



# **POLIQUETOS DE VENEZUELA**

Ildelfonso Liñero Arana y Óscar Díaz Díaz

# **POLIQUETOS DE VENEZUELA**



## **I. ASPECTOS BIOLÓGICOS Y ECOLÓGICOS**

Ildelfonso Liñero Arana y Óscar Díaz Díaz

**INSTITUTO OCEANOGRÁFICO DE VENEZUELA, UNIVERSIDAD DE ORIENTE**

CUMANÁ, VENEZUELA, 2011



POLIQUETOS DE VENEZUELA

Universidad de Oriente

Instituto Oceanográfico de Venezuela



**POLIQUETOS DE VENEZUELA**

**I. Aspectos biológicos y ecológicos**

*ILDEFONSO LIÑERO-ARANA*

**&**

*ÓSCAR F. DÍAZ DÍAZ*



**POLIQUETOS DE VENEZUELA**

**I. Aspectos biológicos y ecológicos**

*ILDEFONSO LIÑERO-ARANA*

*&*

*ÓSCAR F. DÍAZ DÍAZ*

Poliquetos de Venezuela. I: Aspectos biológicos y ecológicos

Derechos reservados © 2010 Fondo Editorial de la Universidad de Oriente

Depósito legal: lf58920105742000

ISBN: 978-980-234-222-8

Corrección: Dr. Sergio Salazar-Vallejo

Composición y Diagramación de texto:

Licda. Mariela Mendoza R.

Diseño de portada: Ildefonso Liñero-Arana

Prohibida la reproducción total o parcial de esta obra, por cualquier medio, sin autorización previa por escrito del editor.

Impreso en Venezuela

Printed in Venezuela

**UNIVERSIDAD DE ORIENTE**

**RECTORADO**

**AUTORIDADES UNIVERSITARIAS**

*Milena Bravo de Romero*

**Rectora**

*Jesús Martínez López*

**Vicerrector Académico**

*Thais Rico de Oliveros*

**Vicerrectora Administrativa**

*Juan Bolaños Currelo*

**Secretario**

**DECANOS DE NÚCLEOS**

**Anzoátegui**

*Shirleen Patricia Mitchell*

**Bolívar**

*María Peromoto Casado*

**Monagas**

*Ernesto Hurtado*

**Nueva Esparta**

*Luisa Marcano de Montaña*

**Sucre**

*William Senior*

**DIRECTORA DE PUBLICACIONES**

*Janeth Rivas V.*

**CONTENIDO**

<b>CONTENIDO</b> .....	iv
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	vi
PRÓLOGO.....	ix
AGRADECIMIENTOS.....	xi
Resumen.....	xii
GENERALIDADES SOBRE EL PHYLUM.....	1
ASPECTOS HISTÓRICOS.....	3
EVOLUCIÓN Y FILOGENIA .....	7
DISTRIBUCIÓN.....	10
REPRODUCCIÓN.....	16
Sistema reproductor .....	16
Fisiología reproductiva .....	18
Ovogénesis y espermiogénesis .....	19
Maduración sexual.....	21
Control endocrino.....	22
Control ambiental.....	23
Espermatogénesis.....	23
Reproducción sexual.....	24
Epitoquía, actividad en enjambre y freza.....	25
Rol de los factores ambientales.....	26
Huevos y larvas.....	29
Reproducción asexual .....	31
ALIMENTACIÓN.....	33
RELACIONES INTER E INTRAESPECÍFICAS.....	35
I.- Comensalismo .....	36
II.- Mutualismo.....	41
III.- Parasitismo .....	41
IV.- Cleptoparasitismo.....	48
V.- Amensalismo.....	49
IMPORTANCIA DE LOS POLIQUETOS .....	50
MÉTODOS DE RECOLECCIÓN .....	54
TÉCNICAS DE FIJACIÓN, PRESERVACIÓN Y ESTUDIO.....	58

MORFOLOGÍA .....	63
<b>Regiones corporales</b> .....	64
Prostomio .....	66
Peristomio.....	68
Metastomio.....	71
Parapodios .....	71
Acículas .....	74
Setas .....	74
Branquias .....	81
Élitros.....	84
<b>Pigidio</b> .....	87
Nefridios .....	88
<b>Otras estructuras</b> .....	88
Órganos nucales .....	88
Aurículas .....	89
Ctenidias.....	89
Opérculo.....	90
Tubo .....	92
Clasificación.....	93
REFERENCIAS .....	96
GLOSARIO DE TERMINOS.....	124
<b>Tori: Plural de torus</b> .....	133
ABREVIATURAS .....	134
Índice general .....	138
Índice de autores.....	144



**LISTA DE FIGURAS**

Figura 1.- Cladograma resumido de la propuesta de ROUSE & FAUCHALD (1977) acerca de las relaciones entre los poliquetos y demás anélidos.....	9
Figura 2.- Representantes de algunas familias de poliquetos holoplanctónicos a) <i>Vanadis</i> (Alciopidae), b) <i>Phalacrophorus</i> (Iospilidae), c) <i>Sagitella</i> (Thyphoscolecidae).....	15
Figura 3.- Larva trocófora.....	30
Figura 4.- Esquema que representa la reproducción asexual, por formación de esquizometámeras. ....	32
Figura 5.- Reproducción asexual por formación de estolones. a) estolonización lineal, b) estolonización en racimo. ....	32
Figura 6.-. Ejemplar adulto del anfinómido <i>Hipponoe gaudichaudi</i> con un juvenil, de la misma especie, adherido (redibujado de NUÑEZ <i>et al.</i> , 1991).....	39
Figura 7.- <i>Branchiosyllis exilis</i> (Syllidae) sobre un brazo de <i>Ophiocoma echinata</i> (Ophiuroidea) (Redibujado de HENDLER & MEYER,1982).....	40
Figura 8.- <i>Malmgreniella variegata</i> sobre un brazo de <i>Ophionereis reticulata</i> (Redibujado de MARTIN & BRITAYEV, 1998). ....	40
Figura 9.- a) Falcígera de <i>Branchiosyllis</i> ; b) man-díbulas especializadas de <i>Ichthyotomus</i> .....	41
Figura 10.- <i>Labrorostratus parasiticus</i> infestando a <i>Sphaerosyllis pirifera</i> (Redibujado de WU <i>et al.</i> , 1982). 43	
Figura 11.- Thyphoscolecidae, poliqueto ectoparásito de <i>Eukrohnia hamata</i> (Modificado de ØRESLAND & PLEIJEL, 1991).....	45
Figura 12.- Diferentes formas que pueden presentar los poliquetos: a) Paraonidae, b) Nereididae, c) Glyceridae, d) Maldanidae, e) Hesionidae f) Spionidae, g) Capitellidae, h) Opheliidae, i) Arenicolidae, j) Flabelligeridae, k) Cirratulidae, l) Polynoidae .....	65
Figura 13.- Figura de un poliqueto vermiforme, donde se muestran las diferentes regiones y algunas estructuras corporales .....	66
Figura 14.- <i>Plotohormis</i> sp. (Alciopidae) a) Vista dorsal, b) vista ventral .....	67
Figura 15.- Región anterior de un miembro de la familia Nereididae, en la que se muestra el prostomio, peristomio y primer segmento metastomial.....	67
Figura 16.- Diferentes tipos de prostomio (señalados con las flechas). a) Lumbrineridae, b) Oeonidae, c) Eunicidae, d) Hesionidae, e)Orbiniidae, f) Cirratulidae, g) Polynoidae, h) Spionidae, i) Maldanidae, j) Syllidae, k) Paraonidae, l) Amphinomidae. ....	69
Figura 17- Palpos a) de Magelonidae, b) de Syllidae.....	70

Figura 18.- Diferentes formas de faringes, señaladas con llaves. a) Capitellidae, b) Acoetidae, c) Polynoidae, d) Nephthyidae, e) Nereididae, f). Glyceridae. ....	70
Figura 19.- Aparato mandibular. a) mandíbulas y complejo maxilar de Eunicidae, b) mandíbulas y complejo maxilar de Oeonidae, c) mandíbulas de Glyceridae, d) mandíbulas de Acoetidae. ....	71
Figura 20.- Parapodio de Nereididae. AcNe: neuroacícula, AcNO: neuroacícula, CD: cirro dorsal, CV: cirro ventral, LoNeI: lóbulo neuropodial inferior, LoNeS: lóbulo neuropodial superior, LoNoI: lóbulo notopodial inferior, LoNoS: lóbulo notopodial superior. ....	72
Figura 21.- Diferentes tipos de parapodios. a) unirrámico, b) sesquirrámico, c-f) birrámicos. ....	73
Figura 22.- Parapodio uncinífero de Maldanidae. ....	74
Figura 23.- Diferentes tipos de acículas. ....	75
Figura 24.- Setas simples. a) limbada, b) en forma de espiga, c) espinosa, d) arponada, e) pinceliforme, f) espolonada, g) plumosa, h) tipo “ <i>Spirobranchus</i> ”, i) seta del collar ( <i>Spirornidae</i> ), j-m) pectiniformes, n) rostrada, o) mandibuliforme. ....	76
Figura 25.- Diferentes tipos de ganchos. a) entero, b) bidentado, c) curvo, d) bifurcado curvo, e-h) encapuchados. ....	77
Figura 26.- Seta falcígera heterogonfa. ....	77
Figura 27.- Setas espiníferas. a) heterogonfa, b) homogonfa. ....	77
Figura 28.- Diferentes tipos de setas compuestas. a, b) espiníferas bidentadas, c) seta natatoria de Nereididae, d) seta pluriarticulada, e) seta falcígera unidentada, f-i) setas falcíferas bidentadas, j) seta falcígera con extremo denticulado. ....	78
Figura 29.- Setas pseudocompuestas tridentadas encapuchadas. ....	79
Figura 30.- Setas especiales. a) genitales de <i>Capitella capitata</i> , b) escafo y c) seta escafal de Pectinariidae. ....	80
Figura 31.- Setas paleales. a-c) Palea externa, intermedia e interna de <i>Sabellaria</i> sp., d, e) parapodio y palea notopodial de <i>Bhawania goode</i> ....	80
Figura 32.- Diferentes formas de uncinos. a, b) placas pectiniformes, c) avicular, d) avicular con seta acompañante. ....	81
Figura 33.- <i>Timarete julianae</i> (Cirratulidae) en vista lateral mostrando las branquias extendidas (Redibujado de DÍAZ & SALAZAR-VALLEJO, 2009). ....	82
Figura 34.- Diferentes tipos de branquias. a-c) simples, d) bifurcadas, e) pectiniforme, f) espiralada, g) arborecente, h) simples cefálicas. ....	83
Figura 35.- Parapodio elitrígero de un sigaliónido. ....	84
Figura 36.- Diferentes tipos de élitros. ....	85
Figura 37.- Papilas de los élitros. ....	87

---

Figura 38.- Diferentes tipos de pigidios. a) sencillo, b-f) con cirros anales, g) con membrana papilada, h) en forma de embudo, en vista lateral, i) el mismo, en vista frontal.....	87
Figura 39.- Diferentes tipos de carúnculas. a) de <i>Eurythoe complanata</i> , b) de <i>Hermodice carunculata</i> , c) de <i>Euphrosine</i> sp., d) de <i>Chloeia</i> sp.....	89
Figura 40.- Aurículas y ctenidias en la región anterior de Sigalionidae.....	90
Figura 41.- Diferentes tipos de opérculo. a) con embudo y verticilio espinoso, b) el mismo en vista frontal, c) pseudopérculo, d) plano, e) cóncavo, f) con espina distal, g) espinoso, h) anulado, i) membranoso, j) con embudo y verticilio espinoso, k) con cámara incubatriz, l) de Sabellariidae.....	91
Figura 42.- Tipos de tubos: a, c, e) tubo de serpúlido, b) tubo sinestroso de espirórbido, d) tubo destroso de espirórbido, f) tubo de <i>Lanice</i> (Terebellidae). ....	94

## PRÓLOGO

*Uno de los mayores problemas que enfrentan los ecólogos en los estudios de especies, poblaciones, comunidades y ecosistemas es la correcta identificación de las especies que forman parte de ellos, y es quizás ésta la principal causa de la escasez de estudios ecológicos en nuestro país.*

*En el ambiente marino, los organismos bénticos revisten enorme importancia. Algunos son objeto de pesquerías, como peces, crustáceos y moluscos; otros, constituyen el alimento de organismos de valor económico; muchos de ellos poseen exudados o extractos con propiedades biológicas de interés medicinal. Cada día son más utilizados en bioensayos para medir la toxicidad de xenobióticos o para estudios ecofisiológicos y son de gran valor como indicadores de contaminación.*

*Dentro de este amplio conjunto de organismos, los poliquetos son generalmente los invertebrados más abundantes en la mayoría de los ambientes marinos, tanto en sustratos duros como blandos, desde la zona intermareal hasta las grandes profundidades. Su importancia no está dada únicamente por su dominancia numérica o en biomasa; las elevadas concentraciones de ácidos grasos, y la ausencia de exoesqueleto, los convierten en presas apetecidas y de gran valor energético para peces y crustáceos demersales; debido a esto son utilizados como parte de la dieta en los cultivos comerciales de camarones peneidos, sus respuestas a cambios ambientales naturales o antrópicos permiten utilizarlos para determinar los impactos de cualquier tipo de contaminación, son organismos muy apropiados para bioensayos de toxicidad. Sin embargo, a pesar de su abundancia e importancia, el estudio de estos organismos en el trópico, y especialmente en nuestro país, es limitado. Varias pueden ser las razones que expliquen esta escasez de estudios en un grupo de tanta importancia ecológica; la falta de revistas especializadas en este grupo y la amplia dispersión de la literatura, las dificultades que conlleva la disección y observación de estructuras de valor taxonómico, el poco atractivo que presentan estos gusanos frente a grupos más vistosos y más fáciles de conservar y manejar, son muy posiblemente factores que han contribuido a enfriar el ánimo a quienes quisieron incursionar en su estudio. Estas causas han conducido*

*a la ausencia de especialistas y de colecciones de referencia, aquéllos, para enseñar y entrenar a jóvenes investigadores, éstas, necesarias para facilitar el estudio y la identificación por medio de comparaciones.*

*A nivel mundial, la importancia de los estudios taxonómicos y sistemáticos, que presentaron una declinación notable en las últimas décadas; ha cobrado un nuevo impulso a partir de la Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo, celebrada en 1992. Uno de los principales acuerdos de esta reunión fue el Convenio sobre diversidad biológica, suscrito por más de 150 países, cuyo objetivo es la conservación y uso sustentable de la biodiversidad; pero, para alcanzar ese objetivo antes se debe conocer qué hay que conservar, es decir se debe saber cuáles son los activos biológicos con que cuenta cada país, y para ello es necesaria la correcta identificación de las especies, que únicamente se logra aplicando la Taxonomía y la Sistemática.*

*La presente obra tiene como finalidad proporcionar información básica acerca de la morfología externa y sobre aspectos bioecológicos, particularmente sobre tipo de alimentación y de reproducción y substratos en que habitan los poliquetos, complementada con una clave dicotómica para las familias y al final se incluye un glosario de términos, donde se proporcionan definiciones de vocablos de aplicación restringida a los poliquetos y otros invertebrados, y algunos de uso general en biología. Los autores confían en que este trabajo contribuirá a facilitar la labor de biólogos y ecólogos en la separación de las familias de poliquetos, con lo cual, además de mejorar los trabajos ecológicos sobre el bentos marino, facilitará en gran medida la futura identificación de las especies.*

*La intención de los autores es que esta obra sea la primera de una serie, que incluirá aspectos morfológicos y ecológicos de las familias sedentarias y errantes presentes en nuestras costas, y un atlas sobre las especies de poliquetos registrados en Venezuela.*

Cumaná, diciembre de 2010.

## **AGRADECIMIENTOS**

*Los autores desean agradecer a la Dirección del Instituto Oceanográfico de Venezuela, por su colaboración en la edición de la misma. Asimismo, agradecemos altamente la colaboración del editor del Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela y del Sr. Carlos Figueroa, por la ayuda en la diagramación del texto. Un reconocimiento especial a nuestro colega y amigo Sergio Salazar Vallejo, por su constante ayuda en forma de útiles consejos y suministro de bibliografía indispensable.*

*Por último, mostramos nuestra satisfacción en editar esta obra en el marco de la celebración del 50º Aniversario del Instituto Oceanográfico de Venezuela, pionero de los estudios marinos en nuestro país.*

## **POLIQUETOS DE VENEZUELA**

### **I. Aspectos biológicos y ecológicos**

---

*ILDEFONSO LIÑERO-ARANA & ÓSCAR F. DÍAZ DÍAZ*

#### **Resumen.**

*La presente obra tiene por objeto iniciar al estudiante y a profesionales interesados en los estudios taxonómicos de este importante grupo de anélidos, proporcionando aspectos básicos y generales en referidos a la biología y ecología de los poliquetos así como también a su morfología que ayuden a una mejor comprensión de la clase, además de proporcionan una visión general de aspectos relacionados con la evolución y filogenia de éstos. Por otro lado, se exponen los métodos más adecuados para la recolecta, preservación y estudio de los poliquetos.*

## GENERALIDADES SOBRE EL PHYLUM

El phylum Annelida agrupa a los gusanos celomados que poseen cuerpo segmentado, aunque en algunos casos la segmentación externa no es evidente. Este phylum está dividido en tres clases principales: poliquetos (Polychaeta), Clitellata, que agrupa a los oligoquetos (Oligochaeta) e hirudíneos o sanguijuelas (Hirudinea) y Myzostomida. Sin embargo, recientes estudios ponen en discusión la relación de los anélidos con los mizostómidos, por lo que el status de éstos es incierto (EECKHAUT, *et al.*, 2000; EECKHAUT & LANTERBECQ, 2005)

Otros grupos de anélidos han sido elevados a la categoría de clase o subclase (Archannelida y Branchiobdellida), pero todavía existen discrepancias sobre su status taxonómico, aunque actualmente se consideran como órdenes o familias de la clase Polychaeta.

Las dos principales clases del phylum Annelida se separan especialmente por la presencia y el número de setas. En los poliquetos estas estructuras son abundantes mientras que en los clitelados son escasas o están ausentes. Los arquianélidos (Archannelida) conforman un grupo de

pequeños anélidos del mesopsammos marino y algunas especies dulceacuícolas, y han sido considerados como los más primitivos de los anélidos, aunque el aparente primitivismo del grupo está en discusión.

Además de las setas, estas tres clases presentan diferencias en cuanto al ambiente en el que habitan. Los poliquetos pertenecen principalmente al medio marino, aunque también los hay que viven en aguas estuarinas y dulces y algunas especies son semiterrestres; entre los clitelados, los oligoquetos son característicos de suelos húmedos, pero también existen familias adaptadas principalmente a fondos marinos, los hirudíneos habitan en agua dulce. Filogenéticamente, es aceptado que los poliquetos son los anélidos más primitivos, derivándose de ellos los oligoquetos e hirudíneos (EECKHAUT & LANTERBECQ, 2005, STRUCK *et al.*, 2007).

Los miembros de la clase Polychaeta han sido tradicionalmente separados en dos grandes grupos u órdenes: Errantia o errantes y Sedentaria o sedentarios (AUDOUIN & MILNE-EDWARDS, 1834). Esta separación se basa en dos aspectos: los hábitos de vida de sus integrantes y la complejidad de la región anterior, que es una consecuencia del primero.



Los poliquetos errantes son aquellos que poseen capacidad para un desplazamiento relativamente rápido, con un número elevado de segmentos corporales, estructuras cefálicas y parapodios desarrollados, y muchos son de hábitos carnívoros, por lo que en su mayoría poseen mandíbulas y/o complejos maxilares.

Los sedentarios, por el contrario, son sésiles o con escasa capacidad de desplazamiento, poseen un número escaso de anillos, cuerpo generalmente diferenciado en regiones, parapodios reducidos o ausentes, presencia de setas cortas o uncinos, y son de hábitos alimenticios sedimentívoros o suspensívoros, por lo que carecen de mandíbulas o piezas maxilares.

Sin embargo, los argumentos para dividir la clase en dos órdenes no son estrictos, puesto que existen poliquetos errantes con características propias de los sedentarios y viceversa. Por ejemplo, los miembros de las familias Lumbrineridae, Oeonidae, Dorvilleidae, del orden Eunicida, poseen las estructuras de la región cefálica reducidas o ausentes y los parapodios están escasamente desarrollados, por lo que su forma se asemeja más a la de los representantes de algunas familias sedentarias (Capitellidae, Orbiniidae). Asimismo, poliquetos

considerados sedentarios pueden poseer características de los errantes, como por ejemplo los miembros de las familias Spionidae y Opheliidae. Por otro lado, existen familias errantes que carecen de mandíbulas o piezas maxilares.

Varias familias son consideradas aberrantes, esto es, que poseen características fenotípicas atípicas. Existen varias familias holoplanctónicas o pelágicas (Lopadorhynchidae, Pontodoridae, Iospilidae, Tomopteridae, Typhloscolecidae, Yndolacidae, Flotidae) así como los miembros de la subfamilia Alciopinae (Phyllodocidae), en las cuales el cuerpo ha evolucionado para el desplazamiento a nado, presentando en general cuerpo delgado y transparente, con ramas parapodiales foliáceas para un nado más eficaz y, como en los alciópinos, ojos esféricos notablemente desarrollados.

Otras especies de poliquetos habitan en el interior del sedimento, como Pisionidae, en los que el cuerpo se ha modificado para la vida intersticial y el prostomio se halla embebido en los primeros segmentos. Asimismo, los poliquetos pertenecientes a la familia Spintheridae, ectoparásitos de anguilas, muestran un pequeño prostomio inserto entre los primeros segmentos. Los mizostómidos, considerados actualmente como clase, dentro del filo Annelida,

poseen cuerpo pequeño (hasta unos 12 mm), de circular a ovalado, son ecto o endoparásitos de equinodermos, particularmente de crinoideos. Hasta no hace mucho, algunas de estas familias se clasificaban como arquianélidos (BEAUCHAMP, 1959), por considerarlos anélidos primitivos, pero actualmente se consideran poliquetos con cuerpos modificados para la vida intersticial (HERMANS, 1969), pelágica, comensal o parásita (MARTIN & BRITAYEV, 1998).

### ASPECTOS HISTÓRICOS

ASHWORTH (1912) abordó, en su obra *Chaetopoda*, la historia temprana de los estudios sobre poliquetos. En los primeros registros realizados por ARISTÓTELES en su *Historia Animalium* se refiere a una especie de escolopendra marina, sobre la que aporta información acerca de su hábitat, coloración y presencia de un gran número de pequeñas patas o pies. Referencias similares señala PLINIO y otros autores, aunque sin aportar datos nuevos o significativos sobre estos organismos cuyo estatus se mantuvo más o menos invariable hasta el tratado de SAN ISIDORO DE SEVILLA (560-636 D.C.), *De Animalibus*, en el cual dedica un capítulo a *De Vermibus* que incluye a las sanguijuelas, gusanos parásitos (denominados "*Vermes carnium*"), artrópodos, lombrices de tierra y poliquetos. Por su parte, WOTTON

(1552, *En* ASHWORTH, 1912) proporcionó información nueva sobre algunas características morfológicas de la *Scolopendra marina*, que muy posiblemente se trataba de un Nereididae. Posteriormente, BELON (1553) y RONDELETIUS (1554) produjeron dos grandes obras donde proporcionan descripciones detalladas de organismos vivos. En *De Aquatilibus*, BELON renombra a la escolopendra marina de ARISTÓTELES como *Lumbricus marinus*, para diferenciarla de *Lumbricus terrestris*. Pero es, sin lugar a dudas, la obra de RONDELETIUS la que proporciona información importante sobre algunas especies de poliquetos. Este gran observador describió *Hirundo marina*, dos especies de *Scolopendrae marinae*, dos de sipuncúlidos *Vermis microrynchoteros* y *V. macrorynchoteros*, algunas especies de serpúlidos, a las cuales definió como gusanos en tubos calcáreos, y una especie de sabélido, *Penicillus marinus*. Este autor, sin proponer un sistema de clasificación como tal, agrupó a estos organismos basándose en características comunes o afines. Los trabajos realizados por GESNER (1558), ALDROVANDUS y otros, en la parte media posterior del siglo XVI, fueron simplemente recopilaciones de aquellos realizados por BELON y RONDELETIUS. Sin embargo, es ALDROVANDUS (1602), en su obra *De Animalibus Insectis*, quien propuso el primer sistema de clasificación, en éste separó en dos grupos, al que el

inicialmente había definido como Aquatica, definiendo Aquatica Pedata y Aquatica Apoda. En este siglo y primera parte del s. XVIII, otras obras proporcionan información más detallada sobre algunas especies de anélidos incluyendo a los poliquetos (escamosos y nereídidos). Entre éstas destacan los trabajos de WILLIS (1672), sobre aspectos biológicos de lombrices de tierra; REDI (1708) proporcionó información sobre anatomía interna tanto de oligoquetos como de poliquetos; RAY (1710) en su *Historia Insectorum* propone un sistema de clasificación basado en la de ALDROVANDUS, pero tomando en consideración aspectos morfológicos y reproductivos, ubicando a aquellos “insectos” con numerosas patas en la división *Polypoda*; y BONNET (1745) quien realizó algunos estudios sobre la capacidad de regeneración de las lombrices de tierra.

A partir de estas propuestas se crean las bases de la clasificación moderna de los animales, iniciándose con el trabajo de LINNEO, quien en la décima y duodécima ediciones de su obra *Systema Naturae* (1758; 1767), agrupó a todos los invertebrados, excepto a los insectos, en la clase Vermes, que incluyó más de cuarenta especies de anélidos (*Lumbricus*, *Hirundo*, *Aphrodita*, *Nereis*, *Serpula*, *Terebella*, *Sabella* y *Sipunculus*). En la edición duodécima, LINNEO subdividió la clase en siete órde-

nes, quedando los poliquetos, descritos hasta ese momento, agrupados en Vermes Mollusca y Vermes Testacea. En la decimotercera edición (1778), se incorporaron a la lista los géneros *Amphitrite* MÜLLER, *Spio* FABRICIUS, *Nais* MÜLLER, y se transfirió *Scolopendra marina*, de Insecta a la clase Vermes, definiendo la sinonimia de ésta con las especies *Nereis versicolor* y *N. noctiluca*. Esta obra impulsó los estudios sobre la sistemática animal; particularmente, en poliquetos surgen trabajos importantes como los de PALLAS, BASTER, PENNANT, MÜLLER, FABRICIUS, BRUGUIÈRE, entre otros (ASHWORTH, 1912). CUVIER (1795) propuso la división para la clase Vers o Vermes (Tabla 1), basada en las contribuciones de PALLAS (1778) y MÜLLER (1785), que permitieron determinar las diferencias necesarias para el establecimiento de estas subdivisiones, y que si bien fue considerado el avance más importante y significativo presenta dos errores, la inclusión de los escafópodos (*Dentalium*) y los bivalvos del género *Brechites* (Clavagellidae) (L'Arrosoir).

Tabla 1.- División de la clase Vers propuesta por Cuvier (1795)

<i>A.- Vers pourvus d'épines ou de soies:</i>		
<i>Les Aphrodites</i>	<i>Les Serpules</i>	<i>Les Lombrics</i>
<i>Les Amphinomes</i>	<i>Les Néréides</i>	<i>Les Dentales</i>
<i>Les Amphitrites</i>	<i>Les Naiades</i>	<i>L'Arrosoir</i>
		<i>La Furie</i>
<i>B.- Vers dépourvus d'épines ou de soies:</i>		
<i>Les Sangsues</i>	<i>Les Planaires</i>	<i>Les Vers intestins"</i>

Considerando la propuesta de CUVIER, LAMARCK (1801) clasificó los gusanos hasta ese momento conocidos, basándose en las diferencias que presentan con respecto a otros grupos de gusanos, reconociendo la afinidad entre poliquetos y oligoquetos; para ese entonces los hirudíneos (sanguijuelas) estaban agrupados con los platelmintos tremátodos, en cuyo caso estableció dos grandes órdenes *Vermes exteriores*, que incluía poliquetos, oligoquetos, hirudíneos y turbelarios, y *Vermes interiores o internos* para referirse a parásitos vermiformes intestinales. Este autor trasladó a los *L'Arrosoir* a los moluscos. Posteriormente, LAMARCK (1809), erigió el taxón Annelida. CUVIER (1817) agrupó a los anélidos y los artrópodos en el taxón Articulata, propuesta ésta que sigue siendo bastante aceptada. En el mismo, CUVIER clasifica a los anélidos en tres órdenes considerando la presencia de órganos respiratorios como característica distintiva (Tubícolas para aquellos con branquias en el extremo anterior; Dorsobranquiados con branquias en la región dorsal; y Abranquiados). Mientras que LAMARCK (1818) los clasificó en Apodos, Antenados y Sedentarios. SAVIGNI (1820), por su parte, empleó la presencia de setas, utilizadas en la locomoción, para proponer su sistema de clasificación, y

es la primera donde se excluye definitivamente a los moluscos.

En 1821, AUDOUIN & MILNE EDWARDS, presentaron ante la Academia de las Ciencias de París su propuesta que incluía dos grandes grupos, Errantes y Sedentarios, que fue revalidada por DE QUATREFAGES y CLAPARÈDE con ligeras modificaciones. Las propuestas posteriores hechas por LATREILLE (1825) y DE BLAINVILLE (1828) no fueron más que variaciones y/o fusiones de las propuestas de CUVIER, LAMARCK y SAVIGNI. Es necesario señalar que la adaptación hecha por LATREILLE implicó un retroceso puesto que incluyó nuevamente a los moluscos, que ya habían sido excluidos por SAVIGNI (1820).

Otras clasificaciones importantes incluyen las de JONHSTON (1847) y LEUCKART (1849). Pero sin lugar a dudas, la obra más importante de ese siglo sería hecha por GRUBE (1850), quien acuñó los términos Polychaeta y Oligochaeta, que son ampliamente conocidos y usados aún después de 150 años. GRUBE también propuso cinco órdenes, Apendiculata (Polychaeta, a su vez dividido, con base en sus hábitos alimenticios, en Rapacia y Limivora); Gymnocopa (*Tomopteris*); Onychophora; Oligochaeta; y Discophora (Hirudinea).

El parentesco entre las sanguijuelas y los demás anélidos fue establecido por VOGT (1851). EHLERS (1864) rechazó la propuesta de GRUBE, especialmente por la inclusión de los oligoquetos y prefirió el sistema de clasificación de SAVIGNI por considerarlo más adecuado.

MALMGREM (1865), debido a la problemática de clasificación de algunos organismos, rechazó los subórdenes propuestos por AUDOUIN & MILNE-EDWARDS (1832) e inició un sistema de clasificación de los poliquetos empleando familias, propuesta que fue seguida y mejorada por LEVINSEN (1883), quien estableció un sistema de clasificación partiendo también de la propuesta de SAVIGNI, que si bien presentaba algunas ventajas en relación con los sistemas anteriores, no podía resolver algunos problemas relacionados con la agrupación de algunas familias dentro de los órdenes; por ejemplo, el establecimiento de la estrecha relación entre Arenicolidae y Scalibregmatidae era válida, sin embargo agruparlos junto a Amphinomidae no podía justificarse.

Por su parte, HATSCHEK (1893) y BENHAN (1894) propusieron independientemente un esquema basado en características anatómicas, estableciendo dos grandes órdenes, a su vez divididos en seis y siete subórdenes; HATSCHEK

definió los órdenes Cirrífera y Acirra basado en la presencia o ausencia de cirros parapodiales; mientras que BENHAN basó su propuesta en el desarrollo del extremo anterior, en cuyo caso definió a los Criptocéfalos como aquellos poliquetos en los cuales en prostomio y peristomio se han fusionado por lo que no se observa una clara diferenciación de tales estructuras, y los Fanerocéfalos para aquellos especies de poliquetos con estas regiones bien definidas.

Ya en el siglo XX, FAUVEL (1923; 1927; 1953), USCHAKOV (1955), DAY (1967 y HARTMANN-SCHRÖDER (1971) propusieron sistemas de clasificación basados en el de DE QUATERFAGES (1865). GOODRICH (1945) proporcionó información importante acerca de los tipos de nefridios de los poliquetos, lo que sirvió de base para la subdivisión de Phyllodocida propuesta por DALES (1962) y que se basaba principalmente en la distribución de tales órganos y su morfología. Este mismo autor dedicaría parte de su obra a variaciones de su propuesta para las cuales empleó características similares en la estructura del órgano bucal (DALES, 1962; 1963; 1977), aportando en este caso nuevos criterios para la clasificación de los poliquetos. En tal sentido, agrupó aquellas familias de poliquetos con órgano bucal axial (Phyllodocida, Capitellida y Spionida) y aquellos

con órgano bucal ventral (Eunicida, Amphinomida, Magelonida, Ariciida, Cirratulida, Owenida, Terebellida, Flabelligerida, Psammodrilida y Sabellida), lamentablemente este sistema no ha sido muy bien aceptado (HUTCHINGS & GLASBY, 2000).

FAUCHALD (1977) definió 17 órdenes basándose principalmente en el desarrollo del extremo anterior. PETTIBONE (1982) reconoció 25 órdenes pero empleando otras características a aquellas empleadas por DALES y FAUCHALD; en esta propuesta se incorporaron a los arquianélidos.

En los últimos treinta años se han realizado varios estudios sobre filogenia, bien por análisis sistemáticos (BLAKE & KUDENOV, 1978; KUDENOV & BLAKE, 1978; ORENZANZ, 1990) o cladísticos (FITZHUGH, 1987; 1989; 1991; GLASBY, 1991; 1993; 1999; PLEIJEL, 1991; LICHER & WESTHEIDE, 1994; ROUSE & FITZHUGH, 1994; ROUSE & FAUCHALD, 1997).

## **EVOLUCIÓN Y FILOGENIA**

Para una mejor comprensión del proceso evolutivo de los poliquetos, se debe conocer el origen del celoma y de la metamerización. Existen diversas teorías que intentan explicar estos orígenes, entre éstas, la teoría de Clark o teoría hidrostática, que es la que mejor explica el

proceso. CLARK (1969) analizó las teorías enterocélica y gonocélica y rechazó ambas basadas en una serie de aspectos que no pueden ser explicados por éstas. La primera de ellas, la enterocélica, sólo es aceptable para los deuterostomados, mientras que la gonocélica asume que las cavidades celómicas representan gónadas parcialmente vacías o no funcionales y que las paredes de éstas constituyen la cubierta peritoneal, esta teoría podría explicar el origen de los protostomados pero no de los deuterostomados.

Por otro lado, CLARK considera que esta última es especulativa por cuanto las células germinales no están asociadas con el celoma y porque excluye a los equiúridos. La propuesta de CLARK se basó en la función hidrostática del celoma, apoyado en la teoría esquizocélica, es decir los espacios están llenos de líquido. Con base a ello, CLARK (1964, 1969) señaló que el celoma se originó inicialmente como una adaptación para poder enterrarse en los sedimentos blandos del fondo marino; posteriormente, las mismas presiones ambientales condujeron, a la formación de los segmentos (segmentación) que en sinergia con la cavidad celómica facilitó así la excavación por movimientos peristálticos. Así, el celoma y la segmentación surgen como bolsas arqueoentéricas modificadas. La

segmentación es principalmente una característica del sistema locomotor que no involucra a otros órganos, esta teoría permite explicar la presencia de regiones morfológicamente denominadas pre y postsegmentales como se observa en los anélidos.

Desde el punto de vista evolutivo, se ha considerado que anélidos y artrópodos proceden de un antepasado común metamerizado, y que los anélidos constituyen el grupo más primitivo de los protostomados segmentados, inclusive que los arquianélidos que presentan segmentación incompleta.

Dentro del filo, los poliquetos son considerados como los más primitivos, derivando de éstos los clitelados (oligoquetos e hirudíneos). Las razones que intentan demostrar esto se fundamentan en que los poliquetos son organismos principalmente marinos, y, estructuralmente, más complejos que los demás miembros del grupo (STRUCK *et al.*, 2007).

Aún con varios aspectos por dilucidar, el filo se ha dividido en los siguientes grupos o clases:

Polychaeta, esta clase constituye el grupo más grande y diverso.

Clitellata. Las investigaciones filogenéticas más recientes agrupan a oligoquetos (Oligochaeta) e hirudíneos (Hirudinoidea) en la clase Clitellata.

Siboglinida. Algunos autores, basados en datos morfológicos, y en los obtenidos por biología molecular, han incluido a los siboglínios dentro de los anélidos, que agrupan además a los pogonóforos y vestimentíferos, anteriormente considerados como filos independientes, pero recientes investigaciones sugieren que son poliquetos muy modificados, aunque aún no se ha aclarado su ubicación exacta entre los poliquetos. Sin embargo, ROUSE & FAUCHALD (1995) ubicaron a los vestimentíferos como un grupo hermano, más comúnmente un clado junto con los pogonóforos (Fig. 1).

Myzostomida. EECKHAUT *et al.* (2000) y HALANYCH *et al.* (2002) consideran que estos gusanos merecen ser considerados una clase independiente, mientras que otros investigadores sugieren que los mizostómidos deberían considerarse como poliquetos simbioses aberrantes. Un quinto grupo de anélidos ha sido propuesto para incluir a los equiúridos, pero los argumentos siguen siendo discutibles, y se explican en detalle más adelante.

En los cladogramas tradicionales se representan dos grandes linajes de los anélidos: los poliquetos y los clitelados aunque la naturaleza exacta del grupo ancestral (los protoanélidos) a partir del cual derivaron estos dos linajes se pierde en el tiempo, se asume, como ya se señaló, que eran excavadores metaméricos, cabeza con peristomio y prostomio, sin apéndices (FAUCHALD, 1974; BLEIDORN, 2007; BLEIDORN, *et al.*, 2003). Resultados recientes de análisis genéticos sugieren que los equiúridos, inicialmente colocados junto a los sipuncúlidos y priapúlidos, son ancestros de los anélidos. Sin embargo, los equiúridos son gusanos celomados no segmentados, mientras que en los sipuncúlidos la organización corporal no es del tipo anelidiano y tampoco muestran ningún signo de estar segmentados. En ambos grupos, sipuncúlidos y equiúridos, se ha interpretado la ausencia de segmentación como la pérdida secundaria del celoma metamerizado asociado a estilos de vida sedentarios y excavadores, siendo considerados, por tanto, como descendientes de algún linaje temprano de los poliquetos.

En éstos también se observa la reducción de órganos sensoriales y la simplificación del sistema nervioso que se puede explicar del mismo modo.

Sin embargo, a pesar de semejanzas entre los tres filos, sobre todo entre equiúridos y anélidos, parece que la metamería debería permanecer, ya que muchas especies de anélidos, adaptados a hábitos excavadores, conservan la segmentación.

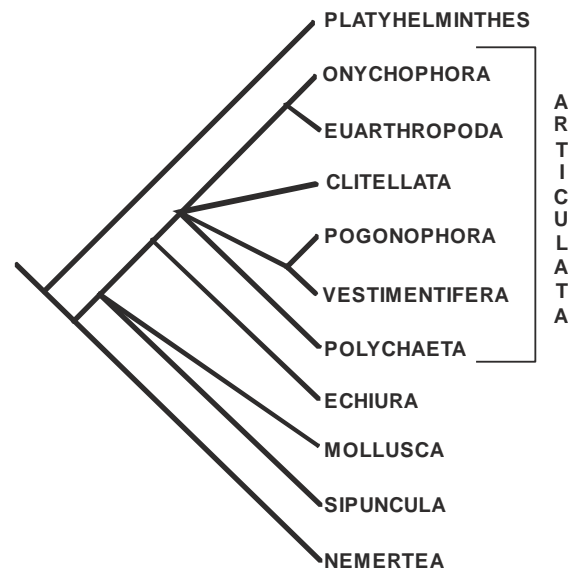


Figura 1.- Cladograma resumido de la propuesta de ROUSE & FAUCHALD (1977) acerca de las relaciones entre los poliquetos y demás anélidos.

Entonces, parece más probable que la ausencia de segmentación sea la conservación de un estado primitivo, es decir, una simplesiomorfia. Las características de los sipuncúlidos y equiúridos, como son el desarrollo de una larva trocófora, la presencia de un cordón nervioso ventral doble y de mixonefridios y/o disposición seriada de



los nefridios en algunas especies, parecen indicar la presencia de un antecesor preanelidiano. Por otro lado, las características del desarrollo embrionario y las de los adultos de los sipuncúlidos y equiúridos los sitúan dentro de los protostomados.

Asimismo, existen pruebas de que las setas de los equiúridos son homólogas a las de los anélidos, por lo que se cree que los éstos se originaron en la línea de protostomados más tardíamente que los sipuncúlidos (y los moluscos) y por tanto podrían considerarse como un grupo hermano de los anélidos.

Por su parte, STRUCK *et al.* (2007) demostraron que equiúridos, siboglínidos y clitelados son anélidos derivados de un taxón hermano de los poliquetos y proponen que los sipuncúlidos deberían ser incluidos dentro de los anélidos. Sin embargo, Almeida *et al.* (2003) consideran que ésto sería un error, porque en el análisis cladístico no se tomó en cuenta a los Ecdysozoa (artrópodos y táxones relacionados) y a los Enterocoela (Deuterostomados y táxones relacionados). HALANYCH *et al.* (2002). sugieren que los anélidos son mucho más diversos de lo que tradicionalmente se creía y que los poliquetos son parafiléticos.

La homología seriada en los anélidos hace referencia a la presencia de estructuras corporales que tienen un mismo origen genético y ontogénético y se forman durante el desarrollo embrionario del organismo. Su éxito se debe, en parte, a la plasticidad evolutiva del modelo de organización segmentado ya que han desarrollado una gran cantidad de patrones del ciclo vital.

Recientes análisis cladísticos han mostrado incongruencias respecto a anélidos y táxones asociados que deberían ser resueltas y se espera que, a futuro, con el desarrollo de nuevas técnicas se logre aclarar, definitivamente, la historia evolutiva de los anélidos.

## DISTRIBUCIÓN

Aunque los poliquetos son principalmente marinos existen especies que habitan en aguas salobres estuarinas, entre las cuales destacan la mayoría de los Namanereidinae o las especies *Hypaniola florida*, *Fabricia sabella* (Sabellidae), *Nereis diversicolor* (Nereididae); las del género *Manayunkia* (Sabellidae), que soportan intervalos de salinidad entre 3 y 90 psu (VIÉITEZ, 2004); *M. athalassia* es capaz de soportar períodos prolongados de desecación (HUTCHINGS *et al.*, 1981); otras están adaptadas a vivir exclusivamente en agua dulce, como es

el caso de algunas especies de *Caobangia* (Sabellidae) (FAUCHALD, 1977), y especies pertenecientes a las familias Spionidae, Nephtyidae, Nereididae, Sabellidae, Pontodrilidae. Incluso algunas especies viven en aguas subterráneas como el namanereído *Namanereis beroni* HARTMANN-SCHRÖDER & MARINOV, 1977, que habita en cuevas a 1.700 m sobre el nivel del mar (Glasby, 1999), o el nerlido *Troglochaetus beranecki* DELACHAUX, 1921 (SÄRKKÄ & MÄKELÄ 1998; MORSELLI *et al.*, 1995; STRAYER, 2001; SAMBUGAR, 2004). Especies con hábitats más exóticos son *Parergodrilus heideri* (Parergodrilidae) que habita en suelos húmedos con material vegetal en descomposición (PETTIBONE, 1982) o *Namanereis catarractarum* (Nereididae) que habita en la copa de algunas especies de árboles en las Filipinas (BERKELEY & BERKELEY, 1964).

En su gran mayoría estos animales pertenecen al dominio béntico, colonizando todo tipo de substrato, y exhibiendo una amplia variedad de hábitos de vida, viviendo enterrados en el sedimento, en el interior de tubos de diferente naturaleza construidos por el mismo animal, reptando sobre el fondo, entre vegetación sumergida, etc. La distribución de los poliquetos es muy amplia, habitando en prácticamente todas las latitudes, desde la zona supralitoral hasta las profundidades abisales,

siendo particularmente abundantes en la zona litoral, en substratos rocosos colonizados por macroalgas y epifauna sésil y en fondos blandos.

Aun cuando son abundantes, su presencia pasa en general desapercibida debido a sus hábitos de vida, aunque algunas especies tubícolas de las familias Sabellidae y Serpulidae, que poseen un penacho branquial desarrollado y vistosamente coloreado, resaltan vivamente sobre los fondos que colonizan. Un ejemplo es el serpúlido *Spirobranchus giganteus giganteus*, muy abundante en nuestras costas, cuyo penacho branquial, de variados colores, destaca sobre las colonias coralinas a las que está asociado. Otro ejemplo es el del terebérido *Loimia salazari*, poliqueto de gran talla, cuya presencia en el fondo es evidenciada gracias a los largos tentáculos extendidos sobre la superficie del substrato y que son retraídos rápidamente al tocarlos (Obs. Pers.).

Los poliquetos habitan en cualquier tipo de substrato, en los fondos rocosos y coralinos utilizan las grietas y oquedades para refugiarse, como ciertos eunícidos; otros reptan sobre substratos duros en búsqueda del alimento, como el anfinómido *Hermodice carunculata*, el cual se desplaza lentamente sobre corales para alimentarse de los pólipos; otros (Serpulidae, Sabe-

llidae, Acoetidae, Onuphidae, etc.) construyen tubos, o habitan en galerías (Arenicolidae) que no abandonan durante toda la existencia del animal. Otros viven enterrados en el sedimento (Capitellidae, Spionidae, Glyceridae).

En substratos blandos estos organismos son más numerosos; los miembros de la familia Glyceridae se entierran rápidamente en el sedimento con ayuda de la proboscis o probóscide, eversible y de gran desarrollo, la cual les sirve asimismo para la captura de pequeños invertebrados que constituyen su dieta. Menos activos son los Capitellidae, Paraonidae, Scalibregmatidae, etc., que se desplazan con lentitud entre las partículas de arena o fango.

Muchas son las especies que construyen tubos frágiles como los miembros de la familia Maldanidae, o muy resistentes como los de la familia Chaetopteridae o Acoetidae. En la Bahía de Mochima, el acoétido gigante *Eupolyodontes batabanoensis* IBARZÁBAL, habita en el interior de tubos fibrosos de gran resistencia, constituidos por numerosas fibras que el animal expulsa por glándulas hilanderas asociadas a los parapodios (LIÑERO-ARANA 1988). El onúfido *Americanuphis magna*, de las costas de Chacopata (Norte del Edo. Sucre), produce asimismo un largo y resistente tubo fibroso, de más

de 1,50 m de longitud, al que incorpora en la porción distal anterior, fragmentos de conchas, algas y una amplia variedad de materiales diversos, aparentemente con la finalidad de proporcionar mayor resistencia a la parte expuesta del tubo, protección contra depredadores, camuflaje y como parasol (ANDRADE y LIÑERO-ARANA, 1993). *Diopatra cuprea* fabrica un tubo membranoso al cual incorpora pequeños fragmentos de conchas de pelecípodos. *Hyalinoecia juvenalis* posee un tubo liso y transparente, a través del cual se puede ver al animal. *Chaetopterus variopedatus* habita en el interior de una galería en forma de U, con los dos extremos (inhalante y exhalante) abiertos en la superficie del substrato. Los miembros de la subfamilia Spirorbinae construyen tubos calcáreos sobre cualquier substrato (madera, algas, rocas, corales, exoesqueletos de crustáceos, conchas de moluscos, etc.), a veces colonizando prácticamente en su totalidad la superficie de las hojas de *Thalassia testudinum*. Varios neréidos (*Platynereis dumerilii*, *Pseudonereis gallapagensis*) son frecuentes en los frondes de algas ulváceas y otras macroalgas, donde producen tubos mucosos adheridos a los mismos. Estas especies fitófilas que habitan entre los rizomas de las fanerógamas o sobre las hojas de éstas y los frondes de macroalgas, obtienen, además de protección, un

substrato rico en detritus, que favorece la presencia de especies detritívoras o sedimentívoras.

Entre los sabeláridos, algunas especies (*Sabellaria* sp., *Phragmatopoma* sp. y *Lygdamis* sp.) son gregarias y construyen franjas arrecifales en la zona intermareal por medio de tubos de gran resistencia contruidos por partículas de arena aglutinadas con sustancias cementantes, llegando a constituir problemas para la navegación,

Debajo de piedras es variada la fauna de poliquetos, destacándose por su frecuencia y abundancia el anfinómido urticante *Eurythoe complanata*. También son abundantes los sabélidos, que habitan en el interior de tubos membranosos semienterrados en sedimentos blandos, dejando expuesta una amplia corona branquial de llamativos colores. Enterrados en substratos arenosos o arenofangosos de la zona intermareal o de barrido de la ola, son frecuentes los glicéridos, sílidos y espiónidos.

En los intersticios de sedimentos blandos existe una variada fauna de poliquetos, pertenecientes a la meiofauna (organismos que pasan a través de un tamiz de 0,5 mm de apertura de malla, y son retenidos en mallas de 62  $\mu$ m). Al menos 16 familias de poliquetos tienen

representantes permanentes en la meiofauna; sin embargo, existen muchas otras que pertenecen a esta categoría solamente en sus estadíos juveniles.

La importancia de relaciones inter e intaespecíficas de los poliquetos ha sido reseñada por PETTIBONE (1993a) y MARTÍN & BRITAYEV (1998), quienes describen un considerable número de interacciones entre especies de poliquetos asociadas con equinodermos, celenterados y otros poliquetos, con especial referencia sobre los polinoidos, con más de 170 especies simbioses.

El parasitismo y especialmente el comensalismo tienen notable representación en los poliquetos; MARTÍN & BRITAYEV (1998) refieren más de 370 especies de poliquetos asociados a los principales táxones de invertebrados marinos. Varias especies parasitan a otros anélidos, celenterados, crustáceos y equinodermos. *Ichthyotomus sanguinarius* vive adherida, como ectoparásito, al cuerpo de las anguilas, principalmente a las aletas, alimentándose de la sangre (FAUVEL, 1923). Los histriobdélidos son poliquetos que parasitan crustáceos decápodos reptantes, alojándose en su cavidad branquial (FAUCHALD, 1977). El alcíopino *Alciopina parasitica* parasita al ctenóforo pelágico *Cydippe*, y algunos miembros de la familia aberrante Spintheridae parasi-

tan esponjas (PETTIBONE, 1982). Varios arabélidos son endoparásitos de otros poliquetos y equiúridos, alojándose en la cavidad celómica del hospedero. Especies de polidóridos (Spionidae), *Dodecaceria* spp. (Cirratulidae), *Terebrasabella heterouncinata* (Sabellidae), han sido referidas como parásitos y/o comensales de moluscos bivalvos de interés comercial, siendo en algunos casos responsables de la mortandad o pérdida de la cosecha (BLAKE & EVANS, 1973; CARRASCO, 1977; HANDLEY & BERQUIST, 1997; SIMON *et al.*, 2004; OLIVA *et al.*, 2005; BERTRAN *et al.*, 2005)

El comensalismo está mejor representado entre los poliquetos, viviendo asociados a una amplia variedad de invertebrados, principalmente de esponjas (Syllidae, Spintheridae), celenterados (Polynoidae), moluscos (Polynoidae, Antonbruuniidae), equinodermos (Polynoidae, Hesionidae, Myzostomidae), equiúridos (Polynoidae, Chrysopetalidae) y poliquetos (Polynoidae, Calamyzidae, Hesionidae, Syllidae), (PETTIBONE, 1982; MARTIN & BRITAYEV, 1998; ANKER *et al.*, 2005). Los representantes de la familia Iphitimidae habitan en las cámaras branquiales de crustáceos. Miembros de la familia Caobangidae son comensales de varios gasterópodos y pelecípodos de agua dulce, encontrándose en ríos del sureste de Asia, hasta una altitud de 1200 m sobre el nivel del mar.

### **Poliquetos planctónicos**

Como ya se señaló, la mayoría de las especies son bénticas, sin embargo, las familias Lopadorhynchidae, Pontodoridae, Alciopidae (Fig. 2a), Iospilidae (Fig. 2b), Typhloscolecidae (Fig. 2c), Tomopteridae, Poeobiidae, Yndolacidae y Flotidae están conformadas por especies estrictamente holoplanctónicas, en las cuales el cuerpo ha evolucionado para el desplazamiento a nado.

Los poliquetos holoplanctónicos constituyen un grupo característico del zooplancton marino, son típicamente oceánicos, y sólo de manera fortuita se encuentran en aguas neríticas (STØP-BOWITZ, 1996). Estos organismos han desarrollado un número de adaptaciones especiales para vivir en el ambiente planctónico, incluyendo cuerpo delgado y transparente, aplanado, gelatinoso, con tallas reducidas, ramas parapodiales foliáceas para un nado más eficaz, setas delgadas y largas y ojos esféricos notablemente desarrollados, grandes ojos complejos, y el desarrollo de espematecas en las hembras (FERNÁNDEZ-ÁLAMO & THUESEN, 1999).

Además de las formas holoplanctónicas, es frecuente encontrar estadios larvales o postlarvales (meroplanctónicas) de especies bénticas, entre los que se

incluyen miembros de las familias Polynoidae, Spionidae, Terebellidae, o fases épitocas Nereididae, Syllidae, entre otras (ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973; STØP-BOWITZ, 1996; SUÁREZ-MORALES *et al.*, 2005).

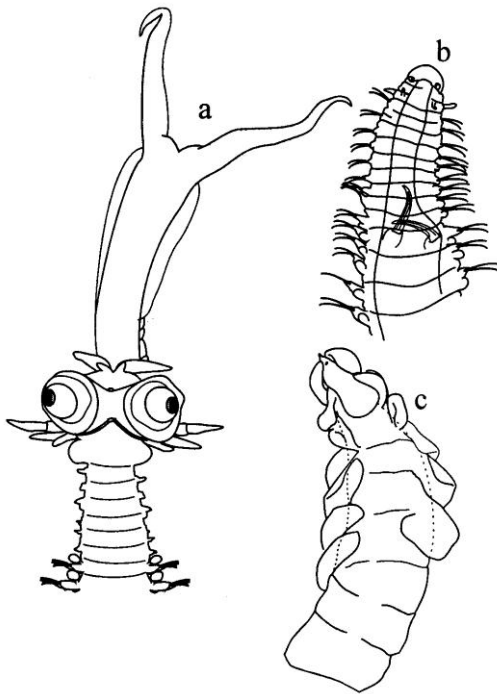


Figura 2.- Representantes de algunas familias de poliquetos holoplanctónicos a) *Vanaadis* (Alciopidae), b) *Phalacrophorus* (Iospilidae), c) *Sagitella* (Thyphoscolecidae).

Aunque de importancia relativa, en términos de riqueza de especies, abundancia y biomasa en las comunidades planctónicas, al igual que los poliquetos bénticos, constituyen un eslabón importante en la cadena alimenticia (ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973). La mayoría

de las especies aparecen en los primeros 50 m de la columna de agua, si bien algunas alcanzan grandes profundidades, y aunque son frecuentes, raras veces resultan abundantes en las muestras de plancton. Están ampliamente distribuidos en todos los mares y océanos del mundo; siendo algunas especies consideradas como cosmopolitas (ORENSANZ & RAMÍREZ, 1973; STØP-BOWITZ, 1996; SUÁREZ-MORALES *et al.*, 2005; BILBAO *et al.*, 2008). La mayoría de las investigaciones realizadas sobre este grupo de poliquetos se han dirigido principalmente a aspectos taxonómicos y de distribución, conociéndose muy poco sobre aspectos relativos a su biología y ecología.

Los poliquetos holoplanctónicos han sido agrupados en nueve familias, incluyendo Yndolacidae y Flotidae, anteriormente excluidas (SUÁREZ-MORALES *et al.*, 2005), sin embargo, sus relaciones filogenéticas no han sido del todo dilucidadas (ROUSE & FAUCHALD, 1997; ROUSE & PLEIJEL, 2001). Recientemente, OSBORN *et al.* (2007) registraron un caso excepcional entre familias de poliquetos generalmente bénticos. Éstos autores describieron una especie de Chaetopteridae (*Chaetopterus pugaporcinus*) en aguas del Pacífico americano, refiriéndose a éste como un inusual

poliqueto pelágico, ya que los miembros de esta familia son sedentarios y tubícolas.

En los últimos años se han hecho varios aportes al conocimiento de los mismos en aspectos sobre su taxonomía y distribución. Cabe destacar los trabajos de FERNÁNDEZ-ÁLAMO (2000; 2004), quien muestra la distribución de los Tomopteridae y Typhloscolecidae de la parte oriental tropical del Océano Pacífico; BUZHINSKAJA (2004), reporta dos nuevos géneros de la familia Yndolacidae en el Océano Ártico; Rozbaczyló *et al.* (2004), registran por primera vez la presencia, en aguas del Pacífico suroccidental frente a Chile e islas oceánicas, de *Lopadorhynchus uncinatus*, *Pelagobia longicirrata*, *Vanadis minuta*, *V. crystalina* y *Watelio gravieri*; BURNETTE *et al.* (2005), abordan el tema de las relaciones filogenéticas entre *Poeobius meseres* y los miembros de la familia Flabelligeridae; SUÁREZ-MORALES *et al.* (2005), establecen un primer avance hacia el conocimiento de la fauna de poliquetos pelágicos en la región del Atlántico tropical noroccidental, con énfasis en la aguas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe; BILBAO *et al.* (2008), hacen un primer registro de los poliquetos pelágicos en aguas interiores del sur de Chile, reportando por primera vez en aguas del pacífico sur oriental a *Maupasias caeca*, *Lopadorhynchus krohnii* y *Typhloscolex muelleri*,

extendiendo el límite de distribución de *Phalacrophorus pictus* para la costa de Chile. Los estudios sobre poliquetos pelágicos en el Mar Caribe son escasos, desconociéndose la riqueza de especies de este grupo zoológico en esta área geográfica, siendo prácticamente desconocida a lo largo de la plataforma continental de Venezuela, que incluye áreas importantes, tanto en el Mar Caribe como en el Atlántico Tropical, y las referencias sobre el grupo son muy generales (MÁRQUEZ *et al.*, 2006). Hasta el presente sólo diez especies de poliquetos holoplanctónicos han sido registradas (DÍAZ *et al.*, 2009b).

## REPRODUCCIÓN

### Sistema reproductor

La mayoría de los anélidos carecen de gónadas permanentes. El origen y proliferación de la células germinales es aún pobremente conocido (ROUSE, 2006), en esta sección se abarcan los aspectos reproductivos, formación y fases gaméticas, así como algunas estrategias reproductivas de los poliquetos, referidos principalmente a las familias Nereididae y Syllidae.

Los poliquetos son, por lo general, gonocóricos, aunque muchos ejemplos de hermafroditismo han sido documentados. El dimorfismo sexual, en general,

es poco evidente, aún cuando éste puede apreciarse por los colores de los productos genitales, a través del tegumento, durante la época reproductiva; la esperma suele ser blanquecina, mientras que los óvulos presentan una gran variedad de colores que van desde el amarillo hasta tonos verdes, violetas o rojizos. Este grupo se ha caracterizado por poseer una gran diversidad de estrategias reproductivas, inclusive dentro de una misma familia, y que han sido consideradas por WILSON (1991) como extraordinarias.

De manera generalizada se ha señalado que los poliquetos no poseen órganos sexuales, tal suposición tiene su origen, principalmente, en el patrón de los nereídidos, que ciertamente no poseen gónadas propiamente dichas (ECKELBARGER, 1992), por lo que tal señalización está muy alejada de la realidad.

En los poliquetos, los ovarios son órganos relativamente pequeños, adheridos, principalmente, a las paredes de los vasos sanguíneos, con forma de saco, en torno a los cuales las células germinales se disponen agrupadas y recubiertas por células peritoneales o, como describió ANDREWS (1891) al referirse al ovario de *Diopatra cuprea* (Onuphidae), como una simple agregación de células peritoneales. VIÉITEZ (2004) indicó que las masas de ovocitos se mantienen unidas a los vasos

sanguíneos de dos maneras, en la primera, la pared del ovocito está en contacto directo con la pared del vaso, mientras que la segunda, éstos están en contacto con la luz del vaso. De igual manera, este autor, explica que cuando el ovario no se forma alrededor del peritoneo del vaso, pueden aparecer, entre los ovocitos, células foliculares o células nutricias, estas últimas son ovocitos transformados.

En algunas especies de onúfidios del género *Diopatra* se han descrito ovarios secundarios, asociados a los vasos sanguíneos laterales de las branquias (LIEBE, 1931: en SCHROEDER & HERMANS, 1975). En todos estos casos la maduración de los ovocitos es intraovárica. Contrariamente, cuando el ovario constituye un simple saco peritoneal conteniendo los ovocitos en su interior, éstos caen al celoma antes de la vitelogenésis, ocurriendo en este caso la maduración en el líquido celómico, es decir es extraovárica, pudiendo o no asociarse a células nutricias o amebocitos celomáticos.

En aquellas especies de poliquetos con segmentación completa, los ovarios aparecen en cada metámero, mientras que aquellos en los cuales los disepimentos o divisiones son pocos, el número de ovarios es reducido, concentrándose en



la región anterior (Terebellidae, Arenicolidae) o, como en la mayoría de los casos, en la región posterior.

Los testículos de los poliquetos son relativamente pequeños y se disponen bilateralmente, adheridos al peritoneo de los vasos sanguíneos, siendo principalmente grupos de espermatogonias dispuestos en la periferia de dichos vasos y rodeados o contenidos por un revestimiento peritoneal y, desde el punto de vista anatómico, son muy parecidos a los ovarios más simples. La maduración de los gametos masculinos es variable, en algunos casos las espermatogonias son liberadas al líquido celómico, donde completarán su desarrollo, en otros, éstas se mantienen unidas, formando racimos, que se desarrollarán manteniendo esta unión, como ocurre en *Phragmatopoma* MÖRCH, 1863, *Spio* FABRICIUS 1785 o *Nereis* LINNAEUS 1758; o bien, como ocurre en *Lanice* o *Arenicola* (SAWADA, 1984), donde las espermatogonias se agrupan formando pequeñas esferas o estructuras discoidales que rodean una masa citoplasmática central anucleada, denominada citóforo. Una vez maduros, dependiendo de la especie, los espermatozoides quedarán libres en el celoma hasta el momento de la freza o bien empaquetados en espermatóforos.

En aquellas especies con fecundación externa, los gametos son liberados al medio a través de los nefromixios, en otros casos, aunque poco frecuente, son liberados por ruptura de la pared corporal (Nereididae, Eunícidae, Onuphidae). En aquellas especies con fecundación interna, frecuente en poliquetos intersticiales, la cópula es habitual, y debido al reducido tamaño, en las hembras el número de ovarios es considerablemente menor y por consiguiente menos número de óvulos producidos, aunque relativamente grandes, además suelen aparecer receptáculos seminales o espermatecas, que pueden formarse como divertículos laterales en los oviductos o como invaginaciones de la pared corporal; mientras que en los machos los espermatozoides son almacenados en vesículas seminales o espermatóforos, se desarrollan además conductos espermáticos, glándulas de secreción de mucus, órganos copuladores, estructuras de sujeción, células glandulares genitales accesorias, etc.

### **Fisiología reproductiva**

Las dos principales estrategias reproductivas conocidas entre los poliquetos son la semelparidad, que caracteriza aquellas especies que sólo se reproducen una vez en su ciclo vital, observada principalmente en neréidos y glicéridos, y la iteroparidad, que carac-

teriza a especies con varios períodos reproductivos a lo largo de su ciclo vital, como ocurre en la mayoría de lo poliquetos. Adicionalmente, la reproducción sexual va acompañada por la transformación parcial o total del cuerpo y que se conoce con el nombre de epitoquia, aunque en algunos casos ésta suele pasar inadvertida. Esta transformación, ocurre principalmente a los miembros de las familias Nereididae, Syllidae, Cirratulidae, Paraonidae, Eunicidae, Onuphidae y Glyceridae, entre otros (STRELZOV, 1973; SCHROEDER & HERMANS, 1975; PETERSEN, 1999), implica modificaciones que les permitirán remontar la columna de agua y nadar en la superficie del agua durante la freza.

Diferentes estudios han demostrado la sinergia entre el control endocrino en la gametogénesis y factores ambientales, y su importancia en la maduración sexual y el éxito reproductivo (DURCHON, 1956; GOLDING, 1967; 1983; OLIVE & GARWOOD, 1981; GARWOOD & OLIVE, 1981; OLIVE, 1984; ANDRIES, 2001).

## **OVOGÉNESIS Y ESPERMIOGÉNESIS**

### **Ovogénesis**

Entre los poliquetos existen dos patrones bien definidos para la ovogénesis, que se conocen como extraovárica e

intraovárica (ECKELBARGER, 1983). Como ya se indicó, la extraovárica se produce cuando pequeños ovocitos, en fase de previtelogénesis, son liberados por el ovario al celoma, donde ocurrirá el proceso de vitelogénesis y maduración de los mismos, ésta se ha observado en miembros de las familias Sabellidae, Glyceridae, Serpulidae y Oweniidae.

En otras familias, los oocitos en previtelogénesis son liberados al celoma en racimos protegidos por la cubierta folicular, esta variante se ha señalado para las familias Alciopidae, Nereididae, Terebellidae, Sphaerodoridae, Cirratullidae, Pholoidae, Phyllodocidae, Ampharetidae y Pectinariidae. Eventualmente, estos cúmulos de ovocitos van perdiendo la cubierta folicular y se separan para flotar, por separado, libremente en el líquido celómico, donde ocurrirá la vitelogénesis.

En los miembros de las familias Pholoidae y Sphaerodoridae, se observan ciertas variantes, en éstos los cúmulos de ovocitos se mantienen unidos durante casi todo el proceso de vitelogénesis. En algunas especies de sílidos intersticiales se ha señalado la presencia de células nodriza o auxiliares asociadas con los ovocitos (HEACOX & SCHROEDER, 1981; 1982; ECKELBARGER, 1992); patrón similar se ha observado en algunas especies pertenecientes a

la familia Onuphidae (PAXTON, 1979; ECKELBARGER, 2006), en miembros del género *Ophryotroca* (Dorvilleidae) (PFANNENSTIEL, 1978, en ECKELBARGER, 2006), así como en el tomoptérido *Tomopteris helgolandica* (ÅKESSON, 1962) y el maldánido *Micromaldane nutricula* (ROUSE, 1992). Por lo general, en las especies que presentan este tipo de patrón, los ovarios son pequeños y estructuralmente simples. Las hembras de estas especies generalmente acumulan gran cantidad de nutrientes en el tejido somático antes de la vitelogénesis (ECKELBARGER, 1983).

La ovogénesis intraovárica ocurre cuando los ovocitos son retenidos dentro del ovario hasta que se ha completado el proceso de maduración (incluida la vitelogénesis) o éste está muy avanzado. En las especies que poseen este patrón de ovogénesis, los ovarios, por lo general, son grandes y estructuralmente complejos y presentes durante toda la fase sexual de la hembra. Éstos son, generalmente, de forma esférica y los ovocitos siempre se desarrollan en contacto directo con las células foliculares.

Los ovarios y los mecanismos de vitelogénesis desarrollados durante la ovogénesis juegan un papel fundamental en la producción de huevos, la frecuencia de freza, el tamaño y energía del huevo

así como en la capacidad de dispersión de la larva.

Por lo general, los ovocitos maduros de los poliquetos tienen un intervalo de talla comprendido entre un mínimo de 20 - 40  $\mu\text{m}$  de diámetro, como los descritos para *Polyophthalmus pictus* (Fage & Legendre, 1927) y 1,17 mm como los de *Paraonuphis antarctica* (HARTMAN, 1967).

### Fases de la Ovogénesis

ANDRIES (2001), describe cuatro fases sucesivas en el desarrollo del ovocito: previtelogénesis, vitelogénesis, corticogénesis y maduración sexual.

**Previtelogénesis.** En esta fase las inmaduras células germinales comienzan a crecer inmediatamente después de la iniciación de la profase meiótica, con un consiguiente incremento en el número de ribosomas y mitocondrias, desarrollo del retículo endoplasmático y formación de microvellosidades. La fase finaliza cuando las agrupaciones de células comienzan a separarse para iniciar la siguiente fase, la vitelogénesis.

**Vitelogénesis.** En esta fase se inicia el proceso de formación de yema, para ello, los eleocitos, que flotan libremente en el líquido celómico, comienzan a secretar vitelogenina, que es la precur-

sora de las vitelinas, éstas conforman entre 40 y 60% del total de las proteínas en los ovocitos maduros y comienzan a acumularse como gránulos de yema (BAERT 1985).

Los eleocitos son células celómicas especializadas cuya producción se incrementa considerablemente durante la producción de las células germinales (HOEGER & KUNZ, 1993; HOEGER *et al.*, 1996). Al inicio de la maduración sexual, los eleocitos contienen numerosas gotas de lípidos, glicógeno y una alta concentración de adenosin di- y mono- fosfato, que decrecen, tanto en machos como en hembras, durante el curso de la maduración (HOEGER *et al.*, 1995). Es por ello que los eleocitos son considerados los principales distribuidores de metabolitos durante la maduración sexual.

Numerosos estudios al respecto se han llevado a cabo, principalmente en neréididos, y se asume que estas células juegan el papel central en el desarrollo de las células germinales (FISCHER *et al.*, 1996; LEE *et al.*, 2005).

**Corticogénesis.** Esta fase, contraria a la vitelogénesis, parece ser un proceso autosintético y que se origina inmediatamente después de la fase antes señalada. Ésta se refiere al desarrollo de numerosos gránulos corticales que se encuentran

debajo de la membrana celular y que son los responsables de modificar la superficie del ovocito y producir el mucus del huevo, constituido principalmente por polisacáridos, y que lo recubrirá después de la fertilización. Este proceso ha sido descrito, hasta ahora, en algunas especies de neréididos y capitélidos. KLUGE *et al.* (1995) describen de manera precisa los cambios que se producen en el ovocito de *Platynereis dumerilii* durante esta fase y explican los cambios que se producen en la superficie del huevo una vez fertilizado.

Por su parte, ECKELBARGER & GRASSLE (2005) describen detalladamente cada una de las fases de la ovogénesis en el capitélido *Capitella jonesi* (HARTMAN, 1959) indicando que durante la corticogénesis, en la superficie del ovocito se producen cambios tales como la aparición y diferenciación de las microvellosidades superficiales, la formación de canales y vesículas endocitóticas.

#### **MADURACIÓN SEXUAL.**

En este punto se observan cambios importantes en el ovocito, los gránulos y alvéolos corticales aparecen bajo la membrana citoplasmática dispuestos en varias capas concéntricas, constituidos por mucopolisacáridos; y en el interior se observan ribosomas, mitocondrias, gotitas del lípido y los dictiosomas

son desplazados hacia el centro del citoplasma y comienzan a degenerar y se observan además esferas de la yema de huevo (DHAINAUT, 1970).

#### CONTROL ENDOCRINO.

##### **Hormona cerebral.**

Después de la maduración de los gametos, los poliquetos dejan de alimentarse y pierden su capacidad de regeneración. En muchas especies, principalmente neréidos, onúfidos, eunícidos, cirratúlidos y sílidos, se produce además un cambio morfológico, conocido con el nombre de epitoquia.

Tales cambios, así como la maduración de los gametos, estarían controlados por un factor endocrino inhibitorio prostomial que se conoce con el nombre de hormona juvenil, que inhibe los procesos antes mencionados (CLARK, 1961), y cuya producción va disminuyendo a medida que el animal crece y con ello se produce la maduración gonadal. La presencia de esta hormona es la que permite, en individuos inmaduros, la regeneración de segmentos posteriores perdidos (DOUGLAS-HILL, 1972; GOLDING, 1967).

Diversos experimentos que implican la remoción o trasplante de cerebro en varias especies de poliquetos han

demostrado que cuando se realiza en individuos que han iniciado la fase de ovogénesis, éstos se deterioran, pero si se reimplanta el cerebro de un donante en la misma etapa de desarrollo o estado sexual se puede revertir el proceso de deterioro (HAUENSCHILD 1966, *en* ANDRIES, 2001; DOUGLAS-HILL, 1972;). En tal sentido, la presencia de una hormona de maduración, distinta a la hormona inhibitoria, es también producida por el cerebro.

ANDRIES (2001) explica la influencia de esta hormona en las diferentes fases de la ovogénesis, sin embargo, se ha señalado que tanto la previtelogénesis como la vitelogénesis no parecen ser directamente dependientes de la presencia de la hormona cerebral.

Contrariamente, la corticogénesis se inicia cuando la actividad inhibitoria endocrina del cerebro es baja o nula, mientras que la fase de maduración sexual, que ocurre inmediatamente después de la corticogénesis, viene dada por la pérdida de la actividad endocrina cerebral.

Substancia de retroalimentación o de la regeneración

HOFMANN (1975) reveló la producción de una substancia de retroalimen-

tación por parte de los ovocitos y/o celomocitos, ocasiona un declive en la actividad endocrina cerebral. Esta observación se realizó en poliquetos juveniles, principalmente nereídidos, a los que se les había removido el cerebro y se les inocularon ovocitos maduros o submaduros en la cavidad celómica. La importancia de esta sustancia ha sido explicada en detalle por GOLDING (1985, 1987) y Golding & Yunovo (1994), en varios experimentos con *Nereis diversicolor*.

Aunque no hay duda que existe una sustancia de la regeneración, hasta el presente, ni su identidad química exacta ni su acción metabólica sobre el sistema nervioso se han podido precisar, aunque PORCHET & CARDON (1976) han señalado que podría tratarse de una glicoproteína de bajo peso molecular.

#### CONTROL AMBIENTAL

OLIVE & GARWOOD (1981) reportaron que algunos ejemplares de *Nereis diversicolor* alcanzaron la madurez sexual a los dos años, mientras que otros lo hicieron a los tres. En un estudio realizado en el río Blyth en Gran Bretaña, GARDWOOD & OLIVE (1981), señalaron que el crecimiento rápido de los oocitos se produce durante el invierno e inicio de la primavera cuando las temperaturas

descienden, pero que dado el amplio intervalo de temperaturas en las que este proceso sucede, debería existir otro factor involucrado, argumentado que posiblemente estarían relacionados con el nivel nutricional que tengan los poliquetos y de allí esa diferencia en la edad a la que alcanzan la madurez sexual. BYBEE *et al.* (2007) señalan que en *Sabellastarte spectabilis* (Sabellidae), la gametogénesis y maduración de los gametos sucede cuando la temperatura del agua se eleva por encima de los 23°C. Por su parte, WATSON *et al.* (2000), en condiciones controladas, confirmaron que el proceso de la ovogénesis en el polinóido *Harmothoe imbricata* se aceleró al incrementarse el fotoperíodo y sugieren que tanto este factor como la temperatura aumentan la secreción de la hormona gonadotrópica, que además incrementa el número de huevos y el diámetro de los mismos.

#### ESPERMATOGÉNESIS

En la espermatogénesis, las espermatogonias pueden o no dividirse, o bien experimentar múltiples divisiones para formar cúmulos de espermatoцитos, los cuales sufren una reducción en el proceso de división para dar lugar a la formación de las espermátidas, que posteriormente madurarán hasta diferenciarse en espermatozoides.

Dos variaciones de este proceso han sido descritas para los poliquetos. Entre los miembros del orden Sabellida, las espermátidas son agrupadas o se encuentran adheridas a una gran cápsula o citóforo central. Estas espermátidas desarrollarán el acrosoma dentro del citóforo, mientras que la cola y la parte media lo harán fuera de éste (ROUSE & PLEIJEL, 2006). En la segunda variante, menos común, se forman tétradas sin el citóforo central, que siguen unidas por enlaces intercelulares y han sido descritas en algunas especies de la familia Nereididae, de la subfamilia Sabellinae y en la mayoría de los Serpulidae (BERTOUT 1976; KUBO & SAWADA 1977; ROUSE, 2006), y ha sido usada como una característica distintiva en análisis cladísticos (ROUSE & FITZHUGH, 1994).

ROUSE (2006) describe en detalle la clasificación de los espermatozoides en función de la forma que éstos presentan.

DURCHON (1952) y PORCHET (1972), demostraron que la concentración de la hormona del cerebro disminuye a medida que el gusano madura, esta disminución es la responsable del inicio de los procesos de formación de espermios. Estos autores señalan, además, que cuando se retira el prostomio del animal se inhibe este proceso.

## Reproducción sexual

Los poliquetos son organismos dioicos, excepto muy escasas especies, siendo una de ellas el nereídido *P. dumerilii*, especie relativamente abundante en nuestro litoral. Casos de hermafroditismo se observan en varias especies de poliquetos sedentarios, en los que los huevos son producidos por los segmentos abdominales anteriores, y los espermatozoides por los posteriores, aunque en *Branchiomma* los huevos y espermatozoides se forman en los mismos segmentos. No se observa dimorfismo sexual, excepto a veces por la coloración que adquiere el animal a causa de los productos sexuales maduros, los espermatozoides de color crema claro y los huevos generalmente de color amarillo o verde, de diferentes intensidades. Sin embargo, en los machos del nereídido intersticial *Micronereis variegata* CLAPARÈDE, 1863, se observa la presencia de ganchos copuladores en el tercer setífero así como mandíbulas modificadas (NÚÑEZ, 2004), o como en los machos de *Capitella* que presentan setas copuladoras entre los setíferos 8 y 9.

El desarrollo temprano de las células sexuales ocurre en gónadas suspendidas en la cavidad celómica, de donde pasan al celoma para completar su desarrollo (Fauchald, 1983). Los productos sexuales son

expulsados, a través de los nefridioporos o por lisis de la pared corporal, al agua donde ocurre la fertilización.

Un caso particular lo constituye la reproducción de *Platynereis megalops*, en la cual el macho se enrosca alrededor de la hembra, introduce su ano en la boca de ella y deposita los espermatozoides que llegan hasta el celoma de la hembra que se encuentra repleto de óvulos, que al ser fecundados son expulsados por el ano.

En el momento de la reproducción, las especies de varias familias de poliquetos bénticos (Syllidae, Eunicidae, Nereididae, etc.), sufren metamorfosis notables (epitoquia), abandonan el substrato y nadan activamente hacia la superficie, donde se reúnen para expulsar los productos sexuales y lograr la fertilización de los huevos. Tales modificaciones pueden implicar el cambio completo de la morfología del animal o bien de una parte del mismo que, llegado el momento, se desprende del parental y tiene la capacidad de desplazamiento propio. Algunos autores han diferenciado estas dos modalidades de la epitoquia refiriéndose a la primera como epigamia, observada principalmente en nereídidos, y a la segunda como esquizogamia, ésta última observada en algunos sílidos y eunícidos.

En muchas especies no se conocen aún los procesos de liberación de los gametos y fertilización de los huevos, aunque se asume que generalmente ocurre en el agua. Sin embargo, se conoce de muchas especies tubícolas que depositan masas de huevos adheridas a la superficie externa o interna de los tubos; algunos poliquetos escamosos incuban los huevos debajo de los élitros, como lo describe PETTIBONE (1992) para las especies *Laubierpholoe antípoda* (HARTMAN, 1967), *L. maryae* PETTIBONE, 1992, y *Taylorpholoe hirsuta* (RULLIER y AMOUREUX, 1979); otros (Spirorbinae) lo hacen en cámaras incubadoras del opérculo modificado.

En los sílidos, los huevos son aglutinados por mucus secretado por la epidermis de la madre y adheridos en hileras a la superficie dorsal o ventral del cuerpo. Especies de Spioninae y Scolelepininae ponen huevos en cápsulas adheridas al interior de los tubos. El cuidado parental ha sido referido para varias especies de Syllidae (SAN MARTÍN, 2003) y Cirratulidae (PETERSEN, 1999).

### **Epitoquia, actividad en enjambre y freza.**

Algunas especies de poliquetos, al alcanzar la madurez sexual y entrar en la fase reproductiva, sufren cambios nota-



bles en su morfología, y modifican total o parcialmente el cuerpo del animal, con el fin de permitirles abandonar el fondo y remontar la columna de agua para reproducirse, esta forma sexualmente madura reciben el nombre de epítoca, mientras que la forma no madura recibe el nombre de átoca.

Se reconocen dos tipos de epítocos: a) *Epigámicos*, cuando la transformación es total, y ha sido descrita principalmente en Phyllodocida (Phyllodocidae, Glyceridae, Nereididae, Nephtyidae y Syllidae); y b) *Esquizogámicos*, donde la transformación es parcial, como en Eunicida (Eunicidae, Onuphidae, Lumbrineridae) y algunas especies de sílidos (Syllidae y Cirratulidae). Un ejemplo de epigamia es el que presentan algunas especies de nereídidos, cuyas transformaciones condujeron a suponer que se trataban de especies de un género, que recibió el nombre de *Heteronereis*.

Las formas epítocas se reúnen en la superficie del agua liberando los productos sexuales, conducta conocida como “*actividad en enjambre*”, que aumenta la probabilidad de fecundación, que por lo general implica la muerte de los parentales. Para asegurar la fertilización, las actividades del macho y la hembra están sincronizadas, tanto por factores ambientales como propios de los

animales, y por lo general suelen durar un período relativamente corto. Esta actividad suele ocurrir al amanecer y al anochecer y generalmente está correlacionada con las fases lunares.

#### ROL DE LOS FACTORES AMBIENTALES

Entre los invertebrados marinos, la reproducción requiere una freza sincronizada entre los individuos de una población. El hecho de que en los miembros de una misma población la freza ocurra abruptamente, o que se produzca durante unos pocos días, sugiere que está coordinada por factores externos. En algunos estudios se ha considerado que la temperatura y la duración del día, puede interferir con el ciclo reproductivo, desencadenando o retrasando la freza. Tal proceso y sincronización para la liberación de los gametos será posible cuando se alcance el umbral óptimo para que tales variables (temperatura y/o longitud del día) actúen como gatillo disparador. Por ejemplo, en *Nereis diversicolor* la freza se retrasa o se suprime a temperaturas por debajo de 10°C (OLIVE, 1981). De igual manera, en *Perinereis nuntia brevicirrus* cuando la temperatura del agua alcanza los 12°C la freza se retrasa (HARDEGE *et al.*, 1991). En muchos Nereididae (e.g. en *Alitta succinea*, HARDEGE *et al.*, 1990; *P. nuntia brevicirrus*, HARDEGE *et al.*, 1991), los

oocitos maduros se pueden conservar por un período de tiempo antes de la freza, lo que indicaría que la maduración y la freza están probablemente estimuladas por señales separadas.

Los estudios en condiciones naturales han demostrado claramente que la danza o fase natatoria y la freza están correlacionadas a menudo con fases particulares del ciclo lunar. Uno de los ejemplos más citado, se refiere al gusano samoano *Palola viridis* (Eunicidae) (CASPER, 1961). Esta especie se reproduce siempre en octubre o noviembre coincidiendo con una fase lunar particular (el tercer cuarto del ciclo lunar). En los años 60, los trabajos pioneros de HAUENSCHILD (1956, 1960) demostraron el control de las fases lunares sobre la etapa natatoria del epítoco de *Platynereis dumerilii*. En poblaciones de esta especie en Nápoles, los picos de freza ocurren con una periodicidad de 30 días; sin embargo, tal periodicidad puede ser modificada experimentalmente, alterando los ciclos fotoperiódicos que simulan noches iluminadas por la luna. En *Nereis diversicolor* los ciclos lunares funcionan también como activador o disparador, así que la freza ocurre en luna llena o nueva (MÜLLER *et al.*, 2005; BARTELS-HARDEGE & ZEECK 1990). Sin embargo, la temperatura puede interfe-

rir con la sincronización lunar, por lo que la actividad natatoria puede ocurrir en diversas horas del ciclo lunar, generalmente cuando la temperatura del agua es más elevada.

### **Comunicación química.**

Si bien se ha señalado la incidencia de los factores ambientales sobre la sincronización en los aspectos reproductivos, éstos no parecen ser los únicos o necesarios para sincronizar la reproducción de los poliquetos. Particularmente en los epítocos de Nereididae, la reproducción requiere de una sincronización tanto espacial como temporal, precisa, que de alguna manera implica el reconocimiento de cada parental por medio de señales químicas (ZEECK *et al.*, 1990). HARDEGE *et al.*, (1997) demostraron que los comportamientos reproductivos tienen componentes múltiples, así en *A. succinea*, estos autores describieron cuatro pasos:

- 1.- Los heteronereidos abandonan sus tubos y nadan cerca de la superficie del agua. Las hembras nadan lentamente, cerca de la superficie, mientras que los machos lo hacen en la superficie. Cada cierto tiempo las hembras se mueven en círculos de menos de un metro de diámetro.

2.- Después de la identificación sexual, los machos modifican sus movimientos natatorios, comenzando a nadar en círculos alrededor de las hembras. Subsecuentemente, comienzan a liberar la esperma en forma de pequeñas cantidades de fluido celómico conteniendo el material sexual.

3.- En respuesta, las hembras nadan a gran velocidad en pequeños círculos, rodeadas por los machos. Transcurridos 10 - 40 segundos, las hembras liberan los óvulos.

4.- Finalmente, los machos nadan rápidamente en pequeños círculos alrededor de la nube de huevos emitiendo grandes cantidades de esperma. Tal comportamiento natatorio limita la dispersión de los productos sexuales pero permite una buena tasa de fertilización. Evidentemente este comportamiento implica el reconocimiento de ciertas señales químicas conocidas, en este caso, como feromona de reconocimiento parental, feromona para la liberación de los óvulos y feromona para la liberación de la esperma.

Boilly-Marer & Lassalle (1978) sugirieron que las feromonas sexuales son captadas por receptores específicos localizados en los cirros parapodiales, esta señal es transmitida induciendo una

actividad eléctrica intensa y prolongada del cerebro, produciendo las contracciones musculares que activan la natación. Este proceso ha sido registrado para varias especies de la familia Nereididae (BOILLY-MARER & LASSALLE 1980).

### **Reconocimiento de las feromonas del compañero.**

La composición química de los fluidos celómicos revela la presencia de numerosos compuestos volátiles (cetonas, alcanos, aldehídos, bencenos, alcoholes, y alquenos), habiéndose aislado más de 60 compuestos del fluido celómico de las hembras de *P. dumerilii* (ZEECK *et al.*, 1991) y 32 compuestos volátiles del de las hembras de *Nereis japonica* (BARTELS-HARDEGE *et al.*, 1996).

La feromona sexual que permite el reconocimiento sexual del congénere y que induce la danza nupcial se identificó como 5-metil-3-heptanona (ZEECK *et al.*, 1988), tanto para *P. dumerilii* como para *Alitta succinea* y *P. nuntia brevicirrus* (HARDEGE *et al.*, 1998), pero en concentraciones diferentes. Sin embargo, HARDEGE *et al.* (1997) y ZEECK *et al.* (1998c) consideran que el disulfuro del cisteína-glutación, es corresponsable en el reconocimiento sexual y la inducción de la danza de los machos antes de la freza; y señalaron, además, que el 3,5-

octadieno-2-uno, incrementa la actividad natatoria de las hembras durante la freza (ZEECK *et al.*, 1991).

### **Feromona para la liberación de los huevos.**

Zeeck *et al.* (1991) señalan que L-Ácido glutámico, inosina y guanosina pueden inducir la liberación de los huevos en *P. dumerilii*, estas mismas sustancias también han sido registradas para *N. virens* (FISCHER & HOEGER 1993). Se cree que en otras especies una combinación de estas y/u otras sustancias, que se incrementan en el líquido celómico durante la maduración, especialmente antes de la freza, son responsables de la liberación de los huevos.

### **Feromona para la liberación de los espermatozoides.**

La identificación de las hormonas relacionadas con la liberación de la esperma ha sido realizada principalmente en algunas especies de Nereididae. Por ejemplo, en el fluido celómico liberado con los huevos, de *P. dumerilii*, se encontraron cantidades importantes de ácido úrico ( $0,6 \times 10^{-6}$  M) responsabilizando a este compuesto de la liberación de la esperma (ZEECK *et al.*, 1998b).

HARDEGE *et al.* (1997) y ZEECK *et al.* (1998c) reconocen a la nereitona como la responsable tanto del reconocimiento sexual como de la liberación de la esperma en *A. succinea*.

El glutatión es una sustancia química presente en muchos invertebrados marinos y que, en las altas concentraciones, produce actividad biológica en machos. La actividad heteroespecífica del fluido celómico de varias especies de nereídidos como *A. succinea* podría ser explicada en parte por la presencia de glutatión (HARDEGE *et al.*, 1997), aunque el líquido celómico de una especie en particular pueda contener un coctel de sustancias bioactivas, como es el caso de los machos de *N. japonica*, en cuyo líquido celómico se han detectado algunas de las feromonas encontradas en las hembras de *P. dumerilii* y *A. succinea* así como en los machos de *N. virens* (HARDEGE *et al.*, 1998).

### **Huevos y larvas**

El tamaño de los huevos puede variar entre de 0,02 y 2 mm de diámetro y muchos poseen forma discoidal (GLASBY *et al.*, 2000; ROUSE & PLEIJEL, 2006). De los huevos emergen larvas pelágicas planctotróficas que se alimentan principalmente de fitoplancton, que reciben el nombre de *trocófora* (Fig. 3) y se caracterizan por poseer cinturas de

cilios, y de acuerdo a la posición de éstas se pueden dividir en tres formas *cefalotrocas* (con bandas ciliadas en la región anterior), *mesotrocas* (con bandas ciliadas en la región media) y *politrocas* que presentan varias cinturas de cilios. Otras variantes son descritas por ROUSE (2006).

La duración de las larvas trocóforas varía en un amplio intervalo de tiempo, que puede durar hasta varios meses, aunque lo más generalizado es que la colonización del sustrato ocurra cuando la larva tiene una edad comprendida entre 10 y 20 días en el plancton. En numerosas especies se desarrollan larvas lecitotróficas, con abundante vitelo, que no dependen del plancton para alimentarse. En algunas especies se ha descrito el fenómeno de Poecilogonia que consiste en el desarrollo de larvas pelágicas o el desarrollo directo y cuya implicación estaría supeditada a las condiciones ambientales presentes. Tal proceso ha sido descrito para *Spio decoratus* BOBRETZKY, 1890, *Pigospio elegans* CLAPARÈDE, 1863 y algunas especies de capitélidos (MORGAN *et al.*, 1999).

Durante el crecimiento larval se desarrollan ciertas estructuras (parapodios, antenas, cirros, branquias, etc.) y aparecen las setas larvales, las cuales son remplazadas posteriormente por setas de adulto. Un tipo de larva, carac-

terístico de las familias Amphinomidae y Euphrosinidae, denominada *rostraria*, de larga duración en el plancton, se caracteriza por poseer cuatro segmentos corporales, un prostomio cónico alargado, tres pares de ojos, un par de palpos, el primer setígero con setas larvales largas, y pigidio.

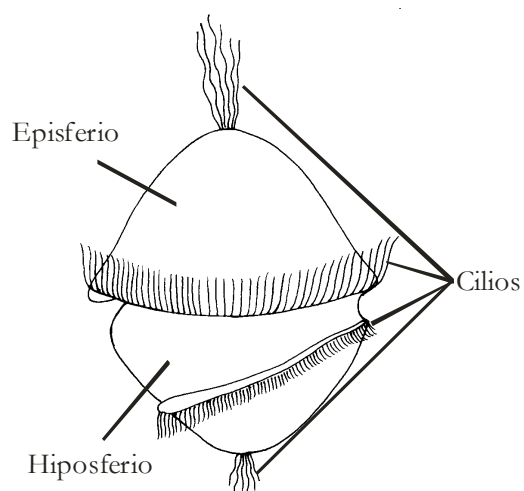


Figura 3.- Larva trocófora.

Además de la planctofagia y de la lecitotrofia de las larvas pelágicas, existen otros tipos de alimentación, como la adelfofagia, descrita para algunas especies de espiónidos, aunque se cree que probablemente ocurre en la mitad de las especies de esta familia (BLAKE & KUDENOV, 1981). Por ejemplo, en *Parascolelepis yamaguchi*, que pone huevos encapsulados, una o varias larvas se alimentan de huevos no fertilizados puestos en la misma cápsula (BLAKE & ARNOSFKY, 1999).

## Reproducción asexual

Aunque es el modo más generalizado, no todos los poliquetos se reproducen por fertilización de los huevos, sino que poseen una amplia gama de estrategias para perpetuar la especie sin intervención de gametos o células sexuales, es decir, mediante la reproducción asexual. La más simple es la autotomía seguida de la regeneración, conocida como esquizogamia, en la cual el animal se fragmenta en dos porciones, cada una de las cuales regenerará la región faltante; incluso puede darse el caso de que un fragmento corporal de la región media puede regenerar las porciones anterior y posterior.

Un caso especial se presenta en *Dodecaceria caulleryi*, en la cual una región del cuerpo se desprende (Fig. 4b) y los segmentos que la conforman se separan unos de otros (Fig. 4c). Cada segmento o metámera independiente (esquizometámera), produce una cabeza hacia uno de sus lados y un pigidio hacia el otro (Fig. 4d). Progresivamente, se van generando segmentos corporales (figs. 4e, f, g) entre la esquizometámera y cada uno de los extremos formados (cabeza y pigidio). Cuando cada uno de estos dos conjuntos (anterior y posterior) de nuevos

segmentos ha alcanzado cierto desarrollo, se desprenden de la esquizometámera (Fig. 4h), y producirán, según sea el caso, la cabeza o pigidio faltante de dos nuevos individuos (Fig. 4i) (FAUVEL, 1959; PETERSEN, 1999).

La estolonización es un modo de reproducción asexual común en la familia Syllidae. Puede ser lineal, esto es, varios segmentos corporales se transforman en prostomio y producen hacia la parte posterior el pigidio y segmentos intermedios o metastomiales (Fig. 5a). También se presenta la estolonización lateral, en la cual algunos segmentos del cuerpo se transforman en prostomio y producen el pigidio y los segmentos metastomiales en sentido perpendicular al progenitor.

Otra modalidad consiste en que varios segmentos corporales, generalmente los situados inmediatamente anteriores al extremo posterior o pigidio, se transforman en cabezas y producen progresivamente los segmentos del resto del cuerpo, con lo cual el individuo presenta un racimo de pequeños estolones en la región posterior que se separarán una vez alcanzados cierto desarrollo (Fig. 5b).

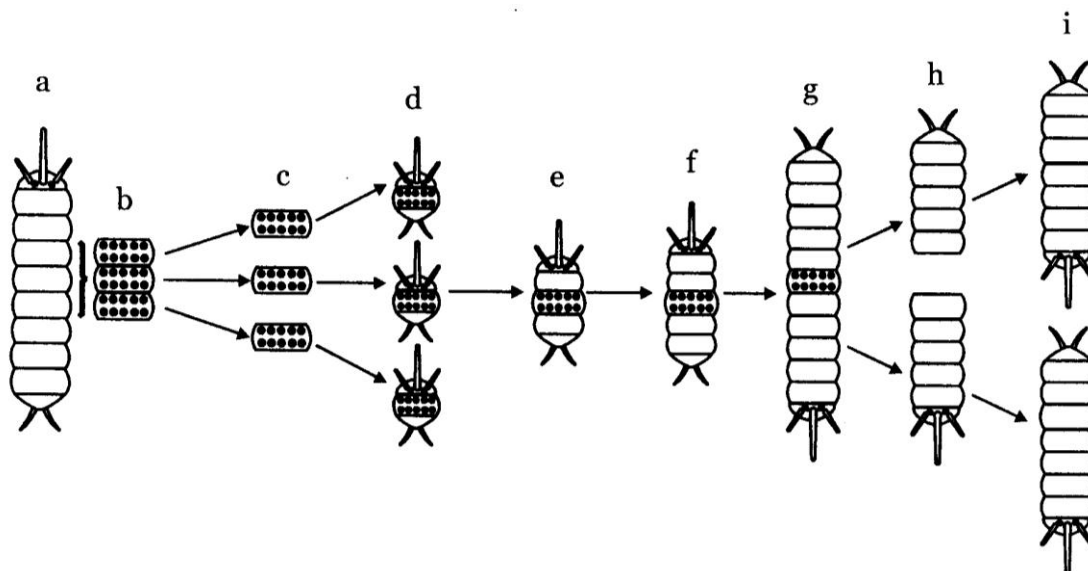


Figura 4.- Esquema que representa la reproducción asexual, por formación de esquizometámeras.

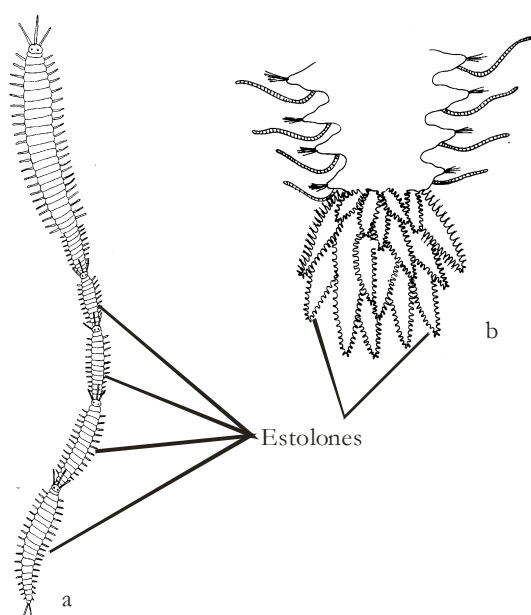


Figura 5.- Reproducción asexual por formación de estolones. a) estolonización lineal, b) estolonización en racimo.

FAUCHALD (1983) reconoce nueve eventos en lo que denomina diagrama de

vida (término que carece de algunas de las problemáticas implicaciones que poseen ciclo e historia) de los poliquetos, que comprende la puesta y fertilización de los huevos, desarrollo pre-larval, estadio larval, metamorfosis, colonización del substrato, fase de crecimiento, maduración de los gametos, reproducción hasta la senescencia y muerte. Este autor, de acuerdo con el número de periodos reproductivos por año, tamaño de los huevos y tipo de larvas, divide el diagrama de vida de los poliquetos en tres patrones, el primero, que incluye especies anuales, caracterizado por amplios esfuerzos reproductivos, huevos pequeños y larvas planctotróficas; el segundo, exhibido por especies con esfuerzos reproductivos bajos, huevos de tamaño mediano a grande y larvas de desarrollo no planctotrófico, y el tercer tipo, que

incluye especies multianuales, muestra elevado esfuerzo reproductivo, huevos medianos y larvas no planctotróficas.

Tabla 2. Diferentes tipos de reproducción sexual, de acuerdo al desarrollo larval (Wilson, 1991).

Abreviatura	Descripción
FS-PLK	Fertilización libre con larvas planctotróficas
FS-LEC	Fertilización libre con larvas lecitotróficas
FS-DIR	Fertilización libre con desarrollo completamente béntico
BR-EXT-PLK	Incubación sobre el cuerpo, con liberación de larvas planctotróficas
BR-EXT-LEC	Incubación sobre el cuerpo, con liberación de larvas lecitototróficas
BR-EXT-DIR	Incubación sobre el cuerpo, con desarrollo directo
BR-INT-PLK	Incubación en el interior el cuerpo con liberación de larvas planctotróficas
BR-INT-LEC	Incubación en el interior el cuerpo con liberación de larvas lecitototróficas
BR-INT-DIR	Incubación en el interior el cuerpo con desarrollo directo
BR-TUBE-PLK	Incubación en el interior del tubo con liberación de larvas planctotróficas
BR-TUBE-LEC	Incubación en el interior del tubo con liberación de larvas lecitototróficas
BR-TUBE-DIR	Incubación en el interior el cuerpo con desarrollo directo
BR-CAP-PLK	Incubación de embriones encapsulados en el interior del tubo con liberación de larvas planctotróficas
BR-CAP-LEC	Incubación de embriones encapsulados en el interior del tubo con liberación de larvas lecitototróficas
BR-CAP-DIR	Incubación de embriones encapsulados en el interior del tubo con desarrollo directo
GEL-PLK	Encapsulación de embriones en masas gelatinosas con liberación de larvas planctotróficas
GEL-LEC	Encapsulación de embriones en masas gelatinosas con liberación de larvas lecitototróficas
GEL-DIR	Encapsulación de embriones en masas gelatinosas con desarrollo directo

WILSON (1991), en atención a la liberación de los huevos, o a la protección de los mismos (libres, incubados de varias maneras o encapsulados) y al tipo de desarrollo larval, diferencia hasta 18 modos diferentes de reproducción sexual de los poliquetos (Tabla 2).

## ALIMENTACIÓN

Los poliquetos exhiben una amplia gama de hábitos alimenticios. En líneas generales, aquellas formas que poseen aparato mandibular y tienen la capacidad para un desplazamiento rápido, características que facilitan la captura de otros organismos, son de hábitos carnívoros, aunque algunas especies mandibuladas tienen otros hábitos (omnívoros, herbívoros o carroñeros).

Los detritívoros son generalmente de movimientos más lentos y carecen de piezas bucales. En éstos la obtención del alimento puede ser selectiva, para lo cual utilizan estructuras quimiorreceptoras, denominadas palpos, con las cuales atrapan pequeños organismos del sedimento y los dirigen a la boca. Los detritívoros no selectivos ingieren directamente el sedimento, aprovechándose de las partículas alimenticias (invertebrados, microalgas y detritus). Estos organismos poseen notable importancia por el saneamiento de playas, al reducir de forma considerable la materia orgánica



presente entre las partículas del sedimento o adheridas a ellas.

Los filtradores o suspensívoros son poliquetos sedentarios, que presentan palpos o radiolas para la captura de las partículas alimenticias de la columna de agua. Algunas especies de filtradores exhiben mecanismos complejos de filtración, por ejemplo en el terebélido *Lanice conchilega*, el extremo anterior del tubo presenta una serie de ramificaciones delgadas cuyo extremo distal está abierto, la especie extiende sus tentáculos por estas aberturas y entreteje una red mucosa entre las ramas, de esta manera atrapan las partículas alimenticias cuando las corrientes de agua pasan a través de ella; cada cierto tiempo el poliqueto recoge esta red cargada con alimento y vuelve a tejer una nueva.

Los quetoptéridos son considerados filtradores para lo cual, al igual que *L. conchilega*, emplean un sistema de producción de mucus para atrapar el alimento. Los miembros de esta familia tienen el cuerpo diferenciado en tres regiones siendo la región *B* o media la encargada de realizar el proceso de alimentación. El mecanismo ha sido descrito para algunas especies de *Chaetopterus*, en las cuales la región *B* está constituida por cinco segmentos. En el primero *B1*, el notopodio es extremadamente alargado (aliforme) con setas

internas implicadas en el sistema de producción de mucus para la alimentación. El *B2*, está fusionado y tiene forma de copa. En los segmentos *B3-B5*, los notopodios, tanto derecho como izquierdo de cada segmento, están fusionados formando tres grandes aspas o paletas que se encargan de bombear agua a través del tubo. El agua es bombeada dentro del tubo, en forma de U, por las aspas de la región *B*, los notopodios aliformes secretan mucus que forman unas especies de bolsas en las paredes del tubo que son capaces de filtrar partículas de 0,5 micras.

Periódicamente, el mucus es recolectado y trasladado por el surco dorsal hasta la boca. Se ha sugerido que especies de *Spiochaetopterus* además pueden ser alimentadores de depósito selectivo, usando para ello sus largos palpos acanalados.

FAUCHALD y JUMARS (1979) agrupan a los poliquetos en 24 grupos tróficos funcionales, basándose en el tipo de alimentación, modo de locomoción y estructuras utilizadas en la captura del alimento. Entre los tipos de alimentación distingue a los alimentadores de depósitos subsuperficiales (a los que designa con la letra *B*), alimentadores de depósitos superficiales (*S*), filtradores (*F*), herbívoros (*H*) y carnívoros, incluidos los carroñeros (*C*). Con relación a la motilidad, diferencia

tres tipos: discretamente móviles (D), móviles (M) y sésiles (S); y de acuerdo con las estructuras utilizadas para la captura u obtención de los alimentos, los divide en mandibulados (J, del inglés «jaws»), bombeadores (P, de «pumpers»), tentaculados (T), y aquellos que utilizan otras estructuras, principalmente faringes globulosas o en forma de saco (X).

Según esta clasificación, por ejemplo, en la familia Nereididae existen 5 grupos tróficos funcionales: HMJ, CMJ, CDJ, FDP y SDJ; es decir, al grupo HMJ corresponden las especies herbívoras, mótilies, que toman el alimento con las mandíbulas; el grupo CMJ está constituido por aquellas que son carnívoras, mótilies y mandibuladas; el grupo CDJ, se diferencia del anterior por poseer menos motilidad; las especies filtradoras, discretamente mótilies que se alimentan por bombeo, conforman el grupo FDP; por último, al grupo SDJ pertenecen los que se alimentan de depósitos de superficie, son discretamente mótilies y utilizan las mandíbulas para obtener el alimento.

En ese trabajo, dichos autores presentan una lista donde informan sobre los grupos funcionales de alimentación de 78 familias, los carnívoros están representados en 35 de esas familias, los alimentadores de depósitos superficiales

en 28 y posiblemente en una más, los alimentadores de depósitos subsuperficiales en 21 y quizás en 2 más, los filtradores en 10 y tal vez en otras 9, y los herbívoros en 8 y posiblemente en 5 más.

Un caso excepcional lo constituye el poliqueto intersticial *Parenterodrilus taenioides* (Protodrilidae), que habita entre el intersticio de arena coralina de la isla Moorea (Polinesia Francesa); esta especie se caracteriza por la ausencia de boca y de bacterias simbiotes, presencia de tracto digestivo vestigial no funcional, cutícula epidermal cubierta por microvellosidades y vesículas endocitóticas subepidermales, considerándose en este caso la alimentación por difusión transepidermal (JOUIN-TOULMOND & PURSCHKE, 2004).

### **RELACIONES INTER E INTRA-ESPECÍFICAS**

Son numerosas las interacciones en las que intervienen los poliquetos, hasta ahora se han registrado 294 especies de poliquetos, pertenecientes a 28 familias, que están involucradas en poco más de 700 relaciones comensales con diversos taxones, y 81 especies, en 13 familias, que han sido registradas como parásitas.

Por otro lado, aunque en menor cantidad, algunas especies de poliquetos son afectadas negativamente por relaciones

de cleptoparasitismo, referida a algunas especies de sabélidos y serpúlidos, por amensalismo referida a algunas especies de serpúlidos del género *Hydroides*, y aparentemente un ejemplo de neutralismo entre el copépodo *Pseudanthessius tortuosus* y el anfinómido *Hermodice carunculata*. (YÁNEZ-RIVERA & SUARÉZ MORALES, 2008).

### I.- Comensalismo

El comensalismo es definido como una relación entre especies diferentes, en la cual una de las especies es beneficiada (comensal) mientras que la otra no es afectada en ningún sentido (hospedero), Aún cuando este tipo de relación cuenta con el mayor número de especies de poliquetos involucradas (292), apenas representa el 1,8% de las 16.000 especies conocidas y el 31% de las familias. En este caso, la familia Polynoidae cuenta con el mayor número de especies comensales (55%), este elevado número ha sido referido por FAUCHALD & JUMARS (1979) como un modo de vida normal.

Sobre el particular se ha señalado que tanto el número de especies de poliquetos como de relaciones que involucran a éstos puede incrementarse en el futuro, con la incorporación de nuevos datos sobre la biología de algunas especies o bien por la definición de

algunas interacciones que más que comensalismo podrían tratarse de ejemplos de mutualismo o parasitismo, tal y como lo señalan BRITAYEV *et al.* (2003) al describir la interacción entre el polinoideo *Branchipolynoe* aff. *seepensis* con especies de bivalvos hidrotermales del género *Bathymmodiolus* (Mytilidae), quienes dejan planteada la interrogante entre comensalismo y parasitismo; o en aquellas que, a pesar de ser consideradas como relaciones de parasitismo, no ha sido demostrado el daño que el “parásito” causa sobre el “hospedero”.

Como se indicó anteriormente, los poliquetos escamosos de la familia Polynoidae (entre los que se cuentan especies pertenecientes a los géneros *Harmothoe*, *Arctonoe* y *Asterophyllia*, entre otros), constituyen el grupo mejor representado, considerando que el 23% de las especies de esta familia son comensales. Otras familias de poliquetos que cuentan con registros de especies comensales son Syllidae, Hesionidae, Spionidae, Serpulidae, Iphitimidae, Histriobdellidae, Nautiliniellidae y Antonbrünidae.

El número de hospederos involucrados supera las 560 especies, entre las que se encuentran equinodermos (36%), cnidarios (20%), poliquetos (17%), crustáceos (13%), moluscos

(7%), esponjas (6%), mientras que el resto involucra nemátodos, nemertinos, equiúridos, sipuncúlidos, briozoarios, foraminíferos y balanoglósidos, entre otros (MARTIN & BRITAYEV, 1998).

Más de la mitad de los poliquetos comensales (59%) tienen hospederos específicos (1-3), tal es el caso del histriobdélido *Histriobdella homari* van Beneden, 1858 que habita en la cámara branquial de las especies de langosta *Homarus vulgaris* y *H. americanus* (BRATTEY & CAMPBELL, 1985; ENGEL *et al.*, 1986), o del sílido *Haplosyllis chamaleon* LAUBIER, 1960, comensal del gorgonáceo *Paramuricea clavata* (RISSO, 1826) (MARTIN *et al.*, 2002).

Otras especies comensales presentan una amplia variedad de hospederos, así por ejemplo el eunícido *Iphitime cuenoti* FAUVEL, 1914, habita en la cámara branquial de 11 especies de cangrejos (COMELY & ANSELL, 1989; PAIVA & NONATO, 1991); el polinoideo *Paradyte crinoidicola* está asociado a 20 especies de crinoideos (MARTIN & BRITAYEV, 1998), *Gastrolepidia clavigera* a 13 especies de holotúridos tropicales (BRITAYEV & ZAMISHLIAK, 1996; BRITAYEV & LASKIN, 2002) y *Arctonoe vittata*, del Pacífico norte, está asociada a 30 especies de diferentes táxones (nidarios, gasterópodos, poliplacóforos, poliquetos, asteroideos, holoturoideos y

equinoideos). Sin embargo, para MARTIN & BRITAYEV (1998) indican que, este último ejemplo así como aquellos que señalan un número elevado de especies hospederas, debe ser tomado con cierta cautela, en función de la existencia de especies sibilinas o en casos extremos que han sido mal identificadas. Al respecto, recientemente, BYRN (2005) refiere una mayor preferencia de *A. vittata* por dos especies de moluscos (*Cryptochiton spelleri* y *Diodora aspera*) y una de asteroideo (*Dermasterias imbricata*). PETTIBONE (1993b) examinó el material identificado como *Harmothoe lunulata* (DELLE CHIAJE, 1841), referido a una especie comensal de un número importante de hospederos, y diferenció 15 especies pertenecientes a cuatro géneros con la consiguiente reducción del número de hospederos de 1 a 3 por especie de comensal.

Desde el punto de vista intraespecífico algunos juveniles han sido registrados como comensales de los adultos de la misma especie de poliqueto, NÚÑEZ *et al.* (1991) describieron este tipo de relación entre juveniles y adultos del anfinómido *Hipponoe gaudichaudi* (Fig. 6). Los polinoideos *A. vittata*, *A. pulchra*, *Halosydna brevisetosa* y el nereídido *Nereis fucata*, han sido registrados como sociables durante la fase juvenil, compar-

tiendo el mismo hospedero, pero de adultos son muy territoriales, mostrando una gran agresividad cuando individuos de la misma especie invaden su territorio, generando enfrentamientos que terminan con la muerte o expulsión de uno de los antagonistas, que en este último caso deberá buscar su propio hospedero. Este comportamiento territorialista podría estar extendido entre la mayoría de los poliquetos simbioses. FREEMAN *et al.* (1998) registraron sólo un individuo adulto del polinoideo *Acholoë squamosa* asociado al asteroideo *Astropecten irregularis*, y sólo en un hospedero encontraron tres juveniles del poliqueto, por lo que consideran que deben existir factores intraespecíficos que controlan la distribución de *Acholoë*. En los casos referidos a especies comensales solitarias, que implicaría una limitación en el aspecto reproductivo, el éxito en la reproducción estaría garantizado por la alta densidad de las especies hospederas, la sincronización entre la etapa reproductiva de los comensales con la de los hospederos y la sincronía en la liberación de los gametos por parte de los comensales (MARTIN & BRITAYEV, 1998). Otro caso de territorialismo ha sido indicado por HUMANN (1992) para una especie de *Vermiliopsis* (Serpulidae) del Caribe. Esta especie genera una corriente, por movimiento radiolar, para evitar el asen-

tamiento de larvas, tanto de su propia especie como de otras, en la superficie cercana al adulto.

Sin embargo, algunas especies comensales comparten sus hospederos, *Amblosyllis cincinata* (Syllidae), *Antonbruunia viridis* (Pilargidae), *Bathynoe cascadiensis*, *Harmothoe hyalonemae* y *Gastrolepidia clavigera* (Polynoidae), *Spirobranchus giganteus* y *Circeis paguri* (Serpulidae) y algunos polidóridos (Spionidae) (MARTIN *et al.*, 1992; BRITAYEV & ZAMISHLIAK, 1996). Sobre el particular ANKER, *et al.* (2005) registraron 14 especies de poliquetos, principalmente polinoidos, como comensales de equiúridos.

Un caso interesante lo constituye *Histriobdella homari* (Histriobdellidae), que vive asociada a la cámara branquial de langostas. Esta especie posee fecundación interna, la hembra coloca sus huevos entre la masa ovígera del hospedero y de éstos emergen juveniles sin fase planctónica, pudiendo así cohabitar en el mismo hospedero de sus padres, habiéndose encontrado más de 600 poliquetos por langosta (BRATTEY & CAMPBELL, 1985).

El ciclo vital de muchos poliquetos comensales es independiente del de los hospederos, que por lo general tienden a vivir más tiempo que el comensal, y en

algunos casos una misma población de hospederos puede tener más de una generación.

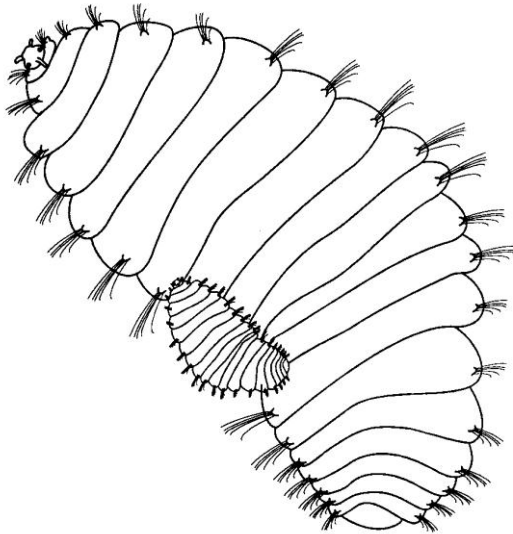


Figura 6.-. Ejemplar adulto del anfinómido *Hipponoe gaudichaudi* con un juvenil, de la misma especie, adherido (redibujado de NUÑEZ *et al.*, 1991).

Por otro lado, se ha encontrado una correlación positiva entre el tamaño del hospedero y el número de comensales, mientras mayor talla tenga el hospedero mayor será la prevalencia del comensal. Esta correlación ha sido señalada para los comensales *Circeis paguri* (Serpulidae) que se encuentran asociados a *Eupagurus berhardus* pero al que no colonizan si estos últimos son juveniles, *Branchiosyllis exilis* (Syllidae) y *Arctonoe vittata* y *Harmothoe commensalis* (Polynoidae), que se asocian sólo a individuos adultos de *Ophiocoma echinata* (Ophiuroidea)

(Fig. 7), *Asterias rathbunae* (Asteroidea) y *Gari solida* (Bivalvia), respectivamente. Algunos autores señalan que este comportamiento estaría relacionado con una mayor disponibilidad de superficie a colonizar y mayor disponibilidad de alimento, lo que reduce la competencia para ambos aspectos.

En otros casos se ha referido una especie de comensalismo que involucra discriminación de tipo sexual, pero por otras razones, ésta se establece entre *Capitella capitata* (Capitellidae) con *Pinnixia littoralis* (Crustacea: Pinnotheridae), en la cual el poliqueto se asocia sólo a la hembra del decápodo, obedeciendo a que la hembra es menos activa que el macho y ello permite la acumulación de detritus tanto en el caparazón como entre las articulaciones de las extremidades y que le servirá al comensal de alimento (CLARK, 1956).

Los poliquetos han debido en muchos casos desarrollar mecanismos de adaptación para el modo de vida simbiote, entre ellos se cuentan:

a.- La coloración críptica.

Ésta les permite pasar desapercibidos en el hospedero y es uno de los aspectos más referidos en la literatura. Las especies *Gyptis ophiocoma* (Hesioni-

dae), *Branchiosyllis exilis* (Syllidae) y *Malmgreniella variegata* (Polynoidae) viven asociados a los ofiuroides *Ophiocoma scolopendrina*, *O. echinata* y *Ophionereis reticulata* (Fig. 8), respectivamente; estos poliquetos se localizan generalmente entre los ambulacros de los ofiuros antes señalados, y su patrón de coloración coincide completamente con el de éstos, haciéndolos casi imperceptibles.

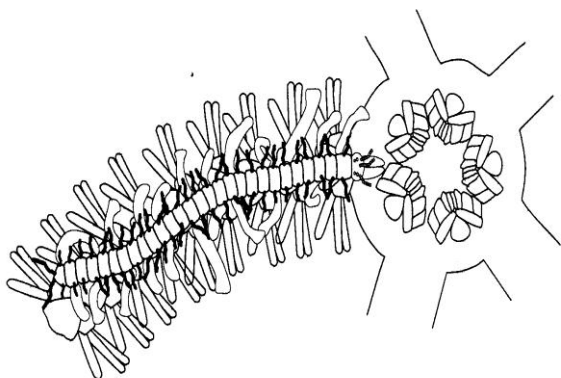


Figura 7.- *Branchiosyllis exilis* (Syllidae) sobre un brazo de *Ophiocoma echinata* (Ophiuroidea) (Redibujado de HENDLER & MEYER, 1982).

Algunas especies comensales han logrado especializarse en este aspecto, pudiendo asociarse con más de un hospedero modificando su patrón de coloración de acuerdo al del hospedero de turno. Tal es el caso de los polinoidos *Gastrolepidia clavigera* y *Asterophilia culcitaea*, el primero tiene la capacidad de tornarse negra cuando está asociado al holoturoideo *Stichopus chloronotus*,

amarilla o marrón cuando el hospedero es *Thelenotas ananas* y verdosa grisácea cuando se encuentran en *Stichopus variegata* (BRITAYEV & ZAMISHLIAK, 1996); mientras que el segundo, que se asocia a asteroideos, adquiere una coloración azul verdosa cuando se asocia *Linkia laevigata* y roja cuando lo está a *Culcita novaeguineae* (BRITAYEV & FAUCHALD, 2005).

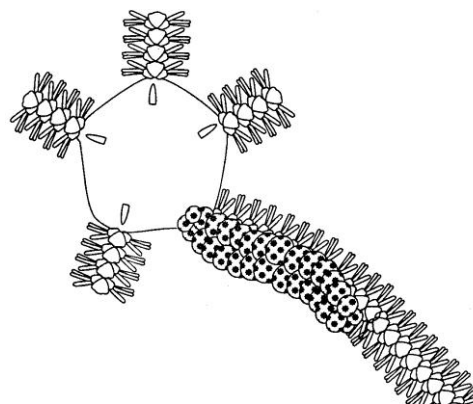


Figura 8.- *Malmgreniella variegata* sobre un brazo de *Ophionereis reticulata* (Redibujado de MARTIN & BRITAYEV, 1998).

#### b.- Modificaciones morfológicas.

Entre éstas destaca la modificación de las setas. En los sílidos del género *Branchiosyllis* el artejo de la seta compuesta tiene forma de garfio para asirse al hospedero (Fig. 9a); *Gastrolepidia clavigera* presenta lóbulos ventrales muy desarrollados que actúan a manera de chupón; los histriobdélidos (Fig. 9B), además de glándulas adhesivas, poseen dos penes y un sistema de ganchos o

pinzas laterales que le permiten al macho mantenerse unido a la hembra durante la cópula; el polinoide *Bathynoe cascadiensis* posee grandes macrotubérculos elitrígeros que asemejan a las espinas del asteroideo y le permiten pasar desapercibido (RUFF, 1991).

c.- Coordinación de movimientos comensal-hospedero.

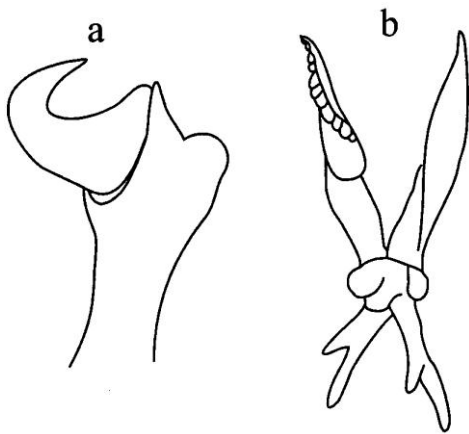


Figura 9.- a) Falcígera de *Branchiosyllis*; b) mandíbulas especializadas de *Ichthyotomus*.

d.- Reconocimiento del hospedero. Las especies comensales tienen la capacidad de localizar e identificar a sus hospederos, gracias a la presencia de quimio- y mecano-receptores. *Arctonoe vittata* y *Acholoë astericola* (Polynoidae) pueden identificar a su hospedero gracias a las sustancias químicas que éste genera, aunque se encuentre a varios metros de distancia. En muchos casos los poliquetos comensales son capaces de discriminar entre especies

que, aunque sean de la misma familia, no sean el hospedero real.

## II.- Mutualismo

Entre las relaciones mutualistas que involucran especies de poliquetos una de las más interesantes la constituye la establecida entre el nereídido *Nereis fucata* con diversas especies de cangrejos pagúridos. En ésta, el poliqueto puede tomar directamente el alimento de los maxilípedos del crustáceo, con lo que elimina todo resto de comida, se cree que el hospedero reconoce al “limpiador” mediante señales químicas que éste produce, si no fuese así el simbiote sería devorado inmediatamente (GILPIN-BROWN, 1959; CONOVER, 1975; FAUCHALD & JUMARS, 1979; CRAM & EVANS, 1980). En este caso, ambas especies son beneficiadas, el simbiote que obtiene el alimento y el hospedero que obtiene limpieza. Otro ejemplo es la relación entre *Arctonoe vittata*, ya señalado como comensal de varias especies de equinodermos en la sección anterior, y el asteroideo *Demasterias imbricata*, en la cual el poliqueto se alimenta de los restos de detritus y mucus que se acumulan en la superficie del asteroideo (PALMER, 1968; MARTIN & BRITAYEV, 1998; BYRN, 2005).

## III.- Parasitismo

Margalef (1980) señaló que los organismos parásitos están adaptados



especialmente para hacer más fácil su especializada forma de vida, agregando que las relaciones estrictamente parasitarias implican algún grado de co-evolución. De hecho, la población infestada es capaz de mantener el equilibrio bajo condiciones normales, sin estrés.

Entre las relaciones de parasitismo que involucran a poliquetos, se incluyen especies ectoparásitas (hematófagos, dermatófagos y secretófagos) que han desarrollado estructuras que les permiten adherirse externamente al hospedero, y especies endoparásitas, que habitan en el tejido o en la cavidad del hospedero, siendo esta última más estricta que la primera.

Se reconocen 253 relaciones parasitarias que involucran a 81 especies de poliquetos pertenecientes a 13 familias, lo que escasamente representa el 0,5% y el 15%, respectivamente, de la Clase. Estas relaciones afectan principalmente a invertebrados marinos. La familia Spionidae es la mejor representada con 38% del total, en su mayoría referida a especies horadoras, y los miembros de esta familia se encuentran involucrados en el 52% del total de las relaciones parasíticas hasta ahora descritas para miembros de la Clase. El segundo lugar lo ocupan los miembros de la familia Oeononidae con el 24% (19 spp.), todas

endoparásitas, siendo sus hospederos generalmente muy específicos, principalmente poliquetos (89,5%). En orden de importancia se encuentran los sílidos, que parasitan principalmente esponjas y finalmente las familias Calamizidae, con dos especies, e Ichtyotomidae con una especie, ambas familias muy especializadas.

Entre los grupos más afectados por poliquetos parásitos se encuentran los gasterópodos (29%) y los bivalvos (23%) y que representan el 28 y el 31% del total de las relaciones parasitarias descritas. En su mayoría estos son infectados por caobángidos y espiónidos. Otros grupos corresponden a poríferos y poliquetos, ambos con 16%, el resto corresponde a ofiúridos, peces y equiúridos.

Al igual que en las especies comensales, algunas son muy específicas parasitando 1 ó 2 especies, mientras que otras, como los sílidos *Haplosyllis spongicola* o *Branchiosyllis oculata* infestan a un número importante de especies de esponjas (21 spp.), en Venezuela *H. spongicola* ha sido registrada infestando 6 especies de esponjas (LÓPEZ 1999). De igual manera es posible que una sola especie de esponja se vea infestada por más de tres especies de parásitos, pero aunque la densidad de éstos pueda ser

elevada parece no afectar al hospedero (MARTIN & BRITAYEV, 1998).

Las especies endoparásitas tales como *Dorvillea socialis* (Dorvilleidae), *Haplosyllis spongicola*, *Branchiosyllis exilis* y *Autolytus penetrans* (Syllidae) han sido registradas en el tejido vivo de las especies. Así, *Haematocleptes terebellides* (Oeononidae) se localiza en el seno sanguíneo perintestinal de los tricobránquidos del género *Terebellides*; o en la cavidad celómica del hospedero como *Ophryotroca puerilis* (Dorvilleidae) y *Oligoghnatus bonelliae* y *Labrorostratus parasiticus* (Oeononidae) (Fig. 10); o en el sistema acuífero de las esponjas (*Haplosyllis spongicola*, Syllidae).

Los efectos de tales infestaciones son variadas, cuando el sílido *Proceraea penetrans* perfora la superficie corporal del hidrocoral *Allopora californica* causa una hiperplasia celular, y éste, en respuesta, recubre el área perforada con material calcáreo, formando una ampolla (WRIGHT & WOODWICK, 1977; NYGREN 2004); *Haplosyllis spongicola* suele alojarse en los canales más pequeños del sistema acuífero de esponjas, produciendo malformaciones o una disminución de la tasa de crecimiento, como ocurre en la especie *Verongula reisiwigi* (REISWIG, 1973).

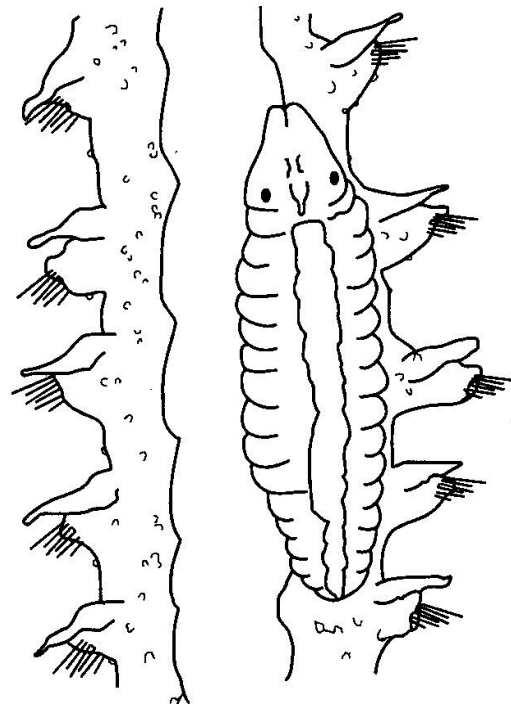


Figura 10.- *Labrorostratus parasiticus* infestando a *Sphaerosyllis pirifera* (Redibujado de WU et al., 1982).

En las especies de poliquetos endoparásitos el patrón setal se encuentra modificado completamente; algunas especies apenas presentan setas (*Drilonereis benedicti* y *Haematocleptes*), mientras que en otras están ausentes, como ocurre en *Drilognathus capensis*. El aparato mandibular también se ha modificado, en los oenónidos *Pholadiphila turnerae* y *Drilonereis*, las mandíbulas están muy reducidas o ausentes, mientras que el número de maxilas se reduce considerablemente en comparación con sus congéneres de vida libre. Estos parásitos se alimentan del fluido

celómico o corporal, como lo hacen *Myriani-da pinnigera* (Syllidae), *Labrorostratus parasiticus* (Oeonidae), *Asetocalamyzas laoncola* (Calamizidae) e *Ichthyotomus sanguinarius* (Ichthyotomidae) entre otros.

Otras especies de endoparásitos se alimentan de los productos sexuales de sus hospederos, como son los casos de *Arabella endonata* (Oeonidae), que ingiere los oocitos de *Diopatra ornata* (Onuphidae), y *Capitomastus lividus* o *Capitella ovincola* (Capitellidae) que habitan en la masa ovígera de cefalópodos del género *Loligo*, de la cual se alimentan.

En las especies hematófagas, las faringes están modificadas tomando la forma de largos estiletos que penetran la piel del hospedero hasta alcanzar algún vaso sanguíneo del cual obtendrán el fluido del cual se alimentarán. El más sorprendente y especializado lo posee *Ichthyotomus sanguinarius*, ésta posee glándulas especiales en los cirros ventrales que le permiten mantenerse unidas al hospedero, la faringe está constituida por finas mandíbulas a manera de tijeras que permiten cortar la piel y el estilete faríngeo penetra y a la vez libera una substancia anticoagulante que le permite succionar el fluido sanguíneo.

MARTIN *et al.* (2007) refiere una relación de ectoparasitismo entre una especie de *Haplosyllides* (Syllidae) que vive adherido al pleópodo de las hembras del camarón *Platycaris latirostris* HOLTHUIS, 1952, que a su vez es simbiote del coral escleractíneo *Galaxea astreata* (LAMARCK, 1816), en la costas Vietnamitas al sur del mar de China. Señalan que ésta es considerada la primera relación de este tipo que se establece entre un poli-queto y un camarón, y más aún, entre un sílido y un crustáceo. ØRESLAND & PLEIJEL (1991), registraron una especie de Thyphoscolecidae, posiblemente perteneciente al género *Thyphoscolex*, como ectoparásito del quetognato *Eukrohnia hamata* en el Estrecho de Gargalache, Península Antártica (Fig. 11). Estos autores sugirieron que posiblemente el parásito se alimenta del fluido celómico y que el daño ocasionado al hospedero conduce a la eventual pérdida de la cabeza, aunque señalaron también que sólo entre el 0,5 y 1,6% de los quetognatos estaban infestados o habían perdido la cabeza.

Una consideración especial acerca de este tipo de relaciones tiene por protagonista principal a los poli-quetos perforadores u horadores, pertenecientes a las familias Spionidae, Cirratulidae y Sabellidae.

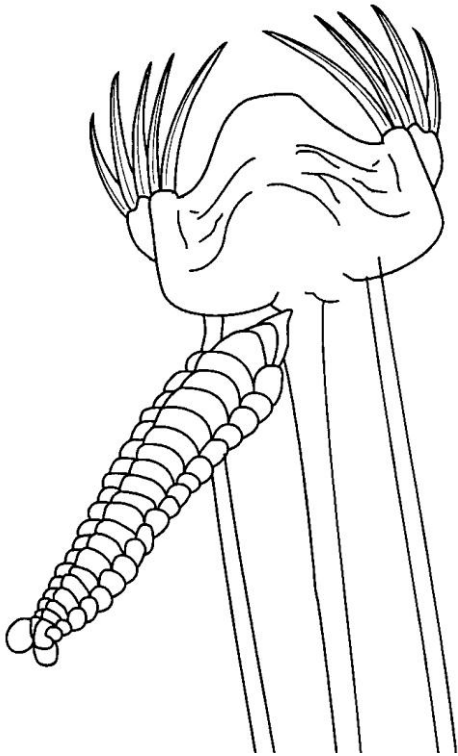


Figura 11.- Thyphoscolecidae, poliqueto ectoparásito de *Eukrohnia hamata* (Modificado de ØRESLAND & PLEIJEL, 1991).

Se reconocen 48 especies de éstos entre los que destacan los pertenecientes a los géneros *Polydora*, *Dipolydora*, *Boccardia*, *Carraziella* (Spionidae), *Dodecaceria* (Cirratulidae), y *Pseudopotamilla*, *Notaulax* y *Terebrasabella* (Sabellidae). Los estudios sobre este tipo particular de relación, se han incrementado considerablemente en los últimos años debido al impacto negativo que produce sobre aquellas especies de moluscos de interés comercial.

Los mecanismos empleados para horadar el substrato calcáreo han sido dilucidados parcialmente, hasta ahora se sabe que este proceso implica dos mecanismos. En el caso de los polidóridos (Spionidae), estos poliquetos excavan galerías en las conchas de bivalvos, corales, algas coralinas y cirrípedos (SATO-OKOSHI, 1999). *Polydora websteri* Hartman 1943 es una de las especies horadoras de conchas más comunes. La infestación de moluscos por parte de estos gusanos constituye un aspecto de notable importancia en poblaciones naturales, principalmente en cultivos intensivos, en donde estos poliquetos son la principal causa de muerte de los moluscos cultivados, o reducen la capacidad de los bivalvos para acumular reservas nutritivas (MARTIAL *et al.*, 1990; MARTIN & BRITAYEV, 1998). La infestación se inicia cuando la larva planctónica se asienta sobre las valvas del bivalvo, iniciando la construcción de galerías con dos agujeros comunicantes con el exterior. La actividad perforadora de estos poliquetos sobre las conchas de los moluscos puede ser realizada mediante dos mecanismos: a) glandular o químico, mediante la producción de secreciones ácidas que disuelven o debilitan la matriz cálcica y b) mecánicos, utilizando las setas especializadas del quinto setífero, que poseen un alto valor diagnóstico para la identificación

taxonómica de los polidóridos (BLAKE, 1980; GALLO-GARCÍA, *et al.*, 2004). La combinación de ambos mecanismos permite la construcción de galerías en las cuales se acumulan heces, lodo y granos de arena que en la mayoría de los casos alcanzan la cavidad del manto. Los bivalvos, ante esa irritación químico-mecánica, tienden a secretar mayor cantidad de conquiolina a fin de mantener aislado el lodo de la cavidad del manto, formando las ampollas (*mud-blister*) características que se observan en la cara interior de las valvas. Todo ello implica un gasto energético que debilita la condición fisiológica del bivalvo haciéndose más vulnerable a las enfermedades, resultando en grandes mortandades en cultivos (BLAKE & KUDENOV, 1978; BLAKE, 1983, BOWER *et al.*, 1992, BOWER & MEYER, 1994; BRESSAN, 1999).

En los cultivos de ostras en Australia las muertes de éstas ocasionadas por estos poliquetos es muy elevada, y las que sobreviven no pueden ser comercializadas debido a la pobre condición que presentan y a que las valvas se rompen con facilidad al ser abiertas (HARTMAN, 1943). En Chile, estos poliquetos llegan a constituir epidemias y un problema preocupante para el cultivo de moluscos debido al elevado potencial reproductivo de estos gusanos (BOWER *et al.*, 2002).

Infestaciones importantes por parte de este espionido han sido registradas en *Patinopecten yessoensis* (Jay) (SATO-OKOSHI, 1999), *Chlamys tehuelcha* (D'Orbigny) (CIOCCO, 1990), *Argopecten purpuratus* (Lamarck) (BASILIO *et al.*, 1995). DÍAZ & LIÑERO-ARANA (2009), realizaron un análisis cuantitativo de la infestación de *Polydora websteri* (Spionidae) en la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae*, en la laguna La Restinga, a fin de conocer el grado de infestación y la preferencia del gusano por una u otra valva. Los resultados indicaron que el 64,57% de los bivalvos estaban infestados por el poliqueto, que existe una mayor preferencia por la valva derecha o plana, debido a que ésta es la valva más expuesta y por tanto más accesible a la larva del espionido.

Algunas otras especies de polidóridos parasitan esponjas (*Boccardia androgyna*) (READ, 1975), briozoarios (*Polydora armata*, *P. haplura*) (LAUBIER, 1958; 1959), zostera marina (*Polydora cornuta*) (MICHAELIS, 1978, *cit.* MARTIN & BRITAYEV, 1998), gorgonáceos (*Polydora wobberi*) (LIGHT, 1970), corales (*Polydora villosa*) (LIU & HSIEH, 2000), pagúridos (*Polydora commensalis*, *P. robi*) (WILLIAMS, 2000; 2001; 2002; WILLIAMS & McDERMOTT, 1997; 2004).

Los cirratúlidos *Dodecaceria concharum* y *D. fewkesi* han sido registra-

dos parasitando a *Placopecten magallanicus* (EVANS, 1969; GIBSON & CLARK, 1976). Mientras que entre los sabélidos, *Pseudopotamilla reniformis* se ha referido infestando a *Placopecten magallanicus* (BLAKE, 1996), y *Pseudofabricia* sp. a *Haliotis rufescens* (OAKES & FIELDS, 1996); JONES (1969; 1974), por su parte, registra la infestación tanto de gasterópodos como de bivalvos de aguas continentales por especies del género *Caobangia*.

Pero es la especie *Terebrasabella heterouncinata* (FITZHUGH & ROUSE, 1999) la que merece particular atención debido al impacto que ha producido en las granjas de cultivos de *Haliotis*. *T. heterouncinata* fue introducida accidentalmente a California desde Suráfrica en los años 80 y con los envíos masivos del *Haliotis* a las instalaciones de cultivo y a algunos acuarios públicos a través del estado, la distribución de la especie se extendió considerablemente a lo largo de la costa del Pacífico norteamericano.

Como muchas especies introducidas, tienden a alterar el ecosistema a establecer competencias por espacio y alimento con las autóctonas y, ante la ausencia de enemigos naturales, a proliferar exitosamente. *T. heterouncinata* es hermafrodita simultáneo (OAKES & FIELDS, 1996; RUCK 2000). Se ha demostrado que puede auto-fertilizarse y producir descendencia

viable (RUCK, 2000). Los huevos (1-3) son incubados dentro del tubo donde se desarrollarán hasta que eclosionan las larvas lecitotróficas (FINLEY *et al.*, 2001; FITZHUGH, 1996). A diferencia de los demás sabélidos que abandonan el tubo parental como preadultos con la corona branquial ya desarrollada y así poder alimentarse y comenzar construir su propio tubo, las larvas de *T. heterouncinata* abandonan el tubo siendo una larva, sin haber desarrollado aún la corona branquial, en esta etapa, éstas todavía tienen gránulos de la yema de huevo presentes en el cuerpo y aún no hay evidencia de la formación tracto digestivo y, por lo tanto, no tiene ninguna capacidad para alimentarse (FITZHUGH & ROUSE, 1999). Una vez que la segmentación se ha completado, los haces de setas, las manchas oculares y los palpos o tentáculos sensoriales se han formado, y tienen capacidad de desplazamiento se inicia la fase de infestación. Se arrastra con la ayuda de las setas hasta alcanzar un nuevo hospedero o el mismo hospedero (CULVER *et al.*, 1997; GRAY, 2003).

Las larvas colonizan el borde de la concha del gasterópodo y producen su tubo mucoso con una abertura al exterior, este tubo es recubierto por conquiolina secretada por el molusco (MOORE *et al.*, 2007).

La infestación causa una reducción en el índice de crecimiento y la comerciabilidad del *Haliotis* cultivado, pero además de ello, si la infestación es intensa, causa deformación en la concha, estriaciones oscuras en el nácar, calcificaciones defectuosas, porosidad y pérdida de poros respiratorios, mayor susceptibilidad a otras enfermedades y posiblemente la muerte del animal (KURIS, 1995, RUCK & COOK, 1998; FITZHUGH & ROUSE 1999, SIMON *et al.*, 2004; ROJAS-VILLALOBOS, 2005).

SIMON *et al.* (2004) reportaron que el enriquecimiento orgánico en las granjas de cultivo de *Haliotis midae*, principalmente como consecuencia del uso de alimento peletizado, favorece las condiciones ambientales a tal punto que *T. heterouncinata* puede desarrollar hasta siete ciclos reproductivos en un año, incrementando así la infestación de los moluscos y por consiguiente, la tasa de morbilidad y mortalidad de la especie cultivada.

#### IV.- Cleptoparasitismo.

El cleptoparasitismo ha sido definido como una relación en la cual una especie es beneficiada a expensas de otra, en ésta el cleptoparásito roba la comida o algún otro recurso, a otra especie (en pocos casos en la naturaleza entre miembros de la misma especie), que lo posee o ha

capturado, y lo emplea para su propio beneficio. Hasta el momento este tipo de relación, que involucra a poliquetos, ha sido descrita entre dos especies de gasterópodos pertenecientes al género *Trichotropis*, que actúan como cleptoparásitos y que afecta a varias especies de sabélidos y serpúlidos. El mismo ha sido ampliamente estudiado en la especie *Trichotropis cancellata* HINDS 1843 (IYEGAR, 2002; 2005; 2008).

*T. cancellata* es un cleptoparásito facultativo ya que además de robar el alimento, es suspensívoro (PARRIES & PAGE, 2003), aunque PERNET & KOHN (1998) consideran que los gasterópodos de talla pequeña (< 7,0 mm) son cleptoparásitos obligados y los de mayor talla (> 23,0 mm) son los facultativos.

Diversos estudios han referido a la especie parasitando al sabelárido *Sabellaria cementarium*, al serpúlido *Serpula columbiana* y a los sabélidos *Pseudopotamilla ocellata*, *Schizobranchia insignis* y *Eudistylia vancouveri* (IYENGAR, 2002). Para la realización del robo, el gasterópodo se posiciona muy cercano a la entrada del tubo del poliqueto suspensívoro y espera a que el bolo alimenticio, que es trasladado por movimiento ciliar por el surco interior de la radiola, llegue a los palpos que son los encargados de llevarlos a la boca, en ese momento el

cleptoparásito extiende su pseudoproboscis y toma el alimento.

De acuerdo con PERNET & KOHN (1998), cuando el hospedero se encuentra retraído dentro del tubo el cleptoparásito se alimenta por suspensión pero cuando el poliqueto despliega su corona radial el gasterópodo se muestra al acecho para robar el alimento del hospedero. Sin embargo, IYEGAR (2002; 2005) reportó que el cleptoparasitismo facultativo se hace más intenso durante el verano cuando los niveles de fitoplancton decaen. IYEGAR (2002) señaló que este comportamiento también ha sido observado en *Trichotropis conica*.

### V.- Amensalismo

El amensalismo o “antibiosis” se define como aquel tipo de asociación en la cual una de las especies no se ve afectada pero la biología de ésta afecta negativamente la de la otra que recibe el nombre de amensal.

En los pocos casos referidos a amensalismo que involucra a poliquetos, se cuentan varios estudios que coinciden en señalar que algunas especies de poliquetos son capaces de producir halometabolitos, identificados como compuestos bromofenólicos con los que impregnan el sedimento circundante a la madriguera

(FIELDMAN *et al.*, 2000; LINCOLN *et al.*, 2005).

WOODIN *et al.* (1993) señalan que así como algunas especies liberan sustancias para atraer a las larvas de la misma especie, a colonizar substratos muy cercanos, como ocurre con *Spirobranchus giganteus*, también producen sustancias nocivas para evitar el asentamiento de larvas de especies potencialmente competidoras en su entorno.

Uno de los casos más estudiados sobre el amensalismo entre los poliquetos es el que se establece entre el terebérido *Thelepus crispus* y las postlarvas y juveniles de *Nereis vexillosa*. Este terebérido produce compuestos haloaromáticos tóxicos para las postlarvas del neréidido. Este caso es considerado de tipo especial, conocido como amensalismo alelopático. Por lo general, está relacionado con la producción de sustancias químicas tóxicas (metabolitos) con los que impregnan el sedimento circundante. Tales compuestos tienen una baja solubilidad en el agua por lo que su tiempo de residencia en el sedimento es considerablemente largo. LINCOLN *et al.* (2005) determinaron que la producción de estas sustancias está limitada a algunas regiones del cuerpo, por ejemplo, en el capitélido *Notomastus lobatus* la mayor concentración de bromofenoles ocurre en la región anterior y posterior del



abdomen y substancialmente menor en el tórax, mientras que en terebélido *Thelepus crispus* la mayor producción se encontró en el extremo posterior (últimos 15 setígeros).

La producción de estas sustancias ha sido también registrada para especies de amplia distribución, tales como *Capitella* sp. I (Capitellidae) y *Streblospio benedicti* (Spionidae), pero ausentes en *Neanthes arenaceodentata*, que es una especie comúnmente referida o considerada como modelo en estudios de toxicología marina (FIELMAN *et al.*, 2000).

### **IMPORTANCIA DE LOS POLIQUETOS**

El reconocimiento de la importancia de este grupo de organismos ha ido incrementándose con el transcurso del tiempo. Hasta hace algunas décadas estos animales pasaron prácticamente desapercibidos, salvo para los taxónomos y para los habitantes de algunas regiones del Océano Pacífico, que los utilizan en su dieta. En la actualidad se considera que constituyen un grupo de notable importancia, debido a su abundancia, fisiología, aporte energético, respuestas ante agentes perturbadores y utilización como dieta en cultivos de camarones.

Estos organismos son abundantes y frecuentes en todos los ambientes marinos y son numéricamente dominantes en la mayoría de las comunidades de substratos blandos, tanto en número de especies como de individuos y biomasa (DAY, 1967; FAUCHALD, 1977; REISH, 1980; UEBELACKER y JOHNSON, 1984, ROUSE & PLEIJEL, 2001), por lo que su importancia en la ecología de los mares es grande. Debido a su dominancia numérica y en biomasa, el conocimiento de los poliquetos es indispensable para la realización de estudios ecológicos sobre comunidades bénticas.

Sin embargo, en regiones tropicales el macrobentos ha sido escasamente estudiado (Warwick *et al.*, 1987), particularmente en el Mar Caribe, y dentro de los tres grupos principales de invertebrados bénticos, crustáceos, moluscos y poliquetos, éstos últimos son los menos conocidos.

El estudio de los poliquetos ha cobrado interés en los últimos años, produciendo una considerable cantidad de información acerca de su sistemática, ecología y biología (FAUCHALD, 1984). Una parte importante del aumento en el conocimiento de este grupo se ha derivado de los estudios de línea de base y de monitoreo utilizados en las evaluaciones de impactos ambientales.

El estudio de la infauna, de la cual forman parte importante los poliquetos,

es un elemento clave para los programas de monitoreo marinos y estuarinos, y superior a otros grupos biológicos (plancton, peces, aves marinas) puesto que son sedentarios y deben adaptarse al estrés de la contaminación o de lo contrario mueren (BILYARD, 1987).

El análisis de la estructura de las comunidades bénticas y la evaluación continua de la misma, especialmente en regiones tropicales, son utilizados frecuentemente en los estudios de línea de base conducentes a determinar los efectos de la contaminación (WARWICK *et al. OP. CIT.*), y dado el alto grado de sensibilidad mostrado por ciertas especies de poliquetos a cambios en las condiciones físico-químicas del medio que habitan, las convierte en candidatos ideales como posibles indicadores para la evaluación del impacto ambiental asociado a la extracción y derrames de hidrocarburos, explotación de minerales y actividades de producción en la plataforma continental (UEBELACKER y JOHNSON, 1984). BELLAN (1980) propone un índice anelidológico para medir grados de contaminación, basado en la relación existente entre el número de especies de poliquetos indicadores de aguas contaminadas y el de especies propias de aguas impolutas.

En este grupo existen numerosas especies que se alimentan de la materia

orgánica en depósitos superficiales y subsuperficiales, por lo que contribuyen en gran medida al reciclaje de la misma y a controlar su exceso en playas. Un ejemplo de esa importancia lo constituye el ofélido *Euzonus mucronatus*, de tamaño reducido, aproximadamente de hasta unos 30 mm de longitud, que habita en la zona litoral de las costas del Pacífico americano, donde alcanza densidades de hasta 30.000 ind.m<sup>-2</sup>. Se ha calculado que en una franja de playa de 1.500 m de longitud, 3 m de anchura y hasta una profundidad de 30 cm en el sedimento, estos ofélidos ingieren unas 14.600 toneladas de arena al año, de la cual extraen la materia orgánica (MCCONNAUGHEY & FOX, 1949).

El pectinárido *Pectinaria gouldii*, de la Bahía de Barnstable, en Massachusetts, hace pasar por su tracto digestivo 6 g.sedimento.ejemplar<sup>-1</sup>.día<sup>-1</sup>, que extrapolado a un año significa más de 2 kg de sedimento.animal<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup> (GORDON, 1966, según FAUCHALD y JUMARS 1979). Si se extrapolan las cantidades calculadas por espécimen a poblaciones relativamente densas, el efecto beneficioso de estos organismos sobre la calidad de las playas es considerable.

La contribución de estos organismos a la trama trófica marina es asimismo importante, puesto que numerosos peces

y crustáceos demersales de interés en pesquerías se alimentan preferentemente de ellos. En Europa, los poliquetos han sido utilizados tradicionalmente como carnada para la pesca deportiva y comercial, y actualmente la recolección de poliquetos para los propósitos mencionados constituye una actividad altamente organizada a escala comercial, con un importante valor económico nacional (OLIVE, 1994). Algunas especies alcanzan precios elevados, con valores comprendidos entre 1 y 8 dólares americanos por grupo de 8 a 10 ejemplares, llegando incluso a cotizarse hasta 1,5 dólares por ejemplar en algunas especies (GAMBI, 1994). Debido a los elevados precios que alcanzan y a la gran demanda de estos organismos, que supera la oferta, en Europa se ha desarrollado el cultivo intensivo de poliquetos (OLIVE, 1994).

El uso de los poliquetos en acuicultura, principalmente como suplemento en la dieta de peces y camarones, representa una actividad de interés comercial en varios países (GUÉRIN, 1978, en GAMBI, *op. cit.*). Se ha determinado el elevado valor nutritivo de algunos poliquetos (*Americonuphis reesei*) utilizados en los cultivos de camarones, lo que unido a las prostaglandinas que posee induce a la rápida maduración de los camarones (D'CROZ *et al.*, 1988; ROJAS & VARGAS, 2008). Sin embargo, la captura incontro-

lada de estos organismos está ocasionando severos efectos perturbadores en las playas de donde son extraídos, por lo que se hace necesaria la implementación de controles para regular la explotación de este recurso (OLIVE, 1994). En algunos países (Sudáfrica) ya se han tomado medidas para evitar la sobreexplotación de las poblaciones de poliquetos, con fines de su comercialización como carnada para la pesca deportiva, limitándose la captura a cinco ejemplares por persona por día (D'ASARO y CHEN, 1976).

En la costa pacífica de Panamá es extraído artesanalmente, por métodos un tanto ingeniosos, el onúfido *Americonuphis reesei*, que alcanza longitudes considerables (hasta más de 1,5 m) y vive en el interior de tubos fibrosos resistentes, cuyos extremos emergen del sedimento y durante la bajamar quedan expuestos, lo cual es aprovechado por pescadores para recolectarlos. El método de extracción consiste en insertar por el tubo una manguera de aireación de las utilizadas en los acuarios, la cual está acoplada a una bomba para inflar los neumáticos de bicicletas. Al accionar la bomba el gusano es expelido por el orificio posterior del tubo, que se abre en la superficie del sedimento (Obs. pers.). Estos gusanos son vendidos a las empresas camaricultoras que existen en la zona. Sin embargo, la extracción incontrolada de esta especie,

que es dominante en biomasa, producirá cambios estructurales importantes en la comunidad, por lo que se deben implementar medidas regulatorias, basadas en estudios ecológicos y biológicos, que eviten un desequilibrio y aseguren la perdurabilidad del recurso, para lo cual ya se han llevado a cabo algunas investigaciones a través del Centro de Limnología y Ciencias del Mar de la Universidad Nacional de Panamá (Obs. pers.).

FAUCHALD (1977) manifiesta que existen más de 8.000 especies de poliquetos descritas, pero este número aumenta constantemente. De acuerdo con BLAKE (1997) podrían existir unas 16.000 especies en el planeta. En los trópicos, debido a la mayor constancia en las condiciones ambientales y al mayor número de biotopos, es de esperar que el número de especies de poliquetos sea considerable, lo cual, unido a la escasez de trabajos sobre este grupo, hace laborioso el estudio biogeográfico y de la estructura de comunidades bénticas, tan utilizado, como se explicó anteriormente, en estudios de línea base y de monitoreo utilizados en evaluaciones de impacto ambiental.

La escasez de trabajos sobre los poliquetos del Atlántico occidental, particularmente en la zona tropical ha sido señalada por FAUCHALD (1984). En dicho trabajo, el cual formó parte de

un programa multidisciplinario para el estudio del impacto de las operaciones de explotación de hidrocarburos, gas y otras actividades humanas sobre el ambiente marino y costero, participaron catorce especialistas en poliquetos, los cuales registraron 593 especies, pertenecientes a 288 géneros y 59 familias, constituyéndose de esta manera en el estudio más completo realizado en las últimas décadas sobre este grupo. Es interesante destacar que 41% de las 593 especies registradas en dicho trabajo, no habían sido descritas con anterioridad, lo cual reafirma el escaso conocimiento de este grupo en regiones tropicales y subtropicales.

Según SALAZAR-VALLEJO (1996), para la región del Gran Caribe, que abarca la región biogeográfica Caribe y el área comprendida desde Carolina del Sur hasta el norte del Golfo de México, se han registrado 1240 especies, 447 géneros y 69 familias y aún faltarían por describirse unas 500-600 especies nuevas, principalmente en sustratos duros, que han sido los menos estudiados.

El conocimiento sobre la fauna de poliquetos de las costas venezolanas es muy limitado. En revisión de artículos publicados en revistas científicas, aparentemente, comienza con el registro de MÖRCH en 1863, para la especie *Spirobranchus giganteus* en el litoral de

La Guaira y Puerto Cabello (HOVE, 1970). Posteriormente, HARTMAN (1944) registra 43 especies para el litoral de las islas Margarita, Coche y Cubagua. HOVE (*op. cit.*) identifica un ejemplar de *Pseudovermilia occidentalis*, recolectado a 25 millas al norte de la Isla de Margarita. Para la región occidental del país, específicamente en el Parque Nacional Morrocoy, Edo. Falcón, SAN MARTÍN y BONE (1999) describen dos nuevas especies de Syllidae recolectadas en praderas de *Thalassia testudinum*; SAN MARTÍN y BONE (2001) registraron 42 especies de sílidos asociados a praderas de la misma fanerógama de las cuales 36 resultaron ser nuevos registros para Venezuela; BONE y VIÉITEZ (2002) identificaron siete especies de espiónidos recolectados en fondos arenosos, mientras que VANEGAS-ESPINOSA *et al.* (2007) registraron varias especies de nereidios para las penínsulas de Paraguaná, Edo. Falcón y Goajira, Edo. Zulia.

La fauna anelidológica de los fondos de la costa nororiental de Venezuela es mejor conocida. Además de los registros de HARTMAN (1944) y HOVE (1970), se pueden citar los de AMARAL y NONATO (1975), quienes identifican 15 especies, en estudios sobre colonización de substratos artificiales en la Ensenada de Turpialito (Golfo de Cariaco); LIÑERO-ARANA y REYES-VÁSQUEZ (1979) describen los poliquetos de la familia Nereididae

recolectados en aguas costeras del Golfo de Cariaco; LIÑERO-ARANA (1982) estudia la distribución de los poliquetos en la costa nororiental de Venezuela; en 1983 describe dos nuevas especies de nereídidos; en 1984, 1985, 1988a, 1988b, 1989, 1991, 1996a, 1996b, 1998, 1999 registra varias especies para la costa y plataforma continental del nororiente de Venezuela. LIÑERO-ARANA y ANDRADE (1993) registran por primera vez a *Americanuphis magna* para la costa sur del Mar Caribe, a los que se suman los de DÍAZ y LIÑERO-ARANA (2000, 2001, 2002a, b; 2003a, b, c; 2004a, b; 2005; 2009a, b), DÍAZ *et al.* (2009a, b) y LIÑERO-ARANA y DÍAZ (2005a, b; 2006a, b; 2007; 2009a, b).

Aproximadamente, en Venezuela se han registrado algo más de 300 especies, número muy reducido con relación al señalado para el Gran Caribe.

## MÉTODOS DE RECOLECCIÓN

La recolección de los poliquetos se realiza utilizando diferentes métodos. En fondos blandos relativamente profundos (mayores de 20 m), el método más común es el dragado, con la ayuda de dragas (Petersen, Van Been, Ekman, etc.) operadas desde una embarcación provista de elevador («winche»). En fondos poco profundos (de menos de 1,5 m) se puede utilizar una draga Ekman que, debido a

su poco peso y maniobrabilidad, puede ser operada manualmente. También se utilizan manualmente nucleadores de diferentes tamaños y materiales (PVC, acero inoxidable, etc.). En profundidades entre 2 y 20 metros se pueden utilizar nucleadores y equipo de buceo autónomo. También se utilizan bombas de succión, que aspiran el sedimento a través del extremo de una manguera, expeliéndolo por el otro, que cae en un tamiz, donde quedan retenidos los organismos. En general, cualquier método para extraer sedimento hasta cierta profundidad (al menos de 10 a 15 cm) proporciona buenos resultados.

Cuando interesa determinar con cierta exactitud la densidad de los organismos, para estudios cuantitativos sobre poblaciones o comunidades, se utilizan dragas, nucleadores o cuadratas, de los cuales se conoce el área que se muestrea.

Los organismos se separan del sedimento utilizando una batería de tamices, en los que el superior posee una mayor apertura de malla (3 mm) y el inferior de 0,50 mm, donde quedan retenidos los organismos pertenecientes a la macrofauna. El utilizar varios tamices, particularmente en fondos conchíferos, además de facilitar la recolecta de los organismos, disminuye la posibilidad de

daños y fragmentación a los mismos y permite separar las partículas más grandes de sedimento y restos de exoesqueletos de otros organismos, principalmente moluscos, con lo cual se logran resultados más eficaces.

El contenido de los tamices se coloca en bandejas, para separar con ayuda de pinzas o agujas de disección los poliquetos y colocarlos en frascos de boca ancha con agua del sitio de muestreo.

Para la recolecta de poliquetos pertenecientes a la meiofauna, se utilizan jeringas abiertas en el extremo, nucleadores o cilindros de PVC de pequeño diámetro (2 a 8 cm). El sedimento, todavía en el interior del nucleador, o una vez extraído de éste, puede ser fijado con formalina al 6-8% teñida con rosa de Bengala. En el laboratorio, dicho sedimento se tamiza a través de un tamiz superior de 0,5 mm de abertura de malla y uno inferior de 63  $\mu\text{m}$ . Con esto se separa la macrofauna, y el material retenido en el tamiz inferior, donde queda retenida la meiofauna, ésta se lava repetidas veces con agua de mar. Es conveniente añadir rosa de bengala a la formalina para teñir los especímenes y facilitar así su detección al examinar la muestra con el microscopio estereoscópico. Otros métodos para recolectar poliquetos

o meiofauna en general son descritos en HULINGS & GRAY (1971).

En substratos rocosos o coralinos la recolecta se realiza manualmente, separando los poliquetos con ayuda de pinzas o de cuchillos. Las piedras con fisuras u oquedades son generalmente ricas en poliquetos. Un método sencillo para recolectar poliquetos es fragmentar con cuidado la piedra o esqueleto de coral dentro de una bandeja. También proporciona buenos resultados colocar la bandeja con los fragmentos en la nevera, puesto que el frío hace salir de las madrigueras a los organismos, o sumergir el fragmento de coral muerto en un recipiente con agua de mar, dejándolo reposar por varias horas, al cabo de las cuales muchos de los especímenes salen de sus madrigueras (SAN MARTÍN, *com. pers.*).

Sobre la superficie de rocas y piedras, en especial cerca del fondo, es frecuente la presencia de tubos de poliquetos que no están firmemente adheridos al substrato, por lo que es fácil separarlos del mismo con una pequeña pala o cucharón como los que utilizan los vendedores de granos. Las piedras o rocas tapizadas de macroalgas y que poseen una capa de sedimento retenido entre la base de éstas constituyen un ambiente ideal para numerosas especies de poliquetos, principalmente nereídidos. Para recolectar los anélidos presentes, se raspa cui-

dadosamente la superficie de la piedra con un cuchillo o espátula, separando las algas y el sedimento, y colocándolos en una bandeja. Al disgregarse las partículas de arena, los poliquetos comienzan a nadar, haciéndose relativamente fácil recolectarlos con pinzas o agujas con la porción final curva.

Las piedras que se hallan sobre fondos arenosos o areno-fangosos, cobijan debajo de ellas una variada fauna de invertebrados (ofiuroideos, bivalvos, gasterópodos, etc.), entre los cuales son frecuentes los poliquetos, tanto errantes como tubícolas. Una de las especies que habita debajo de piedras en fondos de arena gruesa es el anfinómido *Eurythoe complanata*, cuya captura debe hacerse tomando ciertas precauciones, puesto que si se toma con las manos desnudas, las setas se introducen en la piel y producen urticancia.

Las porciones sumergidas de las raíces del mangle *Rhizophora mangle* constituyen un substrato que es colonizado por algas y numerosos invertebrados sésiles (espongiarios, tunicados, bivalvos, briozoarios, corales etc.), los cuales crean microhábitats propicios para una amplia variedad de invertebrados errantes y sésiles, siendo los poliquetos particularmente los más abundantes. Se recomienda no cortar la porción su-

mergida de la raíz, puesto que se daña al árbol.

Un buen método consiste en raspar con cuidado la superficie de la raíz, manteniendo ésta fuera del agua y colocando un recipiente ancho de 30 cm o más de diámetro y relativamente profundo, tipo "ponchera", debajo para recolectar los organismos que se desprendan.

Para recolectar poliquetos tubícolas, particularmente serpúlidos y ejemplares pequeños como los espirórbidos, es preferible trasladar hasta el laboratorio la piedra, concha, madero, etc. sobre los que se hallan adheridos los tubos de estos organismos. Una vez allí, con ayuda de un magnificador o del microscopio estereoscópico se procede a la separación de los tubos, intentando no romperlos, utilizando un bisturí o una espátula pequeña. Posteriormente, los tubos se colocan en cápsulas de Petri con agua de mar y se dejan en la nevera hasta que los animales mueren, con lo cual se pueden extraer con relativa facilidad. Es importante no romper los tubos, puesto que poseen valor diagnóstico y por tanto necesarios para la identificación de varias especies, por lo que se recomienda anotar sus características, e incluso fotografiarlos o dibujarlos, antes de proceder a su separación del substrato.

Las colonias coralinas muertas y las piedras con fisuras y oquedades poseen una variada fauna críptica, que a veces es difícil de recolectar. Un método sencillo para hacer salir de las madrigueras, fisuras y grietas, consiste en colocar estos substratos en una bandeja con agua de mar y añadir unas gotas de formalina, o utilizar cualquiera de las siguientes soluciones:  $MgCl_2$ , fenol al 0,5%,  $MgSO_4$  al 7,5%, di-diclorobenceno al 0,25% en agua de mar o inclusive mentol, dejando reposar durante la noche. Si se utiliza el di-diclorobenceno hay que tomar las precauciones necesarias, debido a su toxicidad.

Los organismos vivos se disponen en frascos con agua del sitio de muestreo, evitando colocar, en un mismo frasco, ejemplares grandes y pequeños, puesto que el estrés y los movimientos del frasco, pueden ocasionar la autotomía de los mismos. Es conveniente, para evitar la fragmentación de los poliquetos recolectados en fondos arenosos o fangosos, colocar en el frasco suficiente cantidad de sedimento para que los organismos puedan enterrarse, y así disminuir el estrés de los mismos, y trasladar los frascos en una cava con el fin de mantener la temperatura y sin taponarlos para que no se agote el oxígeno, especialmente si en el



frasco se colocó sedimento rico en materia orgánica.

Los poliquetos recién recolectados pueden ser fijados con formalina inmediatamente, pero de esta manera los organismos generalmente mueren contraídos, a menudo enrollados, lo que dificulta su estudio bajo el microscopio estereoscópico. Debido a esto, es preferible que llegen vivos al laboratorio, donde se procederá a anestésarlos hasta su muerte, con lo cual se logra fijar los especímenes totalmente relajados.

### **TÉCNICAS DE FIJACIÓN, PRESERVACIÓN Y ESTUDIO**

En el laboratorio los especímenes se separan de acuerdo a su tamaño en cápsulas de Petri o bandejas, con agua de mar, para proceder a la anestesia de los mismos, con el fin de lograr su relajación. Para ello, los ejemplares se transfieren a una solución de  $MgCl_2$  o de  $MgSO_4$  al 7,5% en agua de mar. También se logra la anestesia añadiendo alcohol, gota a gota, al agua, o colocando la cápsula de Petri en la nevera. Es aconsejable tomar nota de la coloración o patrón de coloración que poseen los animales cuando aún están vivos. Durante el proceso de anestesia la mayoría de los especímenes que poseen probóscide eversible, la evaginan. Cuando ello no ocurre y es necesario para

la identificación del espécimen (principalmente los de la familia Nereididae), se procede de la siguiente manera: poco después de que el animal muere, se coloca en una cápsula de Petri con agua de mar y se presiona la región media anterior del cuerpo, con la ayuda de dos agujas curvas. Paulatinamente se va presionando, avanzando una aguja a la vez y colocándola inmediatamente al lado de la otra, hacia la región anterior del animal. La presión sobre los tejidos de la pared corporal y cavidad y fluidos celómicos produce, en la mayoría de los casos, la eversión de la proboscis.

Una vez lograda la relajación y muerte de los ejemplares, se transfieren a frascos con formalina al 6-8% en agua de mar neutralizada con borax ( $Na_2B_4O_7$ ) o añadiendo hexamina (hexametenetetramina) a formalina comercial (37-40% formaldehído) en una proporción de 120 gramos por litro de formalina. Esta solución es diluida con agua en una proporción de 9 partes de agua y 1 parte de formalina neutralizada. Los especímenes pueden ser conservados en la solución de formalina hasta por varios meses. Sin embargo, se recomienda no mantener los ejemplares durante tiempo prolongado en el fijador, puesto que los componentes del formaldehído disuelven la materia orgánica, haciendo irreconocibles los organismos (BANSE & HOBSON, 1974).

Para la preservación definitiva, los organismos se lavan varias veces con agua corriente y se conservan en alcohol isopropílico o etílico al 70% en agua destilada. Es aconsejable añadir glicerina en cantidad suficiente para que, en caso de evaporación del alcohol, desgraciadamente algo demasiado frecuente, los especímenes no se sequen. Si las muestras van a ser almacenadas por tiempo prolongado se puede evitar o reducir la evaporación del alcohol sellando la tapa del frasco y zona adyacente con Parafilm (cinta plástica adhesiva moldeable).

Por último, una recomendación que parecería innecesaria, porque es bien conocida por los biólogos, pero que es bueno tenerla presente, porque con cierta frecuencia sucede que se deja para más tarde y después se olvida, es la de incluir en cada frasco una etiqueta con los datos de recolecta de los especímenes: nombre científico de la especie, nombre vulgar (salvo raras excepciones, en nuestro país los poliquetos no tienen nombre vulgar), datos del sitio de recolecta (coordenadas geográficas, profundidad, tipo de substrato), fecha, nombre del colector.

Para la identificación de los ejemplares es necesaria la disección de estructuras corporales, particularmente parapodios de diferentes regiones del cuerpo. En ejemplares de tamaño relativamente grande (superior a 40 mm), los parapodios pueden ser separados con

ayuda de un bisturí. Los autores han obtenido buenos resultados haciendo cortes de la siguiente manera: con el bisturí inclinado y en sentido transversal al eje longitudinal del animal, se coloca la punta en la región central de éste, se presiona firmemente y, manteniendo el extremo presionado contra el animal, se baja lentamente el mango del bisturí (como una guillotina de papelería), intentando que la cuchilla corte entre dos parapodios contiguos. Con esto se logra un primer corte. Se procede de la misma manera, a una distancia de cuatro o cinco segmentos del corte anterior. Seguidamente, se hace otra incisión, en sentido longitudinal al eje del ejemplar, que comprenda los dos cortes anteriores, lográndose separar el conjunto de los cuatro o cinco parapodios, que permanecen unidos por sus bases.

La separación de cada uno de los parapodios del fragmento se logra colocando la base de los parapodios reposando sobre la cápsula, sosteniendo firmemente con una aguja de disección. El bisturí se introduce entre las setas de dos parapodios contiguos, cuidando de no dañarlas, y se hacen los cortes para separar los parapodios. La utilización de cápsulas plásticas, facilita los cortes, puesto que en las de vidrio es más difícil mantener fijo el ejemplar o el fragmento desprendido, contra la cápsula. Cuando se requiere realizar cortes a especímenes

pequeños (inferiores a 20 - 30 mm de longitud) se pueden utilizar, a modo de bisturí, agujas de disección o de inyectoras, biseladas y afiladas con ayuda de papel de lija y piedra de asentar. También proporciona buenos resultados utilizar un pedazo de hojilla de afeitar sujeta firmemente a un asa.

Los élitros a veces se deprenden con facilidad. Cuando ésto no sucede, se puede utilizar una pinza o también una aguja de disección, con la cual se presiona lateralmente la región comprendida entre el élitro y su base (elitróforo). Para la observación de las papilas elitrígeras, se montan varios élitros en un portaobjetos, tomando nota del segmento o parapodio del cual proviene cada uno, así como del lado del animal (derecho o izquierdo), detallando la distribución de éstas en la superficie del élitro. Es importante que, al menos, uno de ellos se coloque plegado sobre sí mismo, de manera que las papilas puedan observarse en vista lateral y poder detallar la morfología de las mismas.

Para el estudio bajo microscopio compuesto de las estructuras disecadas, éstas se montan en portaobjetos, inmersas en glicerina o en una mezcla 1:1 de formalina al 5% y glicerina. Una técnica que proporciona buenos resultados, especialmente cuando se quiere preservar por más tiempo la preparación, consiste

en utilizar polivinil lactofenol, ligeramente coloreado con rojo de lignina.

UEBELACKER y JOHNSON (1984) describen técnicas más sofisticadas para el montaje temporal de estructuras. Una de ellas es la que utiliza lactofenol de Amman, que consiste en una solución de 100 g de fenol, 100 mL de ácido láctico, 200 mL de glicerina y 100 mL de agua. La estructura o el espécimen a estudiar se coloca inmerso en la solución, la cual es calentada hasta burbujeo. Con la aplicación de este método se logra clarificar los tejidos, haciendo más visibles las estructuras quitinosas (piezas mandibulares, dientes faríngeos, acículas, etc.). Para ejemplares de pequeña talla, se puede emplear glicerina como agente clarificador del tejido, para ello se sumerge el organismo por varios minutos o hasta que se alcance el nivel deseado de clarificación.

Para hacer montajes permanentes, se puede utilizar Bálsamo de Canadá, pero, tal como lo señalan HOBSON Y BANSE (1981), los detalles de las setas no se observan con claridad debido al elevado índice de refracción del bálsamo. Sin embargo, utilizando contraste de fase se puede mejorar la observación.

A los miembros de familias que poseen un aparato mandibular constituido por piezas quitinosas dentadas, donde el número de dientes reviste importancia

taxonómica y donde la probóscide no es evaginada o lo es parcialmente (Eunicidae, Onuphidae, Oeonidae, Lumbrineridae) es necesario disecar la región anterior para extraer el aparato mandibular. Para ello, se hace un corte longitudinal en la pared corporal de la región dorsal que comprenda los primeros 6-8 segmentos. Separando con agujas los tejidos a cada lado del corte, se observará el complejo mandibular, generalmente de color ámbar o negro, el cual podrá ser extraído con cierta facilidad, con la ayuda de agujas de disección. Estas estructuras generalmente vienen acompañadas por músculos y tejidos anexos que dificultan la observación de las piezas, por lo que es necesario separarlos, lo cual se logra en gran parte con agujas de disección finas, o sometiendo la estructura a la acción breve de cloro comercial de uso doméstico o de KOH al 5%, observando constantemente para evitar la destrucción de las piezas. Cuando el complejo está casi limpio de tejido, se añade rápidamente una gota de agua para detener la acción del cloro o del KOH. También proporciona buenos resultados la técnica para clarificar los tejidos, descrita anteriormente.

El aparato mandibular se coloca sobre un portaobjetos, inmerso en glicerina, y se puede observar bien sea bajo microscopio estereoscópico, cuando son de tamaño relativamente grande (>3 mm) o bajo microscopio compuesto.

Para el estudio de las papilas faríngeas de Glyceridae y Goniadidae, se deben efectuar cortes de pequeños fragmentos de la superficie faríngea, a diferentes niveles de la probóscide. Para poder observar las papilas en vista lateral, tal como se describió para con los élitros, el fragmento de epidermis se coloca plegado sobre sí mismo en el portaobjetos. Una vez examinado el complejo y determinado la fórmula maxilar, el mismo deberá preservarse junto al organismo del cual fue extraído.

La observación de los uncinos, que generalmente son de tamaño relativamente pequeño y dispuestos en hileras, muy próximos entre sí, puede facilitarse colocando uno o varios tori inmersos en una solución de KOH al 5% por varios minutos, antes de montarlos en el portaobjetos, inmersos en agua o glicerina. Si los uncinos no están suficientemente disgregados, se puede lograr su separación, golpeando el cubreobjetos débilmente y repetidas veces con un objeto romo de madera, goma, o cualquier otro material de escasa dureza, evitando romper el cubreobjetos. Esta acción produce una ligera disgregación de los uncinos, a la vez que tomarán diferentes posiciones (lateral, frontal, anterior, posterior), con lo cual podrá ser apreciada su forma y el número de dientes.

Entre las estructuras de mayor valor taxonómico se encuentran las setas, de tamaño microscópico, que además poseen ornamentaciones difíciles de observar con cierto grado de precisión con la ayuda de microscopios ópticos. Hasta hace unas décadas se consideraba que las setas raramente eran características, puesto que presentaban muy pocas diferencias de una especie a otra (THOMASSIN y PICARD, 1972). HARTMAN (1947) fue la primera en considerar que las características de las setas de la región posterior de los Capitellidae tenían una significación particular. Sin embargo, aún con microscopios ópticos sofisticados, el estudio de estas estructuras, especialmente en ejemplares pequeños, se hace difícil. EIBYE-JACOBSEN (1991), citando a USCHAKOV (1972), expresa que los microscopios convencionales no permiten el estudio detallado de la estructura fina de las setas, particularmente detalles del rostro, los cuales pueden ser de gran importancia para la identificación de especies y unidades taxonómicas menores, y que el uso de microscopios electrónicos de barrido proporciona mucha información nueva.

Los poliquetos de pequeño tamaño, hasta 20-30 mm, pueden ser montados directamente, inmersos en glicerina o en la solución formalina-glicerina, para observarlos bajo el microscopio óptico.

La mayoría de los miembros de la familia Syllidae, que presentan estructuras faríngeas de valor taxonómico, y los poliquetos de la meiofauna, pueden ser observados, montados completos en portaobjetos, puesto que la pared corporal es lo suficientemente transparente para permitir la observación de estructuras internas.

En trabajos taxonómicos es necesario proporcionar medidas de los organismos y de las estructuras que se describen. Las mediciones de la longitud y anchura de los especímenes (de extremo a extremo de los parapodios, sin incluir las setas), se pueden realizar colocando al ejemplar extendido sobre papel milimetrado. Las estructuras de pequeño tamaño se miden en el microscopio con la ayuda de un ocular micrometrado. Los dibujos se realizan con cámara clara o lúcida adaptada a los microscopios estereoscópico y compuesto.

Aunque con la aparición de cámaras fotográficas digitales, este proceso facilita elaboración de los dibujos. En tal sentido las imágenes obtenidas son importadas a programas informáticos que permiten obtener figuras de gran calidad y fáciles de editar, COLEMAN (2003; 2006) describe detalladamente este proceso y las recomendaciones para la elaboración y edición de las mismas, permitiendo así ahorrar tiempo y esfuerzo.

## MORFOLOGÍA

Los poliquetos son animales celomados metáméricos, con el cuerpo alargado, vermiforme, dividido en metámeras, anillos o segmentos similares. Cada segmento, excepto la cabeza y el pigidio, presenta a cada lado una proyección llamada parapodioparapodio que sirve de medio de locomoción. Cada parapodio está sostenido internamente por bastoncillos quitinosos o acículas, y posee un número relativamente elevado de setas o cerdas quitinosas, que dan el nombre a la Clase y que constituye una de las principales características que permite diferenciar a los poliquetos de los miembros de la clase Clitellata.

El tamaño de los poliquetos es variable, las formas adultas de menor tamaño, corresponden a la meiofauna intersticial de fondos blandos, como los hesiónidos *Hesionides arenaria*, *Microphthalmus listensis*, algunas especies de sílidos, etc., con longitudes entre 1 y 3 mm (WESTHEIDE & RIEGER, 1978, 1987). Los poliquetos de mayor tamaño alcanzan hasta cerca de seis metros de longitud, como algunos miembros de las familias Eunicidae y Onuphidae (PETTIBONE, 1982). En Venezuela, las especies de mayor talla reportadas son *Eupolyodontes cornishii* (Acoetidae), especie que construye tubos

fibrosos de gran resistencia, semienterrados en substratos de arena coralina y restos de coral, y que puede alcanzar hasta un metro de longitud y una anchura de 20 mm (Liñero-Arana, 1988b), y *Americanuphis magna* (Onuphidae), de hasta 1,50 m de longitud (LIÑERO-ARANA & ANDRADE, 1993). En general, el tamaño más común de los poliquetos está comprendido entre 20 y 90 mm.

La forma de los poliquetos depende principalmente de los hábitos de vida, presentando, la región anterior del cuerpo y el desarrollo de los parapodios, la mayor variabilidad.

En general, los poliquetos, especialmente los de vida libre, tienen la forma típica de un gusano (vermiforme), con cuerpo subcilíndrico, alargado y angosto, aguzado en el extremo posterior, siendo la longitud un número relativamente elevado de veces mayor que la anchura, aproximadamente en una proporción de 8 - 15:1 (Fig. 12a-k).

Otros poseen un cuerpo relativamente corto, ancho y comprimido dorsoventralmente como en los miembros de las familias Eulepethidae, Polynoidae, etc. (Fig. 12l). Algunos poliquetos no presentan aspecto vermiforme, como es el caso de varios miembros de la familia Aphroditidae, los cuales poseen forma

ovalada, comprimida dorsoventralmente, que observado en vista ventral semeja un chitón (Fig. 12m). Las formas sedentarias tubícolas, que poseen en la región anterior estructuras desarrolladas dedicadas a la alimentación y/o respiración (Sabellidae, Serpulidae, Spirorbinae, Terebellidae), exhiben formas que se alejan un tanto de la típica de un gusano, aunque la región media y posterior mantienen el aspecto vermiforme (Fig. 12n).

Los poliquetos pueden presentar color uniforme a lo largo de todo el cuerpo, predominando el crema, marrón o rojizo. Sin embargo, algunas estructuras exhiben un patrón de coloración diferente, como en el caso de branquias y élitros. En los filodócidos el amplio cirro dorsal aparece vivamente coloreado de verde, rojo o amarillo. En Oeonidae y otros eunicoideos, la cutícula es iridiscente, a causa de la descomposición de la luz en la cutícula, debida a la doble estriación que ésta presenta. En los nereídidos en estado de reproducción los lóbulos parapodiales toman color verde intenso.

Es frecuente que las formas ectoparasitas o ectocomensales presenten mimetismo, con colores similares al de los hospederos, como en el caso de los Spintheridae, que son de color rojo, marrón, verde, amarillo, como el de las esponjas sobre las que habitan, inclusive

patrones de coloración complejos como se observa en algunas especies de polinoidos asociados a equinodermos.

Pero, sin lugar a dudas, son los serpúlidos y sabélidos quienes exhiben la coloración más variada, donde ejemplares de una especie pueden presentar la corona o penacho branquial con diferentes patrones de coloración. Desgraciadamente, los colores prácticamente desaparecen al preservar los organismos en alcohol.

### **Regiones corporales**

El cuerpo de los poliquetos consta de un lóbulo cefálico denominado prostomio situado en el extremo anterior, el metastomio constituido por un número variable de anillos o segmentos corporales, y el pigidio, donde se encuentra el ano, en el extremo posterior (Fig. 13). En algunos poliquetos sedentarios, en el metastomio se distingue una región torácica y una región abdominal, cuya principal diferencia se basa en el desarrollo de los parapodios y el tipo y distribución de setas y uncinos. El grado de cefalización de los poliquetos está estrechamente relacionado con los hábitos de vida. En los poliquetos de vida errante (Nereididae, Amphinomidae, Hesionidae, Sigalionidae, etc.), la cabeza, constituida por el prostomio y el peristomio, presenta mayor desarrollo y complejidad, principalmente en el

número y tipo de estructuras cefálicas (antenas, cirros peristomiales, carúncula, etc.). En formas excavadoras (Glyceridae, Orbiniidae, Oeonidae, Capitellidae), el prostomio se simplifica, es cónico o subcónico y los apéndices cefálicos se reducen o están ausentes, lo cual facilita el desplazamiento del animal entre las partículas del sedimento.

El prostomio de los detritívoros carece de apéndices, pero el peristomio

posee un par de palpos (Figs. 14a, 18a) que se extienden sobre el sedimento, y sirven para recolectar las partículas alimenticias y dirigirlas, mediante corrientes ciliares, hacia la boca. En otras familias (Sabellariidae, Terebellidae) la región cefálica presenta numerosos tentáculos filiformes, que en algunas especies se extienden hasta una longitud de más de un metro sobre el sedimento para recolectar el alimento.

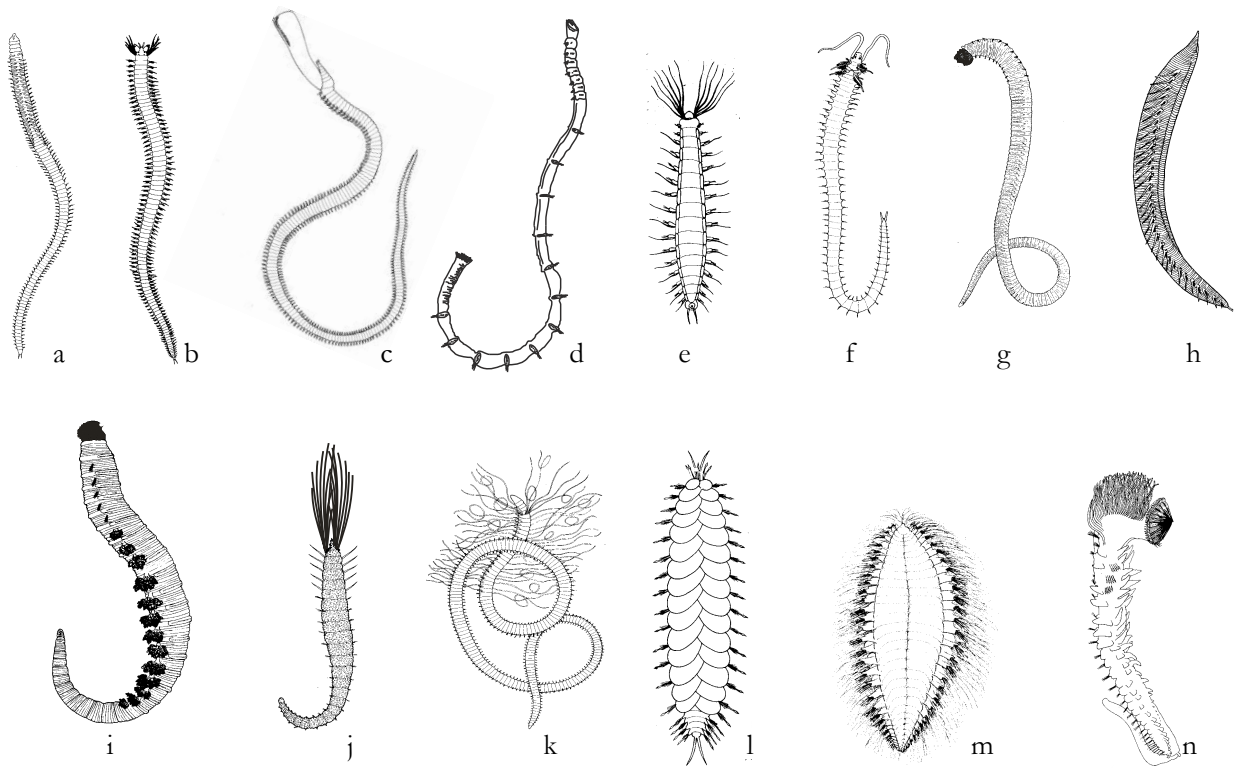


Figura 12.- Diferentes formas que pueden presentar los poliquetos: a) Paraonidae, b) Nereididae, c) Glyceridae, d) Maldanidae, e) Hesionidae, f) Spionidae, g) Capitellidae, h) Opheliidae, i) Arenicolidae, j) Flabelligeridae, k) Cirratulidae, l) Polynoidae



En los suspensívoros (Serpulidae, Sabellidae) el prostomio está reducido y generalmente no se diferencia del peristomio, en el cual se presenta una corona branquial, vivamente coloreada, constituida por radiolas, encargada de la captura del alimento y del intercambio gaseoso.

### PROSTOMIO

El prostomio (Fig. 15), situado en posición preoral dorsal, posee los ganglios cerebrales y la mayoría de las estructuras sensoriales, entre éstas las que con mayor frecuencia se encuentran son las antenas y ojos, aunque existen otras estructuras, como aurículas, ctenidias, carúncula, etc., características de algunas familias. Sin embargo, son numerosas las especies que carecen de apéndices prostomiales, o el desarrollo de éstos es reducido.

La forma del prostomio es variada (Fig. 16), siendo las más comunes la cónica, la bilobulada, la globosa, y la cordiforme. En los poliquetos tubícolas plumosos no existe prostomio propiamente dicho, sino una región anterior constituida por la fusión del prostomio con el peristomio, en ésta se encuentran implantadas estructuras dedicadas a la captura del alimento y la respiración,

como es el caso de las radiolas de los sabélidos, serpúlidos y espirórbidos. En los terebélidos el prostomio y peristomio están fusionados conformando el lóbulo tentacular, del cual emergen numerosos tentáculos no retráctiles, pero que se enrollan sobre sí mismos y que son empleados para la alimentación.

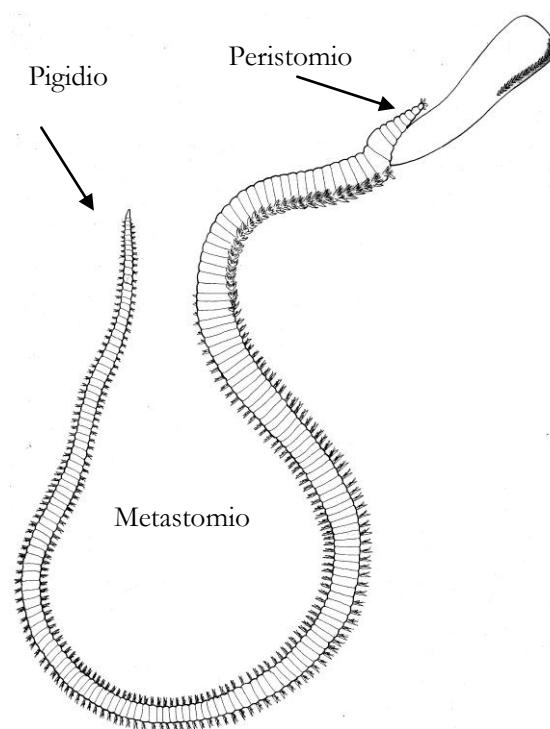


Figura 13.- Figura de un poliqueto vermiforme, donde se muestran las diferentes regiones y algunas estructuras corporales.

Las antenas son estructuras prostomiales que se encuentran en una gran parte de los poliquetos, particularmente en los de vida errante; pueden ser simples o compuestas, éstas últimas

constituidas por la base o ceratóforo y una porción distal o ceratostilo, que en muchos casos es liso, pero también puede ser articulado o moniliforme, como en varias especies de Syllidae.

Los ojos también están muy distribuidos entre los poliquetos y, en general, se disponen en la región dorsal del prostomio. Pueden ser simples manchas oculares constituidas por pigmentos fotosensibles rodeados de células sensitivas, como en anfarétidos, terebélicos, espiónidos (Fig. 16h) y algunas especies de sabélidos, o bien ser simples y sésiles o complejos con o sin cristalino (Syllidae, Nereididae) o desarrollados y pedunculados, denominados ommatóforos, como en Acoetidae.

desde un par hasta numerosos ojos pequeños dispuestos en grupo. El mayor desarrollo de los ojos se encuentra en los poliquetos pelágicos, particularmente en Alciopidae (Fig. 14), en los cuales los ojos están constituidos por córnea, cristalino, cuerpo vítreo y retina.

En especies tubícolas que exhiben un penacho branquial desarrollado (Sabellidae, Serpulidae), los ojos no están implantados en la superficie del prostomio, sino en las radiolas o ramas branquiales o, como en varios serpúlidos, como manchas oculares en algunos segmentos corporales. Incluso, algunas especies pueden presentar ojos en el collar o en el extremo posterior del animal o pigidio.

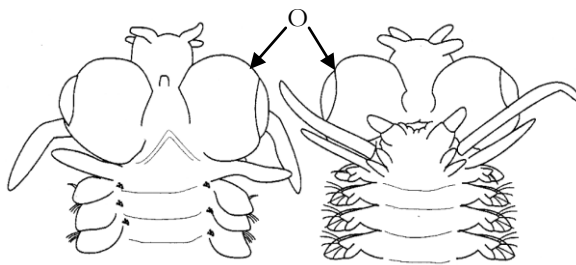


Figura 14.- *Plotohmis* sp. (Alciopidae) a) Vista dorsal, b) vista ventral

El número de ojos es muy variable dependiendo de la familia, e incluso dentro de una misma familia pueden variar

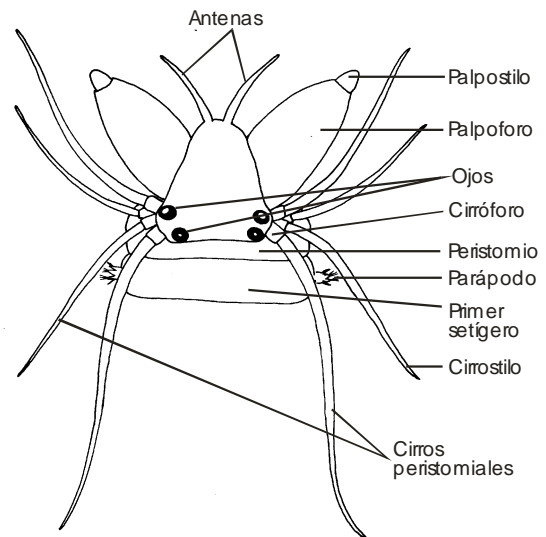


Figura 15.- Región anterior de un miembro de la familia Nereididae, en la que se muestra el prostomio, peristomio y primer segmento metastomial.

## PERISTOMIO

Posterior al prostomio y, en general, conspicuamente separado del mismo, se encuentra el peristomio, que es el resultado de la unión de dos o más segmentos, y carece de lóbulos y setas, pero mantiene los cirros parapodiales, que en este caso reciben el nombre de peristomiales o tentaculares. Así por ejemplo, en Nereididae, el peristomio (Fig. 15) presenta 3-4 pares de cirros peristomiales, como resultado de la fusión de los dos primeros segmentos (cada parapodio posee un cirro dorsal y un cirro ventral). En Eunicidae se presentan dos cirros en la región dorsal del anillo peristomial (Fig. 16e). En Hesionidae (Fig. 16f) se pueden presentar de dos a ocho pares de cirros tentaculares, que representan el primer segmento o la fusión de los dos a cuatro primeros segmentos.

## Probóscide

En numerosas familias de poliquetos errantes la cavidad bucal y faringe es eversible a voluntad, constituyendo una probóscide muscular, cuyas funciones principales son la captura de partículas alimenticias y como órgano excavador en substratos blandos. Esta estructura puede presentar forma globosa (Fig. 18a), cilíndrica (Figs. 18b-d), bianillada

(Fig. 18e) o claviforme (Fig. 18f), y puede poseer papilas y/o piezas quitinosas, cuyo número, forma y disposición son de valor taxonómico.

En los capitélidos la faringe es globosa, carece de paragnatos o mandíbulas y puede presentar numerosas papilas esféricas pequeñas (Fig. 18a). En Amphinomidae (*Eurythoe complanata*, *Hermodice carunculata*) la faringe también es esférica y carece de mandíbulas o dientes.

En Phyllodocidae, Sigalionidae, Polynoidae, Acoetidae y otras familias, el borde anterior de la probóscide presenta una hilera de papilas marginales relativamente grandes (figs. 18b, c) y aparato mandibular desarrollado.

En los miembros de la familia Nephtyidae, además de las papilas marginales también se presentan papilas en la superficie de la faringe (Fig. 18d). Los glicéridos, que poseen prostomio reducido, tienen una probóscide muy desarrollada, cubierta de numerosas papilas, siendo la morfología, y disposición de las mismas de valor taxonómico (Fig. 18f) y con cuatro mandíbulas en el extremo distal (Fig. 19c).

Los neréididos poseen probóscide eversible con dos mandíbulas distales dentadas y denticulos o paragnatos

córneos distribuidos en las diferentes áreas de los dos anillos que conforman la probóscide (Fig. 18e); aunque en algunos géneros los paragnatos están sustituidos por papilas en algunas áreas (*Leonnates*) o en los dos anillos proboscidales (*Laeonereis*, *Ceratocephale*) y en otros géneros (*Lycastopsis*, *Nicon*,

*Micronereis*, *Namalycastis*, etc.) tanto los paragnatos como las papilas están ausentes. La disposición y número de los paragnatos y/o papilas tienen gran importancia en la identificación de las especies.

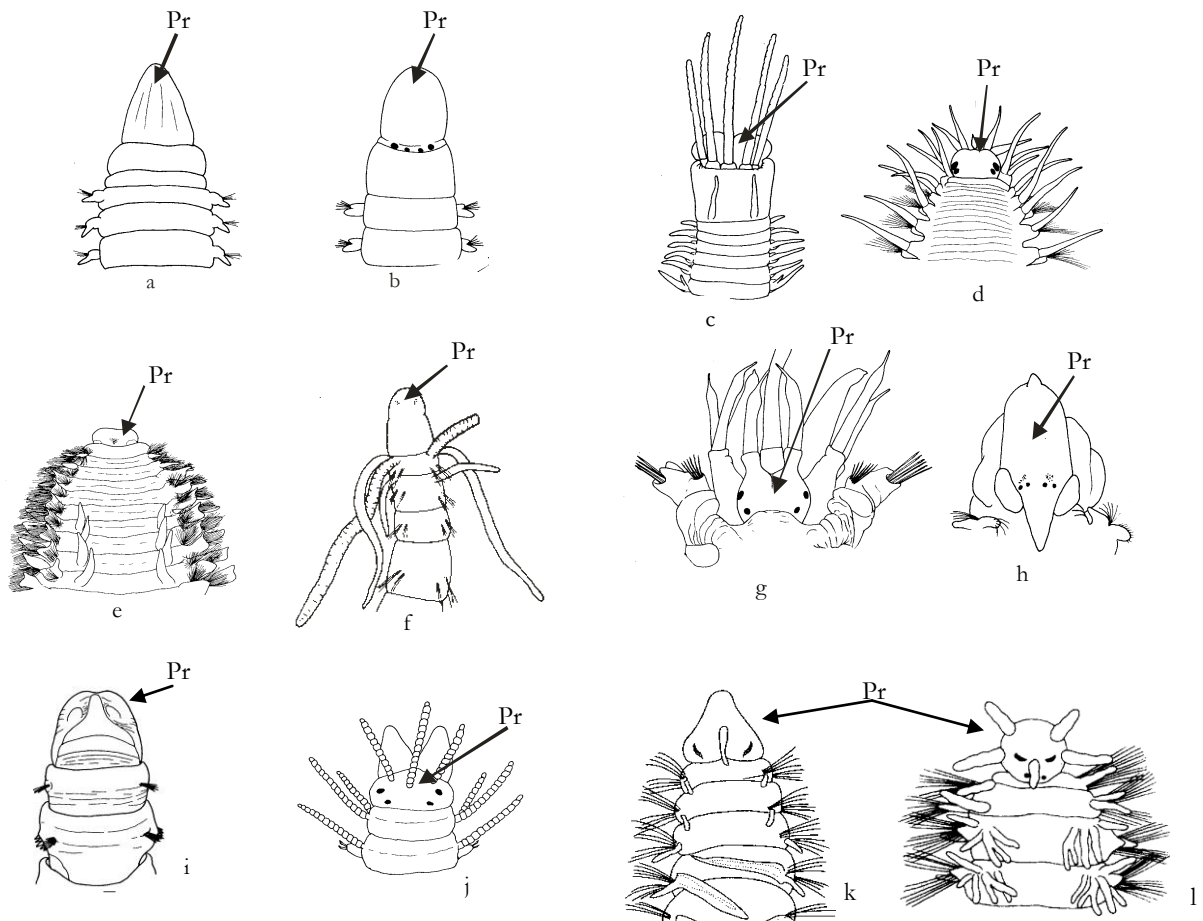


Figura 16.- Diferentes tipos de prostomio (señalados con las flechas). a) Lumbrineridae, b) Oeonidae, c) Eunicidae, d) Hesioniidae, e) Orbiniidae, f) Cirratulidae, g) Polynoidae, h) Spionidae, i) Maldanidae, j) Syllidae, k) Paraonidae, l) Amphinomidae.

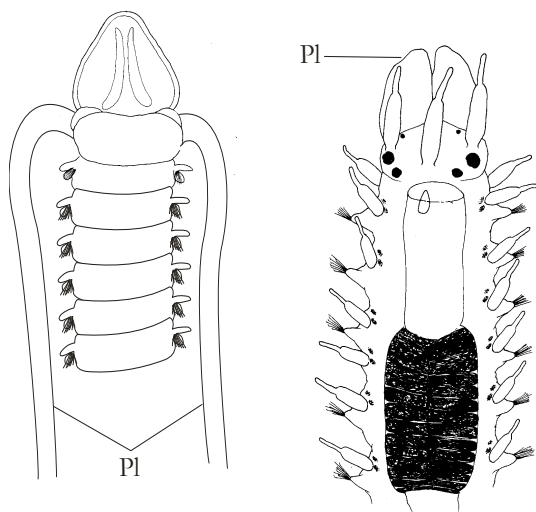


Figura 17- Palpos a) de Magelonidae, b) de Syllidae.

En los miembros del orden Eunicida existe un aparato mandibular bien desarrollado, constituido por dos mandíbulas ventrales robustas y de cuatro a cinco pares de piezas maxilares denticuladas, dispuestas en dos hileras paralelas (Figs. 19a, b). En las familias Eunicidae, Lumbrineridae y Oeonidae la fórmula maxilar es de gran importancia para la identificación de especies. En el acoétido *Eupolyodontes batabanoensis*, cada una de las cuatro mandíbulas posee un diente distal desarrollado y una hilera de dientes pequeños marginales (Fig. 19d).

Existen familias en las cuales la faringe no es eversible, como en el caso de los pisionidos, o la eversión es incompleta; sin embargo, la estructura de este órgano es de gran importancia para la identificación de las especies.

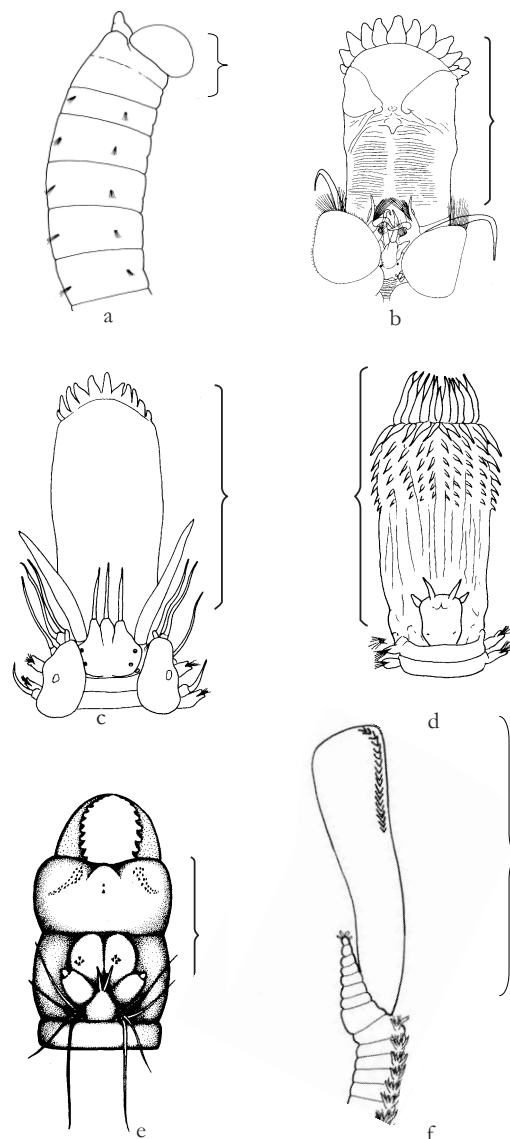


Figura 18. -Diferentes formas de faringes, señaladas con llaves. a) Capitellidae, b) Acoetidae, c) Polynoidae, d) Nephthyidae, e) Nereididae, f). Glyceridae.

En los sílidos, poliquetos de tamaño relativamente pequeño, la pared corporal es delgada y transparente lo que permite observar la constitución de la faringe, en la cual se distingue una región anterior cilíndrica alargada, o

faringe, con un diente o trépano de dientes en el margen anterior (distal o subdistal), seguida de una región ensanchada, con forma de barrilete, denominada proventrículo (Fig. 17b), de color gris oscuro, constituida por hileras transversales de células musculares, cuyo número posee valor en la identificación de las especies.

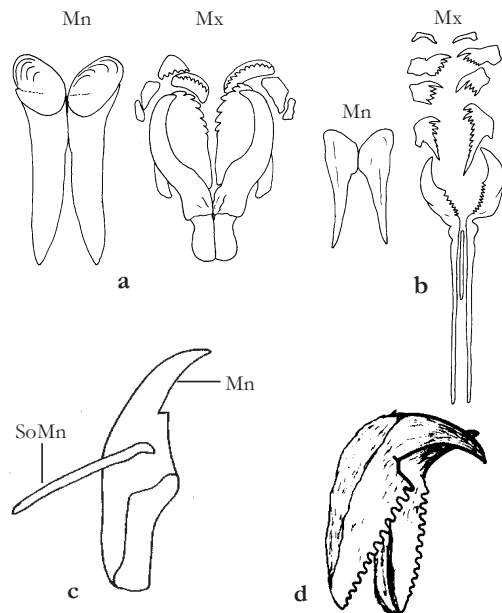


Figura 19.- Aparato mandibular. a) mandíbulas y complejo maxilar de Eunicidae, b) mandíbulas y complejo maxilar de Oeonidae, c) mandíbulas de Glyceridae, d) mandíbulas de Acoetidae.

### METASTOMIO

Los restantes anillos del cuerpo, excepto el último, constituyen el metastomio. Muchos autores consideran al segmento

inmediatamente posterior al peristomio como el primer segmento corporal, que puede presentar o no setas o parapodios.

Los segmentos o metámeras, a veces en número elevado, de hasta varios cientos, son similares, o por el contrario, mostrar cambios en el desarrollo de los parapodios y estructuras anexas a lo largo del cuerpo.

En poliquetos sedentarios es frecuente la división del cuerpo en dos regiones (torácica y abdominal), siendo las diferencias más notables el desarrollo de los parapodios y el tipo de setas. En Capitellidae, por ejemplo, la diferente distribución de las setas y ganchos notopodiales y neuropodiales de los segmentos torácicos es de valor diagnóstico para la identificación de las especies.

### PARAPODIOS

Pertenecientes al metastomio, los parapodios son proyecciones laterales de la pared del cuerpo, de las que emergen los haces de setas. Además de las setas, dependiendo de la familia o del género, también se pueden presentar otras estructuras, como élitros o escamas, branquias de diferente complejidad, ctenidias, papilas y estiloides.

Generalmente, los parapodios se disponen en sentido transversal al eje

del cuerpo; sin embargo, en otros casos, como ocurre en los onúfidios, los parapodios anteriores están dirigidos en sentido anteroventral, mientras que los restantes se dirigen en sentido lateral. En varias familias, algunos pocos parapodios de la región anterior no presentan setas, recibiendo el nombre de parapodios asetíferos.

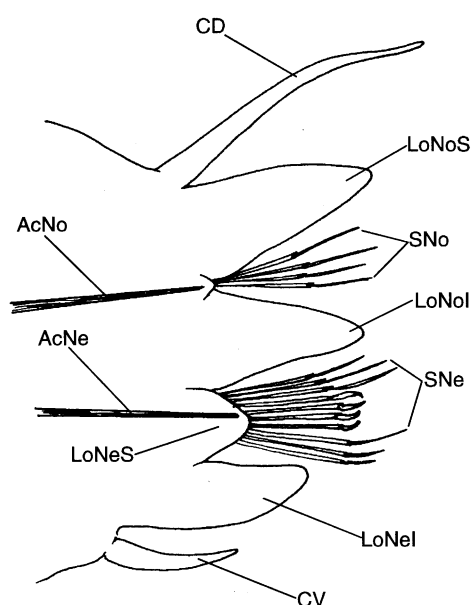


Figura 20.- Parapodio de Nereididae. AcNe: neuroacícula, AcNO: noroacícula, CD: cirro dorsal, CV: cirro ventral, LoNeI: lóbulo neuropodial inferior, LoNeS: lóbulo neuropodial superior, LoNoI: lóbulo notopodial inferior, LoNoS: lóbulo notopodial superior.

Los parapodios son en su mayoría birrámbicos (Figs. 20, 21d-f), con dos ramas bien desarrolladas, una dorsal o notopodio y una ventral o neuropodio (Fig. 20). Cada rama está sostenida

internamente por uno o varios bastoncillos quitinosos, denominados acículas y puede presentar un cirro y un lóbulo setífero del cual emergen las setas.

No todas las especies presentan los parapodios con las dos ramas bien desarrolladas, con cirros dorsal y ventral y acículas.

En algunas familias, el lóbulo notopodial está reducido o ausente, y presenta únicamente algunas setas o acículas, recibiendo el nombre de parapodio sesquirrámico o sub-birrámico (Fig. 21b-c).

En otras especies, el lóbulo setífero notopodial y la notoacícula han desaparecido, y el parapodio recibe el nombre de unirrámbico (Fig. 21a). En su mayoría, los cirros dorsal y ventral son subcónicos alargados, cirriformes o digitiformes. En Phyllocidae estas estructuras presentan gran desarrollo, son comprimidos, de forma foliácea y están muy vascularizados, con lo que aumenta la superficie de intercambio gaseoso y permite una más efectiva locomoción (Fig. 21e).

En algunas familias de poliquetos de vida sedentaria (Maldanidae, Terebellidae, Ampharetidae, Sabellidae, Serpulidae), el neuropodio está generalmente reducido a una almohadilla glandular transversal, denominada torus (tori en plural), que

carece de cirro y está provisto de neurosetas o de un tipo de setas, de tamaño generalmente reducido denominadas

uncinos, que sobresalen escasamente de la pared corporal (Fig. 22).

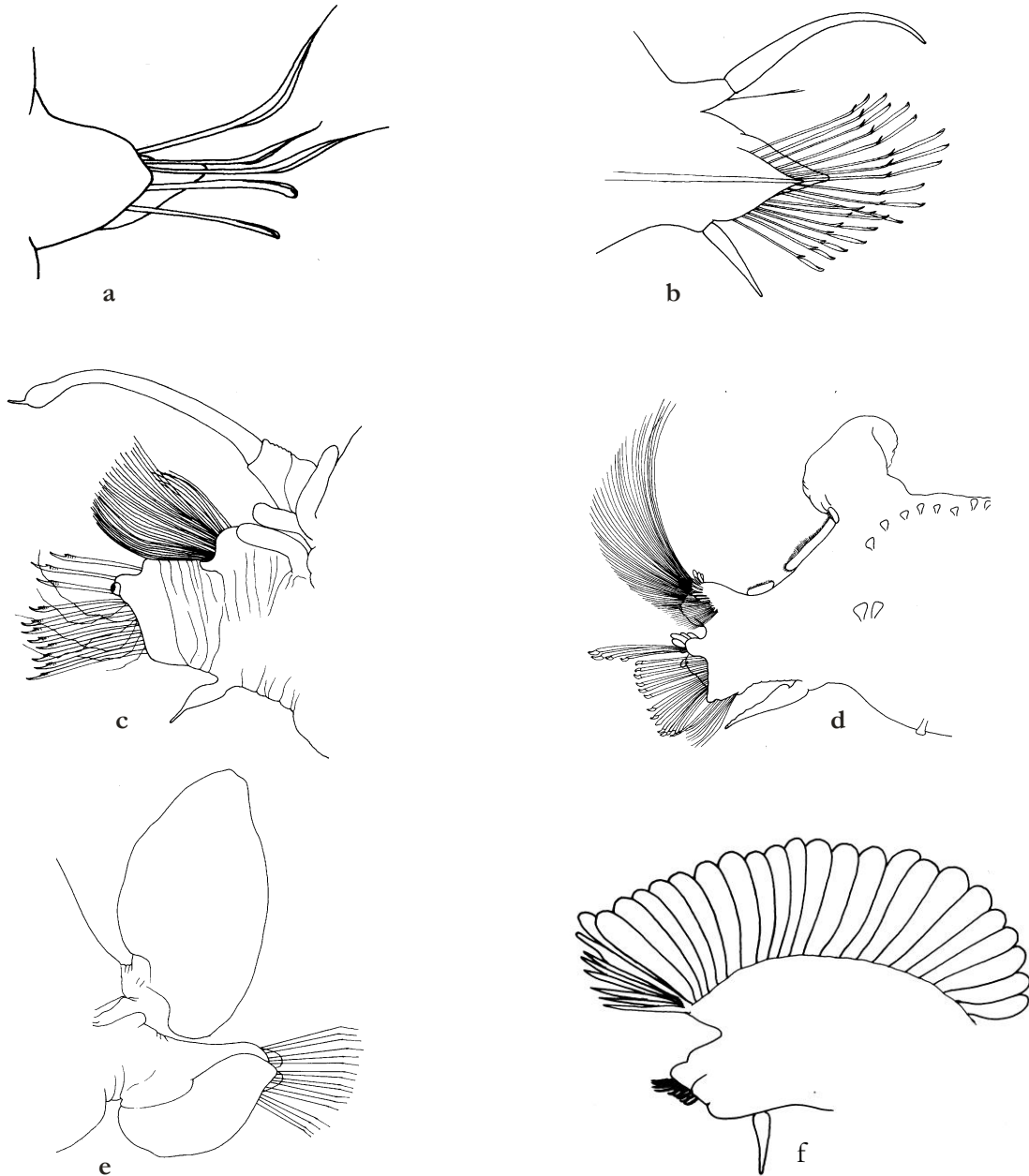


Figura 21.- Diferentes tipos de parapodios. a) unirrámico, b) sesquirrámico, c-f) birrámicos.



## ACÍCULAS

Las acículas son bastoncillos quitinosos alargados, delgados y rectilíneos, visibles a través de la pared muscular parapodial, y que en algunos casos puede proyectarse fuera del tegumento. Algunos pueden presentar la región terminal ligeramente curvada (Fig. 23a) o el extremo distal aguzado o romo. Sin embargo, en algunas familias las acículas presentan forma algo diferente, con el extremo distal ligeramente expandido (Fig. 23b) o en forma de horquilla (Fig. 23c). Un caso especial se presenta en Eulepethidae, donde el extremo de la acícula tiene forma de cono ancho, de apariencia hialina, que semeja un sombrero chino (Fig. 23d). El número de acículas en cada rama parapodial puede ser de uno o presentar varias, por ejemplo en onúfidios o sílidos, que pueden poseer hasta 4-5 en una rama.

## SETAS

Las setas, sedas, cerdas o quetas son proyecciones quitinosas de formas muy variadas y relativamente abundantes, que sobresalen de los lóbulos parapodiales. Se disponen generalmente en dos haces, uno en cada rama parapodial, y son parcialmente retráctiles, contribuyen a la locomoción del animal y, en algunos casos (anfinómidos, eufrosínidos), a la

defensa. En un mismo haz, las setas pueden ser iguales o se pueden presentar varios tipos diferentes, incluyendo setas simples y compuestas.

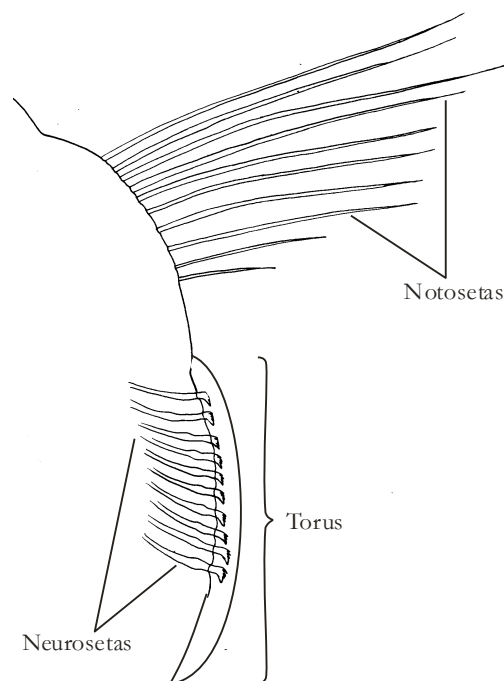


Figura 22.- Parapodio uncinífero de Maldanidae.

Las setas se observan bien con el microscopio compuesto; sin embargo, algunas, además de escasas, son de dimensiones reducidas, por lo que pueden pasar desapercibidas sin un examen minucioso, como las setas bayoneta que presentan algunas especies de sabélidos; o las setas pectiniformes de eunícidos y onúfidios, en las cuales el número de dientes tiene valor taxonómico.

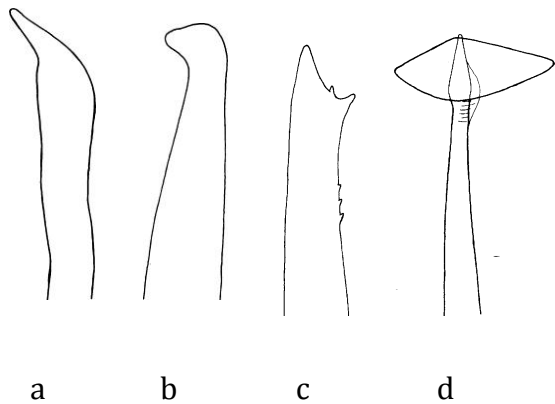


Figura 23.- Diferentes tipos de acículas.

Las setas pueden ser divididas en setas propiamente dichas, ganchos y uncinos. Las setas son generalmente alargadas y delgadas, simples o compuestas de dos o más secciones o artejos. Las setas simples no poseen articulaciones, y pueden presentar una gran variedad de formas, siendo las más sencillas las capilares y las aciculares lisas. Otras tienen el margen serrado o denticulado; o son limbadas, con velo en uno de los márgenes (Fig. 24a) o bilimbadas con velo en los dos márgenes, con hileras de espinas rodeando el eje como en una espiga (Fig. 24b), con espinas distribuidas en la superficie (Fig. 24c), con el margen arponado, (Fig. 24d); con pelos en la región distal, semejando un pincel (Fig. 24e), con un espolón subdistal (Fig. 24f), semejante a una pluma (Fig. 24g), de tipo Spirobranchus (Fig. 24h), del collar (Spirorbinae) (Fig. 24i), pectiniformes con el margen regularmente dentado

(figs. 24j-m); rostradas (Fig. 24n), o con forma de mandíbula (Fig. 24o).

Existen setas simples que son relativamente gruesas, lisas, con el extremo distal aguzado y curvado en su porción terminal, que reciben el nombre de ganchos. Pueden presentar el extremo entero (Fig. 25a), bidentado (figs. 25b-c), curvo (Fig. 25d), tridentado, pluridentado o rostrado (Fig. 25j). Algunas setas y ganchos pueden poseer una cubierta o capuchón hialino en la región distal, generalmente compuesto por dos valvas (Figs. 25e-i), recibiendo el nombre de ganchos encapuchados («hooded hooks»).

El artejo distal presenta dos tipos básicos: corto y curvo o alargado y aguzado. En el primero de los casos la seta recibe el nombre de falcígera, por su forma que recuerda una hoz o una guadaña (Fig. 26), mientras que en el segundo se denomina espinígera (Figs. 27a, b), presentándose en ambos tipos una extensa variedad de formas. El extremo de los artejos distales puede ser entero, liso, aguzado o romo (Fig. 28d-f), con dos dientes en la región distal (Fig. 28a-b, f-i), o poseer el extremo multi-dentado (Fig. 28j). En muchos casos, a lo largo del margen se disponen espinas o denticulos (Fig. 28b, g, h).

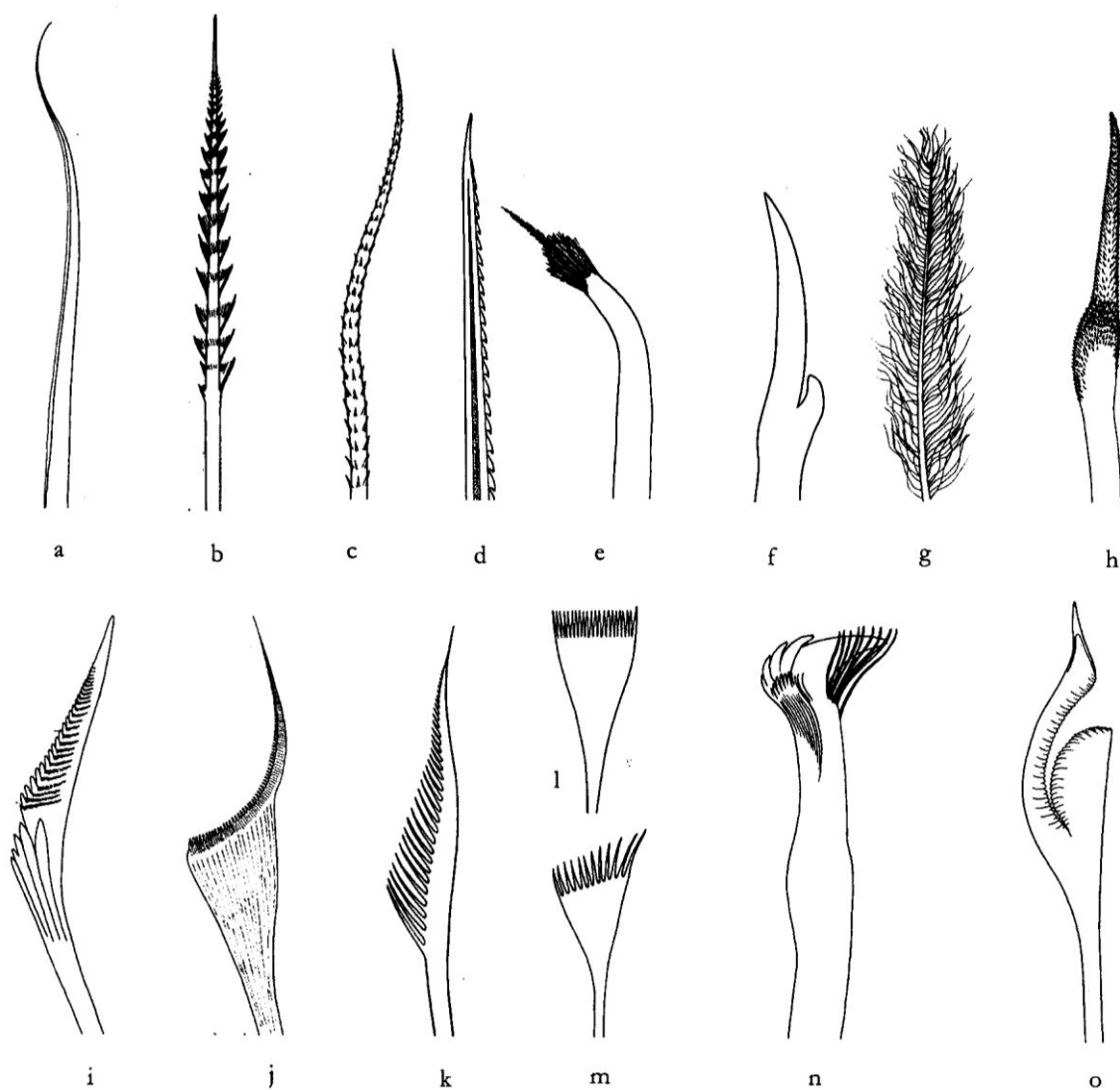


Figura 24.- Setas simples. a) limbada, b) en forma de espiga, c) espinosa, d) arponada, e) pinceliforme, f) espolonada, g) plumosa, h) tipo "*Spirobranchus*", i) seta del collar (*Spirornidae*), j-m) pectiniformes, n) rostrada, o) mandibuliforme.

La base, asta, artejo basal o proximal de las setas compuestas puede ser liso o presentar hileras de diminutas espigas. En la zona próxima a la articulación, el artejo basal de numerosas especies puede

mostrar hileras transversales de espínulas (Figs. 28a-b), varios dentículos (Fig. 28g) o de una a varias espigas relativamente grandes o con diferentes grados de desarrollo.

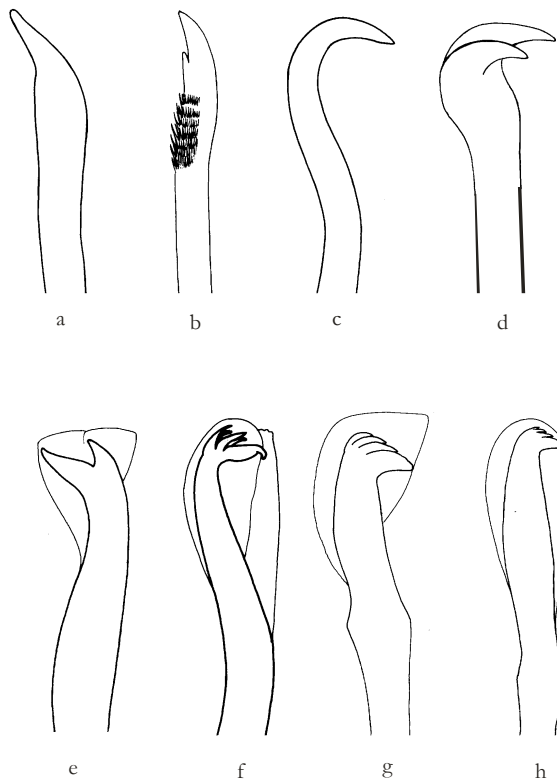


Figura 25.- Diferentes tipos de ganchos. a) entero, b) bidentado, c) curvo, d) bifurcado curvo, e-h) encapuchados.

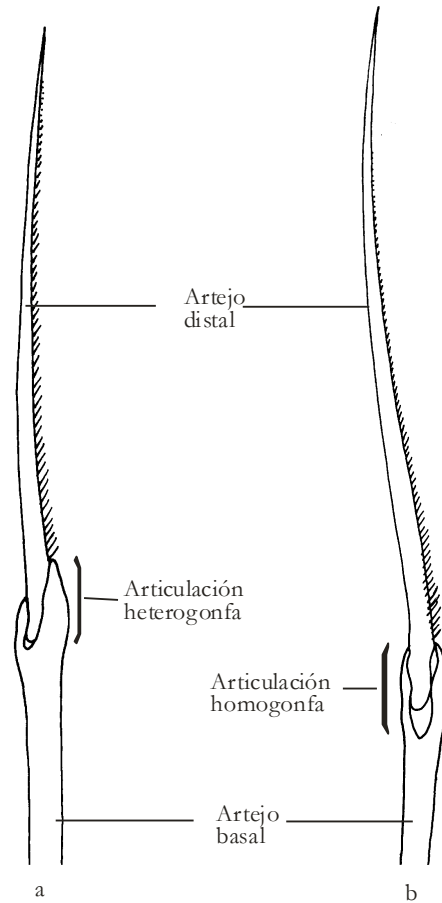


Figura 27.- Setas espiníferas. a) heterogonfa, b) homogonfa.

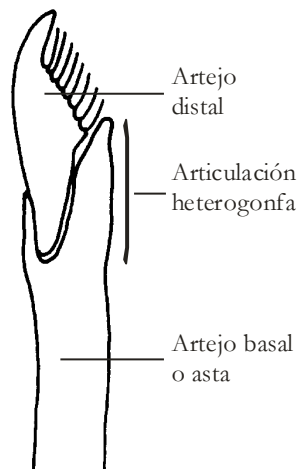


Figura 26.- Seta falcígera heterogonfa.

En los neréididos, durante el período reproductivo, las setas falcíferas y espiníferas se caen y son reemplazadas por otras con el artejo distal ancho y plano, en forma de remo (Fig. 28c), que facilitan el nado de estos animales hacia la superficie, donde se reúnen en grandes cantidades para expulsar los gametos. La porción distal de las setas en Sigalionidae y otras familias posee varios artejos y la seta se dice pluriarticulada (Fig. 28d).

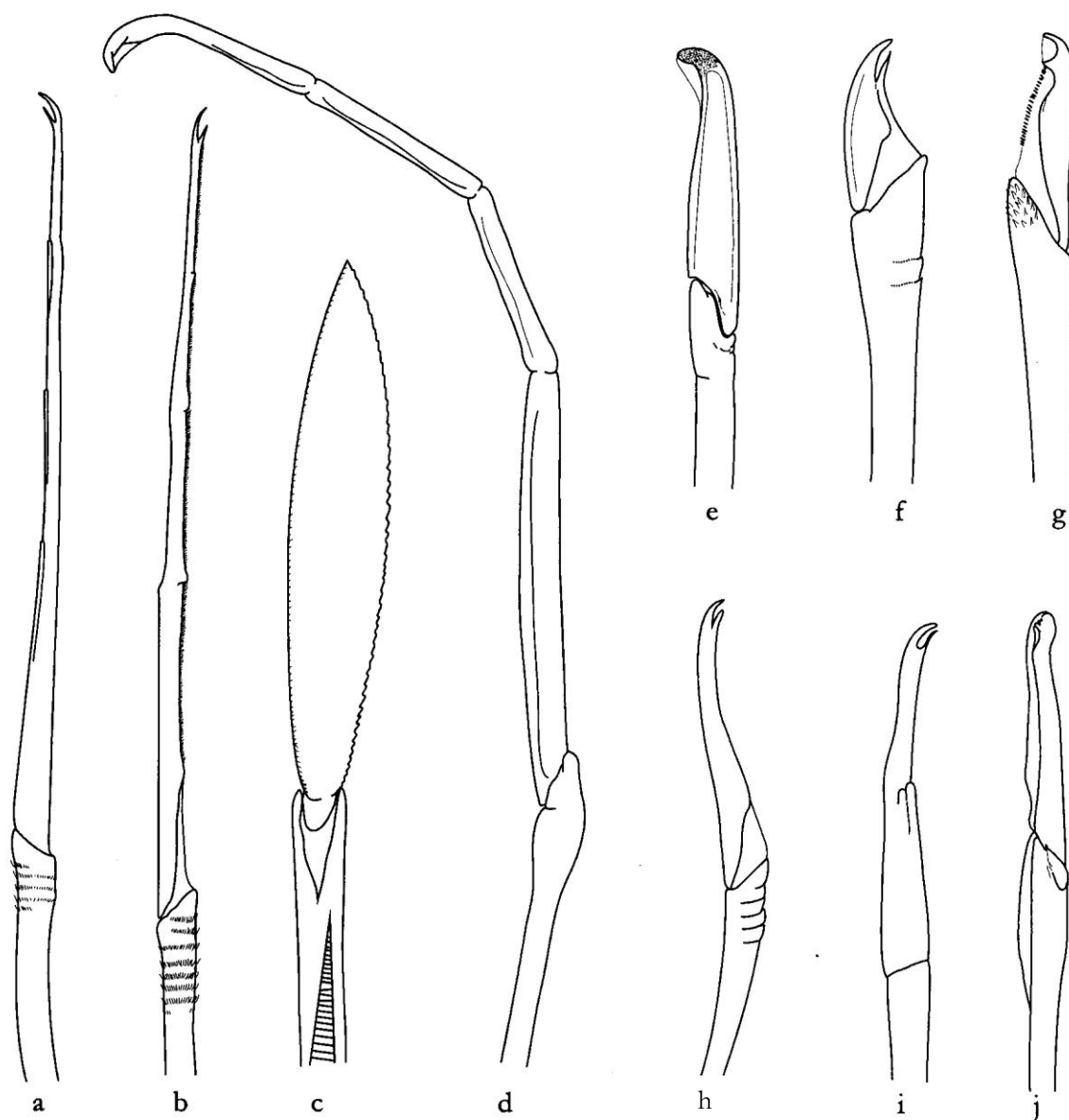


Figura 28.- Diferentes tipos de setas compuestas. a, b) espiníferas bidentadas, c) seta natatoria de Nereididae, d) seta pluriarticulada, e) seta falcígera unidentada, f-i) setas falcígeras bidentadas, j) seta falcígera con extremo denticulado.

Los miembros de la familia Flabelligeridae poseen setas aciculares con numerosos artejos cilíndricos, donde la articulación entre cada dos artejos

contiguos es muy poco profunda, impidiendo todo tipo de movimiento a los mismos. En esta familia, las setas de varios segmentos anteriores están muy

desarrolladas y dirigidas hacia adelante, constituyendo una “caja cefálica” que proporciona cierta protección a las estructuras prostomiales, principalmente a las branquias retráctiles.

En Onuphidae y otras familias se presentan setas en las cuales la articulación no es completa, sino representada por una fisura, por lo que los artejos se mantienen soldados, recibiendo el nombre de setas pseudocompuestas (figs. 29a-c). En el onúfido gigante *Americonuphis magna*, Liñero-Arana y Andrade (1993), con ayuda de microscopía electrónica de barrido, apreciaron que en las setas pseudocompuestas de esta especie, la articulación incompleta, que se observa como una fisura bajo el microscopio, se trata en realidad de un “poro”.

Existen setas particulares características de determinadas especies, como son las setas genitales, presentes en varias especies de *Capitella*, que únicamente se disponen en el dorso de los setígeros 8 y 9 de los machos (Fig. 30a).

En los tubícolas pectináridos se presentan dos tipos diferentes de setas especiales, en el prostomio dos haces de setas gruesas y de color ámbar, actúan como opérculo proporcionando protección

a las delicadas estructuras prostomiales; en la región posterior varios segmentos se hallan fusionados y constituyen el escafo (Fig. 30b), que posee dos series de setas relativamente cortas y anchas, denominadas setas escafales (Fig. 30c).

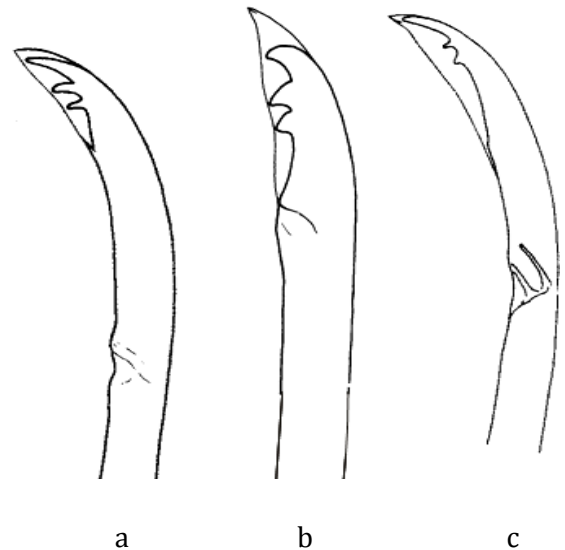


Figura 29.- Setas pseudocompuestas tridentadas encapuchadas.

Existe otro grupo de setas especiales, denominadas setas paleales o paleas, que poseen la región distal amplia, subcuadrada, subrectangular o subcircular, ensanchada y plana o ligeramente cóncava. En miembros de la familia Sabellidae la región distal de la palea es ovalada o circular, a veces con un filamento o espina terminal (Fig. 31a), en Sabellariidae el opérculo está constituido por dos o tres hileras concéntricas de setas paleales (Figs. 31 b-d).

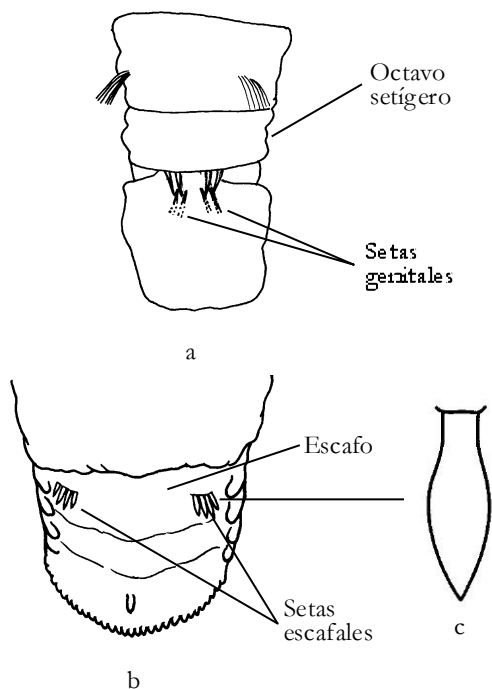


Figura 30.- Setas especiales. a) genitales de *Capitella capitata*, b) escafo y c) seta escafal de Pectinariidae.

El dorso de los crisopetálidos está cubierto por una hilera de paleas notopodiales, alargadas, foliáceas, (Figs. 31e, f) y de colores vivos.

Algunas setas son exclusivas de una familia, como es el caso de las setas tipo "*Spirobranchus*", o "*Apomatus*" características de algunas especies de la familia Serpulidae, y cuyos nombres provienen de dos géneros de la misma.

Los uncinos son setas aberrantes que se presentan en los tori de algunas especies de poliquetos sedentarios.

Pueden mostrar dos tipos básicos: una placa pectiniforme con una o varias hileras de dientes cónicos curvos marginales y uno basal acanalado (Figs. 32a, b), o presentar forma de ave, denominada por lo mismo avicular (Fig. 32c), que en ciertas especies llevan anexa una seta denominada acompañante (Fig. 32d)

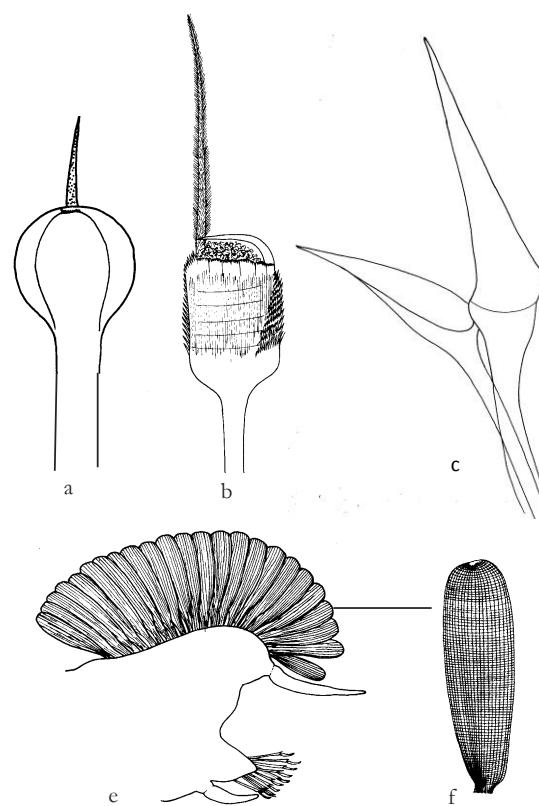


Figura 31.- Setas paleales. a-c) Palea externa, intermedia e interna de *Sabellaria* sp., d, e) parapodio y palea notopodial de *Bhawania goode*

. En los uncinos aviculares se puede distinguir una parte basal, alargada y

curva, denominada manubrio, y una parte distal o rostro que generalmente posee varias hileras de dientes secundarios dispuestos en hileras sobre el diente principal.

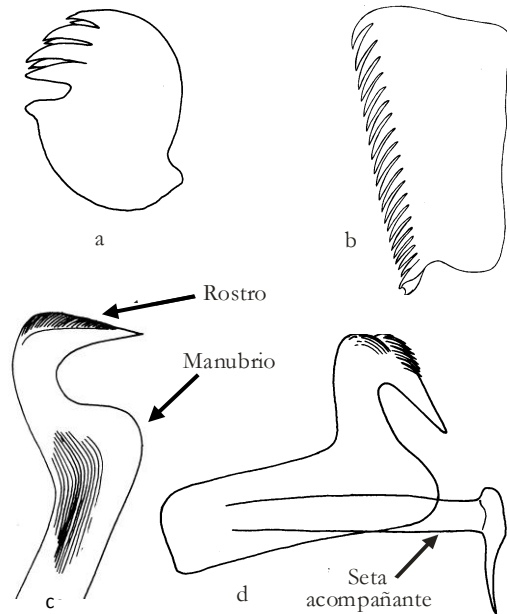


Figura 32.- Diferentes formas de uncinos. a, b) placas pectiniformes, c) avicular, d) avicular con seta acompañante

### BRANQUIAS

El intercambio gaseoso en muchos casos se efectúa exclusivamente a través de la superficie corporal, característica ancestral, gracias a un tegumento ricamente vascularizado, pero en muchas especies las necesidades respiratorias son principalmente cubiertas por estructuras especiales o branquias,

aunque los lóbulos parapodiales también intervienen en el proceso respiratorio (Nereididae).

En general, las especies de menor tamaño y de cuerpo vermiforme alargado no poseen branquias. Debido a que estas estructuras son muy delicadas y no están protegidas, las formas branquiadas están representadas principalmente por especies tubícolas o que habitan en madrigueras. Las branquias propiamente dichas son expansiones de los tegumentos que encierran vasos sanguíneos y que en algunas especies poseen cierto grado de retractilidad. En muchos casos las branquias son estructuras anexas a los parapodios, e incluso son parte integrante de los mismos, o son estructuras parapodiales modificadas, como el cirro dorsal de los filodócidos, amplio y delgado, de aspecto foliáceo. Pueden encontrarse distribuidas a lo largo del cuerpo del animal, como en algunas especies de Cirratulidae (Fig. 33), o restringidas a la región anterior o posterior del cuerpo o como ocurre en los flabelígeridos, en los cuales las branquias son filamentos simples alargados asociados al prostomio, que se disponen en varias hileras y se retraen en el interior de la cavidad bucal (Fig. 34h), o como en los miembros de la familia Sternaspidae en los cuales los numerosos filamentos branquiales se disponen en dos grupos en el extremo posterior a ambos lados del ano.



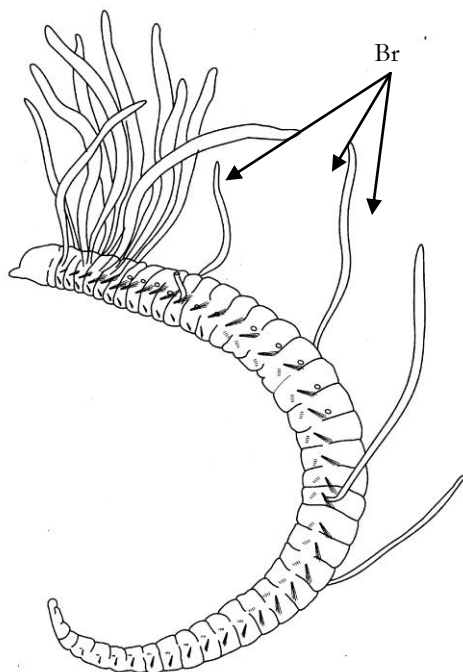


Figura 33.- *Timarete julianae* (Cirratulidae) en vista lateral mostrando las branquias extendidas (Redibujado de DÍAZ & SALAZAR-VALLEJO, 2009).

En especies que carecen de un aparato circulatorio diferenciado, las branquias consisten en expansiones tegumentarias que no poseen vasos, sino que son simples cavidades por donde circula el líquido celómico, y reciben el nombre de branquias linfáticas.

En los errantes éstas pueden estar ausentes o distribuirse en un número relativamente elevado de setígeros, mientras que en los sedentarios se disponen en los segmentos anteriores. Estas estructuras exhiben varios grados de desarrollo y complejidad, dependiendo de la especie. Pueden ser simples

filamentos solitarios (Fig. 34a, b), o en grupo (Fig. 34c), bifurcados (Fig. 34d); dispuestos en arreglo pectiniforme (Fig. 34e), como en algunos miembros de la familia Eunicidae y Onuphidae, o filamentos dispuestos en espiral sobre un eje (Fig. 34f), como en *Diopatra cuprea*, ramificados en forma arborescente, como en *Euphrosine* y en *Hermodice carunculata* (Fig. 34g). En Sabellidae y Serpulidae forman un penacho o corona terminal amplia. En algunas especies de Capitellidae, las branquias, escasamente ramificadas, son retráctiles.

Los pigmentos respiratorios, principalmente hemoglobinas, que algunos autores denominan eritrocruorinas, se encuentran disueltas en el plasma; entre éstas, la clorocruorina está presente en los miembros de las familias Sabellidae, Serpulidae, Flabelligeridae y Ampharetidae y la hemeritina sólo ha sido señalada para el género *Magelona* Müller, 1858, y que va encerrada en células anucleadas (VIÉITEZ, 2004); mientras que el serpúlido *Serpula vermicularis* Linnaeus, 1767, posee al mismo tiempo dos tipos de pigmentos respiratorios disueltos en su sangre, eritrocruorina y clocruorina (FOX, 1949).

DHAINANT & PORCHET-HENNERÉ (1988), señalan que algunas familias carecen de pigmentos respiratorios en la sangre y que sólo han sido observadas en el líquido celómico y que se denominan

intraeritrocitarias, entre estas familias se encuentran Terebellidae, Capitellidae,

Cirratulidae y Glyceridae.



Figura 34.- Diferentes tipos de branquias. a-c) simples, d) bifurcadas, e) pectiniforme, f) espiralada, g) arborescente, h) simples cefálicas.

En el proceso de fijación y preservación, las branquias, así como la mayoría de las estructuras, se decoloran. Si se examinan ejemplares vivos, con ayuda de un microscopio estereoscópico, pueden apreciarse las branquias, de color rojizo, situadas principalmente a ambos lados de la región dorsal y en los primeros segmentos.

En numerosas especies se puede observar el fluir de la sangre a través de los vasos sanguíneos de las branquias y del vaso dorsal, que discurre a lo largo de la línea media del animal.

### ÉLITROS

Son expansiones foliáceas membranosas, situadas en la región dorsal de los parapodios de los miembros de la superfamilia Aphroditacea (Fig. 35), dispuestas imbricadamente, de manera que la porción posterior de un élitro se encuentra cubriendo la porción anterior del siguiente.

Los élitros, denominados también escamas, se implantan en los parapodios por medio de un pedúnculo cilíndrico, ancho y relativamente corto denominado elitróforo.

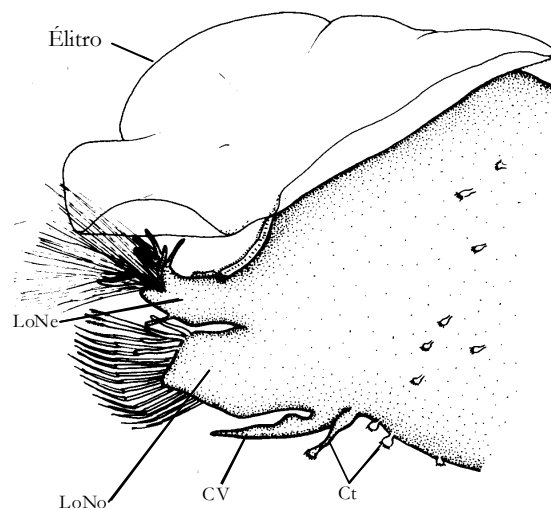


Figura 35.- Parapodio elitrígero de un sigaliónido.

Los élitros y cirros dorsales se disponen alternadamente en cada setígero, al menos en un número relativamente elevado de segmentos. En la mayoría de los casos se presentan a todo lo largo del cuerpo, pero existen especies, como en la familia Polynoidae, que se hallan restringidos a la región media anterior.

Generalmente, la forma de los élitros es circular, ovalada o reniforme (Figs. 36a - f), siendo de menor tamaño en los segmentos anteriores, aunque el primer par es, en muchas especies, de mayor tamaño y cubre totalmente el prostomio y los primeros segmentos, como en los sigaliónidos.

Los élitros de algunas familias (Eulepethidae, Sigalionidae) cubren prácticamente el dorso del animal, mientras que en Polynoidae, Acoetidae, etc., pueden ser pequeños y dejar expuesta la región central dorsal.

Los miembros de la familia Eulepethidae poseen 12 pares de élitros anteriores grandes, que aumentan de tamaño desde el primero hasta el duodécimo, siendo este último notablemente mayor, a partir de éste son rudimentarios.

En las especies de la familia Aphroditidae no son visibles, puesto que están totalmente cubiertos por un fieltro constituido de notosetas largas y partículas finas de sedimento de color gris oscuro.

Los élitros presentan una variada coloración, desde el blanco o crema uniforme, hasta marrón o de color ocre. En la especie *Polyodontes oculea*, registrada en fondos de la plataforma continental de Venezuela, los élitros son de color crema claro con una banda gris oscura en el margen externo.

El margen de los élitros puede ser totalmente liso (Fig. 36a), o con papilas globulosas marginales (Fig. 36b, 37b), con un número variable de papilas

ramificadas (Fig. 36c), largas y filiformes (Fig. 36d).

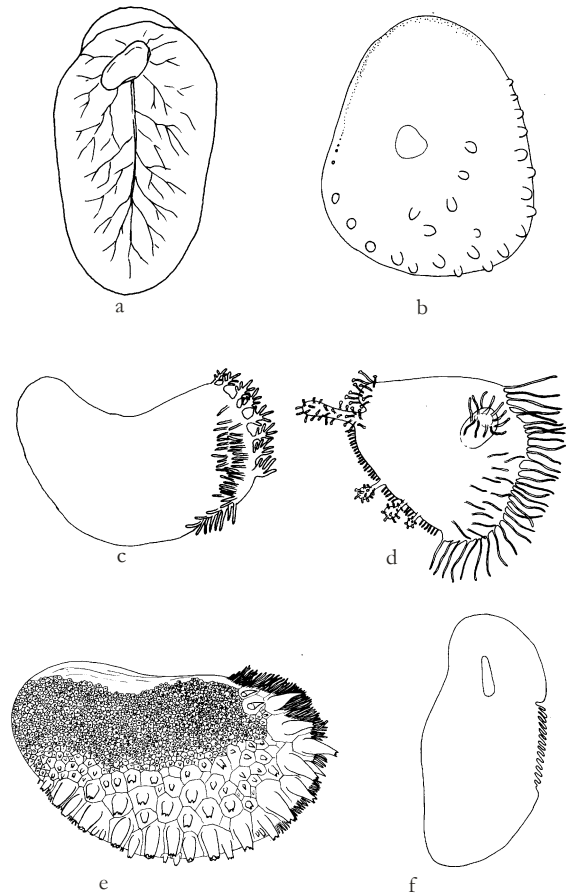


Figura 36.- Diferentes tipos de élitros.

En Eulepethidae, el margen externo de los élitros posee escotaduras que forman lóbulos, los cuales reciben el nombre de estiloides y pueden ser enteros o articulados (Fig. 36f) y su número y forma tienen valor taxonómico.

La superficie dorsal puede ser lisa (Figs. 36a, f) o presentar papilas blandas

(Figs. 36b-d) o tubérculos quitinizados, de diferentes formas y tamaños (Fig. 36e). Las papilas, generalmente alargadas, pueden ser cilíndricas, con engrosamiento en la región distal (Figs. 37b, d), o en la región media (Fig. 36c). Los tubérculos, de acuerdo a su tamaño, se clasifican en microtubérculos y macrotubérculos y presentan diferentes formas y grados de complejidad. Los hay simples, en forma de espina, con la región distal dividida en dos o más espinas, espinosas en la región distal y con laminillas escamosas en la región media basal (Fig. 37e), con la superficie espinosa (Figs. 37f-g), o esféricas espinosas (Fig. 37h).

En *Psammolyce spinosa*, presente en nuestras costas, las papilas de los élitros adhieren partículas extrañas, principalmente arena y pequeños organismos bénticos, como foraminíferos, o fragmentos de espinas de equinoideos o de conchas de moluscos, y la parte descubierta del élitro aparece totalmente tapizada de arena, proporcionando un camuflaje perfecto al animal cuando se desplaza sobre fondos arenosos. Otras especies, sigaliónidos por ejemplo, incorporan a la superficie de los élitros partículas finas de sedimento, cuyo color les permite mimetizarse con el substrato.

El número, disposición, forma de los élitros y de las papilas y tubérculos tiene mucha importancia taxonómica. Aun cuando los élitros se hayan desprendido, su sitio de implantación en los parapodios se evidencia fácilmente por los elitróforos o por las cicatrices elitrígeras. Su función es, aparentemente, de protección, aunque se ha observado que son utilizados por algunas especies para la incubación de huevos y protección de larvas. En Polynoidae, los élitros son luminiscentes y emiten destellos verde azulado, y ha sido referido como un mecanismo antidepredatorio (VIÉITEZ, 2004), aunque también se ha señalado que esta bioluminiscencia podría estar relacionado con el período reproductivo.

Los élitros también intervienen en el intercambio gaseoso. En Polynoidae, los cilios que se encuentran en la superficie dorsal, donde ocurre la respiración, producen corrientes de agua que discurren en dirección posterior, por debajo de los élitros. Los afrodítidos hacen bascular progresivamente los élitros hacia arriba y hacia abajo, comenzando con el primer par, produciendo el conjunto de los élitros un movimiento sinuoidal, que crea una corriente de agua que fluye por debajo de éstos y sobre la superficie dorsal corporal, renovando el agua y el oxígeno.

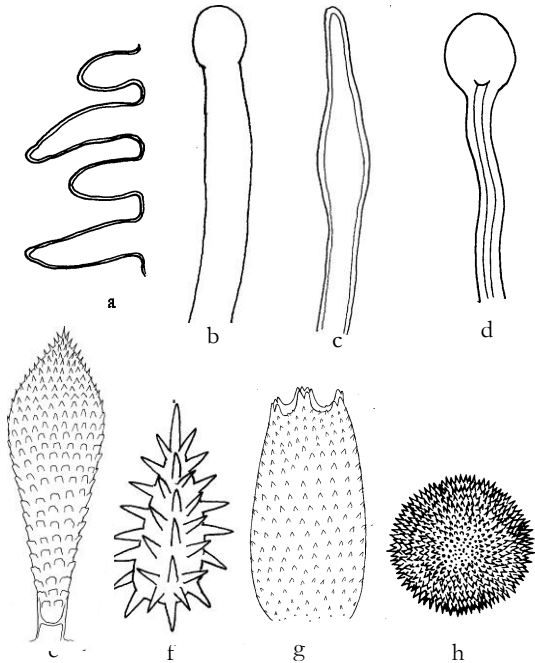


Figura 37.- Papilas de los élitros.

### Pigidio

Es el segmento posterior del cuerpo y en él se abre el ano. En algunos casos, principalmente en los sedentarios tubícolas, el pigidio carece de cirros (Fig. 38a), pero las formas errantes y las sedentarias no tubícolas generalmente presentan cirros o lóbulos anales, que pueden ser de cortos a largos y simples, articulados o moniliformes (Fig. 38d). El número de cirros anales es variable, uno (Fig. 38b), dos (Fig. 38c), tres (Fig. 38d), cuatro (Fig. 38e), o indeterminado (Fig. 38f).

Algunos poliquetos presentan pigidio complejo, como en la familia Opheliidae,

en los cuales el pigidio consta de una membrana dorso-lateral con papilas marginales y un cirro anal interno (Fig. 38g). En Maldanidae esta estructura puede poseer forma de embudo con una corona de papilas subiguales o de diferente longitud, en el margen distal (Figs. 38h, i).

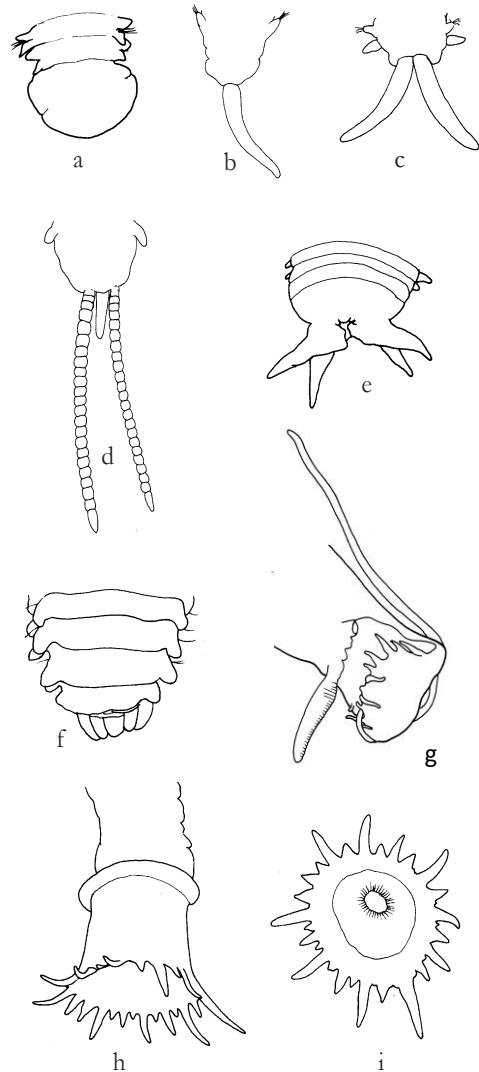


Figura 38.- Diferentes tipos de pigidios. a) sencillo, b-f) con cirros anales, g) con membrana papilada, h) en forma de embudo, en vista lateral, i) el mismo, en vista frontal.

## NEFRIDIOS

Son los órganos encargados de la excreción, éstos pueden ser de dos tipos: metanefridio, que del tipo más generalizado dentro de la clase, o protonefridio. El nefridio es básicamente un túbulo que nace en el celoma, atraviesa el septum que separa dos segmentos consecutivos y se abre al exterior por el nefridioporo, en la pared del neuropodio del segmento siguiente. Dependiendo de la especie se pueden presentar sólo dos nefridios, como en la familia Sabellidae, o un par en cada uno de los segmentos.

Además de la función excretora, los nefridios intervienen activamente en la osmoregulación en especies eurihalinas (que habitan en aguas de salinidad variable de los estuarios), como el neréidido *Nereis diversicolor*, que abunda en las zonas de máxima fluctuación de la salinidad de los estuarios europeos, pudiendo soportar condiciones ambientales desde la correspondiente al agua dulce hasta aguas de salinidad superior a la "normal" del agua marina (35-36‰).

## Otras estructuras

En diferentes regiones del cuerpo pueden presentarse estructuras poco

comunes, características de algunas familias (carúncula, aurículas, ctenidias, opérculo), y que poseen valor diagnóstico.

## ÓRGANOS NUCALES

Como lo indica su nombre, estos órganos se disponen en la región posterior del prostomio. En su mayoría son estructuras de pequeño tamaño, generalmente de forma semiesférica, en número de uno, situada en la región media posterior del prostomio, como en *Phyllodoce (Anaitides) madeirensis*; o en número de dos, situadas dorsolateralmente entre el prostomio y el peristomio, como en *Naineris* sp., que a veces son difíciles de distinguir debido a que el margen anterior del peristomio puede ocultarlas. En otras especies, el órgano nual es más complejo y desarrollado, recibiendo el nombre de carúncula y posee gran valor taxonómico, puesto que su forma y estructura es única para cada especie.

La carúncula se extiende dorsalmente sobre los primeros segmentos; en *Eurythoe complanata* es un lóbulo alargado (Fig. 39a); en *Hermodice carunculata* es de forma ovalada o cordiforme con pliegues dorsales oblicuos (Fig. 39b), en *Euphrosine* sp. está constituida por tres lóbulos alargados (Fig. 39c) y en *Chloeia* sp. la

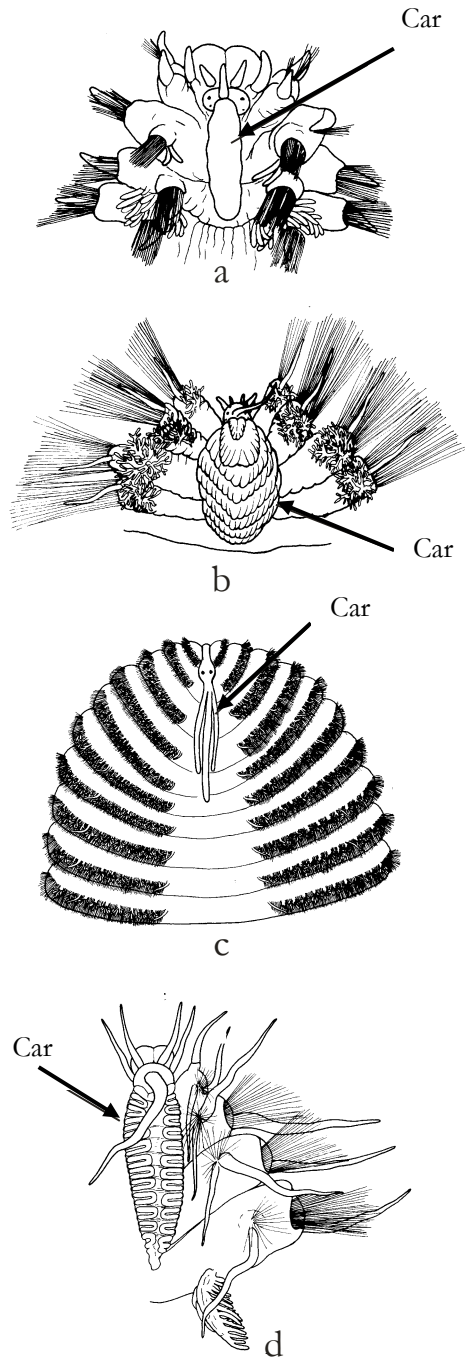


Figura 39.- Diferentes tipos de carúnculas. a) de *Eurythoe complanata*, b) de *Hermodi-ce carunculata*, c) de *Euphrosine* sp., d) de *Chloeia* sp.

en acordeón y vivos colores (Fig. 39d).

#### AURÍCULAS

Son estructuras asociadas al prostomio, que se presentan en la familia Sigalionidae (Fig. 40), generalmente tienen forma de expansiones membranosas laminares, que se originan en la base del ceratóforo de la antena media y posee bandas ciliadas.

#### CTENIDIAS

Varias familias de poliquetos poseen en diferentes regiones del cuerpo estructuras ciliadas denominadas ctenidias, que contribuyen a la respiración. Son de forma ovalada, con los cilios dispuestos distalmente, que se distribuyen principalmente en la región dorsal anterior, cerca de la cabeza y en la base dorsal de los parapodios (Fig. 40).

En otros casos, son estructuras alargadas, constituidas una banda de cilios dispuestos en la superficie dorsal, sobre el dorso de los parapodios de los sigaliónidos, o en la región ventrolateral del animal.

Existen asimismo ctenidias filiformes, o claviformes con la región distal ensanchada, sitio donde se implantan los cilios; se presentan generalmente en

estructura presenta los bordes plegados



la región basal de los parapodios y en la región ventrolateral del animal (Fig. 0). Cuando los cilios se disponen en surcos

o invaginaciones de la pared corporal, la estructura recibe el nombre de foseta ciliada, la cual es difícil de observar.

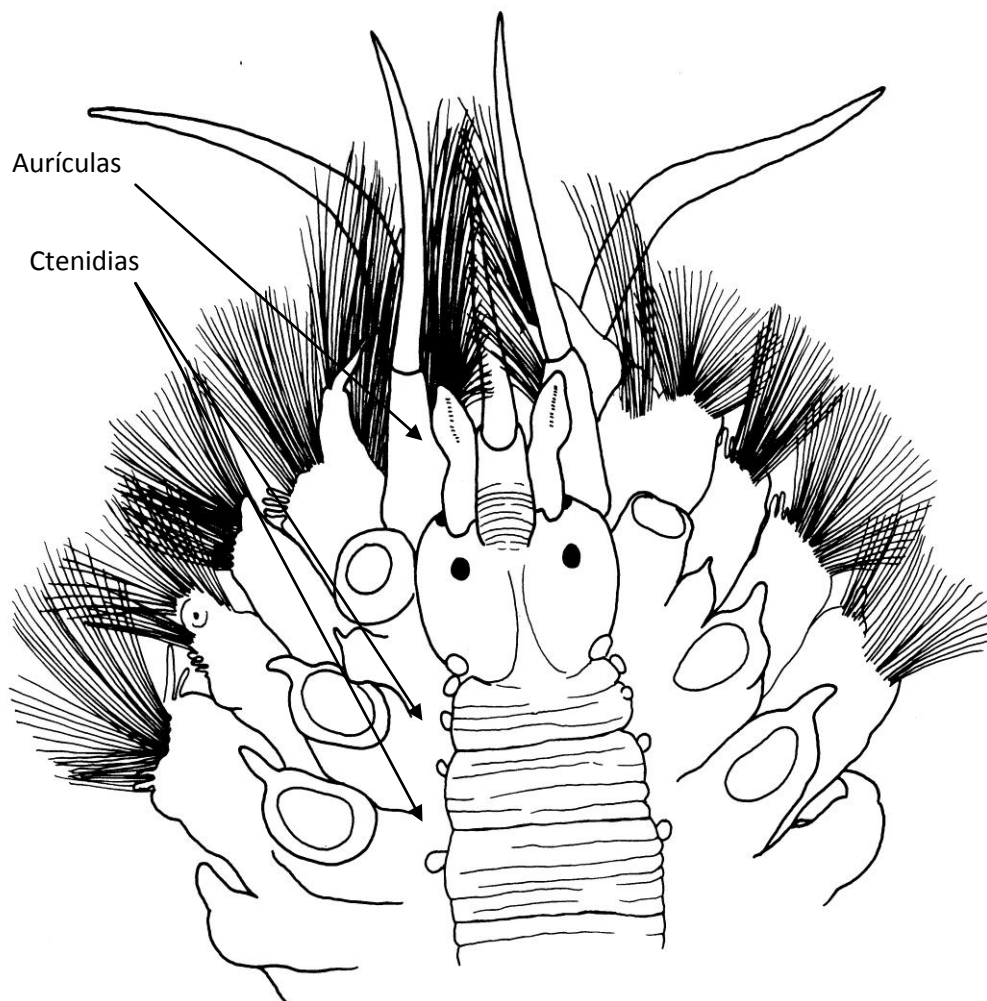


Figura 40.- Aurículas y ctenidias en la región anterior de Sigalionidae.

### OPÉRCULO

En la corona branquial de los miembros de las familias tubícolas Serpulidae y Sabellariidae, se presenta

una estructura quitinosa o calcárea, simple o compuesta denominada opérculo, cuya función es clausurar la entrada del tubo, cuando el animal se retrae en el interior del mismo.

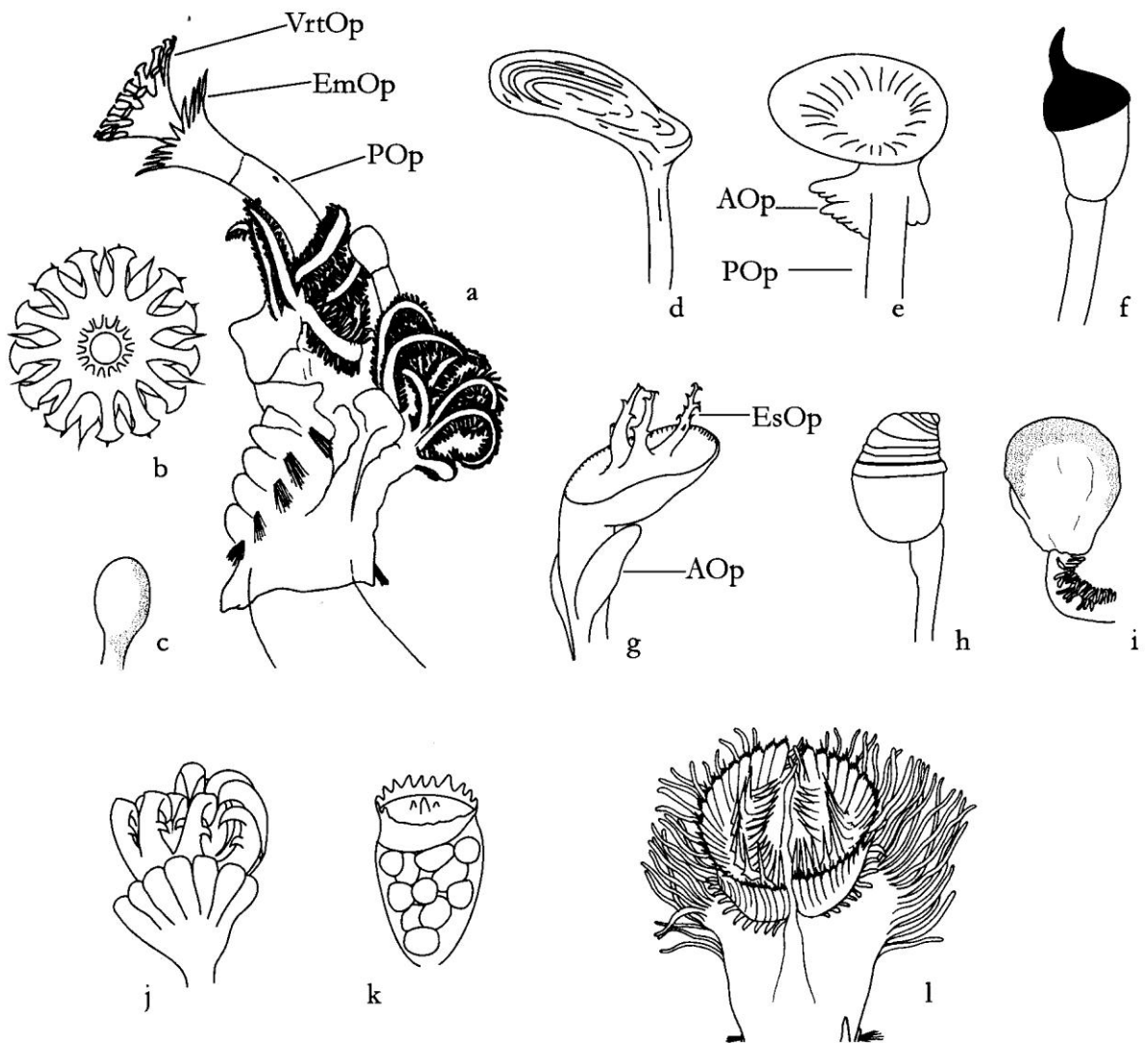


Figura 41.- Diferentes tipos de opérculo. a) con embudo y verticilio espinoso, b) el mismo en vista frontal, c) pseudopérculo, d) plano, e) cóncavo, f) con espina distal, g) espinoso, h) anulado, i) membranoso, j) con embudo y verticilio espinoso, k) con cámara incubatriz, l) de Sabellariidae.

En Serpulidae el opérculo se dispone, generalmente, en el extremo distal de un filamento branquial modificado, denominado pedúnculo opercular, el cual puede poseer la región próxima al

opérculo ensanchada o con proyecciones laterales denominadas alerones o alas.

Estas estructuras pueden exhibir gran variedad de formas, incluso en una misma especie la variabilidad puede

ser considerable, como sucede en *Spirobranchus giganteus giganteus* y otras especies de la familia.

Los hay en forma de placa circular o elíptica lisa (Fig. 41a), cóncava (Fig. 41b), bulbosa (Fig. 41c), espinosa, con una o varias espinas dispuestas en arreglo regular (figs. 41e-i) o irregular (Fig. 41d).

En otros serpúlidos las espinas del verticilio, aunque dispuestas radialmente, exhiben diferentes tamaños. También existen opérculos donde no se aprecia ningún orden en la disposición de las espinas verticales.

El opérculo de los serpúlidos generalmente posee mayor complejidad. Así, en las especies del género *Hydroides*, éste es compuesto y consta de dos porciones, una distal, espinosa, denominada *verticilio*, constituida por un tronco del que emergen varias espinas dispuestas en posición radial regular, con tamaño y forma diferentes o similares, siendo, precisamente esta característica, de gran valor diagnóstico; y una porción basal denominada *embudo* por su forma, constituida por elementos lanceolados planos, denominados radios (Fig. 41a). En el extremo anterior de algunos miembros de la familia Sabellariidae el opérculo (Fig. 41i) está constituido por

una a tres hileras de numerosas setas anchas y planas que se disponen en hileras concéntricas, y forman una estructura sólida que, al igual que en Serpulinae y Spirorbinae, permite clausurar la entrada del tubo en el que habita el animal, brindándole protección contra los depredadores.

### Tubo

El tubo en el interior del cual habitan los poliquetos tubícolas es construido por secreciones de células o glándulas mucosas asociadas principalmente a los parapodios. En algunos casos el tubo consiste en una delgada membrana mucosa alargada, adherida a piedras o a los frondes de macrofitas, como en Nereididae, en otros está formado por capas sucesivas de mucus y partículas de fango (Sabellidae), o cubierto de arena, fragmentos de conchas y otros materiales biogénicos como en Oweniidae, Onuphidae y Terebellidae (Fig 42f).

Algunos tubos, aunque con paredes muy delgadas, son de gran resistencia como aquellos de los miembros de la familia Chaetopteridae, o muy gruesos pero frágiles como en Maldanidae. Los tubos de *Hyalinoecia*, parecidos a un escafópodo o a un colmillo de elefante, son cristalinos, lo que permite ver al

animal a través de sus paredes. En Acoetidae, el tubo está constituido de numerosas fibras entrecruzadas producidas por glándulas hilanderas localizadas en los parapodios y que le confieren gran resistencia.

En los pectináridos es de forma cónica truncada, abierto en los dos extremos, con la superficie cubierta totalmente de partículas de arena de tamaños similares, y cementadas una al lado de otra, semejante a un mosaico.

Los serpúlidos en general construyen tubos calcáreos de gran dureza, adheridos a la superficie de piedras, exoesqueletos de moluscos, crustáceos, maderos, etc. En serpúlidos el tubo, de sección cilíndrica, adopta la forma del substrato sobre el que está adherido y generalmente es sinuoso (Fig. 42a-d). Sin embargo, en espirórbidos el tubo se arrolla en espiral y la dirección del giro, a la izquierda o sinestroso (Fig. 42d) o hacia la derecha o dextrorso (Fig. 42e), tiene valor diagnóstico. Por otro lado, la superficie de los tubos de estas dos familias pueden presentar crestas longitudinales (Figs. 42a, e), estrías o anillos transversales de crecimiento o espinas en la entrada del tubo que, al igual que la forma de la sección transversal de la entrada del tubo, poseen cierto valor para la identificación de las especies.

## Clasificación

La clasificación de un grupo taxonómico, incluyendo la nomenclatura y las divisiones en las diferentes categorías o niveles jerárquicos, no es algo estático o inamovible, todo lo contrario, existe una notable actividad no sólo por la descripción de nuevas especies, sino también por el cambio de status de especies, géneros, familias, e incluso niveles superiores. Esto es relativamente frecuente en grupos poco estudiados, particularmente entre los invertebrados marinos, y aunque la Taxonomía y la Sistemática poseen reglas bastante rígidas, siempre existe cierto grado de subjetividad entre los estudiosos de estas ciencias, lo que conlleva a que para un mismo grupo, se propongan clasificaciones que difieren en el agrupamiento de algunos niveles jerárquicos. La Clase Polychaeta no escapa a este problema, y dependiendo de las consideraciones de los autores, la división de esta clase en las categorías inferiores, son diferentes.

FAUCHALD (1977) clasifica a los poliquetos en 17 órdenes y 81 familias. Este autor propone esta división basado en argumentos filogenéticos expuestos anteriormente (1974). La secuencia en que ordena las familias obedece al incremento de la distancia morfológica

de un poliqueto ancestral. Dicho poliqueto era un organismo excavador en substratos fangosos, que poseía setas, pero no parapodios, los cuales, se desarrollaron posteriormente como una adaptación para arrastrarse sobre sedimentos blandos de la interfase agua-sedimento, constituidos de material detrítico coloidal, demasiado inconsistente para permitir la excavación peristáltica, y demasiado denso para un nado sinusoidal eficiente (CLARK, 1969; FAUCHALD, 1974).

PETTIBONE (1982) señala que la clase Polychaeta incluye aproximadamente 1000 géneros y 8000 especies, distribuidas en 25 órdenes y 87 familias. De las 87 familias, 21 son consideradas aberrantes, cuatro de éstas pelágicas, cuatro exclusivamente comensales y seis parásitas, incluyendo Iphitimidae aunque según la autora no existen evidencias claras de ello. READ (1996) presenta una lista de las familias reconocidas, considerando válidas 82, y para otras 19 manifiesta que se ha propuesto su inclusión en familias reconocidas. Así, por ejemplo, los miembros de la familia Lysaretidae se incluirían en parte en la familia Lumbrineridae y en parte en la familia Oeonidae, esta última conocida hasta hace algunos años como Arabellidae; la familia monotípica Palmyridae se

incluiría en Aphroditidae, los pilárgidos en la familia Hesionidae, etc.

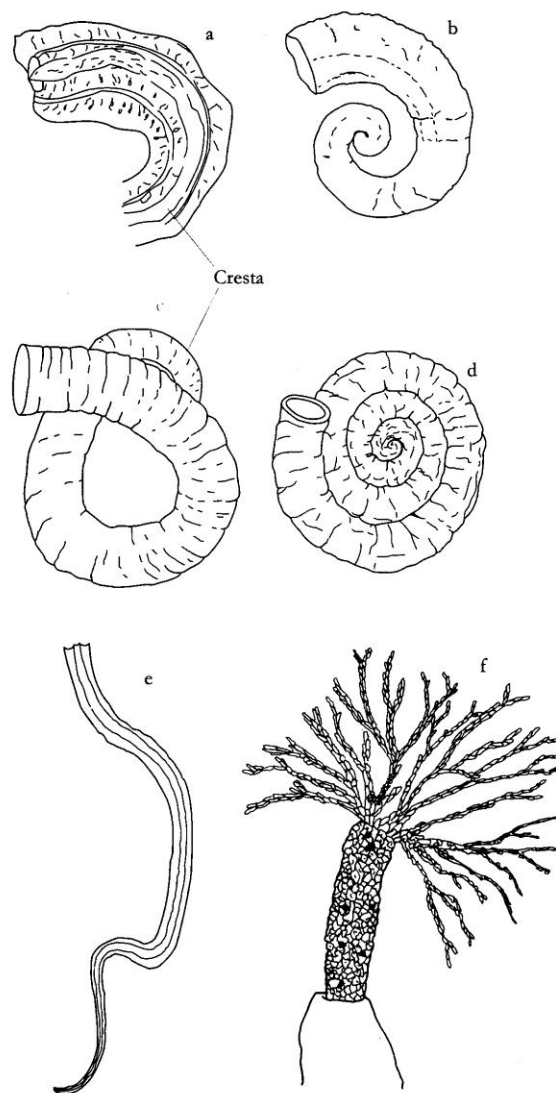


Figura 42.- Tipos de tubos: a, c, e) tubo de serpúlido, b) tubo sinestroso de espirórbido, d) tubo dextroso de espirórbido, f) tubo de *Lanice* (Terebellidae).

Más recientemente, READ (1998), menciona la existencia de dos clasificaciones modernas, una denominada Pettibone y otra conocida como Cladística Rouse-Fauchald. En la primera se reconocen 22 órdenes, 6 superfamilias, todas pertenecientes al orden Phyllodocida, y 82 familias. ROUSE y Fauchald (1997) proponen una clasificación basada en análisis cladísticos morfológicos, en la que no se utilizan las categorías de Linneo, y dividen a los poliquetos en dos grupos o clades, Scolecida y Palpata, la primera constituida por nueve familias, y la segunda por 70, además de cuatro familias consideradas *Polychaeta incertae sedis*. En esta clasificación, los pogonóforos son incluidos en la familia Siboglinidae de la rama Sabellida.

Generalmente, se reconoce el orden Archiannelida para agrupar a cinco familias con características adaptativas para habitar en el mesopsammos (FAUCHALD, 1977); sin embargo, este autor considera difícil conservar el concepto de Archiannelida, por lo que prefiere referirse a estas familias como de afinidades inciertas. En la clasificación de PETTIBONE (READ, 1998), aparece el orden Nerillida constituido solamente por la familia Nerillidae; en el orden Protodrilida incluye a las

familias Protodrilidae y Saccocirridae, además de Protodriloidae. La familia Dinophilidae es incluida en la familia Dorvilleidae, del orden Eunicida.

Como es lógico suponer, el número de géneros y, particularmente, de especies se incrementa constantemente, por el descubrimiento de nuevas especies. Por ejemplo, FAUCHALD (1977), señaló que la familia Scalibregmatidae estaba representada por 15 géneros y 33 especies, actualmente se reconocen 16 géneros y 55 especies (ROUSE & PLAIJEL, 2001); para la familia Polynoidae, Fauchald (1977) mencionaba la existencia de 94 géneros y 569 especies, y PETTIBONE (1982) eleva el número de géneros a 120 y el de especies a 600; actualmente se reconocen 165 géneros y 748 especies (HUTCHINGS *et al.*, 2000). El incremento en el número de nuevos géneros y especies se refleja, como se mencionó más arriba, en el estudio que un grupo de investigadores realizó en cuatro áreas de la plataforma norte del Golfo de México, donde se recolectaron 243 especies no descritas anteriormente.

## REFERENCIAS

- ÅKESSON, B. 1962. The embryology of *Tomopteris helgolandica* (Polychaeta). *Act. Zool.* 43: 135-199.
- ALDROVANDUS, U. 1602. De animalibus insectis libri septem, cum singulorum iconibus ad vivum expressis. Apud Clementem Ferronium Ed. 767 pp.
- ALMEIDA, W; CHRISTOFFERSEN M; AMORIM D; SENNA A & G. SENE. 2003. Polychaeta, Annelida & Articulata are not monophyletic: articulating the Metameria (Metazoa, Coelomata). *Rev. Bras. Zool.* 20 (1): 23-57.
- AMARAL, A. C. & E. F. NONATO. 1975. Algunos anélidos poliquetos encontrados en paneles de substrato artificial en el Golfo de Cariaco, Cumaná, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 14(2): 233-242.
- ANDRADE, J. & I. LIÑERO-ARANA. 1993. Aspectos etológicos de *Americanuphis magna* Andrews (Polychaeta: Onuphidae). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente.* 23 (1&2): 11-16.
- Andries, J.C. 2001. Endocrine and environmental control of reproduction in Polychaeta. *Can. J. Zool.* 79: 254-270.
- ANDREWS, E.A. 1891. Reproductive organs of *Diopatra*. *J. Morphol.* 5: 113-124.
- ANKER, A., M. GALENA-VANTSETTI, C. LIRA, J.A. VERA CARIBE, A.R. PALMER & M.S. JENG. 2005. Macrofauna Associated with Echiuran Burrows: A Review with New Observations of the Innkeeper Worm, *Ochetostoma erythrogrammon* Leuckart and Rüppel, in Venezuela. *Zool. Stud.* 44(2): 157-190
- Asworth, J.H. 1912. Catalogue of Chaetopoda in the British Museum (Natural History): A.- Polychaeta, A.- Arenicolidae. *Brit. Mus. Nat. Hist.* London: 169 pp.
- Audouin, J.V. & H. MILNE-EDWARDS. 1832. Classification des annélides et description de celles qui habitent les cotes de La France. *Ann. Sci. Nat. Ser. 1*, 27: 337-347.
- AUDOUIN, J.V. & H. MILNE-EDWARDS. 1834. Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France, ou Recueil de mémoires sur l'anatomic, La physiologic, La classification et les moeurs dès animaux de nos côtes; ouverage accompagné dès planches faites de après nature. 2. Annélides, le. pt. Paris, 290 pp.

- BAERT, J.L. 1985. Multiple forms of vitellin in young oocytes of *Perinereis cultrifera* (Polychaete annelid): occurrence and relation to vitellin maturation in the oocyte *Comp. Biochem. Physiol.* 81 (4): 851-856.
- BASILIO, C.D., J.I. CAÑETE, & N. ROZBACZYLO. 1995. *Polydora* sp. (Spionidae) un poliqueto perforador de las valvas del ostión *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae) en Bahía Tongoy, Chile. *Rev. Biol. Mar. Valparaíso.* 30 (1): 71-77.
- BANSE, K. & K.D. HOBSON. 1964. Benthic errantiate polychaetes of British Columbia and Washington. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 185: 1-111.
- BARTELS-HARDEGE, H.D. & E. ZEECK. 1990. Reproductive behaviour of *Nereis diversicolor* (Annelida: Polychaeta). *Mar. Biol.* 106: 409-412.
- BEAUCHAMP, P. DE. 1959. *Archiannelides* (*Archiannelida* Hatschek, 1893). En: Masson et Cie. eds., *Traité de Zoologie*, Tome V, pp. 197-223.
- Bellan, G., 1980. Relationship of pollution to rocky substratum polychaetes on the French Mediterranean coast. *Mar. Poll. Bull.* 11: 318-321.
- BELON, P. 1553. *De Aquatilibus, libri duo*. Paris: Charles Estienne: 448 pp.
- BENHAM, W.B. 1894. Suggestions for a new classification of the Polychaeta. *Rep. Brit. Asso. Advan. Sci.*: 669-697.
- BERKELEY E. & C. BERKELEY. 1964. Notes on some pelagic and some swarming polychaeta taken off the coast of Peru. *Can. J. Zool.* 42(1): 121-134.
- Bertout, M. 1976. Spermatogénese de *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Annélide: Polychète) 1. Evolution du cytoplasme et élaboration de l'acroosome. *J. Microsc. Biol. Cell.* 25: 87-94.
- BERTRAN, C., L. VARGAS & P. QUIJÓN. 2005. Infestation on *Polydora rickettsi* (Polychaeta: Spionidae) on shells of *Crepidula fecunda* (Mollusca: Calyptraeidae) in relation to intertidal exposure at Yaldad Bay, Chiloe, Chile. *Sci. Mar.* 69 (1): 99-103.
- BILBAO, M., S. PALMA & N. ROZBACZYLO. 2008. First records of pelagic polychaetes in southern Chile (Boca del Guafo-Elefantes Channel). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 36(1): 129-135.
- BILYARD, G.R., 1987. The value of benthic infauna in marine pollution monitoring



- studies. *Mar. Pollut. Bull.* 18(11): 581-585.
- BLAINVILLE, H. DE. 1816. Prodrome d'une nouvelle distribution systématique de un règne animal. *Bull. Soc. Philom. Paris. Ser. 3*, 1816: 105124.
- BLAKE, J.A. 1969. Systematics and Ecology of Shell-Boring Polychaetes from New England. *Integr. Comp. Biol.* 9 (3): 813-820.
- BLAKE, J.A. 1980. *Polydora* and *Boccardia* species (Polychaeta: Annelida) from western Mexico, chiefly from calcareous habitats. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 93(4): 947-962.
- BLAKE, J.A. 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, J.A. 1997. Introduction to the Polychaeta. En: *Taxonomic Atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and the Weastern Santa Barbara Channel*. Vol. 4. Tehe Annelida Part. 1. Oligochaeta and Polychaeta: Phyllodocida (Phyllodocida to Paralacydoniidae). Blake, J.A., Hilbig, B. and Scott, P.H (Eds.). Santa Barbara Museum of the Natural History. Santa Barbara: 261-248.
- BLAKE, J.A. & J.W. EVANS. 1973. *Polydora* and related genera as borers in mollusk shells and others calcareous substrates (Polychaeta: Spionidae). *Veliger*, 15: 235-249.
- BLAKE, J.A. & J.D. KUDENOV. 1978. The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas, with a revision of the genera. *Mem. nat. Mus. Victoria* 39: 171-280. 1978.
- BLAKE, J.A. & P.L. ARNOFSKY. 1999. Reproduction and larval development of the spioniform Polychaeta with application to systematics and phylogeny. *Hidrobiologia*, 402: 57-106.
- BLEIDORN, C. 2007. The role of character loss in phylogenetic reconstruction as exemplified for the Annelida. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45 (4): 299-307.
- BLEIDORN, C., VOGT, L., BARTOLOMAEUS, T., 2003. New insights into polychaete phylogeny (Annelida) inferred from 18S rDNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 29, 279-288.
- BOILLY-MARER, & B. LASSALLE. 1978. Electrophysiological responses of heteronereis stimulated with sex pheromones (*Annelida polychaeta*). *J. Exp. Zool.* 205: 119-124

- BOILLY-MARER, & B. LASSALLE. 1980. Electrophysiological responses of the central nervous system in the presence of homospecific and heterospecific sex pheromones in nereids (*Annelida polychaeta*). *J. Exp. Zool.* 213: 33-39
- BONE, D. 1991. Comparación de características y eficiencias del muestreador entre estudios sobre macrobentos asociado a praderas de *Thalassia testudinum*. *Ecotrópicos*, Vol. 4(2):68-76.
- BONE, D. Y J.M. VIÉITEZ. 2002. Spionidae (Polychaeta) from the Parque Nacional Morrocoy, Falcón, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 50(1): 69-75.
- BONNET, C. 1745. *Traité d'Insectologie*, 2 Partie, Paris: 236 pp.
- BOWER, S. & G. MEYER. 1994 Causes of mortalities among cultured japanese scallops. *Can. Tech. Rep. of Fish. and Aqua. Sci.*, 1: 85-94. 1994.
- BOWER, S.M.; J. BLACKBOURN, G.R. MEYER & N.J.H. NISHIMURA. 1992. Diseases of cultured japanese scallops (*Patinopecten yessoensis*) in British Columbia, Canada. PAMAQ IV, Fourth International Colloquium on Pathology in Marine Aquaculture, Vigo, Spain, Sept. 1990. 107: 201-210. 1992.
- BRESSAN, Y.M. 1999. O ouriço do mar, *Lytechinus variegates* (Lamarck) como controlador biológico do "biofouling" e do poliqueta *Polydora websteri* (Hartman) em cultivos de *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) no sul do Brasil. Thesis Maestrado. Universidade Federal de Santa Catarina 84pp.
- BRATTEY, J. & A. CAMPBELL. 1985. Occurrence of *Histriobdella homari* (Annelida: Polychaeta) on the American lobster in the Canadian Maritimes. *Can. J. Zool.* 63(2): 392-395.
- BRITAYEV, T.A: & E.A: ZAMISHLIAK. 1996. Association of the commensal scale worm *Gastrolepidia clavigera* (Polychaeta: Polynoidae) with Holothurians near the coast of South Vietnam. *Ophelia*, 45 (3): 175-190.
- BRITAYEV, T.A: & S.A: LYSKIN. 2002. Feeding of the symbiotic polychaete *Gastrolepidia clavigera* (Polynodae) and its interaction with its host. *Doklady Biol. Ser.* 385: 352-356. (Translated from Doklady Akademii Nauk 385 (1): 130-134.
- BRITAYEV, T.A: & K: FAUCHALD. 2005. New species of symbiotic scaleworms *Asterophilia* (Polychaeta: Polynoidae) from Vietnam. *Invert. Zool.* 2 (1): 15-22.

- BRITAYEV, T.A., E.M.KRYLOVA, T.S. AKSYUK & R.COSEL 2003. Association of Atlantic Hydrothermal Mytilids of the Genus *Bathymodiolus* spp. (Mollusca: Mytilidae) with the Polychaeta *Branchipolynoe* aff. *seepensis* (Polychaeta: Polynoidae): Commensalism or Parasitism?. *Doklady Biol. Sci.* 391(1-6): 371-374.
- BURNETTE, A.B., T.H. STRUCK & K.M. HALANYCH. 2005. Holopelagic *Poeobious meseres* (Poeobiidae, Annelida) is derived from benthic flabelligerid worms. *Biol. Bull.* 208: 213-220.
- BUZHINSKAJA, G.N. 2004. Two new genera of pelagic family Yndolaciidae (Polychaeta) from the Arctic Ocean with and addition to the description of *Yndolacia lopadorrhynchoides* Støp-Bowitz. *Sarsia* 89(5): 338-345.
- BYBEE, D.R., J.H. BAILEY-BROCK & C.S. TAMARU. 2007. Gametogenesis and spawning periodicity in the fan worm *Sabellastarte spectabilis* (Polychaeta: Sabellidae). *Mar. Biol.* 151: 639-648.
- BYRN, T. 2005. Host preference of *Arctonoe vittata* found in *Cryptochiton stelleri*, *Diodora aspera* y *Dermasterias imbricata*. *Biology* 458: Adaptations of Marine Animals: 1-6.
- CARRASCO, F.D. 1974. Spionidae (Polychaeta) provenientes de la Bahía de Concepción y lugares adyacentes. *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile* 48: 185-201.
- CASPERS, H. 1961. Beobachtungen über Lebensraum und Schwarm-periodizität des Palolowurmes *Eunice viridis*. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 46: 175-183.
- CIOCCO, N.F. 1990. Infestación de la viera Tehuelche (*Chlamys tehuelcha* (D'Orbigny)) por *Polydora websteri* Hartman (Polychaeta: Spionidae) en el Golfo de San José, (Chubut, Argentina): un enfoque cuantitativo. *Biol. Pesq.* 19: 9-18.
- CLARK, R.B. 1956. *Capitella capitata* as a commensal, with a bibliography of parasitism and commensalism in polychaetes. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 12<sup>th</sup> Ser.: 433-448.
- CLARK, R.B. 1961. The origin and formation of heteronereids. *Biol. rev. Camb. Philo. Soc.* 36: 199-236.
- CLARK, R.B. 1964. Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. Clarendon Press, Oxford.
- CLARK, R.B. 1969. Systematics and phylogeny: Annelida, Echiura, Sipunculida. In: Florkin, M. and B. Scheer (eds.) *Chem. Zool.* 4: 1-68.

- CLAPARÈDE, E. 1868. Les Annélides Chétopodes du'Golfe de Naples. *Sot. Phys. Hist. Natur. Genève, Mém.* 19(2):313-584.
- COLEMAN, C.O. 2003. "Digital inking". How to make perfect line drawing on computers. *Org. Divers. Evol. 3, Electr. Suppl.* 14: 1-14.
- COLEMAN, C.O. 2006. Substituting time-consuming pencil drawing in arthropod taxonomy using stacks of digital photographs. *Zootaxa.* 1360: 61-68.
- COMELY, C.A. & A.D. ANSELL. 1989. The occurrence of black necrotic disease in crab species from the west of Scotland. *Ophelia* 30(2): 95-112.
- CONOVER, M.R. 1975. Prevention of shell burial as a benefit hermit crabs provide to their symbionts (Decapoda, Paguridea). *Crustaceana.* 29 (3): 311-313.
- CRAM, A. & S. M. EVANS 1980. Shell entry behavior in the commensal ragworm *Nereis fucata*. *Mar. Fresh. Behav. Phys.* 7 (1): 57 - 64
- CRUZ-SUÁREZ, L.E., D.R. MARIE, M. TAPIA-SALAZAR, C. GUAJARDO-BARBOZA & L.F. MARÍN-ZALDIVAR. 2002. Análisis de algunas características físico-químicas de los alimentos comerciales usados en el 2001 por los productores de camarón en México. *Panorama Acuicola Magazine:* Nov-Dic: 16-17.
- CULVER, C.S., A.M. KURIS & B. BEEDE. 1997. Identification and management of the exotic sabellid pest in California cultured abalone. *Publication of the California Sea Grant College System, University of California, La Jolla, California* 92093-0232.
- CUVIER, G. 1795. *Memoirs.* Bull. des Sci. par la Soc. Philom., Paris, i, An iii, p. 91.
- CUVIER, G. 1817. Le règne Animal. Distribué d'après son organisation, pour servir de base a l'Histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomic comparée. Paris, 2:1-532.
- D'ASARO, C. N. & H. C. K. CHEN. 1976. Lugworm aquaculture. *State University System of Florida Sea Grant College Program, Rep. N°16:* 1-114.
- DALES, R.P. 1962. The polychaete stomodeum and the inter-relationships of the families of Polychaeta. *Proc. Zool. Soc. London,* 139 (3): 389-428.
- DALES, R.P. 1963. *Annelids.* Hutchinson University Library, London 200 pp.
- DALES, R.P. 1977. The Polychaete Stomodeum and Phylogeny. Pp. 525-546 in

- Reish, D.J. & K. Fauchald (eds.) *Essay on Polychaetous Nannelids in Memory of Dr. Olga Hartman*. Allan Hancock Press: Los Angeles 604 pp..
- DAY, J.H. 1967. A monograph of Polychaeta of Southern Africa. Pt. 1 Errantia. Pt. 2. Sedentaria. Trust. Brit. Mus. Nat. Hist. Pub. N° 656. Londres. 878 pp.
- D'CROZ, L., L. WONG, G. JUSTINE & M. GUPTA. 1988. Prostaglandins and related compounds from the polychaete worm *Americanuphis reesei* Fauchald (Onuphidae) as possible inducers of gonad maturation in Penaeid shrimps. *Rev. Biol. Trop.* 36(2A): 331-332.
- DE BLAINVILLE, H. 1828. *Vers. Dictionaire des sciences naturelles*
- DÍAZ D., O & I. LIÑERO A. 2000. Poliquetos asociados a substratos artificiales sumergidos en la costa nororiental de Venezuela I: Terebellidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 39(1&2): 56-70
- DÍAZ D., O & I. LIÑERO ARANA. 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
- DÍAZ D., O & I. LIÑERO-ARANA. 2002a. Poliquetos asociados a substratos artificiales sumergidos en la costa nororiental de Venezuela III: Eunicidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 41: 3-14.
- DÍAZ D., O & I. LIÑERO-ARANA. 2002b. Poliquetos asociados a substratos artificiales sumergidos en la costa nororiental de Venezuela IV: Phyllodocidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 41: 25-37.
- DÍAZ D., O & I. LIÑERO-ARANA. 2003a. New records of Trichobranchidae (Annelida: Polychaeta) from Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 37(3): 161-222.
- DÍAZ D., O & I. LIÑERO-ARANA. 2003b. Poliquetos epibiontes de *Pinctada imbricata* Röding, 1798 (Bivalvia: Pteriidae) en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *INTERCIENCIA*, 28(5): 298-301.
- DÍAZ D., O & I. LIÑERO-ARANA. 2003c. Poliquetos asociados a *Isognomon alatus* (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Isognomoniidae) en la costa nororiental de Venezuela. *Iberus* 21(2): 61-35.
- DÍAZ D., O & I. LIÑERO-ARANA. 2004<sup>a</sup>. Cirratulidae (Annelida: Polychaeta) de la región nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 43: 3-10

DÍAZ D., O & I. LIÑERO-ARANA. 2004b. Nuevos registros de Scalibregmatidae (Annelida: Polychaeta) de la región nororiental de Venezuela. *Bol. Centro Invest. Biol.* 38(1): 32-40.

DÍAZ, O. & I. LIÑERO ARANA. 2005. Estructura de la comunidad de poliquetos asociados a substratos artificiales en el Golfo de Cariaco, Venezuela. *SABER*: en prensa

DÍAZ, O. & I. LIÑERO-ARANA. 2009<sup>a</sup>. Porcentaje del grado de infestación de *Polydora* cf. *websteri* Hartman, 1943 (Polychaeta: Spionidae) por clase de talla de *Crassostrea rhizophorae* (Goulding, 1828) de la laguna La Restinga (Isla Margarita, Venezuela). *Rev. Cient. FCV-LUZ.* 19 (2): 113-118.

DÍAZ, O. & S.I. SALAZAR-VALLEJO. 2009. 12. Cirratulidae: 131-147. *En*: de León-González JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo y V Solís-Weiss (Eds). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 737 pp.

DÍAZ, O., I. LIÑERO-ARANA, A. CÁRDENAS-OLIVO, V. VANEGAS-ESPINOSA & O.E. DÍAZ-PÉREZ . 2009<sup>a</sup>. Paraonidae (Annelida:

Polychaeta) del Caribe Sur. *Bol. Centro Invest. Biol.* (en prensa).

DÍAZ, O., E. RADHA, I. LIÑERO-ARANA & B. MARÍN. 2009b. Poliquetos holoplanctónicos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma Atlántica de Venezuela. pp 48. *en* Bastida-Zabala, R. (ed.). II Simposio Nacional de Poliquetólogos, Puerto Ángel, México, septiembre 2009. 58 pp.

DHAINAUT, A. 1970. Etude cytochimique et ultrastructurale de l'évolution oocytaire de *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète) *Cell & Tiss. Res.* 104 (3): 375-389

DHAINANT, A. & E., PORCHET-HENNERÉ. 1988. Haemocytes and coelomocytes. *En*: *The ultrastructure of Polychaeta*. Westheide, W. & Hermans, C.O. (Eds.). *Microfauna marina*, 4: 215-230.

DOUGLAS-HILL, S. 1972. Caudal regeneration in the absence of a brain in two species of sedentary polychaetes. *Embryol. exp. Morph.* 28 (3); 667-680.

DURCHON, M.K. 1952. Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes: l'épitoquie et la stolonisation *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* 14: 119-206.

- DURCHON, M.K. 1956. Rôle du cerveau dans la maturation génitale et le déclenchement de l'épitoque chez les Néréidiens. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* 18: 269–273.
- ECKELBARGER, K.J. 1983. Evolutionary radiation in polychaete ovaries and vitellogenic mechanisms: their possible role in life history patterns. *Can. J. Zool.* 61(3): 487–504
- ECKELBARGER, K.J. 1992. Polychaeta: Oogenesis. *En: Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 7 Annelida Wiley-Liss Inc. New York, Chichester: 109-127.
- ECKELBARGER, K.J. 2006. Oogenesis, *En Jamison (Ed.) Reproductive Biology and Phylogeny* Vol. 4, Reproductive Biology and Phylogeny of Annelida, Rouse & Pleijel (eds.) Vol. 4, Chapter 2: 23-43.
- ECKELBARGER K.J. & J.P. GRASSLE. 2005. Ultrastructure of the ovary and oogenesis in the polychaete *Capitella jonesi* (Hartman, 1959) *J. Morph.* 171 (3): 305-320.
- ECKHAUT, I. & D. LANTERBECQ. 2005. Myzostomida: A review of the phylogeny and ultrastructure *En: Morphology, Molecules, Evolution and Phylogeny in Polychaeta and Related*. T. Bartolomaeus & G. Purschke (Eds.). *Hydrobiologia* 535/536: 253–275.
- ECKHAUT, I, D. McHugh, P. Mardulyn, R. Tiedemann, D. Monteyne, M. Jangoux & M.C. Milinkovitch. 2000. Myzostomida: a link between trochozoans and flatworms?. *Proc. R. Soc. Lond.* 267: 1383-1392.
- EHLERS. E.H. 1864. Die borstenwürmer (Annelida Chaetopoda) nach systematischen und anatomischen untersuchungen dargestellt Volume 1; Part 2. W. Engelmann: 748 pp.
- EIBYE-JACOBSEN, D. 1991. Observation of setal morphology in Phyllodocidae (Polychaeta: Annelida), with some considerations. *Bull. Mar. Sci.* 48: 530-543.
- ENGEL, W.A. VAN, R.E. HARRIS JR. & D.E. ZUERNER, 1986. Occurrence of some parasites and a commensal in the American lobster *Homarus americanus*, from the mid-Atlantic bight. *Fish. Bull.* 84(1): 197-200.
- EVANS, J.W. 1969. Borers in the shell of the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Amer. Zool.* 9: 775-782.
- FAGE, L. & R. LEGENDRE. 1927. Pêches planctoniques a la lumière effectuées à Banyuls-sur-Mer et à Concarneau. 1.

Annélides polychètes. *Arc. Zool. Exp. Gén., Paris* 67: 23-222.

FAUCHALD, K. 1974. Polychaete phylogeny: A problem in protostome evolution. *Syst. Zool.* 23: 493-506.

FAUCHALD, K. 1977. The polychaete worms. Definitions and keys to the Orders, Families and Genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Sci. ser.* 28: 1-90.

FAUCHALD K. 1979. Life diagram patterns in benthic polychaetes. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 96: 160-177.

FAUCHALD K. 1984. Preface. *en:* Uebelacker, J.M. & P.G. Johnson (eds.) 1984. *Taxonomic guide to the Polychaetes of Northern Gulf of Mexico*. Final report to the Minerals Management Serv. Vittor & Ass. Inc. Mobile, Alabama, 7 vols.

FAUCHALD K. & P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Mar. Biol. Ann. Rev.* 17:193-284.

FAUVEL, P. 1923. Polychètes errantes. *Faune de France, Paris*, 5:1-488.

FAUVEL, P. 1927. Polychetes sedentaires. *Addenda aux Errantes, Archiaannelides,*

*Myzostomaires. Faune de France, Paris*, 16: 1-494.

FAUVEL, P. 1953. *The fauna of India including Pakistan, Ceylon, Burma and Malaya. Annelida Polychaeta*. Allahabad, XII, 507 pp.

FAUVEL, P. 1959. Classe des Annélides Polychètes. *Annelida Polychaeta* (Grube, 1851). *En:* Masson et Cie. eds., *Traité de Zoologie*, Tome V, pp. 13-196.

FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2000. Tomopterids (Annelida: Polychaeta) from the eastern tropical Pacific Ocean. *Bull. Mar. Sci.* 67(1): 45-53.

FERNÁNDEZ-ÁLAMO, M.A. 2004. Distribution of the holoplanktonic typhloscolocids (Annelida: Polychaeta) from the eastern tropical Pacific Ocean. *J. Plank. Res.* 26: 647-657.

FIELDMAN, K.T., S.A. WOODIN, & D.E. LINCOLN. 2000. Polychaete indicator species as a source of natural halogenated organic compounds in marine sediments. *Environm. Tox. Chem.*: 738-747.

FINLEY, C.A., T.J. MULLIGAN & C.S. FRIEDMAN. 2001. Life history of an exotic sabellid polychaete, *Terebrasabella heterouncinata*: Fertilization strategy and



influence of temperature on reproduction. *J. Shell. Res.* 20(2): 883-888.

FISCHER, A. & U. HOEGER. 1993. Metabolic links between somatic sexual maturation and oogenesis in nereid annelids: a brief review. *Invert. Reprod. Dev.* 23: 131-138.

FISCHER, A., A.W.C. DORRESTEIJN & U. HOEGER. 1996. Metabolism of oocyte construction and the generation of histospecificity in the cleaving egg. Lessons from nereid annelids. *Int. J. Dev. Biol.* 40: 421-430.

FITZHUGH, K. 1987. Phylogenetic relationships within the Nereididae (Polychaeta): implications at the subfamily level. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 7: 174-183.

FITZHUGH, K. 1989. A SYSTEMATIC REVISION OF THE SABELLIDAE-CAOBANGIDAE-SABELLONGIDAE COMPLEX (ANNELIDA: POLYCHAETA). *BULL. AMER. MUS. NAT. HIST.* 192: 1-104.

FITZHUGH, K. 1991. Further revisions of the Sabellidae subfamilies and cladistic relationships among the Fabricinae (Annelida: Polychaeta). *Zool. J. Linn. Soc.* 102: 305-322.

FITZHUGH, K. 1996. A POLYCHAETE THREATENS CALIFORNIA'S ABALONE CULTURE INDUSTRY. *TERRA*, 33 (4): 4-5.

FITZHUGH, K. & ROUSE, G.W., 1999. A remarkable new genus and species of fan worm (Polychaeta: Sabellidae: Sabellinae) associated with marine gastropods. *Invertebr. Biol.* 118(4): 357-390.

FOX, M. 1949. La chlorocruorina et l'hémoglobine. *Compte Rendu XIII<sup>ème</sup> Congrès International de Zoologie*, Paris: 89-92.

FREEMAN, S M., C.A. RICHARDSON & R. SEED. 1998. The Distribution and Occurrence of *Acholoë squamosa* (Polychaeta: Polynoidea) a Commensal with the Burrowing Starfish *Astropecten irregularis* (Echinodermata: Asteroidea). *Estuar. Coast. She. Sci.* 47 (1): 107-118.

GALLO-GARCÍA, M., M.GARCÍA-ULLOA-GÓMEZ, & D.E. GODINEZ-SIORDIA. 2004. Evaluación de dos tratamientos en la intensidad de gusanos poliquetos asociados a las valvas del ostión *Crassostrea gigas* (Thunbreg, 1873). *Cien. Mar.* 30(3): 455-464.

Gambi, M.C. 1994. Polychaetes commercial and applied interest in Italy: an overview. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* 162: 593-601.

GARWOOD, P.R. & P.J.W. OLIVE. 1981. The influences of external factors on the growth of oocytes in *Nereis diversicolor*

(Annelida: Polychaeta). *Bull. Soc. Zool. Fr.* 166: 399-402.

GESNER, C. 1558. *Historiae Animalium*. Liber III, Tiguri

GIBSON, P.H. & R.B. CLARK. 1976. Reproduction of *Dodecaceria caulleryi* (Polychaeta: Cirratulidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 56: 649-674.

GILPIN-BROWN, J.B. 1959. The reproduction and larval development of *Nereis fucata* Savigny. *J. Mar. Bio. Ass. U.K.* 38:65-80.

GLASBY, C.J. 1991. Phylogenetic relationships in the Nereididae (Annelida: Polychaeta), chiefly in the subfamily Gymnonereidinae, and the monophyly of the Namanereidinae. Pp. 559-573 *En Reish, D.J. (ed.) Third International Polychaete Conference held at California State University, Long Beach California, August 6-11, 1989.* *Bull. Mar. Sci.* 48: 177-596.

GLASBY, C.J. 1993. Family revision and cladistic analysis of the Nereidoidea (Polychaeta: Phyllodocida) *Invert. Tax.* 7: 1551-1573.

GLASBY, C.J. 1999. The Namanereididae (Polychaeta: Nereididae), Part. 1, Taxonomy and Phylogeny. *Rec. Austr. Mus. Supp.* 25: 1-129.

GLASBY, C.J., P.A. HUTCHINGS, K. FAUCHALD, H. PAXTON, G. ROUSE, C. WATSON-RUSSELL. 2000. CLASS POLYCHAETA. Pp: 1-298. En: *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia*. Vol. 4<sup>a</sup>. Polychaeta. Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipunculida. CSIRO Publishing: Melbourne xii 465pp.

GOLDING, D.W. 1967. Endocrinology, regeneration and maturation in *Nereis*. *Biol. Bull.* 133: 567-577.

GOLDING, D.W. 1983. Endocrine programmed development and reproduction on *Nereis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 52: 456-466.

GOLDING, D.W. 1987. Brain-body interactions in *Nereis*: deactivation of the cerebral endocrine system by ganglion transplantation. *Int. J. Invertebr. Rep. Dev.* 12: 281-294.

GOLDING, D.W. & E.YUNOVO. 1994. Latent capacities for gametogenic cycling in the semelparous invertebrates *Nereis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91: 11777-11781.

GOODRICH, E.S. 1945. The study of nephridia and genital duets since 1895. *Q. J. Mier. Sci.* 86 (2-4): 113-392.

- GRAY, M. 2003. Morphometrics and reproduction of *Terebrasabella heterouncinata* (Polychaeta: Sabellidae), infesting abalone (*Haliotis midae*) from different culture environments. Thesis Master of Science. Rhodes University. 148 pp.
- GRUBE, A. E. 1850. Die Familien der Anneliden. *Arch. Naturgesch. Berlin.* 16:149-364.
- HALANYCH, K; DAHLGREN T & D. MCHUGH. 2002. Unsegmented Annelids? Possible Origins of four Lophotrochozoan worm taxa. *Integ. and Comp. Biol.*, 42:678-684.
- HAECOX, A.E. & P.C. SCHROEDER. 1981. A LIGHT AND ELECTRON MICROSCOPIC INVESTIGATION OF GAMETOGENESIS OF *Typosyilis pulchra* (Berkeley & Berkeley) (Polychaeta; Syllidae) II: Oogenesis. *Cel. Tiss. Res.* 218: 641-658.
- HAECOX, A.E. & P.C. SCHROEDER. 1982. The effects of prostomium and proventriculus removal on sex determination and gametogenesis in *Typosyilis pulchra* (Polychaeta: Syllidae). *Wilhelm's Roux Archiv.* 191: 84-90.
- HALANYCH, K.M., T.G. DAHLGREN & D. MCHUGH. 2002. Unsegmented Annelids? Possible Origins of Four Lophotrochozoan Worm Taxa. *Integr. Comp. Biol.* 42(3): 678-684.
- HANDLEY, S.J.; BERGQUIST, P.R. 1997. Spiro-nid polychaete infestations of intertidal pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg), Mahurangi Harbour, northern New Zealand. *Aquacul.* 153: 191-205.
- HARDEGE, J.D., H.D. BARTELS-HARDEGE, E. ZEECK & F.T. GRIMM. 1990. Induction of swarming in *Nereis succinea*. *Mar. Biol. (Berl.)* 104-291.
- HARDEGE, J.D., H.D. BARTELS-HARDEGE, Y. YU, M.Y. ZHU, B.L. WU & E. ZEECK. 1991. Environmental control of reproduction of *Perinereis nuntia* var. *brevicirrus*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 74: 903-918.
- HARDEGE, J.D., M.G. BENTLEY, M. BECKMANN & C. MÜLLER. 1996. Sex pheromones in marine polychaetes: volatile organic substances isolated from *Arenicola marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 139: 157-166.
- HARDEGE, J.D., C. MÜLLER. & M. BECKMANN, 1997. A waterborne female sex pheromone in the ragworm *Nereis succinea* (Annelida: Polychaeta). *Polychaete Res.* 17: 18-21.
- HARDEGE, J.D., C. MÜLLER, M. BECKMANN & H.D. BARTELS-HARDEGE. 1998. Timing of reproduction in marine polychaetes: the role of sex pheromones. *Ecoscience*, 5: 395-404.

- HARTMAN, O. 1943. *Polydora websteri* Hartman. In: V.L. Loosanoff and J. Eagle, *Polydora* in Oysters suspended in the water. *Biol. Bull.* 85: 69-78.
- HARTMAN, O. 1944a. Polychaetous Annelids. *Allan Hancock Atl. Exp.* 3: 1-33.
- HARTMAN, O. 1947. Polychaetous Annelids. Pt. 7. Capitellidae. *Allan Hancock Pac. Exped.* 10(4):391-481.
- HARTMAN, O. 1967. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic seas. *Allan Hanc. Monogr. Mar. Biol.* 2: 1-327.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1971. *Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*. Tierwelt Deutschlands 58: 1-504.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. 1975. Polychaeten der Iberischen Tiefsee, gesammelt auf der 3. Riese der Meteor im Jahre 1966. *Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst.* 72: 47-73.
- HATSCHEK, B. 1893. System der Anneliden, ein vorläufiger Bericht. *Lotos* 13: 123-126.
- HAUENSCHILD, C. 1956. Neue experimentelle Untersuchungen zum Problem der Lunarperiodizität. *Naturwissenschaften*, 16: 361-363.
- HAUENSCHILD, C. 1960. Lunar periodicity. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 25: 491-497.
- HENDLER, G. & D.L. MEYER. 1982. An association of a *Branchiosyllis exilis*, with an ophiuroid, *Ophiocoma echinata*, in Panama. *Bull. Mar. Sci.* 32: 736-744.
- HOEGER, U. & I. KUNZ. 1993. Metabolic enzymes in coelomic cells (eleocytes) of the polychaete *Nereis virens*: sex specific changes during sexual maturation. *Mar. Biol.* 115 (14): 653-660.
- HOEGER, U., DUNN, J.F., AND MÄRKER, C. 1995. Adenylate compartmentation and storage in coelomic cells of the polychaete *Nereis virens*. *J. Exp. Biol.* 198: 2079-2085.
- HOEGER, U., C. MÄRKER & G. GEIER. 1996. Adenylate storage, metabolism and utilization in coelomic cells of the polychaete *Nereis virens* (Annelida, Polychaeta). *Cell. Molec. Life Sci.* 52 (5): 481-486.
- HOFMANN, D.K. 1975. Analysis of the relationship between regeneration, maturation and endocrine system in the polychaete *Platynereis dumerilii*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1974: 314-319.

- HOVE, H.A. TEN. 1970 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: I.- The genus *Spirobranchus*. Studies of the fauna of Curacao and other *Caribbean Islands*. 117: 1-55
- HULINGS, N.C. & J.S. GRAY. 1971. A manual for the study of meiofauna. Smith. Contrib. Zool., 78: 1-84.
- HUMANN, P. 1992. Reef creature identification. Florida, Caribbean, Bahamas. Orlando: Vaughan Press. 232pp.
- HUTCHINGS, P.A., & C.J. GLASBY. 2000. History of discovery. Pp. 3-9. in Beesley, P.L., G.J.B. Ross, C.J. Glasby (eds.) *Polychaetes and Allies: The southern Synthesis, Fauna of Australia*. Vol. 4A. Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publis. Melbourne xii 465pp.
- HUTCHINGS, P.A., P. DECKER, M.C. GEDDES. 1981. A new species of Manayunkia (Polychaeta) from ephemeral lakes near the Coorong, South Australia. *Trans. Roy. Soc. South Austr.* 105: 25-28
- HUTCHINGS, P.A., R.S. WILSON, C.J. GLASBY, H. PAXTON & C. WATSON-RUSSELL. 2000. Appendix 1: En: *The Southern Synthesis. Fauna of Australia, Vol. 4A: Polychaetes and Allies*. Beesley, P.L., Ross, G.J.B. & C.J. Glasby (Eds.): 242-243, SCIRO Pub. Melbourne.
- IYENGAR, E.V. 2002. Host-specific performance and host use in the kleptoparasitic marine snail *Trichotropis cancellata*. *Oecologia* 138 (4): 628-639
- IYENGAR, E.V. 2005. Seasonal feeding-mode changes in the marine facultative kleptoparasite *Trichotropis cancellata* (Gastropoda, Capulidae): trade-offs between trophic strategy and reproduction. *Can. J. Zool.* 83(8): 1097-1111.
- IYENGAR, E.V. 2008. Suspension feeding and kleptoparasitism within the genus *Trichotropis* (Gastropoda: Capulidae) J. *Molluscan Stud.* 74 (1): 55-62.
- JOUIN-TOULMOND, C. & G. PURSCHKE. 2004. Ultrastructure of the spermatozoa of *Parenterodrilus taenioides* (Protodrilida: "Polychaeta") and its phylogenetic significance. *Zoomorphology*, 123 (3): 139-146
- JONHSTON, G. 1845. Miscellanea Zoologica. Classe Annelides; Order Errantes; Family Nerei-didae. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 1*, 16: 4-10.
- JONES, M.L. 1969. Boring of shell by *Caobangia* in freshwater snails of Southeast Asia. *Amer. Zool.* 9 (3): 829-835.
- JONES, M.L. 1974. On the Caobangiidae, a new family of the polychaeta, with a

redescription of *Caobangia billeti* Girard. *Smith. Contrib. Zool.* 175: 1-64.

KLUGE, B., M. LEHMANN-GREIF & A. FISCHER. 1995. Long-lasting exocytosis and massive structural reorganisation in the egg periphery during cortical reaction in *Platynereis dumerilii* (Annelida, Polychaeta). *Zygote*, 3:141-156.

KUBO, M. & N SAWADA. 1977. Electron microscope study on sperm differentiation in *Perinereis brevicirris* (Polychaeta) *Cell. Struc. Funct.* 2: 135-144.

KUDENOV J. D. & J. A. BLAKE. 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.

KURIS, A. 1996. Management and risk assessment of sabellid polychaete infestations in abalone mariculture facilities. California Sea Grant College Program *Res. Compl. Rep. Aqua.* 96 01: 89-92.

LAMARCK, J.B. 1809. *Système des Animaux sans vertèbres*. Déterville, Paris: 432 pp.

LAMARCK, J.B. De. 1801. *Système des Animaux sans vertèbres*. Déterville, Paris: 432.

LAMARCK, J.B. De. 1818. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 5:1-612.

LATREILLE, P.A. 1825. Familles naturelles du règne animal, exposés succinctement et dans un ordre analytique. J.B. Baillièrè (ed.), Paris: 570 pp.

LAUBIER, L. 1958. Contribution a la faunistique de coralligène. I. Quelques particularités biologiques de *Polydora armata* Langerhans. *Vie et Milieu*, 9: 412-415.

LAUBIER, L. 1959. Contribution a la faunistique de coralligène. III. Deux spinidens inquilins sur des bryozoaires chilostomides. *Vie et Milieu* 10: 347-349.

LEE, R.F., A. WALKER & D.J. REISH. 2005. Characterization of lipovitellin in eggs of the polychaete *Neanthes arenaeodentata*. [\*Comp. Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.\* 140 \(3\): 381-386.](#)

LEUCKART, R. 1849. Zur Kenntnis der Fauna von Island. *Arch. Naturgesch. Berlin* 15: 149-208.

LEVINSEN, G. M. R. 1883. Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Videnskabelige

- Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Köbenhavn, 1882: 160-251.
- LICHER, F. & W. WESTHEIDE. 1994. The phylogeny position of the Pilargidae with cladistic analysis of the taxon – facts and ideas. Pp. 223-235 in Dauvin, J.C. Laubier, L. & Reish, D.J. (eds.) Actes de la 4ème Conférence internationale des Polychètes. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris 162: 1-642.
- LIGHT, W.J. 1970. *Polydora alloporis*, new species, a comensal spionid (Annelida: Polychaeta) from a hydrocoral off Central California. *Proc. Cal. Acad. Sci. 4ta Ser.* 37: 459-472.
- LINCOLN, D.E., K.T. FIELMAN, R.L. MARINELLI & S.A. WOODIN. 2005. Bromophenol accumulation and sediment contamination by the marine annelids *Notomastus lobatus* and *Thelepus crispus* *Biochem. Syst. Ecol.* 33 (6): 559-570.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systems naturae*. Tenth Ed. Holmiae: 2 vol.
- LINNAEUS, C. 1767. *Systems naturae*. Twelfth Ed. Holmiae: 3 vol. 537 pp.
- LINNAEUS, C. 1788. *Systems naturae*. Thirteenth Ed. (Gmelin eds.) Lipsiae: 3 vol.
- LIÑERO, I. 1982. Poliquetos errantes bentónicos de la costa oriental de Venezuela. *Acta Cient. Venez.* Vol. 33, supl. 1: 420.
- LIÑERO, I. 1983. Dos nuevas especies de Nereidae (Polychaeta: Errantia) de la costa oriental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 22 (1&2): 3-6.
- LIÑERO-ARANA, I. 1984. Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma nororiental de Venezuela. I. Acoetidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 23(1&2): 183-194.
- LIÑERO-ARANA, I. 1985. Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma nororiental de Venezuela. II. Eunicidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 24(1&2): 91-103.
- LIÑERO-ARANA, I. 1988a. Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma nororiental de Venezuela. III. Glyceridae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 27(1&2): 41-50.
- LIÑERO-ARANA, I. 1988b. Presencia de *Eupolyodontes batabanoensis* Ibáñez 1988 en la costa de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 27(1&2): 51-55.

LIÑERO-ARANA, I. 1991. Poliquetos con élitros (Annelida: Polychaeta) de la costa nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 30 (1&2): 17-30.

LIÑERO-ARANA, I. 1993. Anélidos poliquetos de la costa nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 32(1&2): 17-26.

LIÑERO-ARANA, I. 1994. Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma nororiental de Venezuela. IV. Onuphidae. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 33(1&2): 87-100.

LIÑERO-ARANA, I. 1996<sup>a</sup>. *Aspectos bioecológicos de los poliquetos y descripción de algunas especies bénticas de la costa Nororiental de Venezuela*. Trabajo de ascenso para optar a la categoría de profesor titular. Universidad de Oriente. 254 pp.

LIÑERO-ARANA, I. 1996b. Capitellidae (Annelida: Polychaeta) from the northeastern coast of Venezuela. *Caribb. Mar. Stud.*, 5: 51 – 57.

LIÑERO-ARANA, I. 1998. Sabellariidae y Spirorbidae (Annelida: Polychaeta) de las costas nororientales de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 37(1&2):27-34.

LIÑERO-ARANA, I. 1999b. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) asociados al mejillón verde *Perna viridis* en la Península de Araya, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 38(1&2):

LIÑERO-ARANA, I & O. DÍAZ. 2005a. Notes on some pilargids (Annelida: Polychaeta) from northeastern coast of Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 44 (1): 67-70.

LIÑERO-ARANA, I & O. DÍAZ. 2005b. Primeros registros de *Pectinaria* (Annelida: Polychaeta: Pectinariidae) para las costas de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 44 (2): 111-118.

LIÑERO-ARANA, I & O. DÍAZ. 2006a. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) epibiontes de *Spondylus americanus* (Bivalvia: Spondylidae) en el Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 54: 765-772.

LIÑERO-ARANA, I & O. DÍAZ. 2006b. Polychaeta (Annelida) associated with *Thalassia testudinum*, Bank ex Köning 1805 from northastern coast of Venezuela. 9.3.- *Rev. Biol. Trop.* 54: 9.4.- 971-978

LIÑERO-ARANA, I & O. DÍAZ. 2007. Nuevas adiciones de Nereididae (Annelida:



- Polychaeta) para las costas de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 46 (2): 153-163.
- LIÑERO-ARANA, I & O. DÍAZ. 2009. Amphinomidae y Euphrosinidae (Annelida: Polychaeta) de la costa nororiental de Venezuela. *Latin Amer. J. Aqua. Res.* (en prensa).
- LIÑERO-ARANA, I & J. ANDRADE. 1993. Primer registro de *Americonuphis magna* Andrews (Annelida: Polychaeta) para el sur del Caribe. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 32(1&2): 5-10.
- LIÑERO-ARANA, I. Y G. REYES-VASQUEZ, 1979. Nereidae (Polychaeta: Errantia) del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente*, 18 (1&2): 3-12.
- LIÑERO-ARANA, I & O. DÍAZ, J. MORA-DAY, L. MESA & C. LASSO. 2009. Poliquetos errantes de la zona estuarina de los caños Mánamo y Pedernales (Delta del Orinoco) y Río Guanipa (Costa Sur del Golfo de Paria).
- LIU P.J. & H.L. HSIEH. 2000. Burrow architecture of the spionid polychaete *Polydora villosa* in the corals *Montipora* and *Porites*. *Zool. Stud.* 39 (1): 47-54.
- LÓPEZ, R. 1999. Poliquetos asociados a esponjas (Demospongiae) de dos localidades de la bahía de Mochima, Estado Sucre. *Trab. Grad. Univ. Oriente, Venezuela*: 2001.
- MARGALEF, R. 1980. *Ecología*, Barcelona; Ediciones Omega S.A. 951pp.
- MALMGREM, A.J. 1865. Nordiska Hafs-Annulater. *Ofv. Svenska Vetensk Akad Forh.* 21: 51-110.
- MÁRQUEZ, B., B. MARÍN, E. ZOPPI & C. MORENO. 2006. Zooplancton del Golfo de Cariaco. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela. Univ. Oriente*, 45 (1): 61-78.
- MARTIAL, C., D. BLATEAU & C. LE BEC. 1990. Anomalies des coquilles d'huitres creuses *Crassostrea gigas* observes sur le litoral français en mai-juin dues au vert *Polydora* et aux peintures antisalissyres. *Ossier.* 31: 24-32.
- MARTIN, D. & T.A. BRITAYEV. 1998. Symbiotic polychaetes: Review of known species. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, 36: 217-340.
- MARTIN, D., J. NUÑEZ, R. RIERA & J. GIL. 2002. On the associations between *Haplosyllis* (Polychaeta, Syllidae) and gorgonians (Cnidaria, Octocorallaria), with the description of a new species. *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 455-477.

- MARTIN, D., I. MARIN & T.A. BRITAYEV. 2007. Features of the first known association between Syllidae (Annelida, Polychaeta) and crustaceans. Org. Diver. & Evol. 8 (4): 279-281.
- MCCONNAUGHEY, B. & D. L. FOX, 1949. The anatomy and biology of the marine polychaete *Thoracophelia mucronata*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 61(2): 137-182.
- MOORE, J.D., C.I. JUHASZ, T.T. ROBBINS & E.D. GROSHOLZ. 2007. The introduced sabellid polychaete *Terebrasabella heterouncinata* in California: transmission, methods of control and survey for presence in native gastropod populations. *J. Shell. Res.* 26 (3): 869-876.
- MORSELLI, I., M. MARI & M. SARTO. 1995. First record of the stygobiont 'archannelid' *Troglochaetus beranecki* Delachaux from Italy. *Boll. zool.* 62: 287-290.
- MORGAN, T.S., A.D. ROGERS, G.L. PETERSON, L.E. HAWKINS, & M. SHEADER. 1999. Evidence for poecilogony in *Pigospio elegans* (Polychaeta: Spionidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 178: 121-132.
- MÜLLER, O. F., 1785. Entomostraca seu Insecta Testacea quae in aqui Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit. Lipsiae et Havniae: F. W. Thiele für J. G. Müller. 1-135. NIELSEN 1995;
- MÜLLER, C.T., F.M. PRIESTNITZ & M. BECKMANN. 2005. Pheromonal communication in nereids and the likely intervention by petroleum derived pollutants. *Integr. Comp. Biol.* 45: 189-193.
- NÚÑEZ, J. 2004. Familia Nereididae. *En: Annelida: Polychaeta I.* Viéitez, J.M., Alós, C., Parapar, J., Besteiro, C., Moreira, J., Núñez, J., Laborda, J., San Martín, G. Fauna Ibérica Bol. 25. Ramos M.A. *et al.*, (eds) Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC Madrid: 293-389.
- NÚÑEZ, J., M.C. BRITO, O. OCAÑA. 1991. Anélidos poliquetos de Canarias: familia Amphinomidae. *Cah. Biol. Mar.* 32: 469-476.
- NYGREN A. 2005 Revision of Autolytinae (Syllidae: Polychaeta). *Zootaxa* 680: 1-314
- OAKES, F.R. & R.C. FIELDS. 1996. Infestation of *Haliotis rufescens* shells by a sabellids polychaete. *Aquaculture* 140: 139-143.
- OLIVA, M.E., L. CASTILLO & M. SANCHEZ. 2004. Metazoan parasites in wild and farmed populations of scallops, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819)

- from northern Chile. *Act. Parasitol.* 49 (2): 1-3.
- OLIVE, P.J.W. 1981. Environmental control of reproduction in Polychaeta: Experimental studies of littoral species in N.E. England. In *Advances in invertebrates reproduction*. W.H. Jr. Clark & T.S. Adamns. Elsevier/North Holland, Amsterdam: 37-52.
- OLIVE, P.J.W. 1984. Environmental control of reproduction in Polychaeta. *Fortschr. Zool.* 29: 17-38.
- OLIVE, P. 1994. Polychaeta as a world resource: a review of patterns of exploitation as sea angling baits and the potential for aquaculture based production. *En: Actes de la 4ème Conférence internationale des Polychètes*. J. C. Dauvin, L. Laubier y D. J. Reish (Eds.). *Mem. Mus. Nat. Hist. natl.* 162: 603-610.
- OLIVE, P.J.W. & P.R. GARWOOD. 1981. Gametogenetic cycle and population structure of *Nereis (Hedistes) diversicolor* and *Nereis (Nereis) pelagica* from North East England. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 61: 193-213.
- OLIVE, P., N. BURY, P. COWIN & R. SMITHARD. 1991. Commercial production of polychaetes for angling: implications for mainstream aquaculture. *Special Pub. European Aquac- Soc.*, 14: 242-242.
- ORENSANZ, J.M. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic Seas. With Addenda to the Eunicimorpha of Argentina, Chile, New Zealand, Australia, and the Southern Indian Ocean. *Antarctic Res. Ser.* 52: 1-183.
- ORENSANZ, J.M. & F.C. RAMÍREZ. 1973. Taxonomía y distribución de los poliquetos pelágicos del Atlántico sudoccidental. *Bol. Inst. Biol. Mar. Mar de Plata* 21: 1-122.
- ORESAND, V. & F. PLEIJEL. 1991. An ectoparasitic typhoscolecid polychaete on the chaetognath *Eukeohnia hamata* from the Antarctic Peninsula. *Mar. Biol.* 108: 429-432.
- OSBORN, K.J., G.W. ROUSE, S.K. GOFFREDI & B.H. ROBISON. 2007. Description and relationships of *Chaetopterus pugaporcinus*, an unusual pelagic polychaete (Annelida: Chaetopteridae). *Biol. Bull.* 212: 40-54.
- PAIVA, P.C. & E.F. NONATO. 1991. On the genus *Iphitime* (Polychaeta: Iphitimidae) and description of *Iphitime sartorae* sp. Nov. a commensal of brachyuran crabs. *Ophelia* 34: 149-155.
- PALMER, J.B. 1968. An analysis of the distribution of a commensal polynoid

on its hosts. Tesis doctoral University of Oregon: 123 pp.

PALLAS, P. S. 1778. *Miscellanea Zoologica, quibus novae imprimis atque obscurae Animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur*. Hagrae Comitum, 244 pp.

PARRIES S.C. & L.R. PAGE. 2003. Larval development and metamorphic transformation of the feeding system in the kleptoparasitic snail *Trichotropis cancellata* (Mollusca, Caenogastropoda) *Can. J. Zool.* 81(10): 1650–1661.

PAXTON, H. 1979. Taxonomy and aspects of the life history of Australian beachworms (Polychaeta: Onuphidae). *Austral. J. Mar. Fresh. Res.* 30: 265-294.

PERNET B. & A.J. KOHN. 1998. Size-related obligate and facultative parasitism in the marine gastropod *Trichotropis cancellata*. *Biol. Bull.* 195: 349–356

PETERSEN, M. 1999. Reproduction and development in Cirratulidae (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia* 402: 107-128.

PETTIBONE, M.H., 1982. Classification of Polychaeta. *En: S. P. Parker, ed., Synopsis and classification of living organisms*, 2:3-43. McGraw-Hill. New York.

PETTIBONE, M.H., 1983. Some scale-bearing polychaetes of Puget Sound and adjacent waters. *Univ. Washington, Seattle*, 89 pp.

PETTIBONE, M.H. 1992. Contribution to the polychaete family Pholoidae Kinberg. *Smith. Contrib. Zool.* 532: 1-24.

PETTIBONE, M.H. 1993a. Scaled polychaetes (Polynoidae) associated with ophiuroids and other invertebrates and review of species referred to *Malmgrenia* McIntosh and replaced by *Malmgreniella* Hartman, with description on new taxa. *Smith. Contrib. Zool.* 538: 1-92.

PETTIBONE, M.H., 1993b. Revision of some species referred to Antinoe, Antinoella, Antinoana, Blygides and Harmothoe (Polychaeta: Polynoidae). *Smith. Contr. Zool.* 546: 1-42.

PLEIJEL, F. 1991. Phylogeny and classification of the Phyllodocidae (Polychaeta). *Zool. Scrip.* 17: 225-261.

PORCHET, M. 1972. Variation de l'activité endocrine des cerveaux en fonction de l'espèce, du sexe et du cycle vital chez quelques Néréidiens (annélides Polychètes). *Gen. Comp. Endocrinol.* 18: 276-283.

- PORCHET, M. & C. CARDON. 1976. The inhibitory feed-back mechanism coming from oocytes and acting on brain endocrine activity in *Nereis* (Polychaetes, Annelids). *Gen. Comp. Endocrinol.* 30: 378-390.
- QUATREFAGES, A. DE. 1850. Etudes sur les types inferieures de l' embranchement des Annelides, Memoire sur la systeme nerveux des Annelides. *Ann, Sci. Nat. Paris* 3 (14): 329-398.
- RAY, J. 1710. *Historia Insectorum*. Impensis A. & J. Churchill Londini: 400 pp.
- READ, G.B.1975. Systematic and biology of polydorid species (Polychaeta: Spiro-nidae) from Wellington Harbour. *J. Roy. Soc. New Zealand*, 5: 395-419.
- REDI, F. 1708. De Animalculis Vivis Quae En Corporibus Animalium Vivorum Reperiuntur, Observationes. Wets-tenios: Amsterdam: 342 pp,
- REISH, D. J. 1980. Use of Polychaetous Annelids as test organisms for marine bioassay experiments. *En*: A. L. Bukema, Jr. y J. Cairns, Jr. Eds. *Aquatic Invertebrate Bioassays*. ASTM STP 715. American Society for Testing and Materials, 140-154.
- REISWIG, H.M. 1973. Populations dynamics of Jamaican Demospongiae. *Bull. Mar. Sci.* 23: 191-226
- ROJAS-VILLALOBOS, C. 2005. Causas de mortalidad del abalón rojo (*Haliotis rufescens*) en etapa de engorda en el período otoño-invierno. Tesis Lic. Univ. Austral Chile, Chile. 37 pp.
- ROJAS, R.E. & J.A. VARGAS. 2008. Abundancia, biomasa y relaciones sedimentarias de *Americanuphis reesei* (Polychaeta: Onuphidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 56 (4): 59-82.
- RONDELETIUS, G. 1554. Libri de piscibus marinis, in quibus verae piscium effigies expressae funt. *Apud Matthiam Bonhomme*. 583 pp.
- ROUSE, G.W. 1992. Ultrastructure of sperm and spermathecae in *Micromaldane* spp. (Polychaeta: Capitellida: Maldanidae) *Mar. Biol.* 113 (4): 655-669.
- ROUSE, G.W. 2006. Annelid Sperm and spermiogenesis. *En* ROUSE & PLEIJEL (Eds.). *Ser. Reproductive Biology and Phylogeny of Vol. 4: Annelida*. Sci. Pub. Enfield. USA: 45-76.
- ROUSE, G.W. 2006. Annelid larval morphology. *En* ROUSE & PLEIJEL (Eds.). *Ser. Reproductive Biology and Phylogeny of*

Vol. 4: *Annelida*. Sci. Pub. Enfield. USA: 141-177.

ROUSE, G. & FAUCHALD K. 1995. The articulation of annelids. *Zoologica. Scripta. Elsevier Science Ltd*. 24:269-301.

ROUSE, G.W. & K. FAUCHALD. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool. Scrip.* 26(2): 139-204.

ROUSE, G.W. & K. FITZHUGH. 1994. Broadcasting fables: Is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes. *Zool. Scrip.* 23: 271-312.

ROUSE, G.W. & F. PLEIJEL. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press, Oxford, 354 pp.

ROUSE, G.W. & F. PLEIJEL. 2006. Reproductive biology and phylogeny of Annelida. ROUSE, G.W. & F. PLEIJEL (EDS.). *Reproductive Biology and Phylogeny Series*. Vol. 4, 668 pp.

ROZBACZYLO, N., R.A. MORENO, G. GUZMÁN & J. JAQUE. 2004. Poliquetos pelágicos (Annelida, Polychaeta) del Pacífico suroccidental frente a Chile e islas oceánicas. *Invest. Mar. Valparaíso* 32(2): 11-22.

RUFF, R.E. 1991. A new species of *Bathynoe* (Polychaeta: Polynoidae) from the northeast Pacific ocean

commsensal with two species of deep waters Asteroids. *Ophelia* 5: 219-230.

RUCK, K.R. 2000. A new sabellid which infests the shells of molluscs and the implications for abalone mariculture. M.Sc. thesis, University of Cape Town (UCT), 90pp.

RUCK K. & P. COOK. 1998. Sabellid Infestation in the shell of South African molluscs: Implications for abalone mariculture. *J. fish. dis.* Vol. 17, No 3, 693-699.

SALAZAR-VALLEJO, S. 1996. lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An. Inst. Biol. Univ. Autón. México. Ser. Zool.*, 67(1): 11-50.

SANBUGAR, B. 2004. La presenza di *Troglochaetus beranecki* Delachaux (Polychaeta: Nerillidae) in due grotte italiane. *Studi Trend. Sci. Nat., Act. Biol.* 81: 145-148.

SAN MARTÍN, G. & D. BONE. 1999. Two new species of *Dentasyllis* and *Branchiosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from Venezuela. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 112(2): 319-326.

SAN MARTÍN, G. & D. BONE. 2001. Syllidae (Polychaeta) de praderas de *Thalassia testudinum* en el Parque Nacional Mo-

- rrcoy (Venezuela) *Rev. Biol. Trop.* 49 (2): 609-620.
- SÄRKKÄ, J. & J. MÄKELÄ. 1998. *Troglochaetus beranecki* Delachaux (Polychaeta, Archiannelida) in esker groundwaters of Finland: a new class of limnic animals for northern Europe. *Hydrobiologia* 379: 17-21.
- SATO-OKOSHI, W. 1999. Polydorid species (Polychaeta: Spionidae) in Japan, with descriptions of morphology, ecology and burrow structure. 1. Boring species. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 79: 831-848.
- SAVIGNY, J. S. 1820. Systeme des Annélides, principalement de celles des côtes de l'Égypte et de la Syrie. Offrant les caractères tant distinctifs que naturelles des orders, familles et genres avec la description des especes. Descr. de l'Égypte, Paris. Hist. Natur. 21: 325-472 (dated 1809, but first issued in 1820).
- SCHROEDER, P.C. & C.O. HERMANS, 1975. Annelida: Polychaeta. In *Reproduction in marine invertebrates*. Vol. 3. Edited by A.C. Giese and J.S. Pierce. Academic Press, New York and London: 1-273.
- SIMON, C.A., H. KAISER & P.J. BRITZ. 2004. Infestation of the abalone, *Haliotis midae*, by the sabellid, *Terebrasabella heterouncinata*, under intensive culture conditions, and the influence of infestation on abalone growth. *Aquaculture*, 232: 29-40
- STØP-BOWITZ, C. 1996. *Polychaeta. En: Introducción al estudio del zooplancton marino*. Ed. R. Gasca & E. Suárez. ECO-SUR/CONACYT, México, V: 149-189.
- STRAYER, D.L. 2001. Ecology and distribution of hyporheic microannelids (Oligochaeta, Aphanoneura, and Polychaeta) from the eastern United States. *Arch. Hydrobiol.* 151: 493-510.
- STRELZOV, V.E. 1973. Polychaetes worms of the family Paraonidae Cerruti, 1909 Polychaete sedentaria Akad. Nauk. SSSR, Leningrad, 1-170.
- STRUCK, T; SCHULT N; KUSEN T; HICKMAN E; BLEIDORN CH; MCHUGH D & K. HALANYCH. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. *BMC Evol. Biol.* 7:57.
- SUÁREZ-MORALES, E., S. JIMÉNEZ & S.I. SALAZAR-VALLEJO. 2005. *Catálogo de los poli-quetos pelágicos (Polychaeta) del Golfo de México y Mar Caribe Mexicano*. ECO-SUR/CONACYT/SEMARNAT, México, 99 pp.
- THOMASSIN, B. & C. PICARD. 1972. Etude de la microstructure des soes de polychètes Capitellidae et Oweniidae au microscope electronique á balayage: un

critère systématique précis. *Mar. Biol.* 12: 229-236.

UEBELACKER, J.M. & P.G. JOHNSON 1984: Introduction. *En: Uebelacker, J.M. & P.G. Johnson (eds.) 1984. Taxonomic guide to the Polychaetes of Northern Gulf of Mexico.* Final report to the Minerals Management Serv. Vittor & Ass. Inc. Mobile, Alabama, 7 vols.

USCHAKOV, P.V. 1955. *Polychaeta of the Eastern seas of the U.S.S.R. Akademiya Nauk SSSR: Moscow* 433 pp [translated from Russian by the Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem 1965]

VANEGAS-ESPINOSA, V., O. DÍAZ & I. LIÑERO-ARANA. 2007. Nereididae (Lamarck, 1819) (Annelida: Polychaeta) de la costa occidental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 46 (1): 117-124.

VIÉITEZ, J.M. 2004. Morfología y anatomía del adulto. *En: Annelida. Polychaeta* I. Viéitez, J.M., Alós, C., Parapar, J., Besteiro, C., Moreira, J. Núñez, J., Laborda, J. & San Martín, G. Fauna Ibérica Vol. 25. Ramos M.A. *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIS. Madrid: 23-59.

VOGT, C. 1851. *Zoologische Briefe, Naturgeschichte der lebenden und*

*untergegangen.* Thieme, Frankfurt: 736 pp.

WARWICK R. M. PEARSON & T.H. RUSWAHYUNI, 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method. *Mar. Biol.* 95: 193-200.

WATSON, G.J., F.M. LANFORD, S.M. GUADRON & M.G. BENTLEY 2000. Factors influencing spawning and pairing in the scale worm *Harmothoe imbricata* (Annelida: Polychaeta). *Biol. Bull.* 199: 50-58.

WESTHEIDE, W. & R.M. RIEGER. 1978. Cuticle ultrastructure of hesionid polychaetes (Annelida). *Zoomorphologie*, 91: 1-18.

WESTHEIDE W. & R.M. REIGER. 1987. Systematics of the amphiatlantic *Microphthalmus listensis* species-group (Polychaeta: Hesionidae): Facts and concepts for reconstruction of phylogeny and speciation. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 25 (1): 12 -39.

WILSON, W. H. 1991. Sexual reproductive modes in polychaetes: Classification and diversity. *Bull. Mar. Sci.* 48(2): 500-516.



- WILLIAMS, J.D. 2000. A new species of *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) from the Indo-West Pacific and first record of host hermit crab egg predation by a commensal polydorid worm. *Zool. J. Linn. Soc.* 129, 537-548.
- WILLIAMS, J.D. 2001. Reproduction and larval development of *Polydora robi* (Polychaeta: Spionidae), an obligate commensal of hermit crabs from the Philippines. *Invertebr. Biol.* 120, 237-247.
- WILLIAMS, J.D. 2002. The ecology and feeding biology of two *Polydora* species (Polychaeta: Spionidae) found to ingest the embryos of host hermit crabs (Anomura: Decapoda) from the Philippines. *J. Zool. Lond.* 257, 339-351.
- WILLIAMS, J.D. & J.J. McDERMOTT. 1997. Feeding behavior of *Dipolydora commensalis* (Polychaeta: Spionidae): particle capture, transport, and selection. *Invertebr. Biol.* 116, 115-123.
- WILLIAMS, J.D. & J.J. McDERMOTT. 2004. Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 305: 1-128.
- WILLIS, T. 1672. *De Anima Brutorum*. Princeton University: 547 pp.
- WILSON, W.H. 1991. Sexual reproductive modes in polychaetes: classification and diversity. pp. 500-516 in Reish, D.J. (ed.) Third International Polychaete Conference held at California State University, Long Beach California August, 1989. *Bull. Mar. Sci.* 48: 177-596.
- WOODIN, S.A., R.L. MARINELLI & D.E. LINCOLN. 1993. *J. Chem. Ecol.* 19 (3): 517-530.
- WRIGHT, J.D. & K.H. WOODWICK. 1977. A new species of *Autolytus* (Polychaeta: Syllidae) commensal on a Californian hydrocoral. *Bull. South Cal. Acad. Sci.* 76: 42-48.
- WU, B.L., R.P. SUN & D.J. YANG. 1982. On the occurrence of endoparasitic polychaetous annelids in Chinese waters. *Oceanogr. Limnol. Sin.* 13: 201-204.
- YÁNEZ-RIVERA, B. & SUÁREZ-MORALES, E. 2008. *Pseudanthessius tortuosus* Stock, 1967 (Copepoda: Cyclopoida) from the amphinomid polychaete *Hermodice carunculata* (Pallas) in the western Caribbean. *Syst. Parasitol.* 69: 211-220.
- ZEECK, E., J.D. HARDEGE, H.D. BARTELS-HARDEGE & G. WESSELMANN. 1988. Sex pheromones in marine polychaete: determination of the chemical structure. *J. Exp. Zool.* 246: 285-292.

ZEECK, E., J.D. HARDEGE, & H.D. BARTELS-HARDEGE. 1990. Sex pheromones and reproductive isolation in two Nereid species. *Nereis succinea* and *Platynereis dumerilli*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67: 183-188.

ZEECK, E., J.D. HARDEGE, H.D. BARTELS-HARDEGE, A. WILLIG & G. WESSELMANN 1991. Sex pheromones in a marine polychaete: biologically active compounds from female *Platynereis dumerilli*. *J. Exp. Zool.* 260: 93-98.

ZEECK, E., T. HARDER, M., BECKMANN & C.T. MÜLLER. 1996. Marine gamete-release pheromones. *Nature (London)* 382: 214

ZEECK, E., T. HARDER & M. BECKMANN. 1998b. The sperm release pheromone of the marine polychaete *Platynereis dumerilli*. *J. Chem. Ecol.* 24: 13-22.

ZEECK, E., C.T., MÜLLER, M., BECKMANN, J. D., HARDEGE, U., PAPKE, V., SINNWELL, F.C., SCHROEDER, W. FRANCKE, 1998c. Cysteine-glutathione disulfide, the sperm-release pheromone of the marine polychaete *Nereis succinea* (Annelida: Polychaeta). *Chemoecology* 8: 33-38

## GLOSARIO DE TERMINOS

**Abdomen:** Región corporal posterior al tórax. En algunas familias de poliquetos la división puede ser abrupta o presentar segmentos transitorios.

**Aberrante:** Que posee características atípicas.

**Abisal:** Perteneciente a profundidades entre 4.000 y 6.000 metros.

**Abranquiado:** Carente de branquias.

**Acícula:** Bastoncillo quitinoso situado internamente en cada una de las ramas parapodiales, a las que sirve de soporte.

**Acicular (seta):** Seta simple, delgada, aguzándose hacia la región distal.

**Adelfofagia:** Proceso en el cual las larvas se alimentan de células nodrizas que se encuentran en la misma capsula ovígera.

**Alerón:** Soporte mandibular de los gli-céridos

**Aliforme:** Estructura en forma de ala.

**Antena:** Proyección situada en la región anterior o frontal del prostomio, de función sensorial e innervada con la parte anterior del cerebro.

**Apical:** Situado en o perteneciente al ápice de una estructura (= distal, terminal).

**Ápodo:** segmento que carece de pies o parapodios.

**Arborescente:** Estructura ramificada, semejando un árbol.

**Areolada:** Estructura con superficie dividida en áreas poligonales de forma irregular.

**Arponada:** Estructura en forma de arpón.

**Arquitomía:** Forma de reproducción asexual que consiste en la fragmentación del cuerpo en varios fragmentos, con una regeneración posterior de las partes faltantes.

**Artejo:** Cada una de las partes articuladas de una estructura.

**Articulado:** Estructura dividida en artejos.

**Asetífero:** Parapodio o segmento que no posee setas.

**Asta:** Artejo o porción basal de las setas compuestas.

**Átoco:** Organismo no maduro sexualmente, cuyo cuerpo no ha sufrido ningún cambio morfológico.

**Aurícula:** Expansión membranosa del ceratóforo medio de los sigaliónidos.

**Autotomía:** Amputación voluntaria de un apéndice o región corporal.

**Ávicular:** En forma de cabeza de ave. Referido principalmente a cierto tipo de uncinos.

**Bentos:** Se refiere, de manera general, a aquellos organismos que habitan en estrecha relación con el fondo marino o acuático.

**Bianillado:** Estructura que está constituida por dos anillos.

**Biarticulado:** Estructura compuesta de dos artejos.

**Bidentada-o:** Seta o gancho que posee dos dientes.

**Bífida:** Estructura con la región terminal dividida en dos proyecciones.

**Bifurcada:** (ver bífida)

**Bilimbada:** Seta capilar que posee un limbo o velo a cada lado del eje longitudinal.

**Bipinnada:** Estructura con ramas laterales o pínulas dispuestas a ambos lados del eje longitudinal.

**Birrámico:** Parapodio que posee la rama notopodial o notopodio y la rama neuropodial o Neuropodio desarrolladas.

**Blando, substrato o fondo:** Constituido por sedimentos de partículas disgregadas de arena, limo y/o arcilla.

**Bráctea:**- Estructura foliácea que rodea la región basal de las antenas de algunas especies.

**Branquia:** Estructura con función respiratoria

**Branquígero:** Estructura que posee branquias.

**Capilar:** Término referido principalmente a la seta simple, delgada.

**Capuchón:** Cubierta hialina que presenta la región terminal de algunas setas y ganchos.

**Carúncula:** Estructura sensorial situada en la región dorsal posterior del prostomio y que a veces se proyecta sobre los primeros segmentos.

**Celoma:** Cavidad que se desarrolla en el mesodermo, entre la pared del cuerpo y

las vísceras, y está lleno de líquido celómico, principalmente en organismos triblásticos.

**Celomoducto:** Conducto de origen mesodérmico que comunica el celoma con el exterior.

**Ceratóforo:** Porción basal de las antenas compuestas.

**Ceratostilo:** Porción terminal de las antenas compuestas.

**Cheurón:** Estructura constituida por una hilera de varias piezas en forma de V.

**Cirriforme:** Con forma de cirro.

**Cirrígero:** Parapodio que posee cirro.

**Cirro:** Estructura sensorial, generalmente de forma subcilíndrica alargada, presente en el peristomio, parapodios y pigidio.

**Cirrófor:** Porción basal de los cirros compuestos.

**Cirrotilo:** Porción terminal de los cirros compuestos.

**Cladística:** Rama de la biología que define las relaciones evolutivas entre los organismos basándose en similitudes derivadas.

**Clorocruorina:** Pigmento respiratorio de color verdoso que se encuentra en el de ciertas especies de poliquetos.

**Collar:** Primer segmento de los serpúlidos, espirórbidos y sabélidos.

**Comensalismo:** Asociación entre dos especies que viven juntas y en la cual una de ellas se beneficia sin afectar a la otra.

**Compuesta (seta):** Seta constituida por una, porción basal o asta y un artejo terminal.

**Cordiforme:** Estructura que asemeja la forma de un corazón.

**Corona radial o branquial:** Estructura ramificada y simétrica, que se origina de los palpos prostomiales, presentes en miembros de las familias Sabellidae y Serpulidae y algunas especies de Oweniidae.

**Crenulada:** Estructura que presenta margen sinuoso.

**Ctenidia:** Estructura ciliada de función respiratoria.

**Cúpula:** Estructura en forma de copa, presente en el dorso del metastomio de Chaetopteridae.

**Demersal:**- Animal que vive sobre o en las proximidades del fondo de mares, océanos y lagos, que posee capacidad para nadar activamente.

**Denticulada:** Estructura, principalmente seta, con numerosos denticulos.

**Dextrorso:** Dirección del giro de un cuerpo enrollado. En el caso de los tubos de los espirórbidos, aquellos que se enrollan hacia la derecha (= dextrógiro).

**Digitiforme:** Estructura cilíndrica alargada, con extremo romo, en forma de dedo.

**Dioico:** Organismo que posee órganos reproductivos machos y hembras en diferentes individuos.

**Elitrígero:** Parapodio que posee élitro.

**Élitro:** Estructura foliácea en forma de escama, presente en los parapodios de los poliquetos afrodítidos, que cubre parcial o totalmente el dorso.

**Elitróforo:** Pedúnculo que une la superficie ventral del élitro con el parapodio.

**Epítoco:** Poliqueto que se encuentra en la fase de epitoquia.

**Epitoquia:** Fase por la que atraviesan algunos poliquetos en el momento de la reproducción, y que se caracteriza por transformaciones morfológicas notables.

**Encapuchado:** Seta o gancho que presenta capuchón hialino distal.

**Escafo:** Estructura cupuliforme presente en el abdomen de los pectináridos, constituida por una lengüeta anal flanqueada por escasas setas aciculares relativamente gruesas y cortas dispuestas en hilera.

**Espatulada:** Seta delgada que se ensancha en la región terminal.

**Espiralada:** Estructura compuesta de un eje sobre el que se dispone, rodeándolo varias veces a todo lo largo, una hilera de pelos, espinas o filamentos branquiales.

**Espinígera:** Seta alargada, delgada y aguzada semejando una espina.

**Espolonada:** Seta simple con prominencia aguda o espolón en la región media o subdistal.

**Estilo (-stilo):** Sufijo que denota el artejo o parte distal de una estructura compuesta.

**Estiloide:** Proyección de tamaño relativamente pequeño, delgada, digitiforme, que sobresale del cuerpo o de una estructura corporal.

**Estolón:** Individuo juvenil desarrollado a partir de un segmento corporal del progenitor.

**Estolonización:** Tipo de reproducción asexual con formación de estolones, que ocurre en los sílidos.

**Eversible:** Estructura, generalmente la faringe o probóscide, que puede ser evaginada a voluntad.

**Facial, tubérculo:** Apéndice situado en la región frontal del prostomio.

**Falcígera:** Seta compuesta con artejo terminal curvado en forma de hoz o de gancho.

**Filiforme:** Estructura larga y delgada, semejante a un filamento.

**Fitófilo:** Organismo que tiene preferencia por habitar zonas con vegetación.

**Foliáceo:** Estructura laminar, amplia y de escaso espesor.

**Fusiforme:** Estructura en forma de huso, ancha en la región media, angostándose hacia los extremos.

**Gancho:** Estructura quitinosa de origen dérmico, de forma curva.

**Gemiparidad:** Reproducción asexual que implica la formación de yemas o mamelones (= Estolinización)

**Globosa:** Estructura amplia y esferoidal.

**Gonocórico:** Dícese de los organismos en que los sexos se hallan separados.

**Gonoducto:** Conducto que comunica el celoma con el exterior y que transporta los gamentos, puede ser un nefroducto o un celomucto o una combinación de ambos.

**Gregario:** Organismo que se agrupa con otros de su misma especie.

**Guarda:** Nombre que recibe el capuchón o membrana que recubre el extremo distal de algunas setas y/o ganchos, y que está constituido por dos valvas quitinosas muy delgadas.

**Hemigonfa:** Articulación con dos proyecciones ligeramente desiguales.

**Hermafrodita:** Dícese de los organismos que poseen ambos sexos.

**Heterogonfa:** Articulación con dos proyecciones netamente desiguales.

**Hilandera:** Dícese de la glándula que produce sustancias mucosas que al contacto con el agua se solidifican en forma de hilos, que el animal utiliza para la construcción de tubos fibrosos.

**Hirsuta:** Estructura con pelos finos dispersos en su superficie (=Híspido).

**Holoplanctónico:** Organismo que pertenece al plancton durante todo su ciclo vital.

**Homogonfa:** Seta compuesta con las dos ramas de la articulación donde se inserta el artejo distal con dos proyecciones iguales.

**Imbricada:** Forma como se disponen varias estructuras, a semejanza de las tejas en un techo.

**Infauna:** Animales que habitan entre las partículas de sedimentos blandos.

**Intersticial:** Que habita en los intersticios del sedimento.

**Intersticio:** Espacio pequeño que existe entre dos o más cuerpos.

**Ipsiloide:** Seta simple con región distal en forma bifurcada, semejando a la letra griega ípsilon, que corresponde a la que en nuestro alfabeto se llama i griega o ye

**Iteroparidad:** se refiere a aquellos organismos que pueden reproducirse varias veces durante su ciclo vital.

**Lamela:** Lóbulo o proyección foliácea.

**Lamela lateral:** Lamela que se presente en los segmentos anteriores de algunos terebelomorfos (=Solapa lateral).

**Lanceolada** - Estructura con la región media basal cilíndrica, delgada y la región media distal ensanchada, semejando una lanza.

**Lecitotrófica:** Larva que se alimenta de sustancias de reserva del huevo.

**Limbada:** Seta capilar que posee un velo marginal o limbo en uno de los lados del eje longitudinal.

**Lirada:** Seta en forma de lira.

**Lobulado:** Que posee o que está dividido en lóbulos.

**Lóbulo:** Porción redondeada que sobresale de una estructura.

**Macrognato:** Paragnato o pieza bucal quitinosa relativamente grande presente en la región distal de la probóscide de Goniadidae.



**Macrotubérculos:** Estructuras quitinosas de formas variadas y relativamente grandes, que se presentan en la superficie de los élitros de algunas especies.

**Mandíbulas:** Piezas quitinosas presentes en la probóscide de varias familias.

**Mandibuliforme:** Seta que recuerda la forma de una mandíbula semiabierta.

**Manubrio:** Porción basal alargada de algunas setas o uncinos.

**Maxilas:** Piezas quitinosas dentadas del complejo mandibular de los miembros de la Superfamilia Eunica.

**Metamerismo:** Segmentación del cuerpo en series de anillos similares que reciben el nombre de metámeros.

**Metastomio:** Región del cuerpo constituida por un número elevado de segmentos similares.

**Metatroca:** Anillo ciliado transversal de las trocóforas.

**Micrognatos:** Pequeños paragnatos situados en la región distal de la probóscide de Goniadidae.

**Microtubérculos:** Estructuras quitinosas de formas variadas y de menor tamaño que los macrotubérculos, que se presentan

en la superficie de los élitros de algunas especies.

**Mixonefridio:** Nefridio cuya porción distal está fusionada al embudo del celomoducto. Sirve para eliminar desechos orgánicos y a su vez para liberar los gametos.

**Moniliforme:** Estructura, generalmente cirro o antena, compuesta de artejos esféricos, semejando las cuentas de un collar.

**Mucro:** Estructura puntiaguda en la que termina el capuchón de algunas setas; presente en algunas especies de eunícidos y onúfidos.

**Multiarticulado:** Estructura (antena, palpos, cirros) constituida por más de tres articulaciones.

**Mutualismo:** Asociación simbiótica entre dos especies diferentes con beneficio para ambas.

**Nefridio:** Órgano excretor que se comunica al exterior por un conducto o nefridióporo.

**Nefrostoma:** Abertura ciliada del metanefridio que se abre a la cavidad celómica

**Neuropodio:** Rama ventral de los parapodios.

**Neuroseta:** Seta del neuropodio.

**Notocirro:** Cirro originado en el notopodio.

**Notolamela:** Cada una de las dos lengüetas en que está dividido el lóbulo notopodial.

**Notopodio:** Rama dorsal de los parapodios.

**Notoseta:** Seta del notopodio.

**Occipital:** Región posterior del prostomio.

**Ocelo:** Ojo simple. Mancha ocular redondeada.

**Ommatóforo:** Ojo pedunculado.

**Oocito:** Célula reproductiva femenina.

**Oogénesis:** Formación y desarrollo de los gametos femeninos, desde la célula diploide (oogonia) hasta haploide (oocito).

**Opérculo:** Estructura cefálica, calcárea o quitinosa, de algunos poliquetos tubícolas, cuya función es tapar la entrada del tubo cuando el animal se retrae en su interior.

**Palea:** Seta ancha y plana.

**Palmeada:** Estructura con forma de palma.

**Palpo:** Órgano sensorial situado en la región ventral del prostomio, innervado en la región posterior del cerebro.

**Palpodio:** Pequeña proyección frontal del prostomio de algunos ofélidos.

**Palpóforo:** Estructura basal donde se inserta el palpo.

**Papostilo:** Extremo o porción distal del palpo.

**Papila:** Pequeña estructura digitiforme.

**Paragnato:** Dentículo quitinoso presente en la probóscide de varias familias.

**Parapodio:** Proyección lateral de los segmentos metastomiales, que puede presentar setas, lóbulos, branquias, etc.

**Paratomia:** Reproducción asexual que consiste en la producción de dos nuevos individuos a partir de un parental

**Pectiniforme:** Estructura en forma de peine, constituida de una pieza de la cual se proyectan ramas alineadas en una misma dirección.

**Pelágico:** Organismo que habita en la columna de agua.

**Peristomio:** Región situada inmediatamente posterior al prostomio, que en la región ventral rodea a la boca y generalmente está constituida por los dos primeros segmentos.

**Pigidio:** Región situada posterior a los segmentos, y donde se encuentra el ano.

**Pilosa** - Superficie cubierta de pelos.

**Pinceliforme:** Seta con la región distal pilosa, semejando un pincel.

**Pinnada:** Estructura con ramas laterales o pínulas dispuestas en un lado del eje longitudinal.

**Planctotrófica:** Larva que se alimenta de plancton.

**Plumosa** - Seta semejante a la pluma de un ave.

**Pluridentado:** Estructura con un número relativamente elevado de dientes.

**Pluriarticulado:** Estructura con un número elevado de artejos.

**Poecilogonia:** Es la producción, por parte de una especie, de más de un tipo de huevos. Ha sido referido para algunas especies de capitélidos y espiónidos.

**Postbranquial:** Región o estructura situada posterior a las branquias.

**Postsetal:** Región o estructura situada en posición posterior a las setas.

**Presetal:** Región o estructura situada en posición anterior a las setas.

**Probóscide:** Parte anterior del tubo digestivo, eversible en varias familias, que puede poseer papilas y dientes.

**Prostomio:** La región más anterior del cuerpo, anterior a los segmentos, en cuyo interior se encuentra el cerebro y donde se presentan los ojos y antenas.

Proventrículo - Estructura en forma de barril situada posterior a la faringe en los sílidos.

**Pseudocompuesta:** Dícese de la seta con dos artejos, cuya articulación es incompleta.

**Pseudocopulación:** Forma de transmisión de gametos masculinos mediante espermatóforos o espermatozoides libres pero que no involucra a órganos copulatorios (pene).

**Radiola:** Cada una de las ramas que constituyen la corona tentacular de Sabelidae y Serpulidae

**Reniforme:** Estructura en forma de riñón.

**Rostrado:** Que termina en una punta semejante al pico de un ave.

**Semelparidad:** Referido a aquellas especies que sólo se reproducen una vez en su ciclo vital.

**Seta:** Estructura quitinosa o cerda que emerge de los parapodios.

**Setígero:** Parapodio que posee setas.

**Sinestroso:** Tubo de espiróbido que se enrolla hacia la izquierda (= levógiro).

**Solapa lateral.** – Ver lamela lateral.

**Subacicular** - Estructura situada en posición ventral a la acícula.

**Subcuadrado:** Estructura que asemeja un cuadrilátero con ángulos redondeados.

**Subcónico:** Estructura que asemeja un cono con ápice romo.

**Torax:** Región corporal anterior en algunas familias, generalmente, sedentarias. Suele presentara características morfológicas (setas, branquias, forma de los segmentos, etc.) que permiten diferenciarla del abdomen.

**Tori:** Plural de torus.

**Torus:** Parapodio poco conspicuo, en forma de almohadilla, que posee uncinos.

**Trépano:** Círculo de dientes quitinosos situado en el margen distal de la faringe de algunos sílidos.

**Tridentado:** Estructura con tres dientes.

**Truncada:** Estructura con región que termina abruptamente.

**Uncino:** Seta plana y ancha provista de dientes en uno de los márgenes, generalmente numerosas y dispuestas en hileras transversales al eje longitudinal en los poliquetos sedentarios.

**Uncinífero:** Estructura que posee uncinos.

**Unguliforme:** Estructura curva en forma de uña de felino.

**Unirámico:** Parapodio con sólo una rama desarrollada, generalmente la neuropodial.

**Vermiforme:** Que posee forma de gusano o verme.

**ABREVIATURAS**

Abd	Abdomen	Cau	Cauda, región caudal
Ac	Acícula	CD	Cirro dorsal
AcNe	Acícula neuropodial	Cer	Ceratóforo CiEl Cicatriz el- troforal
AcNo	Acícula notopodial	Ch	Cheurons
An	Antena	Cif	Cirróforo
Al	Alerón	CInr	Cirro interrarmal
AlOp	Alerón opercular	CiEl	Cicatriz elitroforal
AnFr	Antena frontal	CiPl	Cicatriz del palpo
AnLa	Antena lateral	CjCef	Caja cefálica
AnMd	Antena media	Cno	Cuerno prostomial
AnOcc	Antena occipital	Co	Collar
APOp	Ala del pedúnculo opercular	CoPe	Collar peristomial
Au	Aurícula	CoTor	Collar torácico
AnVLa	Antena ventrolateral	Cp	Cúpula, órgano cupuliforme
B	Boca	CPe	Cirro peristomial o tentacular
BaBr	Base branquial	CrCef	Cresta cefálica
Br	Branquia	CrMu	Cresta muscular
CAn	Cirro anal	Cst	Cirrotilo
CaInc	Cámara incubadora	CT	Cirro tentacular
Cap	Capuchón	Ct	Ctenidia
Car	Carúncula	CTD	Cirro tentacular dorsal
		Cts	Ceratostilo

CTV	Cirro tentacular ventral	LA:	Lengüeta anal
CuF	Cuernos frontales	Li	Limbo, velo
CV	Cirro ventral	LoNe	Lóbulo neuropodial
Fa	Diente faríngeo	LoNeI	Lóbulo neuropodial inferior
DPr	Diente principal o primario	LoNeS	Lóbulo neuropodial superior
DSc	Diente secundario	LoNo	Lóbulo notopodial
El	Elitro	LoNoI	Lóbulo notopodial inferior
Elf	Elitróforo	LoNoS	Lóbulo notopodial superior
EmAn	Embudo anal	LoNePre	Lóbulo neuropodial presetal
EmOp	Embudo opercular	LoNePst	Lóbulo neuropodial postsetal
EsAc	Espina acicular	LoPst	Lóbulo postsetal
EsNu	Espina nucal	LoPre	Lóbulo presetal
EsOp	Espina opercular	LoT	Lóbulo tentacular
Est	Estiloide	Mdb	Mandíbula
EsVrt	Espina vertical	MemTor	Membrana torácica
Fa	Faringe	MOp	Margen opercular
Fi	Fieltro, felpa	NoAc	Notoacícula
G	Gancho	NeAc	Neuroacícula
GNo	Gancho notopodial	O	Ojo
Gne	Gancho neuropodial	Om	Ommatóforo
Gnu	Gancho nucal	Op	Opérculo
GSbAc	Gancho subacicular	OrNu	Organo nucal

OrSs	Organo sensorial	Ra	Radiola
Pa	Parapodio	RdOp	Radio del embudo opercular
PaPtx	Parapodio paratorácico	SAbd	Seta abdominal
PBr	Papila branquial	Saco	Seta acompañante
PDr	Papila dorsal	SAc	Seta acicular
Pe	Peristomio	SCe	Seta cefálica
PEl	Papila elitrígera	SCo	Seta del collar
f	Palpoforo	SEsc	Seta escafal
PFa	Papila faríngea	Sfi	Seta del fieltro
Pi	Pigidio	SG	Setas genitales
Pin	Pinnula	SgAst	Segmento asetífero
Pl	Palpo	SgSt	Segmento setífero
POp	Pedúnculo opercular	SgTe	Segmento tentacular
Pp	Palpodio	SgTx	Segmento torácico
Ppi	Papila pigidial	SNe	Seta neuropodial
PPro	Papila proboscideal	SNo	Seta notopodial
Prg	Paragnato	SPal	Seta paleal
Pr	Prostomio	Spe	Seta peristomial
Prv	Proventrículo	SoMdb	Soporte mandibular
Ps	Probóscide	Ste	Segmento tentacular
PsdOp	Pseudopérculo	Stg	Setífero
Pt	Palpostilo	STx	Seta torácica

SpMx Soporte maxilar

SuCe Surco cefálico

SuLa Surco lateral

TaOp Talón opercular

To Torus

TuF Tubérculo facial

Tx Tórax

Un Uncino

UnAbdUncino abdominal

VeBr Vesícula branquial

VCe Velo cefálico

Vrt Verticilio opercular



## Índice general

- Acholoë squamosa*, 38, 106  
 acículas, 60, 63, 72, 74, 75  
 Acirra, 6  
 Acoetidae, 12, 63, 67, 68, 70, 71, 85, 93, 112  
*actividad en enjambre*, 25, 26  
**adelfofagia**, 30  
 Alciopidae, 14, 15, 19, 67  
*Alciopina parasitica*, 13  
 Alciopinae, 2  
*Alitta succinea*, 26, 28  
 amensalismo, 36, 49  
*Americonuphis magna*, 12, 54, 63, 79, 96, 114  
*Americonuphis reesei*, 52, 102, 118  
 Ampharetidae, 19  
 Amphinomida, 7  
 Amphinomidae, 6, 30, 64, 68, 69, 114, 115  
*Amphitrite*, 4  
*androgyna*, 46, *Boccardia*  
 Annelida, 1, 2, 5, 96, 97, 98, 99, 100, 102, 103, 104, 105,  
 106, 107, 108, 109, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117,  
 118, 119, 120, 121, 123  
 Antonbrünidae, 36  
 Antonbruuniidae, 14  
 aparato mandibular, 33, 43, 60, 61, 68, 70  
*Aphrodita*, 4  
 Aphroditacea, 84  
 Aphroditidae, 63, 85, 94  
*Apomatus*, 80  
 Aquatica Apoda, 4  
 Aquatica Pedata, 4  
*Arabella endonata*, 44  
 Archiannelida, 1, 95, 97, 120  
*Arctonoe*, 36, 37, 39, 41, 100  
*Arenicola*, 18, 108  
 Arenicolidae, 6, 12, 18, 65, 96  
 Ariciida, 7  
*armata*. *Polydora*  
*Asetocalamyzas laonicola*, 44  
*athalassia*. *Manayunkia*  
 aurículas, 66, 88  
 Aurículas, 89  
*Autolytus penetrans*, 43  
 autotomía, 31, 57  
 avicular, 80, 81  
 aviculares, 80  
*Bathynoe cascadiensis*, 38, 41  
 birrámicos, 72, 73  
*Boccardia*, 45, 46, 98  
 Branchiobdellida, 1  
*Branchiomma*, 24  
*Branchiosyllis exilis*, 39, 40, 43, 109  
*Branchiosyllis oculata*, 42  
 branquias, 5, 17, 30, 64, 71, 79, 81, 82, 83, 84, 124,  
 125, 131, 132, 133  
 Calamizidae, 42, 44  
 Calamyzidae, 14  
*Caobangia*, 11, 47, 110, 111  
 Caobangidae, 14, 106  
*capitata*. *Capitella*  
*Capitella*, 21, 24, 39, 44, 50, 79, 80, 100, 104  
*Capitella jonesi*, 21, 104  
 Capitellida, 6, 118  
 Capitellidae, 2, 12, 39, 44, 50, 62, 65, 70, 71, 82, 83, 109,  
 113, 120  
*Capitomastus lividus*, 44  
*Carraziella*, 45  
 carúncula, 65, 66, 88  
*caulleryi*. *Dodecaceria*  
*cefalotrocas*, 30  
*Ceratocephale*, 69  
*Chaetopoda*, 3, 96, 104  
 Chaetopteridae, 12, 15, 92, 116, 126

- Chaetopterus*, 12, 15, 34, 116  
*Chaetopterus pugaporcinus*, 15, 116  
*Chaetopterus variopedatus*, 12  
*Chloeia*, 88, 89  
 Chrysopetalidae, 14  
*Circeis paguri*, 38, 39  
 Cirratulida, 7  
 Cirratulidae, 14, 19, 25, 26, 44, 45, 65, 69, 81, 82, 83, 102, 103, 107, 117  
 Cirratullidae, 19  
 Cirrífera, 6  
 cirros, 6, 28, 30, 44, 65, 68, 72, 84, 87, 126, 130  
 cirros peristomiales, 68  
 cleptoparasitismo, 36, 48, 49  
 clitelados, 1, 8, 9, 10, *Clitellata*  
 Clitellata, 1, 8, 63  
*commensalis*. *Polydora*, *Harmothoe*  
*concharum*. *Dodecaceria*  
*conchilega*. *Lanice*  
*cornuta*. *Polydora*  
 Corticogénesis, 21  
 Criptocéfalos, 6  
*crystalina*. *Vanadis*  
 ctenidias, 66, 71, 88, 89  
*Cydidippe*, 13  
*decoratus*. *Spio*  
 dermatófagos, 42  
 Deuterostomados, 10  
*Diopatra*, 12, 17, 44, 82, 96  
*Diopatra cuprea*, 12, 17, 82  
*Dipolydora*, 45, 122  
 Discophora, 5  
*diversicolor*. *Nereis*, *Nereis*, *Nereis*, *Nereis*  
*Dodecaceria*, 14, 31, 45, 46, 107  
 Dorvilleidae, 2, 20, 43, 95  
*Drilognathus capensis*, 43  
*Drilonereis*, 43  
*Drilonereis benedicti*, 43  
*dumerilii*. *Platynereis*, *Platynereis*, *Platynereis*  
 Ecdysozoa, 10  
 eleocitos, 20, 21  
 élitro, 60, 84, 86, 127  
 elitróforo, 60, 84  
 élitros, 71  
 Enterocoela, 10  
 epigamia, 25, 26  
*Epigámicos*, 26  
 epitoquia, 19, 22, 25, 127  
 equiúridos, 7, 8, 9, 10, 14, 37, 38, 42  
 espermatogénesis, 23  
 espermatogonias, 18, 23  
 espinígera, 75  
 esquizogamia, 25, 31  
*Esquizogámicos*, 26  
 esquizometámera, 31  
 estolonización, 31, 32  
*Eudistylia vancouveri*, 48  
 Eulepethidae, 63, 74, 85  
 Eunicida, 2, 7, 26, 70, 95  
 Eunicidae, 19, 25, 26, 27, 61, 63, 68, 69, 70, 71, 82, 102, 112  
*Euphrosine*, 82, 88, 89  
*Eupolyodontes batabanoensis*, 12, 70, 112  
*Eupolyodontes cornishii*, 63  
*Eurythoe complanata*, 56, 68, 88, 89  
*Eurythoe complanata*, 13  
*Euzonus mucronatus*, 51  
*Fabricia sabella*, 10  
 falcígera, 75, 77, 78  
 Fanerocéfalos, 6  
*fewkesi*. *Dodecaceria*  
 Flabelligerida, 7  
 Flabelligeridae, 16, 65, 78, 82  
 Flotidae, 2, 14, 15  
*fucata*. *Nereis*  
 gametogénesis, 23

- Gastrolepidia clavigera*, 37, 38, 40, 99  
 glándulas hilanderas, 12, 93  
 Glyceridae, 12, 19, 26, 61, 65, 70, 71, 83, 112  
 Goniadidae, 61, 129, 130  
 Gymnocopa, 5  
*Haematocleptes*, 43  
*Haematocleptes terebellides*, 43  
*Halosydna brevisetosa*, 37  
*Haplosyllis chamaleon*, 37  
*Haplosyllis spongicola*, 42, 43  
*haplura*. *Polydora*  
*Harmothoe*, 23, 36, 37, 38, 39, 117, 121  
*Harmothoe imbricata*, 23, 121  
*helgolandica*. *Tomopteris*  
 hematófagos, 42  
*Hermodice carunculata*, 11, 36, 68, 82, 88, 89, 122  
 Hesionidae, 14, 36, 40, 64, 65, 68, 69, 94, 121  
*Hesionides arenaria*, 63  
*Heteronereis*, 26  
*Hipponoe gaudichaudi*, 37, 39  
 Hirudinea, 1, 5  
 hirudineos. *Hirudinea*  
*Hirundo*, 3, 4  
*Hirundo marina*, 3  
 histriobdélidos, 13, 40  
*Histriobdella homari*, 37, 38, 99  
 Histriobdellidae, 36, 38  
 holoplanctónicos. *Poliquetos*  
 hormona gonadotrópica, 23  
*Hyalinoecia*, 12, 92  
*Hyalinoecia juvenalis*, 12  
*hyalonemae*. *Harmothoe*  
*Hydroides*, 36, 92  
*Hypaniola florida*, 10  
 Ichthyotomidae, 44  
*Ichthyotomus sanguinarius*, 13, 44  
*Ichthyotomus sangunarius*, 44  
 Ichthyotomidae, 42  
 Iospilidae, 2, 14, 15  
*Iphitime cuenoti*, 37  
 Iphitimidae, 14, 36, 94, 116  
*japonica*. *Nereis*  
*Labrorostratus parasiticus*, 43, 44  
*Laeonereis*, 69  
*Lanice*, 18, 34, 94  
 larva trocófora, 9  
*Laubierpholoe antípoda*, 25  
**lecitotrofia**, 30  
*Leonnates*, 69  
 lóbulo notopodial, 72, 131  
*Loimia salazari*, 11  
 Lopadorhynchidae, 2, 14  
*Lopadorhynchus krohnii*, 16  
*Lopadorhynchus uncinatus*, 16  
*Lumbricus*, 3, 4  
*Lumbricus marinus*, 3  
*Lumbricus terrestris*, 3  
 Lumbrineridae, 2, 26, 69, 70, 94  
*lunulata*. *Harmothoe*  
*Lycastopsis*, 69  
*Lygdamis*, 13  
 Lysaretidae. *Oeonidae*  
 Magelonida, 7  
 Maldanidae, 12, 65, 69, 72, 74, 87, 92, 118  
*Manayunkia*, 10, 110  
*maryae*. *Laubierpholoe*  
*Maupasia caeca*, 16  
 meroplanctónicas, 14  
*mesotrocas*, 30  
 metanefridio, 88, 130  
 metastomio, 64, 71, 126  
*Micromaldane nutricula*, 20  
*Micronereis*, 24, 69  
*Micronereis variegata*, 24  
*Microphthalmus listensis*, 63, 121  
*Myrianida pinnigera*, 44

- Myzostomida, 1, 8, 104, 107, 110  
 Myzostomidae, 14  
*Naineris*, 88  
*Nais*, 4  
*Namalycastis*, 69  
*Namanereis beroni*, 11  
*Namanereis catarractarum*, 11  
 Nautiliniellidae, 36  
*Neanthes arenaceodentata*, 50, 111  
 nefridio, 88  
 nefridioporo, 88  
 nemátodos, 37  
 nemertinos, 37  
 Nephtyidae, 11, 26, 68  
 Nereididae, 3, 10, 11, 15, 16, 18, 19, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 35, 54, 58, 64, 65, 67, 68, 70, 72, 78, 81, 92, 106, 107, 113, 115, 121  
*Nereis*, 4, 10, 18, 23, 26, 27, 28, 37, 41, 49, 88, 97, 101, 103, 106, 107, 108, 109, 116, 118, 123  
 neuropodio, 72, 88, 131  
 neurosetas, 73  
*Nicon*, 69  
*noctiluca*, 4  
*Notaulax*, 45  
 notoacícula, 72  
*Notomastus lobatus*, 49, 112  
 notopodio, 34, 72, 125, 131  
 Oeononidae, 2, 42, 43, 44, 61, 64, 65, 69, 70, 71, 94  
 Oligochaeta, 1, 5, 8, 98, 120  
*Oligoghnatus bonelliae*, 43  
 oligoquetos. *Oligochaeta*  
 Onuphidae, 12, 17, 18, 19, 20, 26, 44, 61, 63, 79, 82, 92, 96, 102, 113, 117, 118  
 Onychophora, 5  
 opérculo, 25, 79, 88, 90, 91, 92  
 Opheliidae, 2, 65, 87  
*Ophryotroca*, 20, 43  
 Orbiniidae, 2, 65, 69  
*ovicola. Capitella*  
 ovogénesis, 19, 20, 21, 22, 23  
 Owenida, 7  
 Oweniidae, 19  
 paleas, 79, 80  
*Palola viridis*, 27  
 Palpata, 95  
 palpos, 30, 33, 34, 47, 48, 65, 126, 130  
 papilas elitrígeras, 60  
*Paradyte crinoidicola*, 37  
 paragnatos, 68, 130  
 Paraonidae, 12, 19, 65, 69, 103, 120  
*Paraonuphis antarctica*, 20  
 parapodiales, 28  
 parapodio sesquirrámico, 72  
 parapodios, 2, 12, 30, 59, 62, 63, 64, 71, 72, 73, 81, 84, 86, 89, 90, 92, 93, 94, 124, 126, 127, 131, 133  
***Parascolelepis yamaguchi***, 30  
 parasitismo, 13, 36, 42  
 Parergodrilidae, 11  
*Parergodrilus heideri*, 11  
*Pectinaria gouldii*, 51  
 Pectinariidae, 19  
 pectiniforme, 80, 82, 83  
 pelágicos. *Poliquetos*  
*Pelagobia longicirrata*, 16  
*Penicillus marinus*, 3  
*Perinereis nuntia brevicirrus*, 26  
 peristomio, 6, 9, 64, 65, 66, 67, 68, 71, 88, 126  
*Phalacrophorus pictus*, 16  
*Pholadiphila turnerae*, 43  
 Pholoidea, 19  
*Phragmatopoma*, 13, 18  
*Phyllodoce (Anaitides) madeirensis*, 88  
 Phyllodocida, 6, 26, 95, 98, 107  
 Phyllodocidae, 2, 19, 26, 68, 72, 102, 104, 117  
 pigidio, 30, 31, 63, 64, 67, 87, 126  
*Pigospio elegans*, 30, 115

- Pisionidae, 2
- planctofagia**, 30
- Platynereis dumerilii*, 12, 21, 27, 109, 111, 123
- Platynereis megalops*, 25
- Poeobius meseres*, 16
- poliquetos holoplanctónicos, 14, 15
- politrocas*, 30
- Polychaeta, 1, 5, 8, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123
- Polydora*, 45, 46, 97, 98, 99, 100, 103, 109, 111, 112, 114, 122
- Polynoidae, 14, 15, 36, 38, 39, 40, 41, 63, 65, 68, 69, 70, 84, 85, 86, 95, 99, 100, 106, 117, 119
- Polyophthalmus pictus*, 20
- Pontodoridae, 2, 14
- Pontodrilidae, 11
- previtelogénesis, 19, 20, 22
- Previtelogénesis, 20
- probóscide, 12, 58, 61, 68, 128, 129, 130, 131
- proboscis. *probóscide*
- prostomio, 2, 6, 9, 24, 30, 31, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 79, 81, 84, 88, 89, 124, 125, 128, 131, 132
- protonefridio, 88
- Psammodrílida, 7
- Psammolyce spinosa*, 86
- Pseudofabricia*, 47
- Pseudonereis gallapagensis*, 12
- Pseudopotamilla*, 45, 47, 48
- Pseudovermilia occidentalis*, 54
- puerilis*. *Ophryotroca*
- pulchra*. *Arctonoe*
- Rapacia, 5
- reniformis*. *Pseudopotamilla*
- rostraria*. *Larva*
- Sabella*, 4
- Sabellaria*, 13, 48, 80
- Sabellastarte spectabilis*, 23
- Sabellida*, 7, 24, 95
- Sabellidae, 10, 11, 12, 14, 19, 23, 44, 45, 64, 66, 67, 72, 79, 82, 88, 92, 100, 106, 108, 126, 132
- Sabellinae, 24, 106
- Schizobranchia insignis*, 48
- Scolecida, 95
- Scolelepinae, 25
- Scolopendra marina*, 3, 4
- Scolopendrae marinae*, 3
- secretófagos, 42
- Serpula*, 4, 48, 82
- Serpulidae, 11, 19, 24, 36, 38, 39, 64, 66, 67, 72, 80, 82, 90, 91, 102, 126, 132
- setas, 1, 2, 5, 10, 14, 24, 30, 34, 40, 43, 45, 47, 56, 59, 60, 62, 63, 64, 68, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 92, 94, 124, 125, 127, 128, 130, 131, 132, 133
- Siboglinida, 8
- Sigalionidae, 64, 68, 77, 85, 89, 90
- sipuncúlidos, 3, 9, 10, 37
- Sipunculus*, 4
- Sphaerodoridae, 19
- Spintheridae, 2, 13, 14, 64
- Spio*, 4, 18, 30
- Spionida, 6
- Spionidae, 2, 11, 14, 15, 36, 38, 42, 44, 45, 46, 50, 65, 69, 97, 98, 99, 100, 103, 115, 118, 120, 122
- Spioninae, 25
- Spirobranchus giganteus giganteus*, 11, 92
- Spirorbinae, 12, 25, 64, 75, 92
- Streblospio benedicti*, 50
- succinea*. *Alitta*
- Syllidae, 14, 15, 16, 19, 25, 26, 31, 36, 38, 39, 40, 43, 44, 54, 62, 67, 69, 70, 108, 114, 115, 119, 122
- Taylorphloe hirsuta*, 25
- teoría de Clark, 7
- teoría hidrostática, 7
- Terebella*, 4
- Terebellida, 7

- Terebellidae*, 15, 18, 19, 64, 65, 72, 83, 92, 94, 102  
*Terebellides*, 43  
*Terebrasabella*, 14, 45, 47, 105, 108, 115, 120  
*Terebrasabella heterouncinata*, 14, 47, 105, 108, 115, 120  
*Thalassia testudinum*, 12, 54, 99, 113, 119  
*Thelepus crispus*, 49, 50, 112  
*Thyphoscolex*, 44  
*Tomopteridae*, 2, 14, 16  
*Tomopteris*, 5, 20, 96  
*torus*, 72, 133  
*trocófora*, 29, 30  
*Troglochaetus beranecki*, 11  
*Typhloscolecidae*, 2, 14, 16  
*Typhloscolex muelleri*, 16  
*uncinos*, 2, 61, 64, 73, 75, 80, 81, 125, 130, 133  
*unirrámico*, 72, 73  
*Vanadis minuta*, 16  
*vermicularis*. *Serpula*  
*Vermis microrynchoteros*, 3  
*versicolor*, 4  
*vexillosa*. *Nereis*  
*villosa*. *Polydora*  
*virens*. *Nereis*  
*vitelogénesis*, 17, 19, 20, 21, 22  
*Vitelogénesis*, 20  
*vitelogenina*, 20  
*vittata*. *Arctonoe*  
*Watelio gravieri*, 16  
*websteri*. *Polydora*  
*wobberi*. *Polydora*  
*Yndolacidae*, 2, 14, 15, 16  
*zooplancton*, 14, 120

## Índice de autores

ÅKESSON .....	20, 96	Boilly-Marer .....	28, 98, 99
ALDROVANDUS .....	3, 96	BONE .....	54, 99
Almeida .....	10, 96	BOWER .....	46, 99
AMARAL .....	54, 96	<b>BRATTEY</b> .....	37, 38, 99
AMOUREUX .....	25	BRESSAN .....	46, 99
ANDRADE .....	12	BRUGUIÈRE .....	4
ANDREWS .....	17, 96, 114	BUZHINSKAJA .....	16, 100
ANDRIES .....	19, 22	BYBEE .....	23, 100
ANKER .....	14, 38, 96	BYRN .....	37, 41, 100
<b>ARNOSFKY</b> .....	30	<b>CAMPBELL</b> .....	37, 38, 99
ASHWORTH .....	3, 4	CARDON .....	23
AUDOUIN .....	1, 5, 6, 96	CARRASCO .....	14, 100
BAERT .....	21, 97	CASPERS .....	27, 100
BANSE .....	58, 60, 97	CHEN .....	52, 101
BARTELS-HARDEGE .....	27	CIOCCO .....	46, 100
BASILIO .....	46, 97	CLAPARÈDE .....	5, 24, 30, 101
BASTER .....	4	CLARK .....	7, 39, 47, 94
BELLAN .....	51, 97	COLEMAN .....	62, 101
BELON .....	3, 97	CONOVER .....	41, 101
BENHAN .....	6	COOK .....	48
BERKELEY .....	11, 97, 108	CRAM .....	41, 101
BERQUIST .....	14	CULVER .....	47, 101
BERTOUT .....	24, 97	CUVIER .....	4, 5, 101
BERTRAN .....	14, 97	D'ASARO .....	52, 101
BILBAO .....	15, 16, 97	D'CROZ .....	52, 102
BILYARD .....	51, 97	DALES .....	6, 7, 101
<b>BLAKE</b> .....	7, 14, 46, 53	DAY .....	6, 50, 102
BLEIDORN .....	9, 98	DE BLAINVILLE .....	5
BOBRETZKY .....	30	DE QUATERFAGES .....	6
		DE QUATREFAGES .....	5
		DELACHAUX .....	11, 115, 119, 120
		DELLE CHIAJE .....	37

DHAINANT .....	82	GRASSLE .....	21, 104
DHAINAUT .....	22	GRAY .....	47, 56
DOUGLAS-HILL.....	22, 103	GRUBE.....	5, 6, 105, 108
DURCHON.....	19, 24, 103, 104	HALANYCH.....	8, 10
ECKELBARGER .....	17, 19, 21	HANDLEY .....	14
EECKHAUT .....	1, 8, 104	HARDEGE.....	26, 27, 28, 29
EHLERS.....	6, 104	HARTMAN.....	20, 21, 46, 54
EIBYE-JACOBSEN.....	62, 104	HARTMANN-SCHRÖDER.....	6, 11
<b>ENGEL</b> .....	37, 104	HATSCHEK.....	6, 97, 109
EVANS .....	14, 41, 47	HAUENSCHILD.....	22, 27
FABRICIUS.....	4, 18	HEACOX .....	19
Fage.....	20, 104	HENNERÉ.....	82
FAUVEL .....	6, 13, 31, 37	HERMANS .....	3, 17, 19, 103
FERNÁNDEZ-ÁLAMO.....	14, 105	HOBSON .....	58, 60, 97
FERNÁNDEZ-ÁLAMO.....	16	HOEGER .....	21, 29, 106
FIELDMAN.....	49	HOFMANN.....	22
FIELDS .....	47	HOLTHUIS .....	44
FIELMAN .....	50, 105	HOVE.....	54
FINLEY.....	47, 105	HULINGS .....	56
FISCHER .....	21, 29, 106	HUMANN.....	38
FITZHUGH .....	7, 24, 47	HUTCHINGS .....	7, 10, 95
FOX.....	51, 82, 106	IYEGAR.....	48, 49
FREEMAN.....	38, 106	JOHNSON.....	50, 51, 60, 105
GALLO-GARCÍA.....	46, 106	JONES .....	47
GARWOOD.....	19, 23, 106	JONHSTON.....	5
GESNER .....	3, 107	JUMARS .....	34, 36, 41
GIBSON .....	47, 107	KLUGE.....	21
GILPIN-BROWN.....	41, 107	KOHN .....	48, 49
GLASBY.....	7, 11, 29, 110	KUBO.....	24
GOLDING .....	19, 22, 23	KUDENOV.....	7, 30, 46
GOODRICH.....	6	KUNZ.....	21



KURIS .....	48, 101	NYGREN .....	43
LAMARCK .....	5, 44, 121	OAKES .....	47
LANTERBECQ .....	1, 104	OLIVA .....	14
LASKIN .....	37	OLIVE .....	19, 23, 26, 52
Lassalle .....	28, 98, 99	ORENSANZ .....	15
LATREILLE .....	5	ORENZANZ .....	7
LAUBIER .....	37, 46, 112	OSBORN .....	15
LEE .....	21	PAGE .....	48
LEGENDRE .....	20, 104	PALLAS .....	4, 122
LEUCKART .....	5, 96	PALMER .....	41, 96
LEVINSEN .....	6	PARRIES .....	48
LICHER .....	7	PAXTON .....	20
LIGHT .....	46	PENNANT .....	4
LINCOLN .....	49, 105	PERNET .....	48, 49
LINNEO .....	4, 95	PETERSEN .....	19, 25, 54
LÓPEZ .....	42	PETTIBONE .....	7, 13, 25, 37
MÄKELÄ .....	11	PORCHET .....	23, 24, 82
MALMGREM .....	6	RAY .....	4
MARINOV .....	11	REDI .....	4
MÁRQUEZ .....	16	REISWIG .....	43
MCCONNAUGHEY .....	51	REYES-VÁSQUEZ .....	54
MCDERMOTT .....	46	RIEGER .....	63
MICHAELIS .....	46	ROJAS .....	48, 52
MILNE EDWARDS .....	5	ROJAS-VILLALOBOS .....	48
MILNE-EDWARDS .....	1, 6, 96	RONDELETIUS .....	3
MOORE .....	47, 115	Rozbaczyló .....	16, 97
MÖRCH .....	18, 53	RUCK .....	47, 48
MORGAN .....	30	RULLIER .....	25
MORSELLI .....	11	SAMBUGAR .....	11
MÜLLER .....	4, 27	SÄRKKÄ .....	11
NONATO .....	37, 54, 96	SATO-OKOSHI .....	45, 46
NÚÑEZ .....	24, 37	SAVIGNI .....	5, 6

SAWADA.....	18, 24
SCHROEDER.....	17, 19
SIMON.....	14, 48
STØP-BOWITZ.....	14, 15, 100
STRAYER.....	11
STRELZOV.....	19
STRUCK.....	1, 8, 10, 100
SUARÉZ MORALES.....	36
THUESEN.....	14
UEBELACKER.....	50, 51, 60, 105
USCHAKOV.....	6, 62
VANEGAS-ESPINOSA.....	54, 103
VARGAS.....	52, 97
VIÉITEZ.....	10, 54, 99, 115
VOGT.....	6, 98
Warwick.....	50, 51
WATSON.....	23
WESTHEIDE.....	7, 63, 103
WILLIAMS.....	46
WILLIS.....	4
WILSON.....	17, 33
WOODIN.....	49, 105
WOODWICK.....	43
WOTTON.....	3
WRIGHT.....	43
YÁNEZ-RIVERA.....	36
Yunovo.....	23
ZAMISHLIAK.....	37, 38, 40, 99
ZEECK.....	27, 29