando como criterio principal la proporción

del tamaño de los lóbulos ciliados y el ancho del cuerpo (Friedrich 1950), sin embargo la validez de este carácter ha sido discutida por Tebble (1960) quien sugiere considerar una sola especie, *Typhloscolex muelleri* Busch, 1851, criterio que es seguido en este trabajo. En la lista sinóptica realizada por Dales & Peter (1972) para el género *Travisiopsis* Levinsen, 1885, se incluyen seis especies, de las cuales consideran a *T. lumbricoides* Reibish, 1985 de dudosa validez; sin embargo Støp-Bowitz en 1992 la encuentra en el material proveniente del Golfo de Guinea en el Atlántico Oriental y hace una redesccripción, con lo que el número de especies queda integrado por seis.

Morfología

El cuerpo es cilíndrico, generalmente fusiforme, casi transparente o blanquecino. La región anterior es indistinta y se encuentra envuelta por tres pares de cirros parapodiales rectangulares; el metastomio es homómero y el pigidio lleva un par de cirros anales bien diferenciados.

La cabeza está conformada por un prostomio pequeño, casi indiferenciado del resto del cuerpo, el cual lleva una estructura digitiforme en su región distal llamada palpodio (Fig. 2 AI, BII y CIII); no presentan ojos y en la región dorsal se observa un engrosamiento o carúncula de forma variable, así como un par de órganos nucleares bien diferenciados, que adoptan formas distintas a nivel de especie y por lo tanto tienen importancia sistemática (Fig. 2 AI, BII, CII y III). En la región ventral se abre la boca, rodeada por un labio circular, que generalmente no es visible, salvo que la faringe se encuentre evertida (Fig. 2 CII). Esta estructura es protractil e inerte y cuando se encuentra extendida se nota una pieza maciza en forma de cuerno, dirigida frontalmente (Fig. 2 CII) y en su porción basal se observa una zona glandular o muscular, denominada por su forma esférica como "órgano retorta". El peristomio y los siguientes dos segmentos del cuerpo llevan un par de grandes cirros parapodiales foliáceos, dirigidos hacia la región anterior (Fig. 2), que en organismos bien conservados cubren completamente la región cefálica del animal.

El tronco o metastomio es muy homogéneo y casi cilíndrico. Cada segmento lleva

un par de parápodos, descritos como unirrámeos por Day (1967) y Ushakov (1972); sus lóbulos setíferos están reducidos, especialmente en la región anterior del cuerpo, en donde casi no se distinguen; tienen un par de cirros foliáceos hipertrofiados, con forma laminar, uno dorsal y otro ventral, que se disponen de tal manera que envuelven al cuerpo, siendo muy frágiles y desprendiéndose con mucha facilidad. El lóbulo setífero se reduce a un pequeño mamelón, que lleva unas pocas setas simples, pequeñas, cortas y en forma de espinas, aparentes sólo después del primer tercio del cuerpo (Fig.2 AIII).

El pigidio lleva un par de cirros anales aplanados, de forma y tamaño variables, siendo estos caracteres de importancia taxonómica (Fig. 2 AII, BIII y CI).

En las aguas de México las especies de la familia Typhloscolecidae se han registrado en la costa occidental de Baja California, en el Golfo de California, en las costas de los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, en varias localidades del Golfo de México, en el Canal de Yucatán y en las costas del Caribe

mexicano. También se incluyen datos de las regiones adyacentes que por la dinámica oceánica tienen influencia sobre las costas mexicanas, como la Corriente de California y las aguas del Pacífico Tropical Oriental y del Mar Caribe. La literatura consultada en donde aparecen estos registros es la siguiente: Chamberlin (1919), Dales (1957), Rioja (1958, 1962), Reisch (1968), Salazar-Vallejo (1981) Salazar-Vallejo & Londoño (2004), Fernández-Álamo (1983, 1987, 1989, 1991, 1992, 1996, 2004, 2006), Fernández-Álamo *et al.* (2003), Vicencio-Aguilar & Fernández-Álamo (2005). En trabajos recientes se han hecho registros de esta familia en varios países de la región tropical de América, como los de Díaz-Díaz *et al.* (2009), Cárdenas-Oliva *et al.* (2010) y Márquez-Rojas *et al.* (2013) que citan a *Sagitella kowalewski*, *Travisiopsis dubia* y *Typhloscolex muelleri* en la costa atlántica de Venezuela. Para el mar Caribe Dean (2012) registra tres especies de la familia Typhloscolecidae, pero sin especificar sus nombres. Aguirre & Canales (2017) incluyen a la familia en el cuadro de especies con tres de ellas registradas para Perú, pero sin mencionar los nombres.

Clave para géneros y especies
(modificada de Day 1967)

- 1 Prostomio con lóbulos ciliados, uno dorsal y uno ventral. (Fig. 2C) *Thyphloscolex muelleri* Busch, 1851¹
- Prostomio sin lóbulos ciliados **2**
- 2(1)** Prostomio con un engrosamiento oval o piramidal rodeado por bordes redondeados que corresponden a los órganos nucales no libres. (Fig. 2 AI) *Sagitella kowalewski* Wagner, 1872²
- Prostomio con órganos nucales libres en su extremo distal. (Fig. 2 BII) *Travisiopsis* Levinsen, 1885

Comentarios

- 1) *Thyphloscolex muelleri* tiene una distribución cosmopolita ya que se ha registrado en todas las masas de agua que han sido exploradas en el planeta. En México tiene una amplia distribución ya que se ha encontrado en las costas occidentales de Baja California, en el Golfo de California, frente a las costas de Jalisco, Guerrero y Oaxaca, así como en las costas de Campeche y las aguas del Canal de Yucatán en el Golfo de México. Treadwell (1943) la observó en el Atlántico frente a las Antillas menores y en el Pacífico frente a Ecuador y a Perú. Márquez-Rojas *et al.* (2013) la registraron en la costa atlántica de Venezuela.
- 2) *Sagitella kowalewski* también ha sido considerada cosmopolita, ya que sus registros se extienden en todas las aguas de los mares y los océanos del planeta, sin embargo es posible que se trate de una especie de aguas cálidas y templadas y que su presencia en aguas o regiones frías represente extensiones de dichas masas (Fernández-Álamo 2004). En las costas mexicanas se ha observado en las costas occidentales de Baja California, en el Golfo de California, frente a las costas de Colima, Guerrero y Oaxaca, así como en las costas de Campeche en el Golfo de México. Treadwell

(1943) la observó, como *Plotobia paucchaeta* en el Caribe central cerca de las Antillas menores y en el Pacífico frente a Ecuador y frente a Perú. Márquez-Rojas *et al.* (2013) la registró en la costa atlántica de Venezuela.

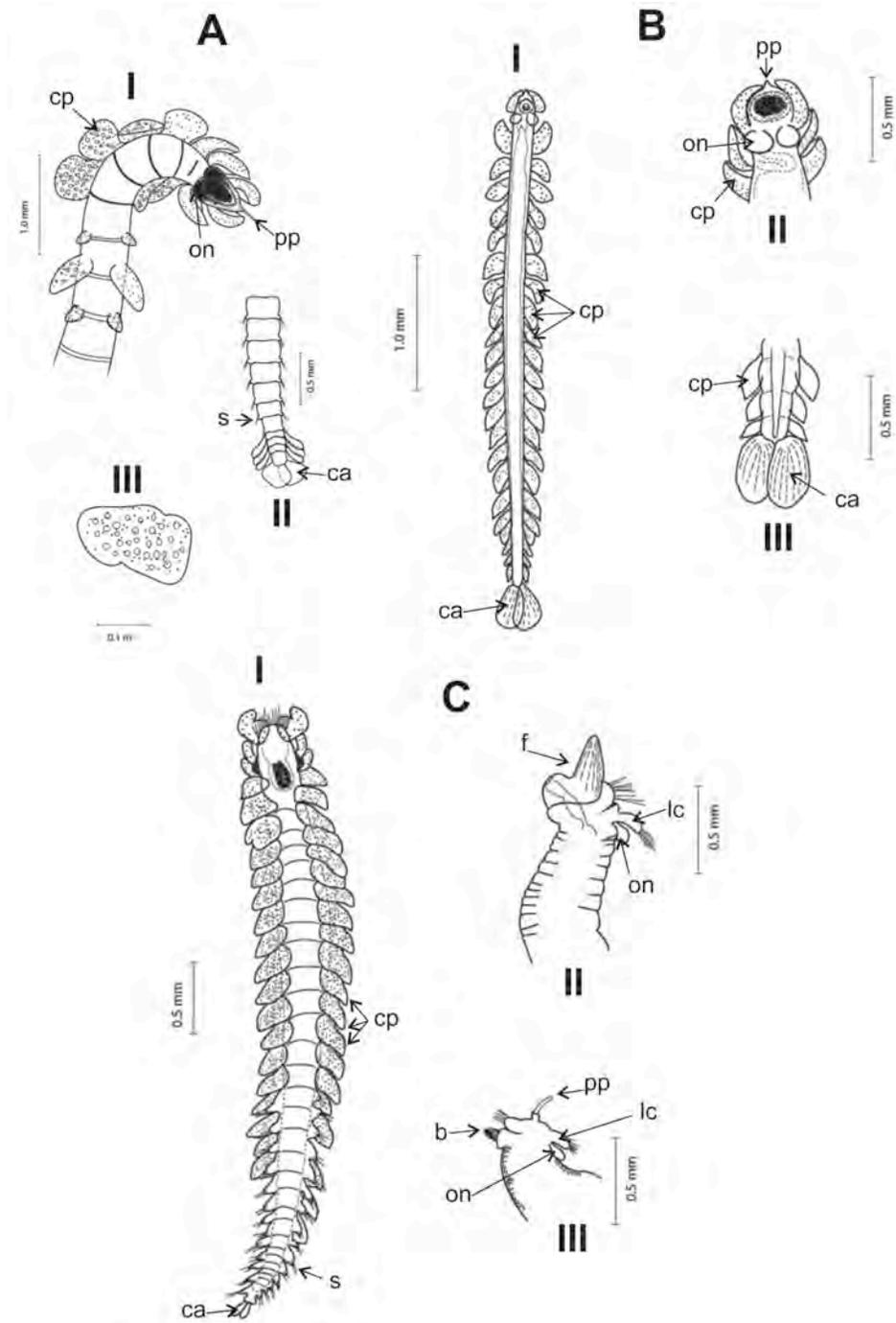


Figura 2. Tifloscolécidos registrados en costas mexicanas. A. *Sagitella kowalewskyi*. I. Región anterior, vista dorsal; II. Región posterior. III. Detalle de un cirro parapodial. B. *Travisioipsis dubia*. I. organismo completo, vista dorsal. II. Región anterior, vista dorsal. III. Región posterior. C. *Typhloscolex muelleri*. I. organismo completo, vista dorsal. II. Región anterior, vista lateral con la faringe evertida. III. Región anterior, vista lateral. Abreviaturas: pp= palpodio, cp= cirros parapodiales, ca= cirros anales, lc= lóbulos ciliados, on= órgano nucal, pp= palpodio, b= boca s= setas. Modificado de Fernández-Álamo (1983)

Clave para especies**Travisiopsis Levinsen, 1885**

(modificada de Tebble 1960 y Day 1967)

1. Los órganos nucleales están bordeando una carúncula media dorsal 2
 – Sin carúncula media dorsal, órganos nucleales redondeados *T. dubia* Støp-Bowitz, 1948¹
- 2(1) Carúncula de forma ovalada o redondeada 3
 – Carúncula de otra forma 4
- 3(2) Órganos nucleales simples; cirros anales subtriangulares *T. lobifera* Southern, 1910²
 – Órganos nucleales ramificados; cirros anales espatulados *T. coniceps* (Chamberlin, 1919)³
- 4(2) Carúncula de forma más o menos triangular, órganos nucleales simples y digitiformes;
 cirros anales largos y ovados **T. lanceolata* Southern, 1911
 – Carúncula de forma rectangular, órganos nucleales semicirculares; cirros anales espatulados.
 **T. levinseni* Southern, 1911

*Especies no registradas en las regiones estudiadas

Comentarios

- 1) *Travisiopsis dubia* se ha observado en el Atlántico, Índico y Pacífico. En México existen registros en el Golfo de California y frente a las costas de Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca. Márquez-Rojas *et al.* (2013) la registraron en la costa atlántica de Venezuela.
- 2) *Travisiopsis lobifera* se distribuye en las aguas cálidas y templadas de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico. En las costas mexicanas solo se han hecho dos observaciones, una frente al noroeste de la península de Baja California (Dales 1957) y en la Bahía de Manzanillo, Colima (Rioja 1962).
- 3) *Travisiopsis coniceps* no se ha registrado en aguas mexicanas y Chamberlin (1919) la describió como *Plotobia coniceps* frente a Perú y al sureste de las islas Galápagos.

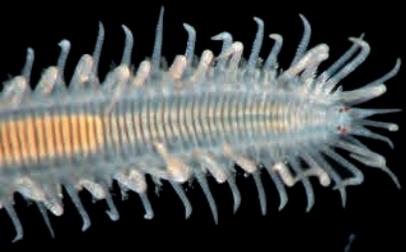
Agradecimientos

Un reconocimiento muy especial a: Adrián Fernández por digitalizar los dibujos, y a Magali Roa Venicio por la organización de las referencias y la edición del manuscrito.

Referencias

- Aguirre L. & Canales R. 2017. Poliquetos de Perú: estado actual y perspectivas para la investigación. *In*: Díaz-Díaz, OF, Bone D, Rodríguez CT & Delgado-Blas (eds.). Poliquetos de Sudamérica. Vol. Esp. Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, 149 pp.
- Benham WB. 1929. The pelagic Polychaeta. British Antarctic (Terra Nova) Expedition, 1910. Brit Mus Nat Hist Rep Zool 7: 183–201.
- 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.
- 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. 1957. Pelagic polychaetes of the Pacific Ocean. Bull Scripps Inst Oceanogr Univ Calif 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.
- Dean HK. 2012. A literatura review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. Zootaxa 3596: 1–86.
- Díaz-Díaz, OF, Henriquez, E., Liñero-Arana, I. & Marín, B. 2009. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma del Atlántico venezolano. Ciencia y Mar XIII (38): 15–26.
- Eklöf J, Pleijel F & Sundberg P. 2007 Phylogeny of benthic Phyllodocidae (Polychaeta) based on morphological and molecular data. Mol Phyl Evol 45: 261–271.
- Feigenbaum, D. 1979. Predation on chaetognaths by Typhloscolecidae polychaetes: one explanation for headless specimens. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 59: 631–633.
- 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 U.N.A.M 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. 2004. Distribution of holoplanktonic typhloscolecids (Annelida-Polychaeta) in the eastern tropical Pacific Ocean. J Plankton Res 26(6): 647–657.
- 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, Sanvicente-Añorve L & Alatorre-Mendieta MA. 2003. Changes in pelagic Polychaete Assemblages along the California Current System. Hydrobiologia 496: 329–336.
- Friedrich H. 1950. Beiträge zur Kenntnis der Polychaetenfamilien Typhloscolecidae: (Die pelagischen Polychaeten der "Meteor" Expedition II). Zool Jb Abt System 79: 309–320.
- Halanych KM, Cox LN & Struck TH. 2007. A brief review of holopelagic annelids. Integr Comp Biol 47(6): 872–879.
- Márquez-Rojas B, Díaz-Díaz O & Balza MA. 2013. Holoplanktonic polychaetes (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. Pam-American J Aquat Sci 8 (3):160–165.
- Øresland V & Bray RA .2005. Parasites and headless chaetognaths in the Indian Ocean. Mar Biol 147: 725–734.
- Øresland V & Pleijel F. 1991. An ectoparasitic typhloscolecid polychaete on the chaetognath Eukronhia hamaca from the Antarctic Peninsula. Mar Biol 108: 429–432.
- Pleijel F & Dales RP .1991. Polychaetes: British Phyllocoideans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans. Synop Br Fauna N S 45: 1–202.
- Reibisch J. 1895. Die pelagischer Phyllociden und Typhloscoleciden der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung 2: 1–63.
- Reisch DJ. 1968. A biological survey of Bahia de los Angeles, Gulf of California, México. II Benthic polychaetous annelids. Trans of San Diego Soc Na Hist 15(7): 67–106.
- 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 Ser Zool 29: 219–301.
- Rioja E. 1962. Estudios anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. An Inst Biol UNAM Ser Zool 32: 131–229.
- Rouse GW & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.
- Rouse GW & Pleijel F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press New York, 354 pp.
- Salazar-Vallejo SI. 1981. La colección de poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León, México. Tes Prof Univ Autón Nuevo León, 156 pp.
- 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.
- Støp-Bowitz C. 1992. Polychètes pélagiques des campagnes de "L'OMBANGO" dans les eaux équatoriales et tropicales ouest-africaines. Editions de l'ORSTOM, Paris. 115 pp.
- Uljanin B. 1878 Sur le genre *Sagitella* N. Wagner. Arch Zool Exp Gen 7: 1–32.
- 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. 1943 Polychaetous annelids. Biology 4. Carnegie Inst Wash Dept Terrestrial Magnetism 555: 31–59.
- Uljanin B. 1878. Sur le genre *Sagitella* N. Wagner. Arch Zool Exp Gen 7: 1–32.
- Ushakov PV. 1972. Polychaeta 1 Polychaetes of the sub-order Phyllociforma of the Polar Basin and the north-western part of the Pacific. Akad Nauk SSR Zool Inst Fauna USSR 102: 1–271. (translated from the Russian by the Israel Program for Scientific Translation)
- 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.



UANL

