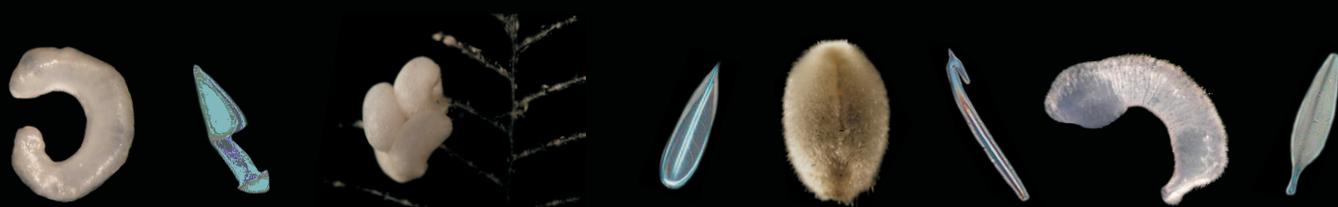




**MOLUSCOS SOLENOGASTROS DE LA PLATAFORMA
Y DEL TALUD CONTINENTAL DEL NW DE GALICIA:
CAMPAÑAS DIVA-ARTABRIA I (2002 Y 2003)**

**TESIS DOCTORAL
MARÍA ZAMARRO CAMINO**



Santiago de Compostela, 2010



DPTO. DE ZOOLOXÍA E A. F.,
FACULTADE DE BIOLOXÍA
E
ESTACIÓN DE BIOLOXÍA MARIÑA DA GRAÑA

MOLUSCOS SOLENOGASTROS
DE LA PLATAFORMA Y DEL TALUD CONTINENTAL
DEL NW DE GALICIA:
CAMPAÑAS DIVA-ARTABRIA I (2002 Y 2003)

Memoria que presenta para optar al Grado de Doctor en Biología
MARÍA ZAMARRO CAMINO

Santiago de Compostela, 2010

Esta Memoria se ha podido realizar gracias al Programa de Formación de Profesorado Universitario del Ministerio de Educación y Ciencia (FPU) y es una contribución a los siguientes proyectos:

Diversidade latitudinal nos fondos profundos do Océano Atlántico (DIVA): Biodiversidade de Poríferos, Caudofoveados, Solenogastros Sipuncúlidos e Equiúridos (DIVA-ARTABRIA I 02-03). DXI+D+i, Xunta de Galicia. Código PGIDT01PXI20008PR.

Diversidad latitudinal en los fondos profundos del Océano Atlántico (DIVA): Biodiversidad y distribución batimétrica (100-2000 m) en el NW de las costas de Galicia (DIVA-ARTABRIA II). Ministerio de Educación y Ciencia. Código: CTM2004-00740.

Diversidade latitudinal nos fondos profundos do Océano Atlántico (DIVA): Biodiversidade e distribución batimétrica (100-2000 m) no NW das costas de Galicia. DXI+D+i, Xunta de Galicia. Código: PGIDIT05PXIC20001P.

Biodiversidade dos fondos profundos batiais de Galicia (DIVA-ARTABRIA II-2009). DXI+D+i, Xunta de Galicia. Código: PGIDIT07PXB000120PR.

Os Fondos Batiais de Costras Carbonatadas da Selva (NW Galicia): Estrutura e Funcionamento Básico do Ecosistema. DXI+D+i, Xunta de Galicia. Convenio de colaboración entre a Consellería de Innovación e Industria, a Consellería de Pesca e Asuntos Marítimos e as Universidades de Santiago de Compostela, A Coruña e Vigo para o desenvolvemento de actuacións de investigación no marco da campaña inaugural do buque oceanográfico Sarmiento de Gamboa.

Este trabajo es una contribución al *Census of Marine Life project Census of Abyssal Marine Life* (CeDAMAr).

This work is also a contribution to the *Census of Marine Life project Census of Abyssal Marine Life* (CeDAMAr).



VICTORIANO URGORRI CARRASCO, Catedrático de Universidade do Departamento de Zooloxía e A. F. da Facultade de Bioloxía e Director da Estación de Bioloxía Mariña da Graña da Universidade de Santiago de Compostela, e ÓSCAR L. GARCÍA-ÁLVAREZ, Doutor en Bioloxía e Profesor no Programa de Doutoramento: Biodiversidade e Conservación do Medio Natural da Universidade de Santiago de Compostela,

CERTIFICAN:

Que a presente Memoria titulada “MOLUSCOS SOLENOGASTROS DE LA PLATAFORMA Y DEL TALUD CONTINENTAL DEL NW DE GALICIA: CAMPAÑAS DIVA-ARTABRIA I (2002 Y 2003)” foi realizada por Dna. María Zamarro Camino baixo a nosa dirección no Departamento de Zooloxía e A. F. e na Estación de Bioloxía Mariña da Graña da Universidade de Santiago de Compostela. E considerando que representa un traballo de Tesis de Doutoramento, autorizamos a súa presentación ante o Consello do Departamento e a Comisión de Doutoramento da Universidade.

E para que así conste e surta os efectos oportunos, asinamos o presente certificado en Santiago de Compostela, setembro do 2010.

Vº e Pr. Titor e Director
Prof. Dr. Victoriano Urgorri Carrasco

Vº e Pr. Director
Dr. Óscar L. García Álvarez

A Doutoranda
María Zamarro Camino

A Chonny y Luis

No tengas miedo de hacer algo que te cueste mucho tiempo. El tiempo pasará de todas formas, por eso debemos utilizar bien el tiempo que pasa.

Earl Nightingale

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a quienes han sido los directores de esta Tesis, Victoriano Urgorri y Óscar García-Álvarez, todo el tiempo que me han dedicado, sus ideas, sus atinadas correcciones y su amistad, pero sobre todo el que siempre creyeran en que sería capaz de terminar este trabajo, incluso en los momentos en los que yo perdía totalmente la esperanza. Además, quiero agradecerle a Victoriano Urgorri el haberme participe de campañas, congresos, docencia y estancias en el extranjero. Y a Óscar García-Álvarez, agradecerle su constante estímulo y comprensión.

Agradezco a Luitfried Salvini-Plawen el haberme dado la oportunidad de realizar estancias en la Universidad de Viena y vivir una experiencia tan importante para mi formación como investigadora. Gracias por la generosidad de compartir sus conocimientos conmigo y gracias por todas sus atenciones.

Muchas gracias a Alba, Juan, Catuxa, Celia, Eva, Irene, Lucía, Marcos A., Marcos P., María, Míguez, Ramiro, Xandro, Yolanda, Willy... todos los que fueron o son compañeros del grupo de investigación y a los que pertenece un cachito de esta tesis, por su participación en las campañas, en la separación de muestras... y también por apoyarme en los momentos complicados y compartir los buenos, en especial a Esther, compañera en el Instituto siempre dispuesta a echarme una mano.

A Livia, técnico de laboratorio de la Universidad de Viena que me enseñó la técnica de cortes semifinos.

A Christiane Todt quiero agradecerle el material cedido.

A los responsables de la colección de invertebrados del Museo de Ciencias Naturales de Viena, por recibirme con los brazos abiertos y ayudarme en todo lo posible, especialmente a Anita Eschner encargada de los moluscos.

A Juan Moreira, al que he bombardeado en numerosas ocasiones.

A Fernando Cobo, por su asesoramiento en las cuestiones filogenéticas.

A Julia, que me ha ayudado mucho traduciendo los dichosos textos en alemán.

A “mis vecinos” del Instituto de Acuicultura, que durante un par de años han tenido que cumplir las funciones de compañeros de trabajo. Muchas gracias por vuestra amistad, por los buenos momentos (con café y magdalenas) y por elogiar mi trabajo, me habéis animado en innumerables ocasiones. Y a Placeres, una persona muy especial.

A los amigos de Madrid y a todos los amigos que han formado parte de mi vida en Santiago, compañeros de piso, de carrera, de departamento... les agradezco el poder haber compartido tantos buenos momentos y que siempre creyeran en mí... mil gracias y perdón por mi dejadez de los últimos años, ahora, a recuperar el tiempo perdido.

A Cristina, porque aunque la vida nos ha llevado por caminos diferentes y nos vemos muy poco, se que siempre podré contar con ella.

Gracias Luis por acompañarme, ayudarme y soportarme en este último tramo tan difícil; te ha tocado lo peor.

Gracias María, que gran caja de galletas.

Finalmente, mi más cariñoso y sincero agradecimiento va para mis padres Luis y Chonny y para mis hermanos Alberto y Luis, que han sido mis mayores fans. Sobre todo a mis padres, porque siempre me apoyáis en mis extrañas decisiones y confiáis en mí más que yo misma.

Muchas gracias a todos.

ÍNDICE

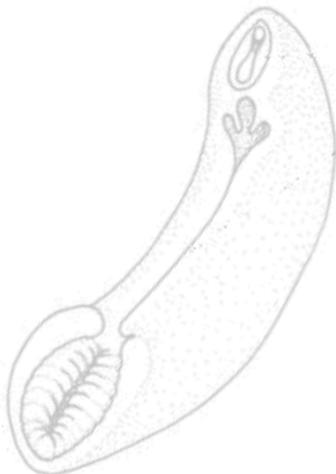
Capítulo 1. Introducción	1
1.1. Antecedentes	3
1.1.1. Justificación	3
1.1.2. El proyecto DIVA-ARTABRIA	6
1.1.3. Caracteres anatómicos	7
1.1.4. Biología	23
1.1.5. Sistemática	30
1.2. Objetivos	33
Capítulo 2. Área y Material de estudio	35
2.1. Área de estudio	37
2.2. Material de estudio	41
Capítulo 3. Metodología	43
3.1. Recolección	45
3.2. Separación y fijación de las muestras	47
3.3. Estudio <i>in toto</i>	47
3.4. Estudio de los escleritos	47
3.5. Estudio de las partes blandas: obtención de cortes transversales seriados	48
3.5.1. Descalcificación	48
3.5.2. Deshidratación	49
3.5.3. Cortes de parafina	49
3.5.4. Cortes semifinos	51

3.5.5. Reconstrucción	54
3.6. Análisis filogenético	56
Capítulo 4. Resultados	57
4.1. Introducción	59
4.2. Orden PHOLIDOSKEPIA Salvini-Plawen, 1978	61
Familia DONDESIIDAE Simroth, 1893	65
Género <i>Lyratoherpia</i> Salvini-Plawen, 1978	67
<i>Lyratoherpia plaweni</i> sp. nov.	69
Familia GYMNOMENIIDAE Odhner, 1921	81
Género <i>Wirenia</i> Odhner, 1921.....	83
<i>Wirenia argentea</i> Odhner, 1921	85
<i>Wirenia alvarezzi</i> sp. nov.	95
<i>Wirenia ovalis</i> sp. nov.	111
Clave de las especies del género <i>Wirenia</i>	125
4.3. Orden NEOMENIAMORPHA Salvini-Plawen, 1978	127
Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978	131
Género <i>Hemimenia</i> Nierstraz, 1902	133
<i>Hemimenia cyclomyata</i> Salvini-Plawen, 2006	135
<i>Hemimenia rugosa</i> sp. nov.	143
<i>Hemimenia nanodoryata</i> sp. nov.	161
<i>Hemimenia tripla</i> sp. nov.	177
Características anatómicas del género <i>Hemimenia</i>	191
Clave de las especies del género <i>Hemimenia</i>	195

Análisis filogenético del género <i>Hemimenia</i>	197
4.4. Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978	205
Familia PRUVOTINIDAE Heath, 1911	209
Subfamilia PARARRHOPALIINAE Salvini-Plawen, 1978	211
Género <i>Pruvotina</i> Cockerell, 1903	213
<i>Pruvotina artabra</i> sp. nov.	215
Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE Salvini-Plawen, 1978	233
Género <i>Gephyroberpia</i> Salvini-Plawen, 1978	235
<i>Gephyroberpia impar</i> sp. nov.	237
Género <i>Luitfriedia</i> García-Álvarez & Urgorri, 2001	251
<i>Luitfriedia minuta</i> García-Álvarez & Urgorri, 2001	253
Subfamilia UNCIHERPIINAE	
García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001	261
Género <i>Unciberpia</i> García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001	263
<i>Unciberpia hirsuta</i> García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001	265
Familia RHOPALOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978	273
Género <i>Rhopalomenia</i> Simroth, 1893	275
<i>Rhopalomenia glandulosa</i> Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006	277
Género <i>Urgorria</i> García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001	285
<i>Urgorria compostelana</i> García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001	287
Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978	295
Género <i>Simrothiella</i> Pilsbry, 1898	297
<i>Simrothiella</i> cf. <i>margaritacea</i> (Koren & Danielssen, 1877)	299

Género <i>Kruppomenia</i> Nierstrasz, 1903	307
<i>Kruppomenia borealis</i> Odhner, 1921	309
<i>Kruppomenia bulla</i> sp. nov.	319
<i>Kruppomenia vitucoi</i> sp. nov.	335
Género <i>Adoryberpia</i> Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri, 2009	349
<i>Adoryberpia</i> (?) <i>megaradulata</i> sp. nov.	351
Familia STROPHOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978	361
Género <i>Anamenia</i> Nierstrasz, 1908	363
<i>Anamenia gorgonophila</i> (Kowalevsky, 1880)	365
Capítulo 5. Conclusiones	373
5.1. Conclusiones metodológicas	375
5.2. Conclusiones sistemáticas	375
5.3. Conclusiones taxonómicas y biogeográficas	376
Capítulo 6. Bibliografía	381

Capítulo 1
INTRODUCCIÓN



1.1. ANTECEDENTES

1.1.1. JUSTIFICACIÓN

A pesar de que los solenogastros están presentes en todos los fondos marinos, el conocimiento sobre su distribución, biodiversidad y las particularidades de su biología es todavía limitado. Esta ausencia de conocimiento se explica por varias razones. En primer lugar, son organismos de pequeño tamaño, del rango de la meiofauna, y la mayoría de las especies se distribuyen por debajo de los 50 metros de profundidad, apareciendo, en muchas ocasiones, de forma aislada. Las dragas utilizadas en los estudios bentónicos no son siempre adecuadas para su recolección y la separación de los ejemplares del global de las muestras de bentos supone un trabajo largo y tedioso. A estos inconvenientes se suma el hecho de que la correcta identificación de los taxones precisa, salvo en pocas excepciones, el estudio de su anatomía interna a partir de series de cortes histológicos.

Actualmente se conocen más de 260 especies de solenogastros, la mayoría de ellas descritas en las aguas antárticas y subantárticas (recopilados en GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007). Las costas europeas atlánticas y mediterráneas representan la segunda región geográfica mejor estudiada. A pesar de los esfuerzos realizados en las últimas décadas, la fauna Ibérica aún está muy poco estudiada (SALVINI-PLAWEN, 2006) y únicamente se conocía la presencia de 37 especies de solenogastros, 15 de ellas descritas o citadas en aguas territoriales de Galicia (Tabla 1) La recolección de una gran cantidad de ejemplares en las Campañas DIVA-ARTABRIA, indica, que los solenogastros son un grupo bien representado en los fondos gallegos y con una alta biodiversidad, sin embargo, hasta la actualidad no se había realizado ningún trabajo monográfico sobre las especies que habitan en estos fondos.

Tabla 1. Solenogastros de las aguas de la Península Ibérica, incluyendo las nuevas citas y las nuevas especies descritas en la presente Memoria. Como la plataforma continental de la Península Ibérica es muy corta al norte y al oeste y asumiendo que el bentos abisal es homogéneo, se limitan las aguas ibéricas a 49° Norte (Golfo de Vizcaya) y 12° Oeste (Banco de Galicia). (!. como *Rhopalomenia algaopheniae* (Kowalevsky & Marion, 1887)).

TAXÓN	ÁREA	CITA
Clase SOLENOGASTRES		
Superorden APLOTEGMENTARIA		
Orden PHOLIDOSKEPIA		
Familia DONDESIIDAE		
<i>Nematomenia flavens</i>	Cabo de Creus, Cabo Norfeu, Cabo Escala, L'Estartit, Bahía de Rosas	MALUQUER, 1916, 1917; MARS, 1965; SALVINI-PLAWEN, 1986, 1997
<i>Nematomenia banyulensis</i>	Cabo Cross frente Punta de na Foradada (NE Mallorca)	SALVINI-PLAWEN, 2003a
<i>Stylomenia salvatori</i>	Llansá y Bahía de Rosa	MALUQUER, 1916, 1917;
<i>Lyratoberpia plaweni</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
Familia LEPIDOMENIIDAE		
<i>Lepidomenia hystrix</i>	Llansá y Bahía de Rosas	MALUQUER, 1916, 1917
<i>Tegulaberpia myodoryata</i>	S Golfo de Vizcaya	SALVINI-PLAWEN, 1997
<i>Tegulaberpia</i> (?) sp.	Punta del Esparto-Los Escullos, Cabo de Gata	SALVINI-PLAWEN, 2003a
Familia GYMNOMENIIDAE		
<i>Wirenia argentea</i>	NW Galicia	GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007; Presente Memoria
<i>Wirenia alvarezzi</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
<i>Wirenia ovalis</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
Familia MACELLOMENIIDAE		
<i>Macellomenia adenota</i>	Estrecho de Gibraltar, frente a Punta Almina	SALVINI-PLAWEN, 2003a
Orden NEOMENIAMORPHA		
Familia HEMIMENIIDAE		
<i>Hemimenia atlantica</i>	Banco A Quiniela	SALVINI-PLAWEN, 2006
<i>Hemimenia cyclomyata</i>	Banco de Galicia NW Galicia	SALVINI-PLAWEN, 2006 Presente Memoria
<i>Hemimenia glandulosa</i>	Banco de Galicia	SALVINI-PLAWEN, 2006
<i>Hemimenia nanodoryata</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
<i>Hemimenia rugosa</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
<i>Hemimenia tripla</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
Familia NEOMENIIDAE		
<i>Neomenia carinata</i>	Cabo de Creus y en general en la Costa Brava	MARS, 1965; SALVINI-PLAWEN, 1986, 1997
<i>Neomenia alvarezzi</i>	Banco de Galicia	SALVINI-PLAWEN, 2006
<i>Neomenia simplex</i>	Banco de Galicia	SALVINI-PLAWEN, 2006
Superorden PACHYTEGMENTARIA		
Orden STERROFUSTIA		
Familia IMEROHERPIIDAE		
<i>Imeroberpia laubieri</i>	NW Golfo de Vizcaya	HANDL, 2002

Orden CAVIBELONIA**Familia PRUVOTINIDAE****Subfamilia PARARRHOPALIINAE**

<i>Pararrhopalia pruvoti</i>	NW Galicia	TODT, 2006; SALVINI-PLAWEN, 2008a
<i>Pruvotina artabra</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria

Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE

<i>Eleutheromenia sierra</i>	Isla Portaló (Cabo de Creus)	PRUVOT, 1890a, 1891; MALUQUER, 1917; MARS, 1965; SALVINI-PLAWEN, 1986, 2003a;
<i>Gephyroberpia impar</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
<i>Luitfriedia minuta</i>	Banco de Galicia y Banco A Quiniela NW Galicia	GARCÍA-ÁLVAREZ & URGORRI, 2001 Presente Memoria

Subfamilia UNCIHERPIINAE

<i>Unciherpia hirsuta</i>	Banco de Galicia NW Galicia	GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 2001a Presente Memoria
---------------------------	--------------------------------	--

Familia RHOPALOMENIIDAE

<i>Rhopalomenia aglaopheniae</i>	Isla Portaló del Cabo de Creus	PRUVOT, 1891
<i>Rhopalomenia glandulosa</i>	W Cabo de Peñas NW Galicia	†GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 2000a Presente Memoria
<i>Urgorria compostelana</i>	Banco de Galicia Golfo de Cádiz NW Galicia	GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2001 GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007 Presente Memoria
<i>Urgorria monoplicata</i>	Costa Brava	SALVINI-PLAWEN, 2003a

Familia ACANTHOMENIIDAE

<i>Acanthomenia arcuata</i>	N Golfo de Vizcaya	SHELTEMA, 1999
-----------------------------	--------------------	----------------

Familia AMPHIMENIIDAE

<i>Meromenia birondellei</i>	N Golfo de Vizcaya	LELOUP, 1949, 1950
<i>Alexandromenia gulaglandulata</i>	NW Golfo de Vizcaya	SALVINI-PLAWEN, 2008a
<i>Sputoberpia galliciensis</i>	Banco A Quiniela	GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 2000b

Familia SIMROTHIELLIDAE

<i>Simrothiella</i> cf. <i>margaritacea</i>	NW Galicia	TODT, 2006; Presente Memoria
<i>Simrothiella vascontensis</i>	SE Golfo de Vizcaya	SALVINI-PLAWEN, 2008a
<i>Kruppomenia borealis</i>	Banco A Quiniela NW Galicia	GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 2001b; Presente Memoria
<i>Kruppomenia levis</i>	NW Golfo de Vizcaya	SHELTEMA & SCHANDER, 2000
<i>Kruppomenia delta</i>	NW Golfo de Vizcaya	SHELTEMA & SCHANDER, 2000
<i>Kruppomenia bulla</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
<i>Kruppomenia vituoi</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria
<i>Biserramenia psammobionta</i>	Ría de Ferrol	SALVINI-PLAWEN, 1997; GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 2000c
<i>Plawenia sphaera</i>	NW-SE Golfo de Vizcaya	SHELTEMA & SCHANDER, 2000
<i>Spiomenia spiculata</i>	N Golfo de Vizcaya	ARNOFSKY, 2000
<i>Adoryberpia</i> (?) <i>megaradulata</i> sp. nov.	NW Galicia	Presente Memoria

Familia STROPHOMENIIDAE

<i>Anamenia gorgonophila</i>	Isla y Mar de Alborán Banco de Goringe Banco A Quiniela NW Galicia	SALVINI-PLAWEN, 1972a, 1986, 1997, TEMPLADO <i>et al.</i> , 1986; LELOUP, 1947; GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 1999 Presente Memoria
------------------------------	---	--

Familia PRONEOMENIIDAE

<i>Dorymenia sarsii</i>	Banco de Goringe, WSW Cabo San Vicente SE Golfo de Vizcaya	SHELTEMA <i>et al.</i> , 1994; SALVINI-PLAWEN, 1997; SHELTEMA & SCHANDER, 2000; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002 SALVINI-PLAWEN, 2008a
-------------------------	--	---

1.1.2. EL PROYECTO DIVA-ARTABRIA

El proyecto DIVA *Latitudinal gradients of biodiversity in the deep sea of the Atlantic Ocean* es una contribución europea a DIVERSITAS-IBOY (*Program Element 3: Systematics: Special target Area of Research Element 7: Marine Biodiversity*) y tiene como objetivo el estudio de la biodiversidad marina a lo largo de un transecto latitudinal Atlántico, desde el Ártico hasta el Antártico, en profundidades abisales comparables y con la misma metodología. El proyecto DIVA fue diseñado para la cooperación de un amplio número de instituciones científicas dedicadas al estudio de la biodiversidad que reúnen a especialistas en el estudio de la fauna de estas regiones marinas. En este contexto se elaboró el proyecto DIVA-ARTABRIA, cuyo objetivo es estudiar la biodiversidad en los fondos profundos de la costa de Galicia (NW Península Ibérica), determinando la incidencia que sobre la distribución de las poblaciones tienen la naturaleza del sustrato, la hidrodinámica de corrientes y masas de agua y la batimetría. Para ello, se estudian los grupos zoológicos dominantes y posibles endemismos, el reemplazamiento de especies a lo largo de las diferentes cotas batimétricas en función de la caracterización de los fondos según los descriptores faunísticos (diversidad, abundancia, biomasa, grupos tróficos) y abióticos, fundamentalmente sedimentológicos e hidrodinámicos.

Hasta la fecha, dentro del proyecto DIVA-ARTABRIA se han realizado cuatro campañas de muestreo: la Campaña DIVA-ARTABRIA I (2002) (7-15 de septiembre de 2002) y la Campaña DIVA-ARTABRIA I (2003) (11-20 de septiembre de 2003) a bordo del buque oceanográfico B/O Mytilus; la Campaña DIVA-ARTABRIA II (2008) (15-1 de octubre de 2008) en el B/O-Hespérides y la Campaña DIVA-ARTABRIA II (2009) (29 de septiembre al 30 de octubre 2009) en el B/O Sarmiento de Gamboa.

En la Campaña DIVA-ARTABRIA I (2002) se efectuó un transecto partiendo del Golfo Ártabro con dirección NW hacia el cañón de Ferrol, en el que se incluyeron nueve estaciones de muestreo distribuidas entre 150 y 1000 m de profundidad (Figura 6). La Campaña DIVA-ARTABRIA I (2003) pretendía estudiar otro transecto con en sentido W, en fondos de menor pendiente, para estimar la variación de la biodiversidad en sustratos menos pronunciados. Sin embargo, tras el

vertido del petrolero Prestige, ocurrido en noviembre de 2002 y que presuntamente había afectado el área de muestreo de la campaña del 2002, se decidió repetir el transecto realizado en la primera campaña (Figura 6) con el fin de obtener datos para comprobar el posible impacto ocasionado por este vertido en la biodiversidad y valorar la incidencia del fuel en las comunidades asentadas en esos fondos.

Las Campañas DIVA-ARTABRIA II se plantearon con el objetivo de ampliar los muestreos de esta área a mayor profundidad. Así, en la Campaña DIVA-ARTABRIA II (2008) se realizó una toma de muestras en fondos comprendidos entre los 100 y 3000 m de profundidad a lo largo de la costa oeste de Galicia y la Campaña DIVA-ARTABRIA II (2009) se enfocó principalmente en la toma de muestras en el Banco de Galicia entre 700 y 5500 m de profundidad.

De otros fondos próximos de Galicia se obtuvieron muestras en otras dos Campañas: Vertidos-04 (17-21 de septiembre de 2004) y A Selva-08 (15-24 de julio de 2008). Aunque estas campañas no están incluidas en el proyecto DIVA-ARTABRIA, complementan el estudio de la biodiversidad asociada a los fondos oceánicos de Galicia.

1.1.3. CARACTERES ANATÓMICOS

La Clase Solenogastres Gegenbaur, 1878, comprende moluscos marinos vermiformes caracterizados por presentar un surco pedio que discurre longitudinalmente a lo largo de la superficie ventral corporal y un manto aculífero cubierto por una cutícula quitinosa y escleritos calcáreos (escamas o espículas). En general, son animales de pequeño tamaño (3 a 30 mm de longitud), aunque la especie conocida de mayor tamaño, *Epimения babai* Salvini-Plawen, 1997, puede alcanzar 300 mm de longitud. Su color, en general, es blanco o pardo, con la superficie brillante debido a los escleritos. Sin embargo, algunas especies muestran coloraciones características: así *Dondersia annulata* Nierstraz, 1902, es marrón con anillos blancos abiertos en la parte ventral y dispuestos muy regularmente, *Nematomenia banyulensis* (Pruvot, 1890) y *Micromenia subrubra*, Salvini-Plawen, 2003, son rojizas y *Epimения australis* (Thiele, 1897) es marrón rojiza con grandes manchas azules o verdes,

brillantes e iridiscentes. Son animales con simetría bilateral que carecen de cabeza diferenciada u otra regionalización corporal y pueden presentar crestas, quillas y pliegues transversales.

Manto. El manto, que recubre todo el cuerpo excepto el surco pedio, está formado por: cutícula, epidermis con membrana basal y escleritos. La epidermis es monoestratificada, secreta la cutícula y los escleritos del manto, y puede presentar papilas epidérmicas. Las papilas epidérmicas están formadas por células epidérmicas aisladas o en grupos que atraviesan la epidermis y que suelen terminar en la superficie cuticular, donde liberan vesículas esféricas que contienen materiales de excreción del líquido corporal, actuando como órganos excretorios.

La cutícula es de naturaleza quitinosa y presenta un grosor variable que puede alcanzar hasta 600 μm de espesor. Los escleritos del manto están compuestos de carbonato cálcico cristalizado en forma de aragonito (HOFFMAN, 1949; RIEGER & STERRER, 1975; HASS, 1981; SCHELTEMA, 1985). Los escleritos pueden estar totalmente inmersos en la cutícula o sobresalir de ella y pueden disponerse en una o varias capas. El tamaño de los escleritos oscila entre pocos micrómetros y 3 ó 4 mm de longitud y existe una amplia variabilidad en su forma (Figura 1), constituyendo caracteres taxonómicos básicos para la clasificación supragenérica (SALVINI-PLAWEN, 1978a, 2003b; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007). Los escleritos se clasifican en dos tipos básicos que están a su vez relacionados con el grosor de la cutícula. En las cutículas delgadas ($< 20 \mu\text{m}$ de grosor), características de los grupos más ancestrales de solenogastros, se encuentra escleritos en forma de escama dispuestos en una capa. En las cutículas gruesas ($> 20 \mu\text{m}$ de grosor) los escleritos son aciculares huecos o macizos y pueden disponerse en una o varias capas. Los escleritos aciculares huecos, cuando están en una sola capa, se disponen radial u oblicuamente y cuando están en varias se entrecruzan, están embebidos en la cutícula y se disponen tangencialmente formando ángulos muy pequeños con el epitelio del manto (GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

Foseta pedia y surco pedio. Presentan un surco pedio ventral longitudinal homólogo al pie de PLACOPHORA y CONCHIFERA (SALVINI-PLAWEN, 1985a). La

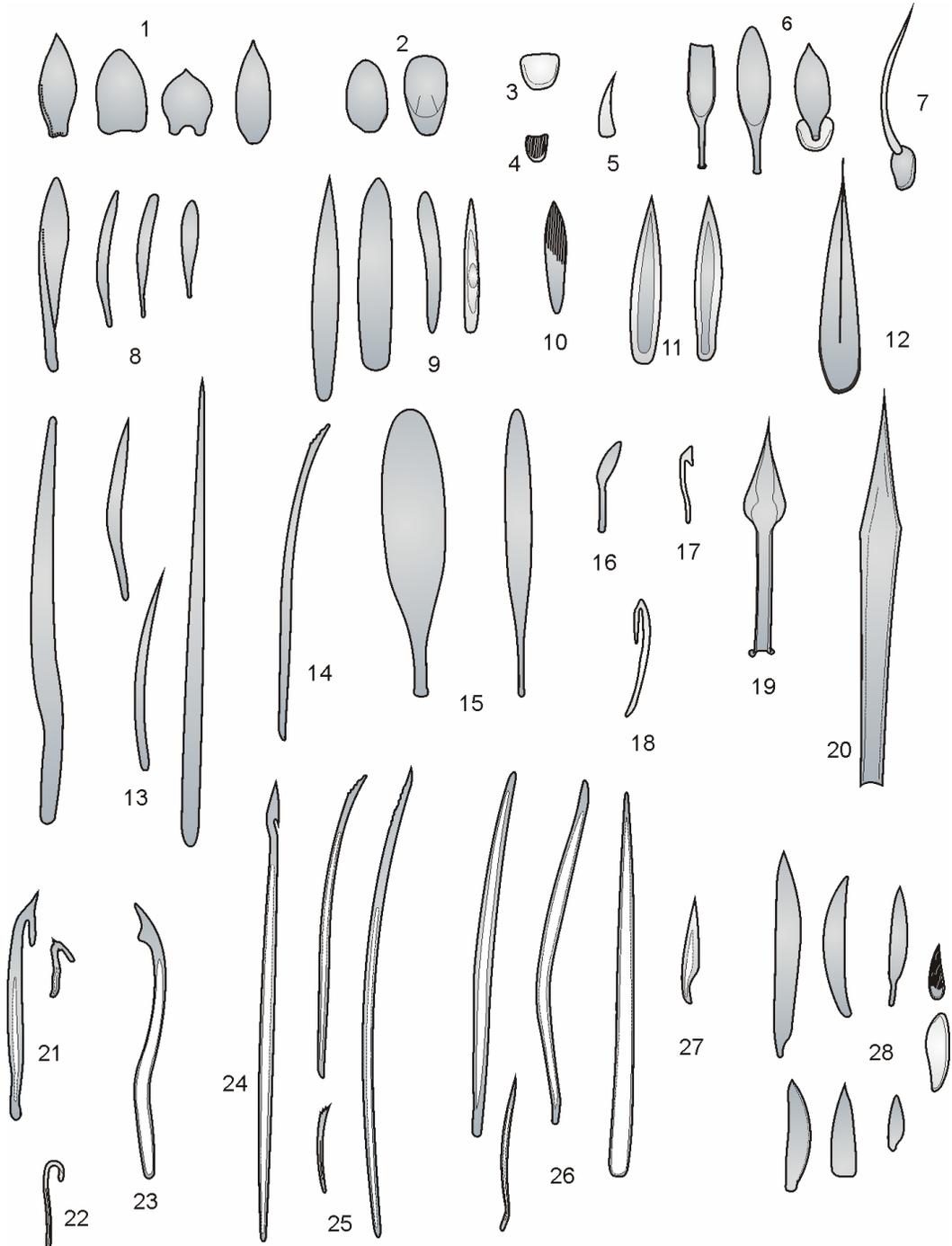


Figura 1. Tipos de escleritos del manto en los solenogastos. 1. Escamas lanceoladas. 2. Escamas ovaladas. 3. Escama discoidal lisa. 4. Escama discoidal estriada. 5. Escama triangular. 6. Escamas en forma de paleta. 7. Escama claviforme. 8. Escamas en forma de remo. 9. Escamas laminares lisas. 10. Escama laminar estriada. 11. Escamas excavadas. 12. Escama lanceolada con quilla media. 13. Escleritos aciculares macizos. 14. Esclerito macizo con el extremo distal aserrado. 15. Escleritos macizos en forma de remo. 16. Esclerito macizo en forma de paleta. 17. Esclerito macizo en forma de hacha. 18. Esclerito macizo ganchudo. 19. Esclerito macizo en forma de punta de flecha. 20. Esclerito macizo acanalado con el extremo distal lanceolado. 21. Escleritos huecos ganchudo con diente en la curvatura. 22. Esclerito hueco ganchudo romo. 23. Esclerito hueco en forma de hacha. 24. Esclerito hueco en forma de arpón. 25. Escleritos aciculares huecos con el extremo distal aserrado. 26. Escleritos aciculares huecos. 27. Esclerito hueco en forma de cuchillo. 28. Escamas del surco pedio. (Según GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

foseta pedia suele estar dividida por un pliegue vertical medio y es frecuente que sus paredes estén plegadas y provistas de cilios largos. En el surco pedio se encuentran uno o más pliegues ciliados longitudinales que se originan en los pliegues de la foseta; el pliegue o pliegues del surco pedio pueden terminar con el final del surco pedio o pueden adentrarse en la cavidad paleal. Algunas especies carecen de pliegue en el surco pedio o éste puede estar representado por una pequeña protuberancia. La foseta y el surco pedio carecen de escleritos y de papilas epidérmicas y reciben secreciones mucosas de las glándulas pedias anteriores y posteriores. La foseta pedia recibe la secreción mucosa de glándulas pedias anteriores, glándulas que generalmente consisten en dos racimos foliculosos que se suelen extender muy hacia el dorso, en ocasiones rodeando a la faringe y ocupando gran parte del espacio entre los otros órganos y la región anterior del cuerpo. Las glándulas pedias posteriores se localizan ventralmente a lo largo de todo el surco pedio, son numerosas, generalmente de pequeño tamaño y segregan albúmina (SALVINI-PLAWEN, 1978a, 1985a).

Cavidad paleal. La cavidad paleal se encuentra en el extremo posterior del cuerpo, en posición terminal o subterminal, es pequeña y generalmente se divide funcionalmente en una región respiratoria, una región anal y una región genital (SALVINI-PLAWEN, 1978a; 1985a). La función respiratoria la realiza la región posterior o dorsoposterior de la cavidad paleal. Los solenogastros carecen de ctenidios, pero muchas especies presentan pliegues longitudinales que funcionan como órganos respiratorios secundarios. El número de pliegues respiratorios puede variar desde unos pocos hasta 100 y el animal puede protraerlos de la cavidad y crear corrientes de agua con sus cilios para mejorar la ventilación. La zona anal ocupa la región mediodorsal o en ocasiones la región dorsoanterior de la cavidad paleal y se caracteriza por presentar un epitelio de células con largos cilios, continuación del recto. La zona genital ocupa la región anterior o en ocasiones la región ventroanterior y en ella se abren el orificio u orificios genitales y los estiletos copuladores (véase abajo). Rodeando a la cavidad paleal se pueden encontrar glándulas paleales generalmente relacionadas con el aparato reproductor y glándulas suprapaleales en la

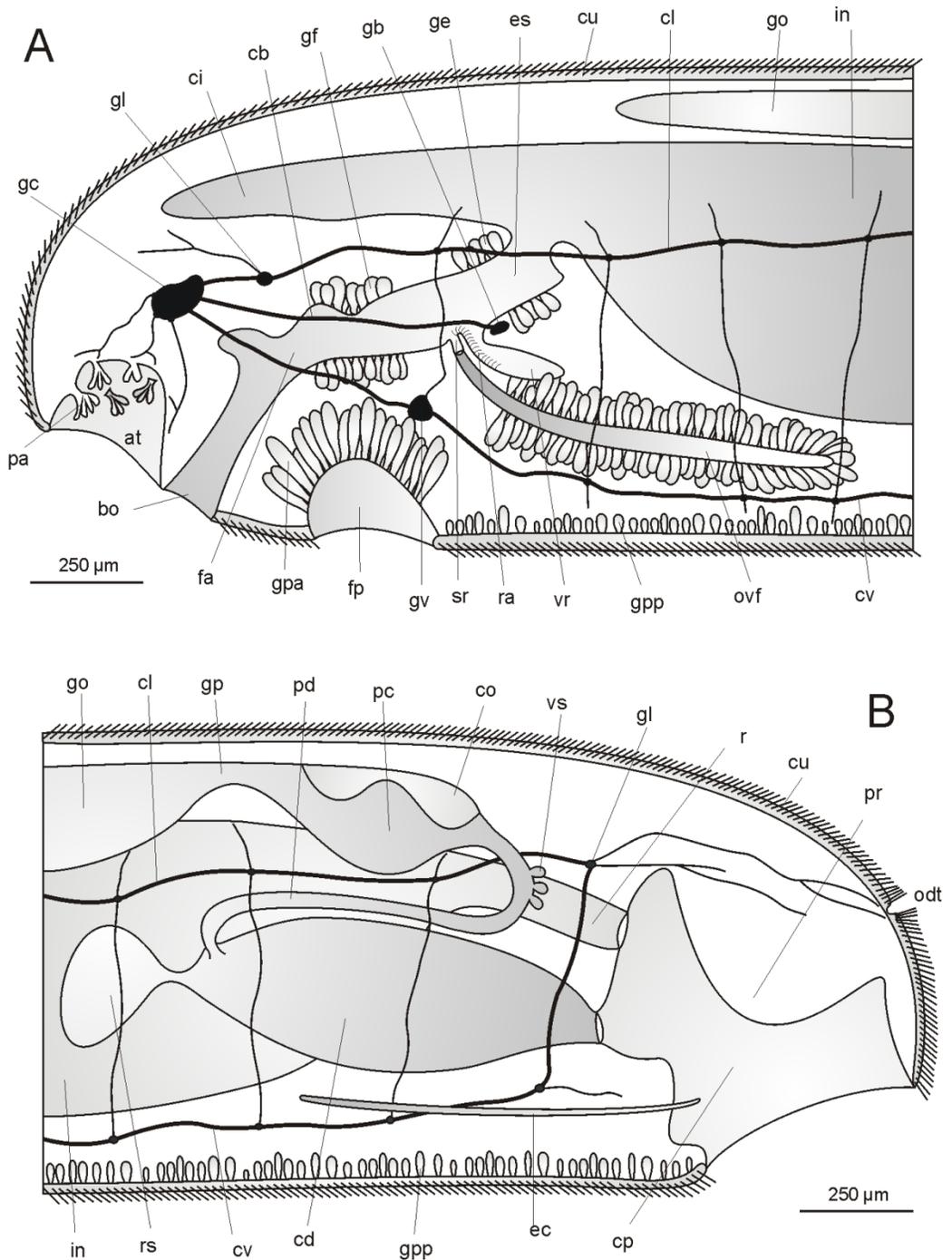


Figura 2. Anatomía interna de un solenogastro (según GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007). A. Región anterior. B. Región posterior. (at - atrio; bo - boca; cb - conectivo cerebro-bucal; cd - conducto de desove; ci - ciego intestinal; cl - cordón nervioso lateral; co - corazón; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; cv - cordón nervioso ventral; ec - estilite copulador; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; ge - células glandulares esofágicas; gf - glándulas faríngeas; gl - ganglio lateral; go - gónadas; gp - gonopericardioducto; gpa - glándulas pedias anteriores; gpp - glándulas pedias posteriores; gv - ganglio ventral; in - intestino; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papilas atriales; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; ra - rádula; rs - receptáculo seminal; sr - saco radular; vr - vaina radular; vs - vesícula seminal).

región dorsoposterior, cuya función podría ser respiratoria y excretora (SALVINI-PLAWEN, 1985a).

Musculatura. Las fibras musculares son de tipo liso y se agrupan en tres sistemas musculares característicos en los moluscos ancestrales (SALVINI-PLAWEN, 1971, 1981b, 1985a; SCHELTEMA *et al.*, 1994):

- Un sistema tegumental formado por tres capas dispuestas bajo el manto, compuesta por una capa externa de fibras musculares circulares, una capa intermedia de fibras oblicuas entrecruzadas y una capa interna de fibras longitudinales. En muchas especies del Orden NEOMENIAMORPHA Salvini-Plawen, 1978, sólo aparece la capa interna y el espacio periférico está ocupado por una matriz con elementos contráctiles aislados, fibras nerviosas y lagunas de hemolinfa. El sistema muscular tegumental no es continuo, interrumpiéndose en el surco pedio.
- Un sistema longitudinal formado por dos pares de músculos longitudinales que discurren a lo largo de los bordes del manto y cuya contracción permite a los solenogastros enrollarse.
- Un sistema de musculatura dorsoventral, constituido por pares seriados de haces de fibras de musculatura que se extienden oblicuamente desde las paredes laterales hasta el surco pedio; su disposición seriada genera las constricciones laterales del intestino y permiten cerrar el surco pedio y regular el volumen de la hemolinfa.

También existen músculos especializados asociados con el atrio, la faringe, el aparato radular, el corazón, la foseta pedía, los órganos genitales accesorios y el órgano sensitivo dorsoterminal.

Hemocele y circulación. El sistema circulatorio es abierto y está formado por un corazón incluido en el pericardio, un seno mediodorsal y un seno medioventral. El corazón es una invaginación de la pared dorsal del pericardio y puede estar total o parcialmente suspendido de este. Está formado por un ventrículo anterior y dos aurículas posteriores de paredes más delgadas que el ventrículo y que suelen estar total o parcialmente fusionadas. El seno dorsal se extiende desde el extremo anterior del ventrículo hasta el hemocele del extremo anterior. El seno ventral se sitúa sobre el surco pedio, limitado por la musculatura dorsoventral y las

fibras musculares longitudinales. En ocasiones se presentan senos suprapaleales y lagunas no diferenciadas (SALVINI-PLAWEN, 1985a).

La circulación es en su mayoría difusa, de manera que la hemolinfa se localiza en todos los espacios conectivo-tisulares. Hay tres tipos de células sanguíneas: eritrocitos, amebocitos y plaquetas (BABA, 1940a; SALVINI-PLAWEN, 1978b). Se desconoce cuál es el pigmento respiratorio, puesto que el único estudio realizado sobre los pigmentos respiratorios en los solenogastros (LIEB & TODT, 2008) indica que la hemocianina no está presente. Carecen de órganos excretores, realizando la excreción a través de la superficie corporal o por vía intestinal (BABA, 1940a; HOFFMAN, 1949; SALVINI-PLAWEN, 1985a).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. Presentan un sistema nervioso tetraeuro, con un ganglio cerebroideo y dos pares de cordones nerviosos longitudinales, dos laterales y dos ventrales, con ganglios dispuestos a intervalos regulares pero sin presentar una organización metamérica (Figura 3).

El ganglio cerebroideo se sitúa dorsalmente a la faringe, es ancho e impar, aunque en ocasiones puede estar atravesado por un surco, reminiscencia de su desarrollo ontogénico par, presentando en este caso un aspecto bilobulado. De su región anterior parten de tres a nueve pares de nervios cerebroideos, en ocasiones con ganglios en su base, que inervan el órgano sensitivo atrial y la zona bucal. Los conectivos cerebrales que conducen a los cordones nerviosos laterales y ventrales y el par de ganglios bucales pueden tener orígenes comunes o separados.

Los dos primeros ganglios laterales se sitúan cerca del ganglio cerebroideo o incluso pueden estar parcialmente fusionados con él. Los cordones nerviosos laterales inervan la pared dorsal, el intestino, el pericardio, el corazón y el tracto genital, y terminan en un par de ganglios posteriores. Los cordones nerviosos laterales se unen únicamente en la región corporal posterior, sobre el recto, donde una comisura suprarectal conecta entre sí los dos ganglios posteriores. De los la comisura suprarectal o de los ganglios laterales posteriores parten nervios hacia el órgano sensitivo dorsoterminal y hacia la cavidad paleal (SALVINI-PLAWEN, 1972b, 1985a; TODT *et al.*, 2008).

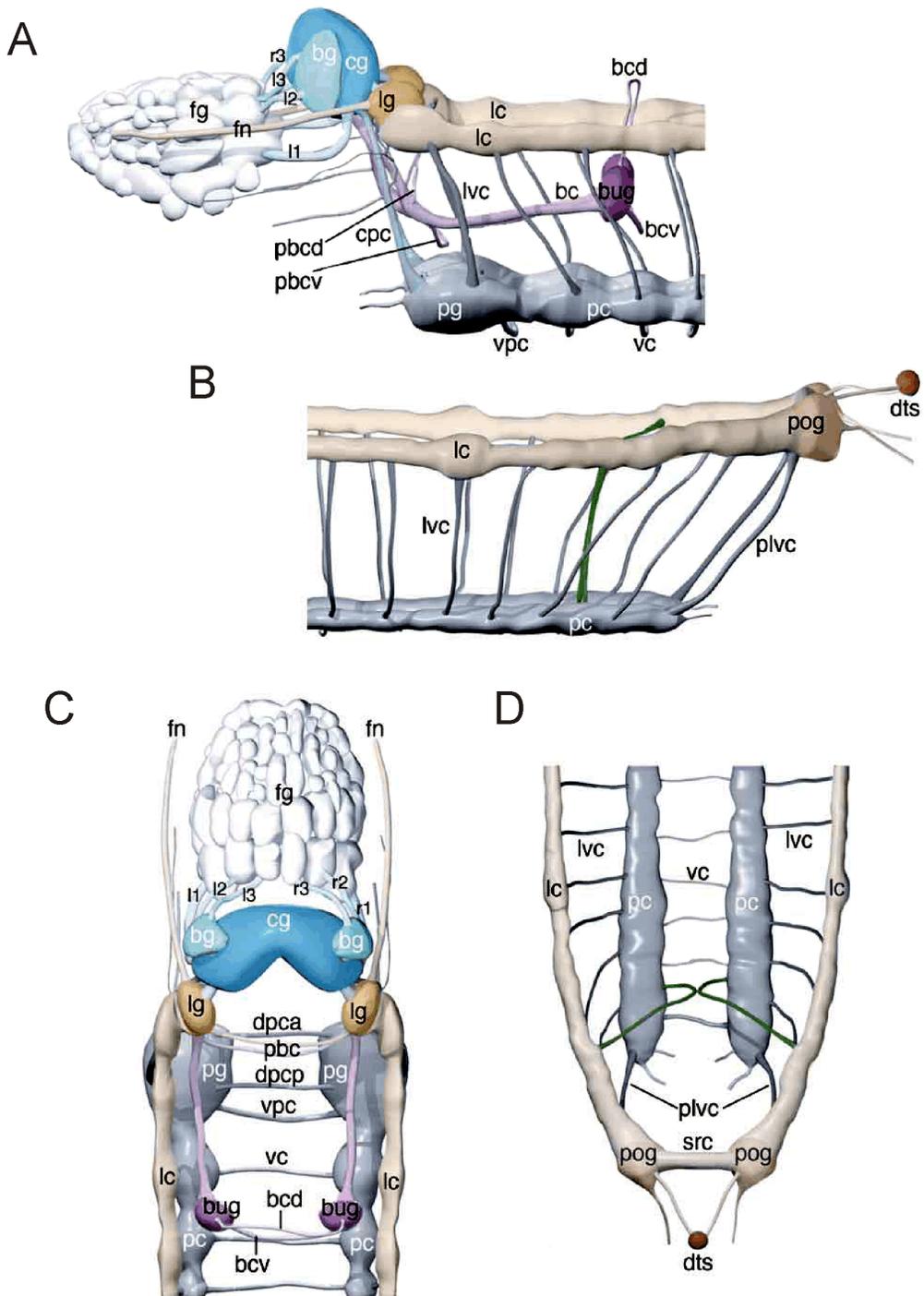


Figura 3. Sistema nervioso de *Wirenia argentea* Odhner, 1921 (según TODT *et al.*, 2008). A. Vista lateral de la región anterior. B. Vista lateral de la región posterior. C. Vista dorsal de la región anterior. D. Vista dorsal de la región posterior. (bc - conectivo cerebro-bucal; bcd - comisura bucal dorsal; bcv - comisura bucal ventral; bcom -comisuras bucales; bg - ganglio basal; bug - ganglio bucal; cg - ganglio cerebroideo; cpc - conectivo cerebro-pedio; dpca - comisura pedia anterodorsal; dpcp - comisura pedia posterodorsal; dts - órgano sensitivo dorsoterminal; fg - ganglio frontal; fn - nervio frontal del ganglio lateral; l1-3 - nervios cerebroideos 1-3 del lado izquierdo; lc - cordón nervioso lateral; lg - ganglio lateral; lvc - conectivo latero-ventral; pbc - comisuras prebucales; pc - cordón nervioso pedio o ventral; pg - ganglio pedio; plvc - conectivo latero-ventral posterior; pog - ganglio lateral posterior; r1-3 - nervios cerebroideos 1-3 del lado derecho; src - comisura suprarrectal; vc - comisura ventral; vpc - comisura pedia ventral).

Los cordones ventrales o pedios se inician en el primer par de ganglios ventrales, denominados ganglios pedios, que se sitúan en las proximidades de la foseta pedia y están interconectados por una a tres comisuras (Figura 3A, 3C). Entre los ganglios de los dos cordones ventrales existen comisuras dispuestas seriadamente.

El sistema ventral es el responsable de la inervación de la foseta pedia, el surco pedio, las glándulas pedias y la pared muscular ventral.

Los cordones nerviosos dorsales y laterales están conectados a intervalos regulares por conectivos lateroventrales, de los que se originan nervios responsables de inervar la pared corporal lateral.

El sistema bucal está formado por un par de ganglios conectados por una o dos comisuras dorsales y una comisura ventral (Figura 3A, 3C); inerva el aparato radular, parte de la faringe y los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (SALVINI-PLAWEN, 1985a; TODT *et al.*, 2008).

Los solenogastros muestran una variedad de órganos sensitivos cuya presencia y características son importantes caracteres genéricos u específicos:

- **Atrio o vestíbulo.** El atrio se localiza anteriormente a la boca, formando con ella en algunos casos una cavidad común denominada cavidad atriobucal. La zona sensorial del atrio está delimitada por un repliegue ciliado en forma de herradura y en su interior se disponen un número variable de papilas quimiorreceptoras simples, agrupadas en pares o formando grupos. El atrio está inervado por un número variable de ganglios y puede ser evaginado (HASZPRUNAR, 1986; SALVINI-PLAWEN, 1985a).
- **Cirros sensoriales.** En varias especies de solenogastros se ha descrito la presencia de cirros sensoriales, que además de cumplir una función mecanorreceptora, no se descarta que puedan responder a estímulos químicos (HASZPRUNAR, 1986). Se clasifican en dos tipos según su estructura y disposición:
 - Cirros vestibulofaríngeos o bucofaríngeos según TODT & SALVINI-PLAWEN (2004a, 2005) y TODT *et al.* (2008) o cirros periatriobucales según HASZPRUNAR (1986). Están formados por pequeños grupos de células sensoriales policiliadas, con los cilios dispuestos en paralelo y actuando como una unidad y se disponen en

depresiones epiteliales. Se han encontrado en *Wirenia argentea* Odhner, 1921, *Genitoconia rosea* Salvini-Plawen, 1967 y en *Helicoradomenia acredonta* Scheltema, 2000.

- Cirros frontales asociados con el margen del atrio y cirros lateroventrales localizados anterolateralmente a la foseta pedia (HASZPRUNAR, 1986; TODT *et al.*, 2008). Son cirros sensoriales largos, dispuestos en bolsas profundas provistas de musculatura y formados por numerosas células sensoriales monociliadas. Se han descritos en varias especies (PRUVOT, 1891; SCHWABL, 1961; SALVINI-PLAWEN, 1968a, HASZPRUNAR, 1986; MORSE & NORENBURG, 1992; TODT *et al.*, 2008).

- **Órgano sensitivo dorsoterminal u órgano sensitivo osfradial.** Originalmente está situado dorsalmente a la cavidad paleal, carácter derivado respecto al molusco ancestral y que comparten con los caudofoveados (SALVINI-PLAWEN, 1980, 2003b). Es una depresión de la pared corporal desprovista de cutícula y de escleritos, pero rodeada por pequeños escleritos e inervada por uno o dos nervios que parten de la comisura suprarrectal (PRUVOT, 1891; HASZPRUNAR, 1987; SALVINI-PLAWEN, 1985a). Algunas especies poseen varios órganos sensitivos dorsoterminals, mientras que en otras es regresivo o muy difícil de localizar (HASZPRUNAR, 1987). Generalmente es un carácter con valor taxonómico a nivel genérico, pero puede presentar variabilidad interespecífica.

- **Órgano sensitivo anterior.** En los géneros *Helicoradomenia* Scheltema & Kuzirian, 1991, *Sensilloberpia* Salvini-Plawen, 2008 y *Diptyaloberpia* Salvini-Plawen, 2008, descritos de fuentes hidrotermales (véase abajo), presentan una depresión o una bolsa en posición frontal o dorsofrontal revestida por una capa delgada de tipo cuticular que posiblemente tiene microvellosidades (SCHELTEMA & KUZIRIAN, 1991; SCHELTEMA, 2000; SALVINI-PLAWEN, 2008b).

- **Saco de la comisura pedia.** Saco dispuesto entre el primer par de ganglios ventrales y adherido a la comisura pedia dorsal, que cuelga libre en el seno ventral o muestra un refuerzo de musculatura. El saco está relleno de un fluido tipo gelatinoso e interiormente se encuentran células vacuoladas, cada una de ellas provista de una inclusión refractaria (HASZPRUNAR, 1986). Está presente en la Familia Gymnomeniidae Odhner, 1921 (HASZPRUNAR, 1986; SALVINI-PLAWEN, 1967a,

1988a; SCHELTEMA, 1981) y en el género *Eleutheromenia* Salvini-Plawen, 1967 (SCHELTEMA *et al.*, 1994). Se desconoce la función del saco de la comisura pedia, aunque por su posición se asume que está relacionado con el equilibrio (HASZPRUNAR, 1986). SCHELTEMA (1981) indica que en *Genitoconia* sp. el saco está repleto por un cuerpo calcáreo, por lo que le otorga la función de un verdadero estatocisto.

Existen otros órganos sensoriales, como la foseta paravestibular que se encuentra anteriormente en la Familia Proneomeniidae Simroth, 1893 (HEATH, 1911) o los receptores en forma de campana en la foseta pedia de *W. argentea* (HASZPRUNAR, 1986).

Aparato digestivo. El aparato digestivo de los solenogastros es de estructura sencilla. La boca se abre anteroventralmente y puede estar separada del atrio o formar una cavidad atriobucal común (SALVINI-PLAWEN, 1981a, 1985a), aunque existen situaciones intermedias con separaciones incompletas.

La boca continúa por una faringe con un revestimiento cuticular interno de grosor variable. La región anterior de la faringe puede formar una probóscide evaginable, a menudo provista de un esfínter inicial, que funciona como una bomba de succión (SALVINI-PLAWEN, 1981a; 1985a; SCHELTEMA *et al.*, 1994). A lo largo de la faringe se pueden encontrar distintos tipos de glándulas derivadas del epitelio faríngeo, que generalmente secretan sustancias amorfas (SALVINI-PLAWEN, 1981a, 1985a; SCHELTEMA *et al.*, 1994; HANDL & TODT, 2005):

- **Glándulas faríngeas.** Glándulas unicelulares subepiteliales que se abren en la región anterior de la faringe (prerradular). Aparecen en la mayor parte de los solenogastros.
- **Glándulas faríngeas dorsales.** Glándulas multicelulares que consisten en un paquete denso de células glandulares subepiteliales restringidas a la región dorsal de la faringe anterior (prerradular). Pueden abrirse directamente en el lumen faríngeo o en una corta bolsa de la faringe (papila), en cuyo caso recibe el nombre de glándula papilar dorsofaríngea. Las glándulas faríngeas dorsales únicamente aparecen en

algunos taxones de la Familia PRUVOTINIDAE Heath, 1911 (SALVINI-PLAWEN, 1978a; HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

• **Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe.** Órganos pares y multicelulares que generalmente se abren lateroventralmente al aparato radular. Aparecen en la mayoría de las especies, aunque en ocasiones están sustituidos por glándulas foliculares circunfaríngeas (Figura 64) y sólo algunos grupos carecen de ellos. Se diferencian seis tipos básicos de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (SALVINI-PLAWEN, 1978a; HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007) con importancia taxonómica en los niveles de familia y género (Figura 4A):

- **Tipo agrupado o *clustered*.** Dos grupos de células glandulares subepiteliales que se abren intercelularmente directamente en la faringe.
- **Tipo A.** Dos conductos que se abren en la faringe en los que desembocan intercelularmente células glandulares subepiteliales.
- **Tipo B.** Un par de conductos que se abren en la faringe y en los que desembocan intercelularmente células glandulares subepiteliales rodeadas por tejido conectivo o fibras musculares.
- **Tipo C.** Un par de conductos que se abren en la faringe y que presentan células glandulares epiteliales y una envuelta muscular.
- **Tipo C modificado o tipo *Simrothiella*.** Un par de conductos en forma de ampolla (anchos y cortos), recubiertos por una envuelta muscular, que se abren en la faringe; dentro de las ampollas se sitúan células glandulares epiteliales alargadas, con el cuerpo curvado para tener una disposición longitudinal.
- **Tipo D de AMPHIMENIIDAE.** Un par de conductos ramificados que se abren en la faringe y en cuyos extremos terminales se dispone paquetes foliculares de células glandulares subepiteliales.

La mayoría de los solenogastros presentan un aparato radular, aunque en las especies con alimentación por succión, la rádula es regresiva o puede estar ausente (20% de las especies) (SALVINI-PLAWEN, 1972c, 1978a, 1981a, 1985a, 2003b; SCHELTEMA & SCHANDER, 2000). El aparato radular se dispone en la región

posterior de la faringe, carece de verdadera membrana radular y está constituido por: una rádula con un número variable de filas de dientes; un saco radular anterior (par o impar) donde se acumulan los dientes radulares viejos; una vaina radular posterior que puede estar dividida longitudinalmente y donde se secretan los dientes radulares; y un sistema de soporte radular. La rádula tiene dientes cuticularizados, en ocasiones fuertemente esclerotizados. Según la forma de los dientes se diferencian cinco tipos básicos de rádulas (Figura 4B) con importancia taxonómica en la categoría de familia (SALVINI-PLAWEN, 1978a, 1981a, 1985a, 2003a; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007):

- **Monoseriada.** Una hilera de dientes o placas radulares más o menos anchas y con denticulación variable.
- **Biseriada.** Dos hileras de dientes o placas denticuladas. Dentro de este grupo se puede incluir también la rádula pectinada.
- **Dística.** Un par de dientes ganchudos por fila transversal; adaptada para agarrar las presas.
- **Tetraseriada.** Con cuatro dientes por fila transversal.
- **Poliseriada/polística.** Muchos dientes por fila transversal.

Carecen de verdadera membrana subradular; la cutícula se sitúa sobre una cutícula basal, que es continuación de la cutícula faríngea (SALVINI-PLAWEN, 1988b, 2003b; WOLTER, 1992). El soporte radular está formado por un acumulo de tejido muscular y conectivo, pudiendo también aparecer células turgentes de soporte (Figura 75C-D) (SALVINI-PLAWEN, 1981a, 1985a).

La faringe se abre directamente en el intestino o a través de un esófago que puede presentar un esfínter y células glandulares subepiteliales similares a las de la faringe (SALVINI-PLAWEN, 1981a, 1985a; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004a; HANDL & TODT, 2005).

Los solenogastros presentan un intestino con una configuración de tipo *body-filling* sin regionalizar, unificando las funciones de estómago, glándula digestiva e intestino (SALVINI-PLAWEN, 1981ab, 1988b, 2003b). El epitelio intestinal es de tipo

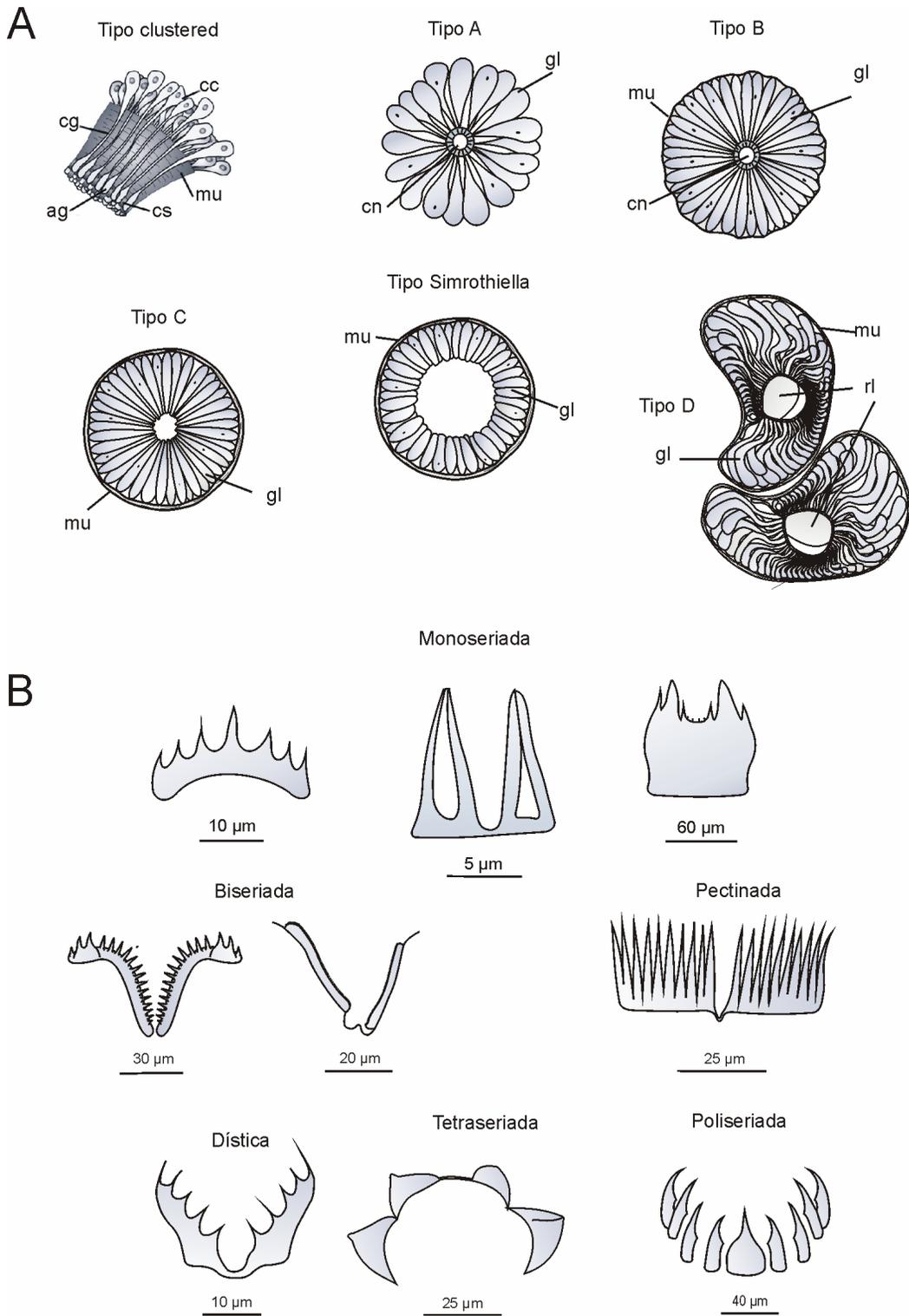


Figura 4. A. Tipos de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe en solenogastros. B. Tipos de rádulas de solenogastros. (ag - ápice de la célula glandular; cc - cuerpo de la célula glandular; cg - cuello de la célula glandular; cn - conducto; cs - célula de soporte radular; gl - glándula; mu - musculatura; rl - ramificación del conducto lateral). (Según GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

columnar e incluye dos tipos de células: células digestiva con lisosomas, de diferentes formas y tamaño en función de su actividad absorptiva y células ciliadas restringidas a un tracto dorsal mediolongitudinal (BABA, 1940a; SALVINI-PLAWEN, 1981a; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004b, 2005). Presenta constricciones laterales seriadas generadas por los paquetes de musculatura dorsoventral corporal, aunque pueden faltar en algunas especies, generalmente en aquellas de menor tamaño corporal (SALVINI-PLAWEN, 1981a). El intestino suele prolongarse anteriormente en un ciego dorsal y en su región posterior puede emitir un par de sacos ventroposteriores generalmente relacionados con los estiletes copuladores (HANDL, 2002; SALVINI-PLAWEN, 2004a, 2006).

El recto es estrecho, presenta un epitelio ciliado (no glandular) y desemboca a través del ano en la pared dorsal o dorsoanterior de la cavidad paleal (SALVINI-PLAWEN, 1985a; SCHELTEMA *et al.*, 1994; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004b).

Aparato reproductor. La estructura del aparato reproductor tiene importancia taxonómica a nivel genérico. Está formado por un par de gónadas hermafroditas, que se comunican a través de dos gonopericardioductos con el pericardio, del que a su vez parten dos pericardioductos que continúan en los conductos de desove que desembocan en la cavidad paleal (Figura 2B).

El par de gónadas son largas y tubulares, generalmente están unidas por sus paredes medias y se encuentran situadas anteriormente al pericardio y dorsalmente al intestino. Los ovocitos se generan en las paredes media, mientras que las espermátidas se diferencian en las paredes laterales, aunque en algunas especies los productos sexuales masculinos y femeninos se separan en bolsas (SALVINI-PLAWEN, 1978a, 1985a).

La región posterior de cada gónada se estrecha hasta formar un gonopericardioducto ciliado y generalmente provistos de musculatura, que le une con la región anterior del pericardio. El pericardio tiene un par de bandas laterales ciliadas hasta la parte posterior, de donde parten los dos pericardioductos, que se curvan y continúan anteriormente hasta unirse a la región anterior de los conductos de desove. Originalmente, las gónadas se unían directamente a los conductos de desove a través de los gonoductos, pero actualmente sólo se han descrito verdaderos gonoductos en

el género *Phyllomenia* Thiele, 1913; la especie *Driomenia pacifica* Heath, 1911 presenta un par de divertículos anteriopericárdicos como restos de los gonoductos (HEATH, 1911; SALVINI-PLAWEN, 1970, 1978a, 1985a). Los pericardioductos presentan un epitelio cuboidal o columnar bajo, ciliado lateral o totalmente.

Los conductos de desove poseen un epitelio alto de glándulas poligonales y células ciliadas delgadas; durante la madurez su secreción parece ser de dos naturalezas diferentes, una anterior basófila y otra posterior eosinófila. Solamente en la Familia AMPHIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1972, los conductos de desove llevan glándulas subepiteliales (SALVINI-PLAWEN, 1978a, 1985a). Los conductos de desove discurren ventralmente al tubo digestivo y se fusionan en su región posterior en un conducto único que desemboca por un orificio genital en la región anteroventral de la cavidad paleal, aunque en el estado más ancestral, los conductos de desove permanecen separados en toda su extensión y desembocan por dos orificios genitales independientes. En ocasiones, el orificio u orificios genitales pueden estar provistos de esfínteres y pueden presentar un cono genital o papilas genitales, estructuras que pueden estar relacionadas con la cópula.

En el aparato reproductor de los solenogastros se diferencian dos estructuras especializadas en la reserva de los espermatozoides: las vesículas seminales y los receptáculos seminales. Las vesículas seminales son invaginaciones en forma de saco ciego para la acumulación del autoesperma, que se suelen encontrar en los gonopericardioductos y en los pericardioductos. Los receptáculos seminales sirven para el acumulo del aloesperma y suelen aparecer en el extremo distal de los pericardioductos o en la región anterior de los conductos de desove; pueden ser únicos en forma de saco o ampolla o numerosos formando grupos o haces.

Relacionadas funcionalmente con el aparato reproductor, existen dos tipos de formaciones calcáreas que por su estructura y disposición parecen estar implicadas en la cópula:

- **Espículas prepaleales.** Las espículas prepaleales comprenden tanto los ganchos que se encuentran en el borde de la cavidad paleal, como los grupos de espículas situadas en el borde ventrolateral del manto previo a la abertura de la cavidad paleal, dispuestas superficialmente o en bolsas retráctiles.

- **Estiletos copuladores.** Se sitúan en órganos pares que ocupan una posición ventral o ventrolateral a los conductos de desove, salvo en *Lyratoberpia incali* Scheltema, 1999 y en *Lyratoberpia plaweni* sp. nov., que presentan un saco copulador impar (Figura 14C). Cada órgano cuenta con un número variable de grandes estiletos calcáreos huecos o macizos, incluidos en una vaina o bolsa profunda de la cavidad paleal y pueden tener estiletos accesorios de menor tamaño. Los estiletos copuladores suelen estar provistos de musculatura retractora y protractora y los más especializados tienen glándulas accesorias. Generalmente se abren a ambos lados en la cavidad paleal y más raramente, están incluidos en el cono genital o salen al exterior ventralmente a través de la cutícula, en posición anterior a la abertura de la cavidad paleal.

1.1.4. BIOLOGÍA

Hábitat. Los solenogastos son animales marinos y bentónicos. La mayoría de las especies de solenogastos viven sobre sustratos blandos. Aproximadamente el 15% de las especies conocidas son epizooicos de cnidarios coloniales, algunas de ellas con asociaciones muy específicas (SALVINI-PLAWEN, 1972c, 1981a). También se encontraron algunas especies entre algas y *Macellomenia palífera* (Pruvot, 1890) se halló en el tubo de un Poliqueto (PRUVOT, 1891). Sólo seis especies conocidas de solenogastos son intersticiales (MORSE, 1979, 1994; MORSE & NORENBURG, 1992; MORSE & SCHELTEMA, 1988; SALVINI-PLAWEN, 1968b, 1985b; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2000c). Las especies intersticiales viven en fondos infralitorales de arena de grano grueso, de hasta 59 m de profundidad, que se caracterizan por ser fondos bien oxigenados y a menudo sujetos a fuertes corrientes; fueron citados en fondos de arena de anfioxo (SWEDMARK, 1956, 1968). Cinco de las especies intersticiales pertenecen al Orden PHOLIDOSKEPIA Salvini-Plawen, 1978 y sólo una especie, *Biserramenia psammobionta* Salvini-Plawen, 1967, pertenece al Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978. Los solenogastos intersticiales son animales pequeños y alargados (0,5-3 mm de longitud) y como adaptaciones a esta forma de vida; en las especies del Orden PHOLIDOSKEPIA la cobertura de escamas ovaladas posiblemente

ayude al movimiento entre los espacios intersticiales, y en *Meiomenia swedmarki* Morse, 1979, aparece una glándula adhesiva terminal que le permite adherirse al sustrato y resistir las fuertes corrientes características de su hábitat (MORSE, 1979; MORSE & SCHELTEMA, 1988; SALVINI-PLAWEN, 1985b; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2000c).

Los solenogastros se distribuyen desde 1 hasta 6850 m de profundidad (SALVINI-PLAWEN, 2009), aunque muy pocas especies se encuentran en fondos poco profundos (SALVINI-PLAWEN, 1971, 1997, 2004b; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 1998; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007) y tan sólo el 8% de las especies conocidas son abisales, aunque por los estudios de GIL-MANSILLA (2008), seguramente representan un porcentaje mayor.

Los géneros *Helicoradomenia*, *Sensilloherpia* y *Diptyaloherpia* (de la Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978) habitan en las fuentes hidrotermales del Océano Índico y Pacífico (SCHELTEMA, 2000; SCHELTEMA & KUZIRIAN, 1991; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2005; SALVINI-PLAWEN, 2008b). Se encuentran en fondos de camas de bivalvos u otros sustratos duros adyacentes a las áreas de gusanos siboglinidos, en las zonas de bajas temperaturas, pero donde la composición química del agua está aún influenciada por las emisiones de las fuentes hidrotermales. Los solenogastros que viven en los biotopos de las fuentes hidrotermales, son carnívoros (véase abajo) y presentan un órgano sensitivo anterior y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo *clustered* con musculatura alrededor de la zona proximal de las células glandulares (tipo *Helicoradomenia* según HANDL & TODT, 2005), dos caracteres exclusivos que parecen ser una adaptación a este tipo de hábitat (SALVINI-PLAWEN, 2008b).

Alimentación. Los solenogastros detectan el alimento por la acción quimiorreceptora de las papilas del órgano sensitivo atrial, así como por la acción de sus repliegues ciliados y el contacto mecánico de pelos sensitivos (PRUVOT, 1891; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1981a). Análisis del contenido intestinal y de sus hábitos alimenticios, indican que la principal fuente de alimento de los solenogastros son los cnidarios. Su presa preferida son los antozoos (alcionáceos, gorgonáceos, zoantarios) y los hidrozooos (atecados) (SALVINI-PLAWEN, 1972c, 1981a). En el intestino de muchas especies se observan nematocistos intactos que incluso conservan su

capacidad para dispararse (GRAHAM, 1955; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1972a, 1981a, 1985a). Los solenogastos posiblemente embeben los nematocistos en secreciones mucosas generadas por las glándulas salivares de la faringe, de manera que estos quedan inhibidos por el aumento de la viscosidad y de la osmolaridad del medio que los rodea (RUSSEL, 1942; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1972c, 1981a, 1985a; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004a), aunque tampoco se descarta la producción de enzimas inhibitoras específicas (BABA, 1940a; SALVINI-PLAWEN, 1967b, 1972c) que podrían secretar las glándulas de la faringe y/o las glándulas preorales (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004a). Además, la cutícula y la cubierta externa de escleritos les defienden externamente de la acción de los nematocistos tóxicos (SALVINI-PLAWEN, 1985a), y en las especies que presentan una matriz subepidérmica, esta también podría contribuir como cubierta protectora.

Pocos solenogastos tienen otras dietas (SALVINI-PLAWEN, 1972c, 1981a). Ocasionalmente algunas especies se alimentan de diatomeas y de restos orgánicos. La especie *Dorymenia usarpi* Salvini-Plawen, 1978, se alimenta de microorganismos raspando con su rádula la superficie de los granos de sedimento, aunque también se ha observado sobre cnidarios (SALVINI-PLAWEN, 1978a). También hay citas de restos de crustáceos en especies de solenogastos que viven sobre cnidarios, aunque no queda claro si estos son su presa o simplemente epibentones de los cnidarios de los que se alimentan.

Varias especies de la Familia SIMROTHIELLIDAE, posiblemente se alimentan de poliquetos. La especie *Simrothiella margaritacea* (Koren & Danielssen, 1877) en la región de Escandinavia no se nutre de cnidarios, sino de tentáculos de poliquetos o de holoturias (SALVINI-PLAWEN, 2004b). Los solenogastos que habitan en las fuentes hidrotermales, no son simbioses de bacterias quimioautótrofas y posiblemente se alimentan de ejemplares juveniles de poliquetos (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2005; SALVINI-PLAWEN, 2008b): en *H. acredonta*, se encontraron trozos de cutícula que posiblemente sean de poliquetos así como ARNr de poliqueto; y en el intestino de *Sensilloberpia pholidota* Salvini-Plawen, 2008, se encontraron restos de lo que parece ser un tentáculo de poliqueto.

Los solenogastros utilizan la rádula para cortar y rasgar la presa en fragmentos más pequeños (BABA, 1940a). En las especies que presentan una rádula reducida o carecen de esta, las sustancias segregadas por las glándulas faríngeas disuelven el alimento (HEATH, 1911; BABA, 1940a) que toman por succión; generalmente, en las especies que carecen de rádula, la región anterior de la faringe se diferencia en una probóscide y suelen presentar esfínteres musculares que ayudan a succionar la papilla de alimento. La digestión tiene lugar en el intestino, pudiendo existir una predigestión en la faringe (BABA 1940a; SALVINI-PLAWEN, 1981a; SALVINI-PLAWEN & BENAYAHU, 1991). La digestión sucede primero extracelularmente y después, las pequeñas fracciones son digeridas intracelularmente (BABA 1940a; SALVINI-PLAWEN, 1981a, 1985a, 1988b; SCHELTEMA *et al.*, 1994; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004b). Salvo algunas excepciones (p. e. *Epimения arabica* Salvini-Plawen & Benayahu, 1991), los nematocistos no pueden ser disueltos ni digeridos, permaneciendo en el lumen del intestino (SALVINI-PLAWEN, 1988b; SALVINI-PLAWEN & BENAYAHU, 1991). El transporte del alimento a lo largo del tracto digestivo se produce gracias a la acción de la musculatura y del tracto ciliado mediodorsal del intestino. Los restos alimenticios (cutículas, espículas, nematocistos, etc.) son conducidos por el dorso del intestino y liberados por vía rectal sin formación de verdaderas pelotas fecales (SALVINI-PLAWEN, 1981a, 1985a).

Movimiento. Los solenogastros se desplazan con ayuda de los cilios del surco pedio sobre una lamina mucosa producida por las glándulas pedias, que funciona como un monorraíl (SALVINI-PLAWEN, 1985a) deslizándose unos 30 cm por hora (SALVINI-PLAWEN, 1968a; SCHELTEMA & JEBB, 1994). La locomoción muscular solamente está señalada para *Neomenia carinata* Tullberg, 1875, que además excava en el sedimento utilizando su potente probóscide (WIRÉN, 1892). Cuando se da la vuelta a *E. australis*, recupera inmediatamente la posición, retorciéndose sobre sí misma, para colocarse con la región ventral sobre el sustrato (SCHELTEMA & JEBB, 1994).

Reproducción. Los solenogastros son hermafroditas protándricos o simultáneos. Aunque no existen observaciones directas del comportamiento sexual, todos los indicios señalan que son animales con fecundación interna, cruzada y posiblemente realicen la cópula. El aparato reproductor suele incluir receptáculos

seminales y dos tipos de formaciones calcáreas que por su formación y disposición parecen estar implicadas en la cópula; estos son los estiletos copuladores y las espículas paleales y prepaleales. Los espermatozoides son de tipo derivado y adaptados a la fecundación interna (FRANZÉN, 1955ab). El órgano sensitivo dorsoterminal parece jugar un papel importante en la detección de la pareja sexual (HASZPRUNAR, 1986, 1987) y la cópula podría producirse enfrentando las respectivas cavidades paleales y ayudándose con los estiletos copuladores. Si bien, es posible que los solenogastros puedan autofecundarse en condiciones de estrés, por ejemplo en el laboratorio (OKUSU, 2002; TODT & WANNINGER, 2010).

En *E. babai*, los huevos fecundados están embebidos en dos bandas o láminas mucosas, una por cada conducto de desove (BABA, 1938; OKUSU, 2002); mientras que en *Neomenia carinata* Tullberg, 1875, *N. banyulensis*, *Rhopalomenia aglaopheniae* (Kowalevsky & Marion, 1887) y *W. argentea*, los huevos son liberados independientemente, de dos en dos, y se acumulan en sendos montones (PRUVOT, 1890b, 1892; THOMPSON, 1960; TODT & WANNINGER, 2010). El número de huevos depositados por puesta varía según la especie y parece estar relacionado con el tamaño corporal.

Los huevos fecundados se liberan antes del inicio de la segmentación (PRUVOT, 1890b; 1892; THOMPSON, 1960; OKUSU, 2002; TODT & WANNINGER, 2010) o pueden ser retenidos en la cavidad paleal durante periodos de tiempo variables; la cavidad paleal configura una cámara de incubación a modo de simple dilatación o formando sacos dorsalmente (HEATH, 1918; BABA, 1940; SALVINI-PLAWEN, 1978a).

Los huevos isolecíticos de los solenogastros sufren una segmentación holoblástica, espiral, asincrónica y desigual (BABA, 1940b; OKUSU, 2002; TODT & WANNINGER, 2010). A pesar de que se han descrito distintos mecanismos de gastrulación en los solenogastros, los últimos estudios ratifican que el mecanismo por el que se produce la gastrulación es la invaginación (PRUVOT, 1890b; BABA, 1940b, 1951; THOMPSON, 1960; OKUSU, 2002; TODT & WANNINGER, 2010). Tras la gastrulación se desarrolla una larva lecitotrófica y bentopelágica de tipo trocófora, denominada larva pericalima (SALVINI-PLAWEN, 1981b) o larva de las células test (HEATH, 1918; THOMPSON, 1960). La larva de las células test se caracteriza por

presentar una pronunciada región preoral, el capuchón apical, que está revestido por un ectodermo larvario de células ciliadas cargadas de vitelo y ordenadas en bandas, conocidas como células test (Figura 5A); en la larva de *E. babai*, el test larvario está formado por células más pequeñas (Figura 5B), dejando más expuesto el desarrollo del ectodermo del adulto y además, las células no tienen una disposición ordenada en bandas (OKUSU, 2002). El ectodermo larvario de células test no forma parte de las estructuras del adulto, a excepción de seis acúmulos de células de la futura superficie ventral que darán lugar a gran parte del sistema nervioso del adulto, y puede ser reabsorbido (THOMPSON, 1960; OKUSU, 2002; TODT & WANNINGER, 2010). En todas las larvas de los solenogastros, el capuchón apical presenta una corona ecuatorial de grandes cilios, la prototroca y un penacho apical (Figura 5A-D). La prototroca es el órgano de locomoción larvario, bate continuamente creando ondas metacronales que progresan en el sentido de las agujas del reloj, lo que se traduce en un movimiento rotatorio en el interior de la envuelta protectora. Cuando eclosionan, las larvas nadan libremente en las cercanías del fondo describiendo una trayectoria espiral (PRUVOT, 1890b; BABA, 1940b; THOMPSON, 1960; OKUSU, 2002; TODT & WANNINGER, 2010) y se alimentan exclusivamente de las reservas de vitelo. En el desarrollo larvario de *W. argentea* se encuentra la presencia de un estomodeo ciliado no funcional, un área ciliada alrededor de la abertura del estomodeo y una corona ciliada oral o troca oral (Figura 5D), lo que indica que la lecitotrofia en las larvas de los solenogastros es posiblemente un estado derivado (TODT & WANNINGER, 2010). El desarrollo larvario se traduce en la generación de la yema del cuerpo adulto y la reducción del test larvario. En el cuerpo se empieza a esbozar el surco pedio, aparecen las papilas epidérmicas, la foseta y las glándulas pedias e internamente se desarrolla un estomodeo como un canal ciego. Con el aumento de la longitud del cuerpo la natación se ve cada vez más impedida, las larvas pasan cada vez menos tiempo nadando y más en el fondo, a donde finalmente caen y sufren la metamorfosis. Sobre el fondo, las larvas son capaces de efectuar algunos movimientos musculares sin coordinación. Durante la metamorfosis desaparecen las estructuras típicas larvarias, continúa la diferenciación y el crecimiento del cuerpo adulto y aparecen los escleritos sobre la superficie del cuerpo (Figura 5E).

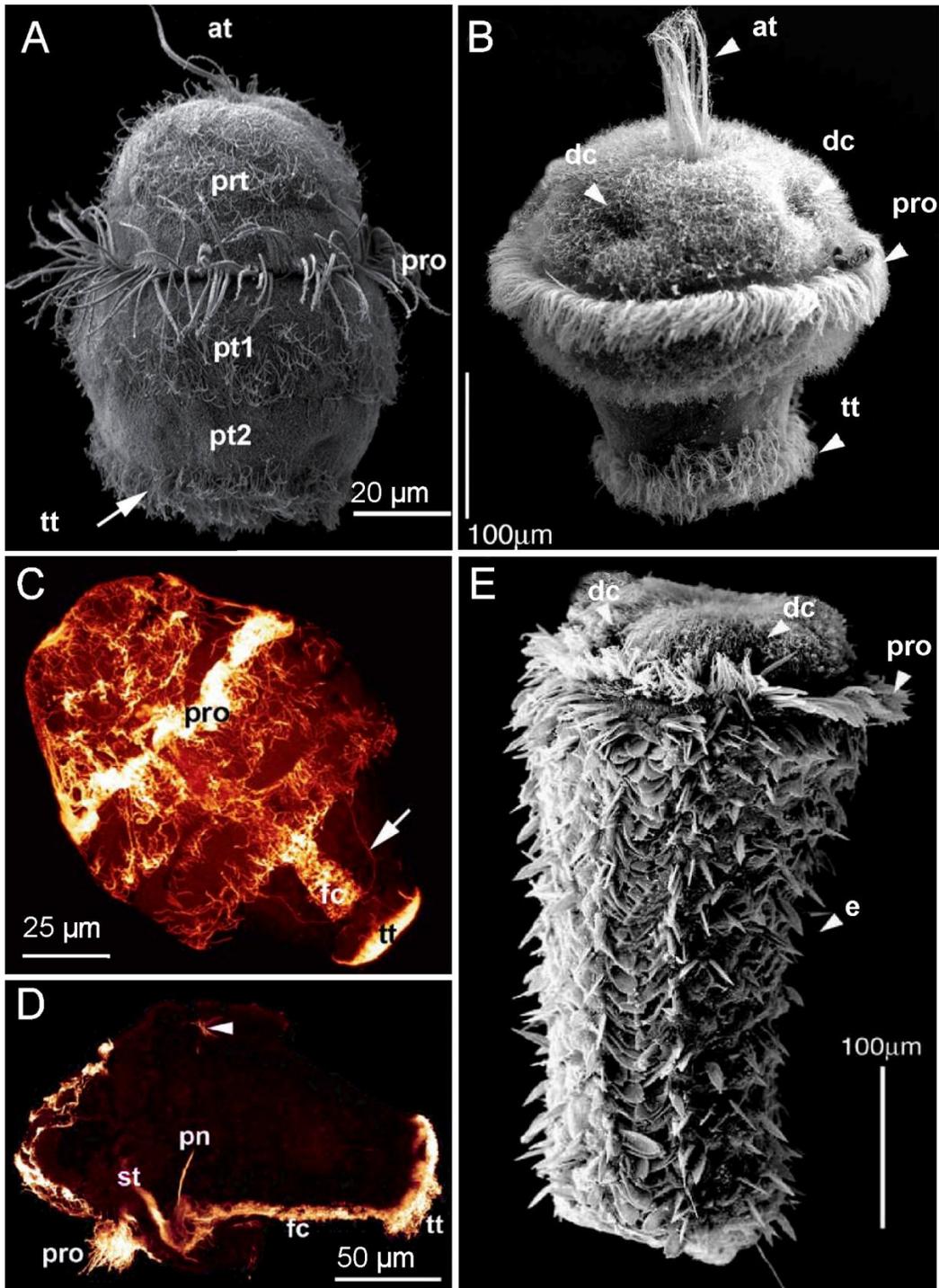


Figura 5. Fotografías al SEM y al Microscopio confocal del desarrollo larvario de solenogastos. A. Larva de *Wirenia argentea* Odhner, 1921, dos días después de la eclosión, donde se observan dos bandas de células post-trocales. B. Larva de *Epimения babai* Salvini-Plawen, 1997 después de la eclosión (3 días después de la puesta). C. Larva de *W. argentea* a los 4 días de la eclosión. D. Larva de *W. argentea* a los 6 días de la eclosión, donde se observan los protonefridios y la corona ciliada oral (flecha). E. Larva de *E. babai* durante el final de la metamorfosis. (at - penacho apical; dc - depresión cerebroidea; e - espículas; fc - cilios pedios; pn - protonefridio; pro - prototroca; prt - células pretrocales; pt - bandas de células prostrocales; st - estomodeo; tt - telotroca). (Imágenes de *E. babai* según OKUSU, 2002; imágenes de *W. argentea* según TODT & WANNINGER, 2010).

PRUVOT (1890b), observó en la región mediodorsal de una larva de *N. banyulensis* en la etapa final de la metamorfosis, siete filas transversales de escleritos yuxtapuestos que recuerdan a un estadio previo de PLACOPHORA (SALVINI-PLAWEN 1972b, 1985a; SALVINI-PLAWEN & STEINER, 1996). Sin embargo, esta observación se basa en el estudio de un único ejemplar y no se ha vuelto a encontrar en otros estudios sobre el desarrollo de solenogastros.

Los escleritos que se generan durante la metamorfosis son diferentes a los presentes en el cuerpo de los animales adultos. En *E. babai*, durante el desarrollo de la postmetamorfosis se produce el cambio de escleritos macizos a escleritos huecos (OKUSU, 2002). En *W. argentea*, los escleritos en forma de escama presentes durante la metamorfosis tienen una forma diferente y carecen de la quilla media característica que muestran los escleritos en los ejemplares adultos (TODT & WANNINGER, 2010).

1.1.5. SISTEMÁTICA

Hasta el momento se han descrito más de 260 especies de solenogastros, cuya clasificación está basada en las características de la cutícula, escleritos del manto, tipos de rádula y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y la estructura del aparato reproductor (SALVINI-PLAWEN, 1978a; HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007). La clase está dividida en cuatro órdenes agrupados en dos Superórdenes. El Superorden APLOTEGMENTARIA incluye al Orden PHOLIDOSKEPIA (6 familias) que se caracteriza por presentar únicamente escamas en la cutícula y al Orden NEOMENIAMORPHA (2 familias) que tiene escamas lisas y/o acanaladas y en ocasiones escleritos aciculares y lanceolados macizos. El Superorden PACHYTEGMENTARIA incluye al Orden STERROFUSTIA (3 familias) que presenta escleritos aciculares macizos y al Orden CAVIBELONIA (12 familias) con escleritos aciculares huecos.

Clase SOLENOGASTRES Gegenbaur, 1878.

Superorden APLOTEGMENTARIA Salvini-Plawen, 1978.

Orden PHOLIDOSKEPIA Salvini-Plawen, 1978.

Familia DONDESIIDAE Simroth, 1893.

Familia SANDALOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia LEPIDOMENIIDAE Pruvot, 1902.

Familia GYMNOMENIIDAE Odhner, 1921.

Familia MACELLOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia MEIOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1985.

Orden NEOMENIAMORPHA Salvini-Plawen, 1978.

Familia NEOMENIIDAE Ihering, 1876.

Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Superorden PACHYTEGMENTARIA Salvini-Plawen, 1978.

Orden STERROFUSTIA Salvini-Plawen, 1978.

Familia PHYLLOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia IMEROHERPIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia HETEROHERPIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978.

Familia PRUVOTINIDAE Heath, 1911.

Familia RHOPALOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia ACANTHOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia AMPHIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1972.

Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia DREPANOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia STROPHOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia PRONEOMENIIDAE Simroth, 1893.

Familia EPIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia SYNGENOHERPIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia RHIPIDOHERPIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia NOTOMENIIDAE Salvini-Plawen, 2004.

1.2. OBJETIVOS

Al inicio del estudio de los solenogastros que conforman esta Tesis Doctoral se marcaron como objetivos fundamentales los siguientes:

- ✓ Revisar los métodos de recolección y estudio de los solenogastros, con la puesta a punto de las metodologías histológicas que permiten realizar cortes seriados de 5 μm y semifinos.
- ✓ Realizar una revisión de la bibliografía.
- ✓ Evaluar las características anatómicas y taxonómicas en las que se fundamenta el estudio de los solenogastros.
- ✓ Evaluar la posibilidad de realizar análisis filogenéticos utilizando datos anatómicos.
- ✓ Contribuir al conocimiento de la biodiversidad de los moluscos solenogastros con el estudio de parte de la colección de ejemplares de las Campañas DIVA-ARTABRIA I (2002 y 2003), realizando una diagnosis de cada taxón, una descripción pormenorizada de cada especie, tanto de la anatomía externa como de la interna y una revisión de su posición taxonómica.
- ✓ Elaborar una iconografía detallada que apoye el estudio de este grupo de animales de los que se conoce muy poco.

Capítulo 2

ÁREA Y MATERIAL DE ESTUDIO



2.1. ÁREA DE ESTUDIO

Los solenogastros estudiados en esta Memoria, proceden de las Campañas DIVA-ARTABRIA I (2002 y 2003). El área de muestreo de estas campañas (Figura 6) incluye la plataforma y el talud superior de los cañones de Ferrol y Coruña, localizados en el margen continental de Galicia (NW Península Ibérica).

En la Campaña DIVA-ARTABRIA I (2002), se establecieron 9 localidades de profundidades de 150, 200, 250, 300, 350, 400, 600, 800 y 1000 m, repartidas a lo largo de un transecto que partiendo del Golfo Ártabro se dirigía en dirección NW hacia el Cañón de Ferrol, empezando en fondos de la plataforma continental y cruzando el talud continental en dirección NW hasta una profundidad de 1000 m (Figura 6). Se realizaron lances con las dragas: *Agassiz trawl* (AT), *Epibenthic sledge* (EBS) y *Naturalistic dredge* (DRN), variando el uso de éstas en función del tipo de sustrato. En la Campaña DIVA-ARTABRIA I (2003), se repitió el transecto de la campaña del 2002, utilizando la misma metodología y con 9 localidades de muestreo en coordenadas y profundidades similares, intercambiando la localidad a 250 m por otra a 100 m de profundidad. En las tablas 2 y 3 se relacionan los datos de todas las estaciones de muestreo.

Los fondos muestreados revelaron una gran riqueza específica y en las fracciones finas de las muestras se obtuvieron numerosas especies de todos los grupos zoológicos, siendo especialmente abundantes los poliquetos, moluscos (gasterópodos y bivalvos), crustáceos peracáridos, cnidarios (antozoos e hidrozoos), poríferos, sipuncúlidos y briozoos. Las estaciones de la plataforma continental fueron fango-arenosas, mientras que las estaciones del talud superior (600-800-1000 m) lo eran de nódulos polimetálicos, piedras y corales muertos.

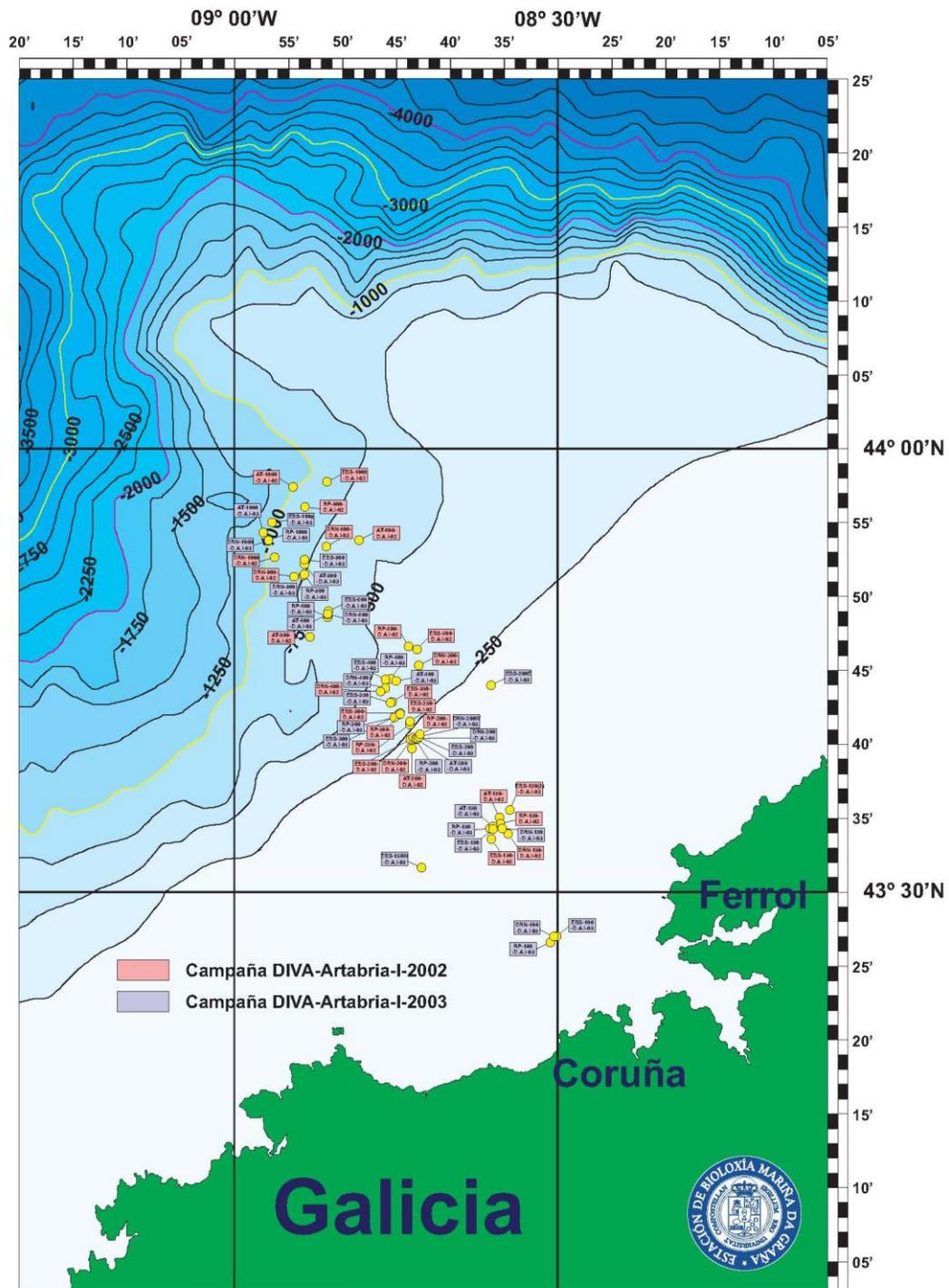


Figura 6. Mapa del área de estudio de las Campañas DIVA-ARTABRIA I (2002 y 2003) donde se muestran las respectivas estaciones de muestreo.

ESTACIÓN		FECHA	PROFUNDIDAD (m)	COORDENADAS		SUSTRATO
DRAGA	LOCALIDAD					
AT	150	08/09/02	151-155	43°34,937'N 43°35,378'N	08°35,386'W 08°34,817'W	fango y arena
DRN		08/09/02	150-153	43°33,960'N 43°34,329'N	08°36,709'W 08°36,411'W	arena
EBS		08/09/02	151-153	43°35,451'N 43°34,810'N	08°34,432'W 08°35,407'W	fango y arena
AT	200	08/09/02	198-201	43°30,036'N 43°39,706'N	08°33,789'W 08°34,610'W	fango
DRN		14/09/02	204-209	43°30,165'N 43°30,513'N	08°33,697'W 08°33,159'W	fango
EBS		08/09/02	207-212	43°30,192'N 43°30,943'N	08°33,760'W 08°32,366'W	fango
EBS	250	14/09/02	256-258	43°31,113'N 43°31,905'N	08°34,297'W 08°33,078'W	fango
DRN		13/09/02	307-311	43°33,444'N 43°36,903'N	08°33,121'W 08°32,677'W	fango
EBS		13/09/02	298-303	43°31,689'N 43°32,556'N	08°35,195'W 08°34,226'W	fango
EBS	350	13/09/02	243-347	43°32,427'N 43°33,253'N	08°45,921'W 08°34,818'W	fango
DRN		13/09/02	400-411	43°33,571'N 43°34,125'N	08°36,508'W 08°36,203'W	fango y arena
EBS		13/09/02	381-390	43°35,892'N 43°36,966'N	08°34,301'W 08°33,766'W	fango y arena
AT	600	11/09/02	629-631	43°53,457'N 43°54,000'N	08°38,461'W 08°38,524'W	nódulos polimetálicos y piedras
DRN		11/09/02	579-688	43°38,340'N 43°38,819'N	08°51,485'W 08°51,602'W	nódulos polimetálicos y piedras
AT	800	11/09/02	770-842	43°37,188'N 43°55,312'N	08°53,053'W 08°53,101'W	nódulos polimetálicos y piedras
DRN		11/09/02	819-827	43°51,265'N 43°51,498'N	08°54,480'W 08°54,103'W	piedras
AT	1000	09/09/02	1132-1191	43°57,030'N 43°57,248'N	08°54,795'W 08°54,133'W	piedras y corales muertos
DRN		09/09/02	920-988	43°52,823'N 43°52,837'N	08°56,151'W 08°55,597'W	piedras y corales muertos
EBS		09/09/02	953-967	43°58,113'N 43°57,845'N	08°50,776'W 08°51,406'W	fallido

Tabla 2. Estaciones de las Campaña DIVA-ARTABRIA I (2002).

ESTACIÓN		FECHA	PROFUNDIDAD (m)	COORDENADAS		SUSTRATO
DRAGA	LOCALIDAD					
AT		08/09/03	148-149	43°34,116'N 43°34,689'N	08°36,535'W 08°35,589'W	fango
DRN	100	11/09/03	102-105	43°26,958'N 43°27,288'N	08°30,688'W 08°29,989'W	fango
EBS		11/09/03	102-103	43°26,703'N 43°27,452'N	08°30,669'W 08°29,599'W	arena y fango
AT		14/09/03	148-149	43°34,116'N 43°34,689'N	08°36,535'W 08°35,589'W	fango
DRN	150	14/09/03	150-152	43°34,074'N 43°34,411'N	08°36,571'W 08°35,858'W	fango
EBS		14/09/03	149-152	43°34,127'N 43°34,820'N	08°36,562'W 08°35,585'W	fango
EBS	150W	14/09/03	152	43°31,512'N 43°31,992'N	08°33,470'W 08°32,019'W	fango y arena
AT		12/09/03	200-205	43°30,190'N 43°30,563'N	08°32,692'W 08°32,692'W	fango
DRN	200	12/09/03	202-203	43°30,225'N 43°30,602'N	08°33,531'W 08°32,565'W	fango
EBS		12/09/03	197-207	43°30,250'N 43°30,760'N	08°33,755'W 08°32,120'W	fango y arena
EBS	200E	12/09/03	199-204	43°33,545'N 43°34,532'N	08°36,301'W 08°35,093'W	fango y arena
EBS	300	19/09/03	301	43°31,590'N 43°32,396'N	08°35,328'W 08°34,286'W	fango y arena
EBS	350	13/09/03	344-354	43°32,348'N 43°33,269'N	08°35,889'W 08°35,289'W	fango y arena
AT		13/09/03	400-404	43°33,844'N 43°34,677'N	08°36,364'W 08°35,607'W	fango
DRN	400	13/09/03	390-394	43°33,593'N 43°34,150'N	08°36,310'W 08°35,726'W	fango
EBS		13/09/03	402-405	43°33,781'N 43°34,960'N	08°36,450'W 08°35,490'W	fango
AT		18/09/03	616	43°38,514'N 43°39,163'N	08°51,439'W 08°51,157'W	pedras
DRN	600	18/09/03	599-607	43°38,421'N 43°39,160'N	08°51,453'W 08°51,091'W	pedras
EBS		18/09/03	598-610	43°38,587'N 43°39,545'N	08°51,402'W 08°51,497'W	arena
AT		15/09/03	798-801	43°51,774'N 43°52,516'N	08°53,640'W 08°53,478'W	pedras
DRN	800	15/09/03	791-802	43°51,299'N 43°51,935'N	08°53,595'W 08°53,633'W	pedras y corales muertos
EBS		15/09/03	788-802	43°51,873'N 43°53,120'N	08°53,683'W 08°53,301'W	pedras y arcilla
AT		16/09/03	993-1004	43°53,847'N 43°54,621'N	08°57,324'W 08°57,261'W	corales vivos y muertos
DRN	1000	16/09/03	965-974	43°53,575'N 43°54,015'N	08°56,868'W 08°56,959'W	pedras, corales muertos y arena
EBS		16/09/03	986-1003	43°54,112'N 43°55,891'N	08°57,142'W 08°56,089'W	fallido

DIVA-ARTABRIA I / 2003

Tabla 3. Estaciones de las Campaña DIVA-ARTABRIA I (2003).

2.2. MATERIAL DE ESTUDIO

En la presente Memoria se presentan los resultados del estudio de 246 ejemplares de moluscos solenogastros de las Campañas Oceanográficas DIVA-ARTABRIA I (2002 y 2003). En los muestreos realizados durante estas campañas, se recolectaron cerca de 3000 ejemplares de solenogastros; el análisis preliminar de la colección, indicaba una mayor variabilidad específica en las estaciones más profundas, estando las estaciones de la plataforma continental dominadas por ejemplares del género *Wirenia* Odhner, 1921. Por este motivo, el trabajo que se presenta en esta Memoria se centró en el estudio de las estaciones de 1000 y 800 m de profundidad, donde se recolectaron 158 ejemplares de solenogastros repartidos en seis estaciones de muestreo, de los que se pudieron estudiar 154. De estos 154 ejemplares, sólo 8 se pudieron identificar a nivel genérico y 2 a nivel de familia, debido a su deterioro o a la inmadurez de los mismos. El trabajo se amplió con el estudio de 73 ejemplares procedentes de diferentes estaciones de las localidades de 600 m de profundidad. Además, para corroborar la identificación de las dos nuevas especies del género *Wirenia* descritas en esta Memoria, se examinaron 19 ejemplares de las localidades de 400, 350, 200 y 150 m de profundidad de la Campaña DIVA-ARTABRIA I (2003). Los datos de todos los ejemplares examinados, su posición taxonómica y las estaciones en los que fueron recogidos se detallan en la tabla 4.

Para el estudio de las especies del género *Wirenia* se revisaron 5 ejemplares de *Wirenia argentea* Odhner, 1921 procedentes de Bergen (Noruega) cedidos por los Profesores Christiane Todt y Luitfried Salvini-Plawen así como una serie de ejemplares Bergen (Noruega) y del Mar Mediterráneo depositados en la colección privada del Profesor Luitfried Salvini-Plawen y el material tipo de *Wirenia gonoconota* (Salvini-Plawen, 1988) depositado en el Museo de Ciencias Naturales de Viena, Asimismo, se revisó el ejemplar de *Rhopalomenia glandulosa* Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006, de la colección del Departamento de Zooloxía e A. F. de la Universidad de Santiago de Compostela, identificado como *Rhopalomenia aglaopheniae* (Kowalevsky & Marion, 1887) en GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.* (2000a).

ORDEN	FAMILIA	SUBFAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	ESTACIÓN	Nº ejemplares
Superorden APLOTEGMENTARIA	PHOLIDOSKEPIA	GYNOMENIIDAE	DONDERSIIDAE	<i>Lystrobaleptra</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-600	1
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-400	3
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-200E	1
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	5
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-400	4
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-150	2
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	13
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-600	22
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-400	2
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	4
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-350	4
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-400	2
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-350	2
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-400	2
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-200E	1
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	2
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000	5
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000	1
				<i>Witrea</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000	1
				Superorden PACHTEGMENTARIA	CABIBELONIA	PARARHOPALLINAE
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000	1				
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000	2				
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	1				
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-600	1				
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	6				
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000	19				
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000	3				
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-800	2				
<i>Prorhinia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-800	1				
Superorden PACHTEGMENTARIA	CABIBELONIA	EULEUTHEROMENINAE	<i>Ladfrichia</i>	<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-500	17
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-500	11
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-500	18
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	19
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000	2
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-1000	1
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000	1
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-800	4
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	1
				<i>Ladfrichia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-600	1
Superorden PACHTEGMENTARIA	CABIBELONIA	RHOPALOMENIIDAE	<i>Rhopalomenia</i>	<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-600	5
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	3
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	6
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	20
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	1
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-600	4
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-600	2
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	1
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	3
				<i>Rhopalomenia</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000	1
Superorden PACHTEGMENTARIA	CABIBELONIA	SIMROTHIELLIDAE	<i>Simrothiella</i>	<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000	1
				<i>Simrothiella</i>	DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000	1

Tabla 4. Relación de los ejemplares de las Campañas DIVA-ARTABRIA I (2002 y 2003) examinados en la presente Memoria.

Capítulo 3
METODOLOGÍA



3.1. RECOLECCIÓN

Para la recolección de muestras durante las Campañas DIVA-ARTABRIA I (2002 y 2003), se utilizaron las dragas de arrastre *Agassiz trawl* (AT), *Epibenthic sledge* (EBS) y *Naturalistic dredge* (DRN).

La draga *Agassiz trawl* (Figura 7C) está formada por una red acoplada a dos patines metálicos unidos por una barra fija horizontal de acero. Por la parte superior e inferior, los patines se acoplan por dos cadenas paralelas a la barra fija horizontal. La red tiene un copo con luz de malla de 3 cm y en su interior otro copo de luz de malla de 1 cm. La draga trabaja deslizándose sobre los patines, sin penetrar en el sustrato, al mismo tiempo que las cadenas levantan y ponen en suspensión el epibentos y endobentos superficial que se introducen en el copo de la red.

La draga *Epibenthic sledge* (Figura 7A) está constituida por una estructura de acero que lleva acoplados dos copos colectores superpuestos con boca de 20 cm de altura por 55 cm de anchura y una luz de malla de 250 μm , ambos equipados con un copo final de 250 μm . El material recogido por los dos copos es considerado como una muestra única (BRENKE, 2005; ELLINGSEN *et al.*, 2007; PARAPAR & MOREIRA, 2009). Durante el proceso de largado e izado de la draga, las bocas de los copos colectores permanecen cerradas mediante unas puertas que sólo se abren mecánicamente por la acción de un pedal cuando la draga toca fondo y que se vuelven a cerrar cuando la draga se levanta del sustrato, evitando así que recolecte durante el descenso y el ascenso. La parte frontal inferior dispone de una pletina en posición oblicua (45°) que continúa por la superficie inferior de la draga, evitando así su enterramiento. Durante el arrastre, el agua que choca contra la pletina frontal provoca un efecto de soplado que pone en suspensión los primeros centímetros del sedimento. La mayor parte de los granos de sedimento, al ser más pesados, se depositan de nuevo en el fondo, mientras que los pequeños bentones, más ligeros, entran en los copos junto con una pequeña porción de sedimento fino, acumulándose en los colectores situados al final de cada copo. La draga



Figura 7. Tipos de dragas. A. *Epibenthic sledge*. B. *Naturalistic dredge*. C. *Agassiz trawl*.

Epibenthic sledge recoge muestras de meiofauna epibentónica y meiofauna endobentónica que vive a pocos centímetros de profundidad en el sedimento. Los fondos abisales presentan una alta biodiversidad específica pero baja biomasa, por lo que la *Epibenthic sledge* es una herramienta muy útil para la recolección de solenogastros al concentrar la fauna que recoge a lo largo de un amplio transecto.

La draga rectangular de naturalista o *Naturalistic dredge*, está formada por una red acoplada a un marco metálico rectangular de 25 cm de altura por 75 cm de anchura. La red tiene un copo con luz de malla de 3,4 cm y en su interior otro copo de luz de malla de 0,7 cm (Figura 7B). En los laterales de la abertura rectangular se engarzan dos brazos de acero, que se unen entre sí por el extremo distal donde se inserta el cable de arrastre; cuando el cable de arrastre se ve sometido a mucha tensión, por ejemplo al encontrarse con un obstáculo, uno de los brazos se suelta, quedando la draga únicamente unida al cable por un brazo. Cuando llega al fondo, la boca de la draga se hunde unos dos tercios en el sustrato, recogiendo infauna y epifauna (GIL-MANSILLA *et al.*, 2008).

Los arrastres tuvieron una duración de 60 minutos en los lances realizados con la draga EBS y de 30 minutos para las dragas AT y DRN, con una velocidad de 1 a 1,5 nudos después de llegar al fondo.

3.2. SEPARACIÓN Y FIJACIÓN DE LAS MUESTRAS

Para la separación las muestras se pasaron por una torre de tamices de 10, 2, 1, 0,5 y 0,25 mm y se fijaron las distintas fracciones en etanol de 70° neutralizado con tetraborato sódico a saturación. Posteriormente, se separaron los especímenes en el laboratorio bajo una lupa binocular.

3.3. ESTUDIO *IN TOTO*

Una vez aislados los ejemplares, se realizó una descripción detallada de su *habitus* bajo la lupa binocular y el microscopio óptico, prestando especial atención a las dimensiones corporales y a las estructuras relevantes de la superficie corporal como los tipos, la disposición y la orientación de los escleritos del manto, la presencia de quillas o pliegues cuticulares o la posición de la abertura de la cavidad paleal. Así mismo, se tomaron fotografías de los ejemplares enteros y de los detalles más importantes con una cámara Olympus C5050 adaptada a una lupa binocular Olympus SZX12.

3.4. ESTUDIO DE LOS ESCLERITOS

Para el aislamiento de los escleritos se cortó una sección de la región corporal media, o en el caso de los ejemplares pequeños, se realizó un raspado de la cutícula con ayuda de una aguja enmangada, evitando así la pérdida de información relevante de su anatomía interna. Las muestras se sumergieron en un baño de hipoclorito sódico (NaClO₂), diluido al 5% en agua destilada, durante 24 horas para eliminar la materia orgánica. Después, se lavaron los escleritos con abundante agua destilada

para eliminar el líquido macerante, se situaron sobre un portaobjetos de microscopía óptica y/o electrónica de barrido. Las preparaciones para microscopía óptica se montaron con Bálsamo de Canadá y las destinadas al estudio con microscopio electrónico de barrido se sombrearon con oro-paladio. Una vez aislados los escleritos, se hicieron dibujos y se tomaron fotografías de los distintos tipos, tomando nota de sus dimensiones y particulares características (GIL-MANSILLA *et al.*, 2008).

Para su estudio se utilizó el microscópico óptico, el microscopio con contraste de interferencia diferencial (Nomarski) y el microscopio electrónico de barrido (*scanning electron microscope*, SEM).

3.5. ESTUDIO DE LAS PARTES BLANDAS: OBTENCIÓN DE CORTE TRANSVERSALES SERIADOS

Muchos de los caracteres diagnóstico de los solenogastros atienden a características de los órganos internos y por este motivo es imprescindible conocer la anatomía interna de los ejemplares. Debido al pequeño tamaño de los solenogastros, no es posible realizar disecciones, teniendo que recurrir a la obtención de cortes transversales seriados para la reconstrucción de su anatomía interna. Los órganos más importantes desde el punto de vista taxonómico se sitúan en la parte anterior y posterior del cuerpo de los animales, por lo que es suficiente cortar sólo estas regiones, aunque cuando los especímenes son muy pequeños, es aconsejable seccionarlos íntegramente (GIL-MANSILLA *et al.*, 2008).

3.5.1. DESCALCIFICACIÓN

Antes de proceder al corte de los ejemplares, se descalcificaron para eliminar los escleritos del manto y otras estructuras calcáreas, evitando así que se produjeran desgarros y roturas de los cortes histológicos. Para ello, se utilizó una solución de un agente quelante del calcio, el ácido etilendiaminotetracético (EDTA) al 5,5 % en

formol al 10%. Las muestras se sumergieron en un recipiente cerrado con un volumen de solución descalcificante 20 veces superior al volumen de la muestra durante 12 horas, renovándolo y agitándolo periódicamente.

3.5.2. DESHIDRATACIÓN

Tras la descalcificación se procedió a la deshidratación de las muestras en baños de etanol de gradación creciente que eliminaron el EDTA y el agua de los tejidos corporales. El proceso consistió en tres baños en etanol de 70°, seguidos de tres baños en etanol de 90° y finalmente tres baños en etanol absoluto; cada baño tuvo una duración de 20 minutos y siempre se utilizó un volumen de etanol 10 veces superior al volumen de las muestras. En el último baño en etanol absoluto se añadieron unas gotas de una solución saturada de eosina en etanol absoluto, así los especímenes adquirieron un color rojizo que facilitó su orientación durante el proceso de corte.

3.5.3. CORTES DE PARAFINA

Los cortes de parafina constituyen la forma usual de trabajo en un laboratorio de histología y permite obtener series de cortes histológicos de hasta 5 µm de grosor. Antes de proceder a la obtención de los cortes de parafina, el material de estudio se sometió a un proceso de aclarado e inclusión para después proceder a la preparación de los bloques, tal y como se detalla a continuación:

Aclarado. Las muestras, perfectamente deshidratadas, se impregnaron en xilol, un disolvente de la parafina miscible con el etanol y la parafina; se pasaron las muestras por dos baños de xilol de 10 a 15 minutos hasta que se tornaron transparentes y después se secaron con un poco de papel de filtro.

Inclusión y confección de bloques. Para la inclusión de las muestras se utilizó parafina, una sustancia con una densidad parecida a la de los tejidos y que a temperatura ambiente es sólida y lo suficientemente consistente para confeccionar bloques que pueden ser cortados con un microtomo. En una estufa, a no más de

62°C, se sumergieron las muestras en tres baños consecutivos de 1 hora en parafina mantenida líquida (56-58°C de punto de fusión).

A continuación, las muestras se pasaron a un molde plástico con parafina limpia, se orientaron correctamente y una vez solidificada la parafina (10 a 15 minutos en frigorífico doméstico) se tallaron los bloques con un bisturí hasta obtener una pirámide cuadrangular truncada. Los bloques tallados se unieron a un taco de madera de un tamaño adecuado a la pinza del micrótopo.

Obtención de los cortes. Antes de proceder a seccionar los especímenes, se limpiaron los portaobjetos, primero con un poco jabón y agua destilada, después con etanol y finalmente con un baño en agua destilada. Se numeraron los portaobjetos y para favorecer la adherencia de los cortes al portaobjetos, se añadieron unas gotas de cola de carpintero diluida en 10 ml de agua destilada.

Las muestras se cortaron con un microtopo de rotación, tipo *Minot*, obteniendo tiras de cortes transversales de 5 µm de grosor. Las tiras de cortes se pasaron a los portaobjetos con ayuda de un pincel y se situaron sobre una placa calefactora a 45°C para que las tiras de cortes se estirasen correctamente. Posteriormente, se secaron en una estufa a 40°C durante 24 horas.

Desparafinado y rehidratación. Se eliminó la parafina pasando los portaobjetos por dos baños consecutivos de 15 minutos en xilol y a continuación se rehidrataron con baños de 1 minuto en etanol de gradación decreciente (100° y 90°) y un baño final en agua destilada.

Tinción de los cortes y montaje de las preparaciones. Los cortes obtenidos se tiñeron con el tricómico de Mallory, una tinción que colorea los núcleos de rojo a rosado, el citoplasma y el tejido conjuntivo de naranja y el colágeno y el tejido conectivo de azul (LILLIE, 1977; LOCQUIN & LANGERON, 1985). En primer lugar se sumergieron los portaobjetos en fucsina ácida (solución en agua destilada al 0,5%) durante 15 minutos; a continuación se orearon durante 25 minutos y se colorearon durante 20 minutos en la solución acuosa de azul de anilina (0,5%), naranja G (2%) y ácido fosfotúngstico (1%). Para eliminar el exceso de colorante, se dio un pase por agua destilada seguido de otro en etanol de 96° (GIL-MANSILLA *et al.*, 2008). Las preparaciones se montaron con resina sintética Eukitt, un medio de

montaje líquido miscible en hidrocarburos bencénicos como el xilol. Antes de montar las preparaciones, primero se deshidrataron con un pase en etanol absoluto y después se sumergieron en un baño de xilol. Finalmente se añadieron unas gotas de la resina, se colocó el cubreobjetos y se dejaron secar al menos durante 24 horas.

3.5.4. CORTES SEMIFINOS

La técnica de cortes semifinos permite obtener cortes histológicos de 0,5 a 2 μm de grosor. Con las técnicas tradicionales de cortes semifinos se obtienen cortes independientes, pero en este trabajo se utilizó un método que permite conseguir tiras de cortes (BLUMER *et al.*, 2002), requisito indispensable para poder estudiar y reconstruir la anatomía interna de los solenogastros. Las muestras se incluyeron en araldita, una resina epoxi sintética que polimeriza generando bloques duros de los que se pueden obtener cortes más delgados que con la parafina tradicional y que aunque tiene menor velocidad de infiltración que otras resinas, proporciona una buena conservación de la estructura celular y de los cortes.

Aclarado. Para eliminar el etanol se utilizó el óxido de propileno ($\text{CH}_3\text{CHCH}_2\text{O}$), un disolvente orgánico que además favorece la infiltración de la resina. Las muestras se sumergieron en una solución 1:1 de etanol absoluto y óxido de propileno durante 20 minutos y después se pasaron a una solución de óxido de propileno durante 1 hora, renovándola al menos tres veces.

Inclusión y preparación de los bloques. Las muestras se pasaron a una mezcla 1:1 de óxido de propileno y araldita en un recipiente cerrado durante 2 horas a temperatura ambiente. Después se abrió ligeramente la tapa y se dejaron toda la noche para que se completase la infiltración de la resina. Para la preparación de los bloques se emplearon moldes de plástico de ultramicrotomía en los que se pueden obtener hasta un total de 15 pequeños bloques con forma de un paralelepípedo (Figura 8A). Los moldes se embebieron con resina nueva y se colocaron las muestras cerca del extremo anterior. Seguidamente, se pasaron a una cámara de presión donde se sometieron a cuatro ciclos de 200 bares repartidos en 1 hora. Después se

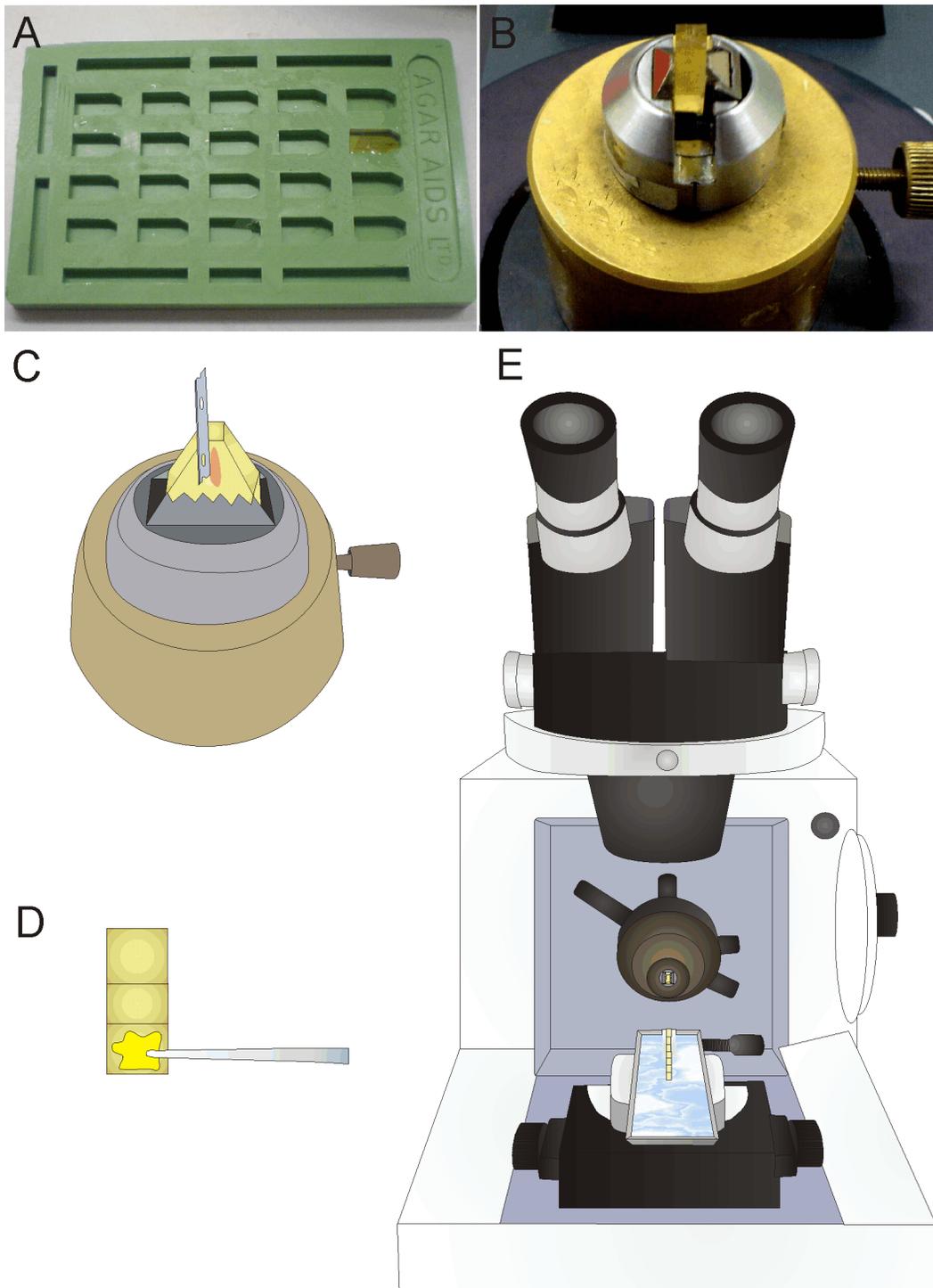


Figura 8. A. Molde para bloques de ultramicrotomía. B-C. Pulido del bloque de araldita con cuchilla de microtomo. D. Aplicación de pegamento sobre la cara inferior del bloque en el sentido del corte. E. Ultramicrotomo con baño acoplado para el depósito de tiras de cortes histológicos.

orientaron correctamente las muestras y para que se completase la polimerización de la araldita, se dejaron en una estufa a 60° como mínimo durante una noche. Nunca se excedieron las 24 horas dentro de la estufa para evitar que la resina se endureciera en exceso volviéndose quebradiza, lo que dificulta el pulido del bloque y la obtención de cortes.

Tallado de los bloques. Debido al pequeño tamaño de los bloques, para poder manipularlos con facilidad se fijaron al cabezal del microtomo. El tallado de los bloques se realizó con una cuchilla de microtomo, siempre trabajando bajo una lupa binocular, desbastando los laterales del molde hasta obtener una pirámide cuadrangular truncada adecuada al tamaño de los especímenes (Figura 8B-C); para facilitar la formación de tiras rectas, se precisa que las caras superior e inferior del bloque sean totalmente paralelas. Después, con ayuda de una pipeta Pasteur, se aplicaron unas gotas de pegamento Pattex compacto (Henkel, Dusseldorf, Alemania), diluido en xilol, en la cara inferior del molde (cara de corte) y se dejó secar al aire durante 5 minutos. Con la aplicación de las gotas de pegamento se consiguió que los cortes consecutivos quedasen unidos formando tiras.

Preparación de las cuchillas. Se utilizaron cuchillas de vidrio histológico de 6 mm, aunque para esta técnica también se pueden emplear cuchillas de diamante; las cuchillas de diamante generan cortes histológicos más limpios y facilitan el trabajo al evitar el cambio de las cuchillas durante el proceso de corte. Las cuchillas de vidrio se fijaron a un recipiente de PVC de un tamaño superior a un portaobjetos, sirviendo de baño donde se acumularon las tiras de cortes (Figura 8E).

Para asegurar que la unión entre la cuchilla y el baño de PVC fuese perfectamente estanca, la zona se selló con un poco de cera dental derretida. Una vez acoplado el conjunto al ultramicrotomo se relleno el baño con agua destilada hasta que el extremo superior de la cuchilla quedó humedecido.

Obtención de los cortes. En primer lugar se orientaron los bloques en el ultramicrotomo, colocando la cara con pegamento hacia abajo (en el sentido del corte). Se realizaron cortes semifinos de 2 μm de grosor y una vez obtenido el número de tiras deseado, se introdujo un portaobjetos por la zona distal del baño. Con la ayuda de un pincel, se colocaron las tiras sobre el portaobjetos, siempre

dejando un poco de agua en el portaobjetos. Después se retiró el portaobjetos del baño, se orientaron nuevamente las tiras y se pusieron los portaobjetos sobre una placa calefactora a 60°C durante 10 minutos para que los cortes se estirasen y el agua se evaporase. Por último, se secaron en una estufa a 60°C durante unas horas

Tinción de los cortes y montaje de las preparaciones. Los cortes fueron teñidos con Azul de Richardson (azul de metileno-Azur II) una tinción que proporciona una coloración general azulada (RICHARDSON *et al.*, 1960). Para ello se añadieron durante 30 segundos unas gotas de una solución preparada mezclando en proporción 1:1 azul II al 1% en agua destilada y azul de metileno al 1% en bórax al 1%; después se limpiaron con agua destilada y se quitaron los restos de colorante presionando ligeramente con un poco de papel de filtro. Las preparaciones se montaron con araldita, dejándolas reposar a temperatura ambiente durante 24 horas y transfiriéndolas posteriormente a una estufa a 60° durante al menos 24 horas para que finalizase la polimerización de la araldita.

3.5.5. RECONSTRUCCIÓN

La reconstrucción anatómica consiste en plasmar las relaciones entre los cortes transversales de toda una serie en una representación sagital del espécimen (GENESER, 2000). Para obtener una reconstrucción de la anatomía interna de los ejemplares, en primer lugar se realizó un estudio general de los cortes seriados, desde la región anterior hasta la región posterior del cuerpo, con el fin de localizar las principales estructuras. Después, se realizó una reconstrucción en papel milimetrado, ajustando las escalas longitudinales y transversales teniendo en cuenta los aumentos del microscópico con el que se trabajaba. En cada corte se fijó el punto cero del micrométrico en el surco pedio y se tomó la distancia desde el punto de referencia hasta cada estructura a reconstruir. Se repitió el proceso con cada corte y así se obtuvo una serie de puntos que al unirlos proporcionaron la conformación de cada órgano o aparato en el plano sagital (Figura 9). Posteriormente, se realizó un dibujo a partir de la reconstrucción en papel milimetrado utilizando el programa informático Corel-Draw X3.

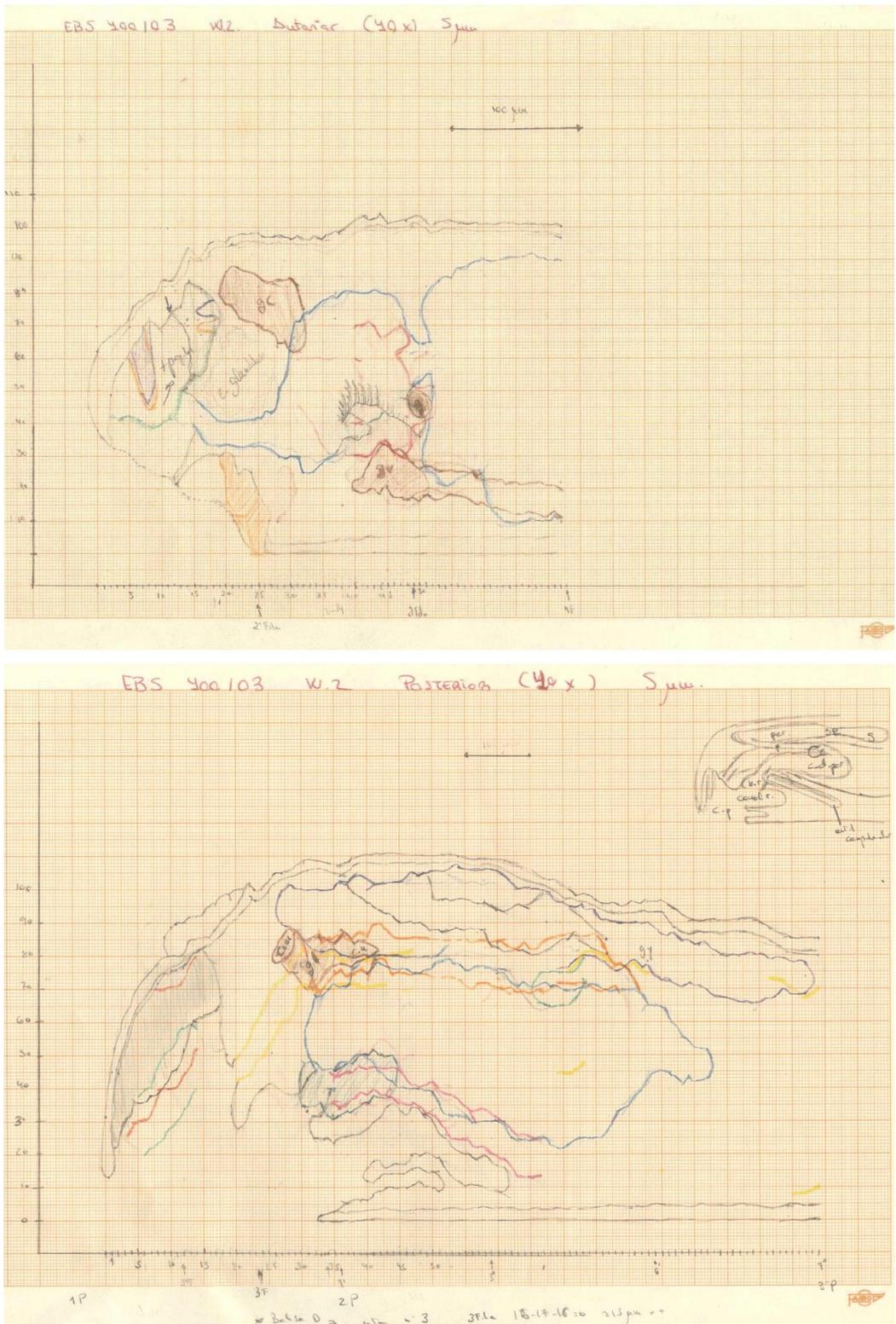


Figura 9. Reconstrucción anatómica en papel milimetrado de la región anterior y posterior de *Wirenia alvarezii* sp. nov.

3.6. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se realizó un análisis filogenético cladístico de las especies del género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902, sobre la base del principio de máxima parsimonia (FARRIS, 1983), que busca minimizar el número de cambios evolutivos requeridos para explicar la distribución de estados de carácter en una matriz de datos y encuentra grupos naturales que comparten uno o más caracteres derivados (sinapomorfías). Para ello, se realizó una búsqueda exacta *branch-and-bound* de los árboles más parsimoniosos (MPT) sobre una matriz de 31 caracteres utilizando el programa PAUP versión 4.0. beta 10 para Windows (SWOFFORD, 2003). Todos los caracteres fueron tratados como no ordenados y con el mismo peso; se calculó la optimización de caracteres usando las opciones ACCTRAN y DELTRAN. La búsqueda de los árboles con el menor número de pasos (L), los más parsimoniosos, se realizó aplicando una agregación de caracteres aleatoria (*random addition sequence*) y un intercambio de ramas *branch-swapping* con *tree bisection reconnection* (TBR) como algoritmo de búsqueda. Los árboles se enraizaron con el método del grupo externo o *outgroup* (MADDISON *et al.*, 1984) utilizando a *Archaeomenia prisca* Thiele, 1906 como grupo externo (THIELE, 1906; SALVINI-PLAWEN, 2004a). La selección de esta especie atiende a que pertenece al género *Archaeomenia* Thiele, 1906, que junto con *Hemimenia* compone la Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978. Además, el género *Archaeomenia* presenta rádula (ausente en *Hemimenia*), siendo la presencia de rádula un carácter considerado como plesiomórfico en los solenogastros (SALVINI-PLAWEN, 1978a, 1985a).

Para evaluar la bondad de los resultados, se estimaron las medidas de robustez de las ramas mediante análisis heurísticos de *bootstrap* (KITCHING *et al.*, 1998) y de *jackknife* (MILLER, 1964) de 1.000 réplicas en cada uno. También se calcularon los índices de descomposición o índices de Bremer (BREMER, 1994) mediante búsquedas heurísticas con el comando KEEP para árboles más largos que los MPT. Finalmente, para contrastar los resultados obtenidos con el Método de Máxima Parsimonia, se realizó una reconstrucción filogenética utilizando el Método Cualitativo de HENNING (1966).

Capítulo 4
RESULTADOS



4.1. INTRODUCCIÓN

En este capítulo se presentan los resultados del estudio de 229 ejemplares de solenogastros recogidos a lo largo de un transecto en el NW de Galicia, con la descripción de 11 nuevas especies nuevas para la Ciencia y nuevas citas de 9 especies conocidas.

Se muestran los resultados clasificados por órdenes, familias, subfamilias y géneros. Tras la diagnosis de cada orden se indican las familias que engloba y en las familias o subfamilias se indican los géneros que las constituyen. Tras la diagnosis de los géneros se enumeran todas las especies conocidas, señalando su distribución geográfica y profundidad.

En cada una de las especies estudiadas se elabora la diagnosis y se indica la relación del material estudiado. Si la especie es nueva para la Ciencia, se explica el *derivatio nominis* en el que se establece el origen de la denominación dada a la nueva especie. En el caso de las especies ya conocidas, se recopila su distribución, indicando las localidades donde fue mencionada y las referencias bibliográficas más importantes.

A continuación, se describe la especie siguiendo el siguiente esquema: *habitus*, manto, foseta pedía y surco pedio, cavidad paleal, sistema nervioso y órganos de los sentidos, aparato digestivo y aparato reproductor. Cada especie se acompaña con fotografías de su *habitus* al microscopio óptico, dibujos y fotografías al microscopio óptico y/o electrónico de barrido de los escleritos del manto, dibujos de la reconstrucción anatómica de las regiones anterior y posterior del cuerpo y fotografías al microscopio óptico de los cortes histológicos más significativos.

Por último, en las nuevas especies, se hace una discusión de la posición taxonómica de cada taxón, resaltando los caracteres que permiten clasificarlo taxonómicamente y otorgarle validez como un nuevo taxón. Si es una especie conocida, se indican las diferencias respecto a las descripciones previas.

4.2. ORDEN PHOLIDOSKEPIA



Orden PHOLIDOSKEPIA Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Escleritos principalmente de tipo escama. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe con el cuerpo de las glándulas en posición subepitelial: tipo *clustered* o tipo A.

Familia DONDESIIDAE Simroth, 1893.

Familia SANDALOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia LEPIDOMENIIDAE Pruvot, 1902.

Familia GYMNOMENIIDAE Odhner, 1921.

Familia MACELLOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia MEIOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1985.

Familia DONDERSIIDAE Simroth, 1893

Diagnosis. Dos o más tipos de escleritos en forma de escama, ocasionalmente con escleritos aciculares macizos. Sin papilas epidérmicas. Rádula monoseriada, con pares de denticulos largos. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por un par de conductos con células glandulares subepiteliales (tipo A). Sin pliegues respiratorios.

Sinónimos. MIZOMENIIDAE Thiele, 1894 (parte).

Dondersia Hubrecht, 1888.

Nematomenia Simroth, 1893.

Ichthyomenia Pilsbry, 1898.

Stylomenia Pruvot, 1899.

Heathia Thiele, 1913.

Micromenia Leloup, 1948.

Lyratoberpia Salvini-Plawen, 1978.

Helluoberpia Handl & Büchinger, 1996.

Squamatoberpia Büchinger & Handl, 1996.

Género *Lyratoherpia* Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Con al menos dos tipos de escamas. Boca separada del atrio. Placas radulares con cuatro denticulos, los dos medios curvados. Intestino con o sin constricciones laterales seriadas. Con un orificio genital. Con o sin estiletes copuladores. Con o sin órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Lyratoherpia carinata* Salvini-Plawen, 1978. Mar de Ross (Antártida); 344-714 m.

Lyratoherpia bracteata Salvini-Plawen, 1978. Sur de las Islas Sandwich (Antártida); 148-201 m.

Lyratoherpia incali Scheltema, 1999. W de la Cuenca Europea (Atlántico Norte); 2091 m.

Lyratoherpia plaweni sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 598-610 m.

Lyratoherpia plaweni sp. nov.

DIAGNOSIS

Cuerpo con prolongación digitiforme dorsoposterior. Cutícula delgada con cuatro tipos de escamas, una de ellas con forma de paleta. Pliegue del surco pedio sin conexión con la cavidad paleal. Placas radulares estrechas. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe que desembocan a través de un conducto común. Con esófago. Ciego anterodorsal del intestino largo y estrecho. Sin constricciones intestinales. Vesículas seminales en los gonopericardioductos y en los pericardioductos. Con receptáculos seminales en los conductos de desove. Con un orificio genital caudoventral. Con un saco del estilete copulador con glándula asociada, que contienen un estilete copulador y varios estiletos accesorios. Cavidad paleal reducida. Con glándulas suprapaleales. Sin órgano sensitivo dorsoterminal.

Derivatio nominis. La especie está dedicada al Prof. Dr. Luitfried Salvini-Plawen, por su colaboración inestimable en la realización de esta Tesis Doctoral.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. 1 ejemplar (holotipo) en cortes seriados transversales de 5 µm de grosor.

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica), estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-600 (43°38,587'N; 08°51,402'W - 43°39,545'N; 08°51,497'W); en un fondo de arena, a 598-610 m de profundidad.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animal vermiforme (6 mm de longitud, 0,6 mm de anchura), con el extremo corporal anterior redondeado y el posterior con una prolongación dorsoposterior digitiforme (Figura 10A). Carece de abultamientos y de quillas.

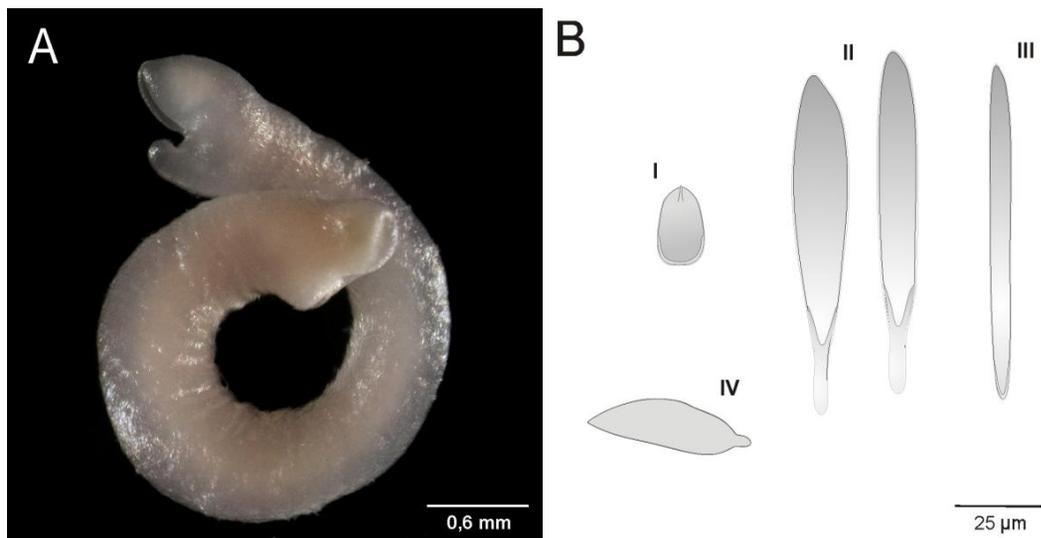


Figura 10. *Lyratoherpia plaweni* sp. nov. A. *Habitus*. B. Tipos de escleritos. (I - escama ovalada; II - escamas en forma de pala o paleta; III - escama estrecha y alargada; IV - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

Escleritos con inserción oblicua, formando pequeños ángulos con la superficie corporal y dirigidos hacia la región posterior.

Manto. Presenta una cutícula delgada (6-9 μm de grosor) sin papilas epidérmicas y con cuatro tipos de escleritos en forma de escama dispuestos en una única capa:

- El tipo de escleritos más abundante, son unas pequeñas escamas ovaladas, con una corta quilla media en su parte distal y un reborde en la base y en la parte proximal de los laterales (22-24 μm de longitud, 14-18 μm de anchura máxima) (Figura 10B-I).
- Escamas en forma de paleta (100-120 μm de longitud, 15-20 μm de anchura) (Figura 10B-II).
- Escamas alargadas y estrechas con un reborde en la base (85-100 μm de longitud, 5-8 μm de anchura) (Figura 10B-III).
- Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo ancha (75-80 μm de longitud, 20-22 μm de anchura) (Figura 10B-IV).

Foseta pedia y surco pedio. El surco pedio comienza en una amplia foseta pedia (120 μm de longitud, 150 μm de altura, 170 μm de anchura), que se comunica con el exterior por una abertura ancha. La foseta pedia está revestida por un epitelio

provisto de cilios largos y gruesos (Figura 12C), originando posteriormente un pliegue medio y ciliado (40 μm de altura, 60 μm de anchura), que termina antes de la abertura de la cavidad paleal, a la altura del inicio del saco del estilete copulador.

Cavidad paleal. La cavidad paleal está reducida a una pequeña hendidura ventral en la prolongación digitiforme dorsoposterior, carece de pliegues respiratorios y está rodeada por glándulas suprapaleales (Figuras 11B, 14F). El recto desemboca dorsoanteriormente en la cavidad paleal, mientras que el orificio genital se abre en posición ventral, coincidiendo longitudinalmente con en el inicio de la prolongación digitiforme (Figura 11B). En el extremo ventrocaudal corporal, se abre frontalmente el saco del estilete copulador, antes del inicio de la cavidad paleal.

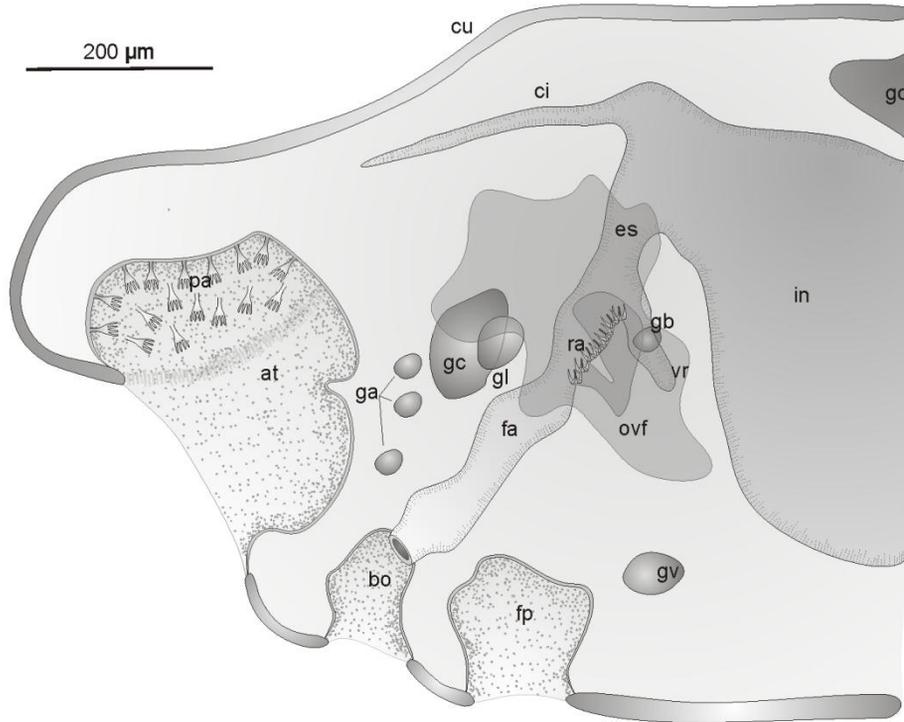
Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo se dispone dorsalmente a la región prerradular de la faringe. En el extremo anterior del ganglio cerebroideo se originan tres pares de nervios anteriores que conectan con tres pares de pequeños ganglios de sección transversal ovalada que inervan las cavidades del atrio y de la boca (Figura 11A). En la región media del ganglio cerebroideo se originan ventrolateralmente los dos conectivos cerebro-ventrales (10 μm de grosor) y de la región posterior salen con raíces separadas, laterodorsalmente el par de conectivos cerebro-laterales (12 μm de grosor) y ventralmente el par de conectivos cerebro-bucales (10 μm de grosor).

Los dos primeros ganglios de los cordones nerviosos laterales (30 μm de longitud, 25 μm de altura, 30 μm de altura) se disponen muy próximos al ganglio cerebroideo. No fue posible identificar ni el último par de ganglios laterales ni la comisura suprarrectal.

Los ganglios bucales tienen una sección transversal ovalada (30 μm de longitud, 32 μm de altura, 32 μm de anchura), se disponen lateralmente a la rádula y están unidos entre sí por una comisura que discurre ventralmente a la vaina radular.

Los dos primeros ganglios ventrales (55 μm de longitud, 50 μm de altura, 55 μm de anchura) se localizan posteriormente a la foseta pedia y están unidos entre sí por una única comisura. De cada uno de los ganglios del par de cordones nerviosos ventrales, parten ventralmente dos raíces que se dirigen a las paredes laterales del surco pedio.

A



B

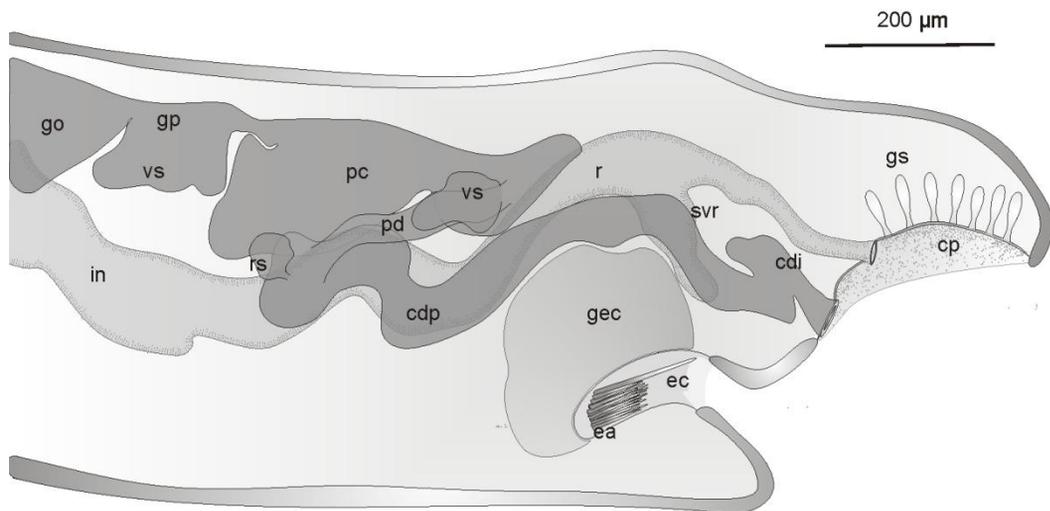


Figura 11. Reconstrucción de la anatomía interna de *Lyratoherpia plaweni* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (at - atrio; bo - cavidad bucal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; ci - ciego del intestino; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; ea - estiletes accesorios; ec - estiletes copuladores; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; ga - ganglio anterior; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gl - ganglio lateral; gec - glándula del saco del estilete copulador; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gs - glándulas suprapaleales; gv - ganglio ventral; in - intestino; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papilas atriales; pc - pericardio; pd - pericardioducto; r - recto; ra - rádula; rs - receptáculo seminal; svr - saco ventral del recto; vr - vaina radular; vs - vesícula seminal).

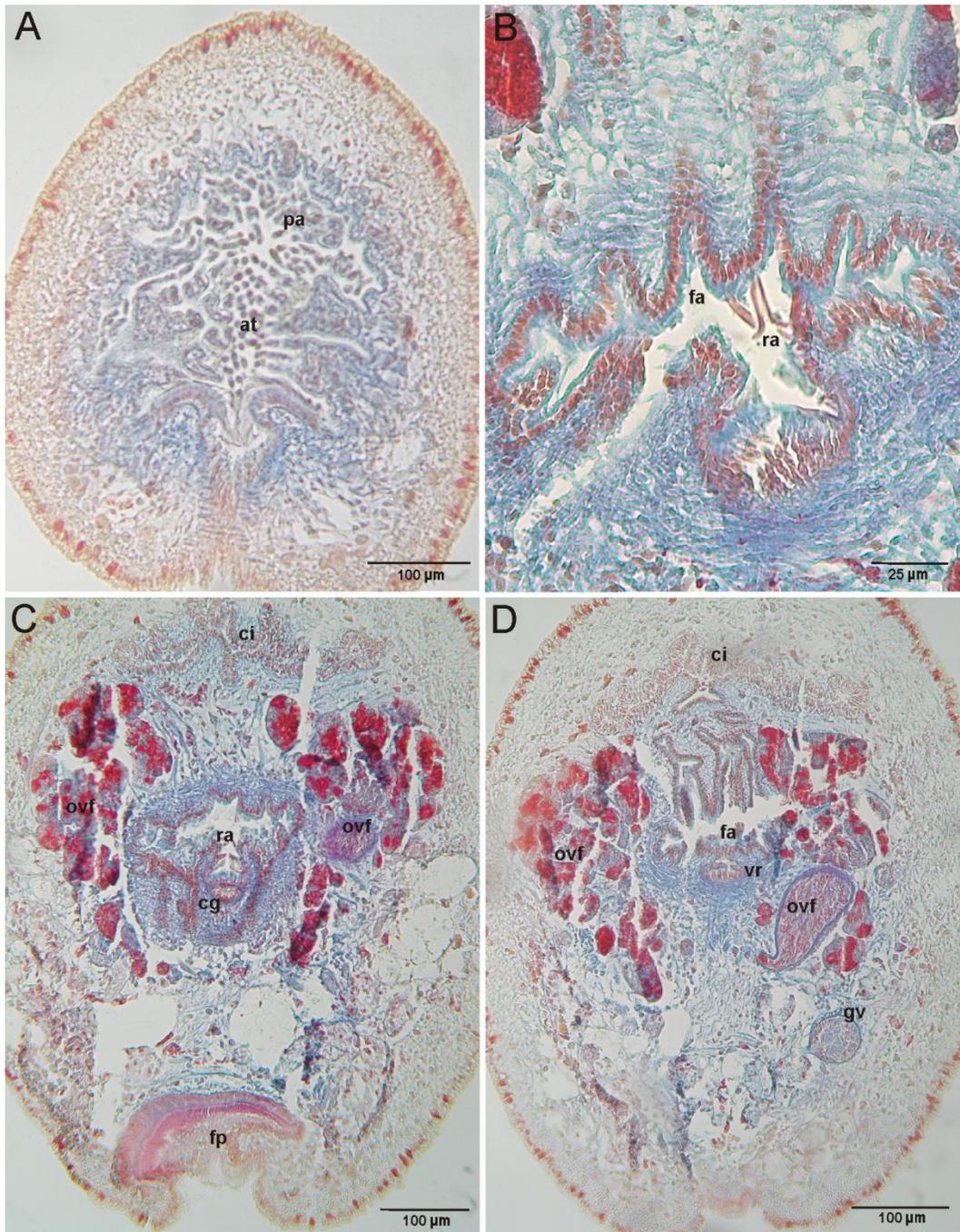


Figura 12. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Lyratoherpia plaweni* sp. nov. A. Atrio. B. Detalle de una placa radular. C. Desembocadura ventral del conducto común de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. D. Parte posterior de la región radular de la faringe, donde se observa la estructura de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (ovf), con un conducto en forma de ampolla rodeado por glándulas subepiteliales. (at - atrio; cg - conducto común del par de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe; ci - ciego del intestino; fa - faringe; fp - foseta pedia; gv - ganglio ventral; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; ra - rádula; vr - vaina radular).

El órgano sensitivo atrial ocupa una cavidad independiente de la cavidad bucal y presenta en sus paredes laterales y dorsal, numerosas papilas en grupos de 3 ó 4 unidas por su base (Figuras 11A, 12A). El atrio se comunica con el exterior por una abertura estrecha recubierta de cutícula; los labios de esta abertura están recorridos internamente por un pliegue ciliado. Estos pliegues ciliados se unen, en la parte posterior del atrio, con los pliegues ciliados dorsales que delimitan el área papilar dorsolateral. Carece de órgano sensitivo dorsoterminal.

Aparato digestivo. La boca se sitúa al fondo de la cavidad bucal (80 μm de longitud, 120 μm de altura) y continúa por una larga faringe con las paredes fuertemente plegadas. El epitelio faríngeo es delgado y está revestido internamente por una capa cuticular delgada (1 μm de grosor) y externamente por una débil envuelta de fibras de musculatura circular y longitudinal, está última más desarrollada en la zona radular.

El aparato radular se dispone en la región posterior de la faringe y está constituido por una rádula monoseriada con 18 placas y una vaina radular ventroposterior. Las placas radulares tienen una base estrecha (4 μm de altura, 17-18 μm de anchura) y dos pares de dentículos: un par de dentículos medios de 20 μm de altura, gruesos y curvados hacia el exterior de la placa radular y un par de dentículos laterales de 18 μm de altura, delgados, con un refuerzo en la base y curvados hacia el interior de la placa radular (Figuras 12B, 13).

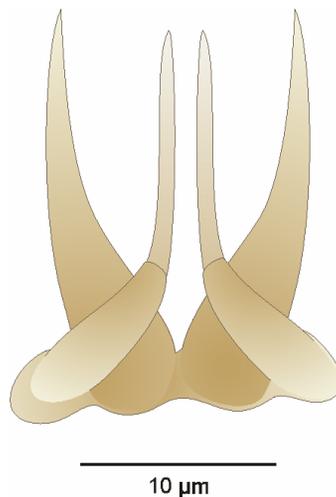


Figura 13. Placa radular de *Lyratoherpia plaweni* sp. nov.

Presenta un par de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a) como dos conductos en forma de ampolla (60 μm de longitud, 120 μm de altura, 60 μm de anchura) rodeados de grandes células glandulares subepiteliales. Los dos órganos glandulares desembocan ventralmente en la faringe, antes del inicio de la vaina radular, a través de un conducto único y estrecho (25 μm de longitud, 15 μm de altura, 30 μm de anchura) (Figuras 11A, 12C-D).

La región postradular del tracto digestivo forma un corto esófago con epitelio plegado, que desemboca ventralmente en el intestino anterior.

El intestino se prolonga rostralmente en un ciego dorsal impar, largo y estrecho, que se continúa hasta la región del inicio de la faringe (Figuras 11A, 12C-D). El intestino carece de constricciones laterales seriadas, pero al igual que la faringe y el esófago, presenta un epitelio fuertemente plegado.

El recto, totalmente ciliado, comienza a la altura del la región anterior del pericardio. La mitad anterior del recto discurre entre los conductos de desove y muestra una sección transversal circular; sin embargo, la región posterior del recto se ensancha lateralmente, pasa a ocupar una posición más dorsal y presenta un par de sacos ventrales que envuelven a los conductos de desove por su cara interna (Figuras 11B, 14D). El recto continúa a lo largo de la prolongación dorsoposterior digitiforme y el ano desemboca en la pequeña cavidad paleal en una posición casi caudal, posterior al orificio genital secundario (Figura 11B).

Aparato reproductor. Las gónadas (150 μm de anchura, 150 μm de altura) se extienden dorsalmente al conducto digestivo, mostrando en su interior una densa masa de espermatozoides y algunos ovocitos en las paredes medias (hasta 45 μm de diámetro).

Las gónadas se unen a la parte anterior del pericardio a través de dos gonopericardioductos que cuentan con un par de voluminosas vesículas seminales (Figura 11B). El pericardio no se extiende por la prolongación dorsoposterior digitiforme, ocupando una posición anterior. La región anterior del pericardio es ancha y muestra un corazón dorsal bilobulado (Figura 14A), mientras que la región

posterior es muy estrecha. Los gonopericardioductos, las vesículas seminales y el pericardio se encontraban repletos de espermatozoides (Figura 14).

Los pericardioductos están revestidos por un epitelio columnar glandular similar al de la región par del conducto de desove y justo después de originarse, presentan un par de pequeñas vesículas seminales (Figura 14B). Los dos pericardioductos se curvan y se dirigen anteriormente hasta desembocar dorsalmente en la parte rostral de los conductos de desove (Figuras 11B, 14A).

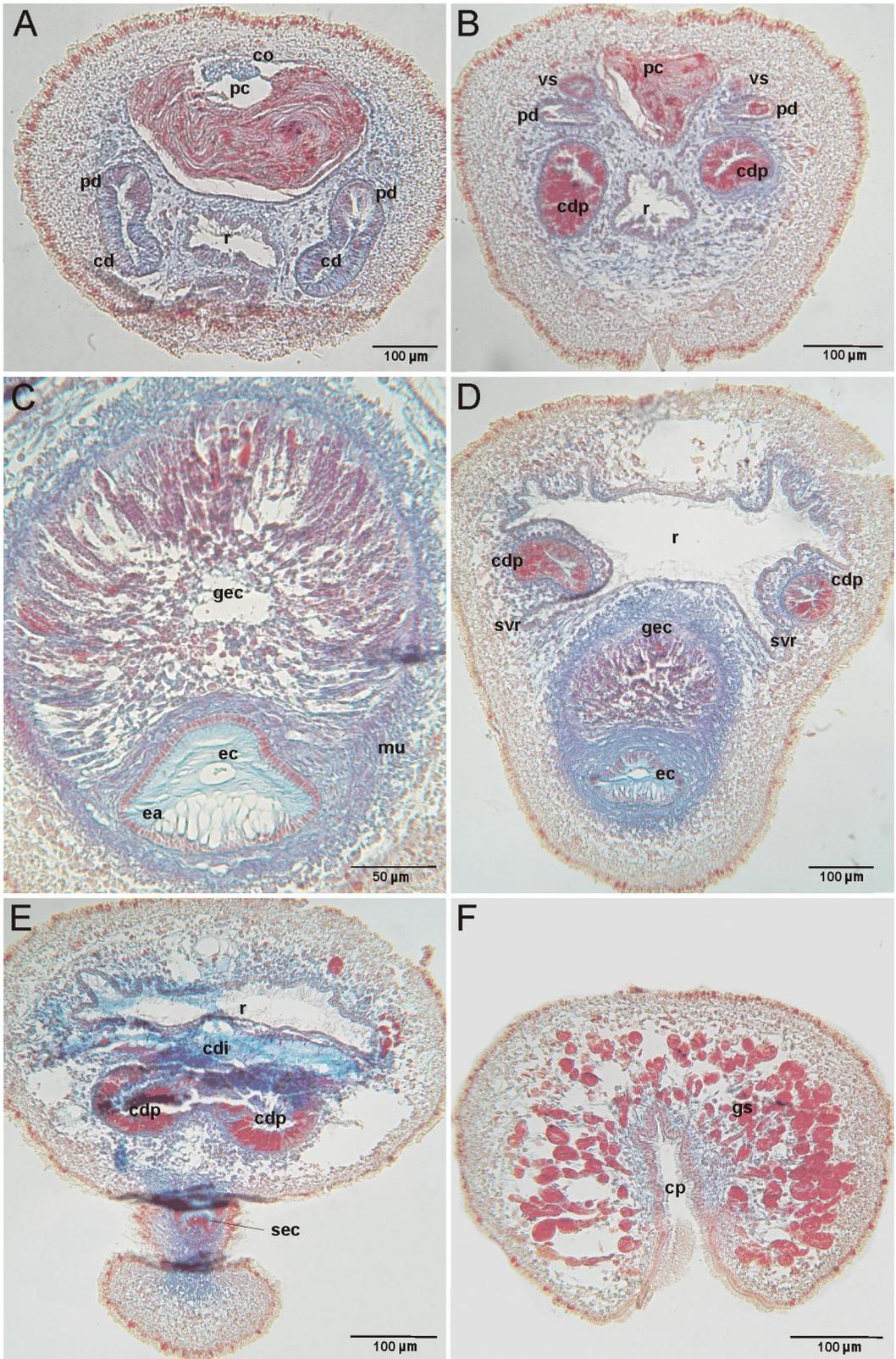
Los conductos de desove discurren independientes en tres cuartas partes de su longitud; después se fusionan dorsalmente en un conducto único ancho y fuertemente glandular (Figura 14E) que se abre ventralmente en la estrecha cavidad paleal. Presenta un par de receptáculos seminales que se abren en el extremo anterior de los conductos de desove y que no mostraban espermatozoides en su interior.

En la región corporal ventroposterior, destaca un voluminoso saco del estilete copulador que se abre ventrocaudalmente al exterior del cuerpo (Figuras 11B, 14C-E). El saco del estilete copulador contiene un estilete copulador principal (hueco en su tercio proximal y en su tercio distal) y veinticinco pequeños estiletos accesorios macizos dispuestos ventralmente al estilete copulador en su zona proximal. El saco del estilete copulador lleva asociado dorsalmente una gran glándula de sección transversal ovalada y el conjunto glándula-estiletos está rodeado por fibras de musculatura circular (Figura 14C-D).

DISCUSIÓN

Lyratoberpia plaweni sp. nov. se clasifica dentro del Orden PHOLIDOSKEPIA Salvini-Plawen, 1978, por presentar únicamente escleritos en forma de escamas y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por células glandulares en

Figura 14. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Lyratoberpia plaweni* sp. nov. A. Unión de los pericardioductos con los conductos de desove. B. Región proximal de los pericardioductos con un par de vesículas seminales. C. Saco del estilete copulador y su glándula. D. Inicio de los sacos ventrales del recto que envuelven parcialmente a los conductos de desove. E. Corte a la altura del inicio de la prolongación dorsoposterior digitiforme, donde se observa la abertura del saco del estilete copulador y la fusión de los conductos de desove. F. Cavidad paleal con glándulas suprapaleales. (cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; co - corazón; cp - cavidad paleal; ea - estiletos accesorios; ec - estilete copulador; gec - glándula del saco del estilete copulador; gs - glándulas suprapaleales; mu - musculatura; pc - pericardio; pd - pericardioducto; r - recto; sec - saco del estilete copulador; svr - saco ventral del recto).



disposición subepitelial y en la Familia DONDESIIDAE, Simroth, 1893, por presentar varios tipos de escleritos en forma de escama, una rádula monoseriada con denticulos pares, órganos glandulares ventrolaterales de la de faringe de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a) y por carecer de papilas epidérmicas y de pliegues respiratorios. Dentro de la Familia DONDESIIDAE, la nueva especie se incluye dentro del género *Lyratoherpia* Salvini-Plawen, 1978, ya que la combinación de caracteres: boca separada del atrio y placas radulares con dos pares de denticulos, la sitúan más próxima a este que al resto de los géneros de la familia (Tabla 5). Del género *Lyratoherpia* se conocen dos especies antárticas, *Lyratoherpia carinata* Salvini-Plawen, 1978 y *Lyratoherpia bracteata* Salvini-Plawen, 1978 y una especie europea, *Lyratoherpia incali* Scheltema, 1999 (SALVINI-PLAWEN, 1978a; SCHELTEMA, 1999; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007). Actualmente, la ubicación de las especies del género *Lyratoherpia* en un único género está en discusión (com. pers.: Salvini-Plawen) ya que las diagnós de las especies del género muestran algunas inconsistencias. Así, *L. plaweni* sp. nov. y *L. incali* presentan un saco copulador impar, con uno y dos estiletos copuladores respectivamente y varios estiletos accesorios, carácter ausente en las otras dos especies del género. La presencia de un órgano sensitivo dorsoterminal sólo está señalada en *L. carinata*. Además, *L. plaweni* sp. nov. carece de constricciones intestinales. Por lo tanto, la clasificación genérica de la nueva especie puede verse modificada en un futuro.

Género	Cavidad atriobucal	Rádula	Denticulos radulares	Constricciones intestinales	Odt	Estiletos copuladores
<i>Dondersia</i>	-	+	2	+	+	-
<i>Nematomenia</i>	+	+/-	4/-	-	+	-
<i>Ichthyomenia</i>	+	+	2	+	-	-
<i>Stylomenia</i>	-	+	2	+	+	+
<i>Heathia</i>	+	-	-	+	-	-
<i>Micromenia</i>	-	+	2	-	+	-
<i>Lyratoherpia</i>	-	+	4	+/-	+/-	+/-
<i>Helluoherpia</i>	+	+	3	-	-	-
<i>Squamatoherpia</i>	-	+	3	-	+	-

Tabla 5. Esquema comparativo de los géneros de la Familia DONDESIIDAE, Simroth, 1893. (+. presente; -. ausente; odt. órgano sensitivo dorsoterminal).

Los caracteres que diferencian a *L. plaweni* sp. nov. de *L. carinata* y *L. bracteata* son: el tamaño y la forma corporal de *L. plaweni* sp. nov., con una prolongación dorsoposterior digitiforme donde se localiza una reducida cavidad paleal; la desembocadura de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe a través de un conducto común corto; y el par de sacos ventrales del recto ausentes en *L. carinata* y en *L. bracteata* (Tabla 6). Además, *L. plaweni* sp. nov., carece de la quilla mediodorsal que caracteriza a *L. carinata* (SALVINI-PLAWEN, 1978a).

Aunque *L. plaweni* sp. nov. y *L. incali* son especies muy próximas, entre ellas se encuentran una serie de diferencias concluyentes. En primer lugar, las placas radulares de *L. plaweni* sp. nov. son estrechas y los dentículos predominan sobre la placa radular, mientras que en *L. incali*, la placa radular es bulbosa y predomina sobre los dentículos radulares; además, en *L. incali* los dentículos laterales son tan anchos como los mediales (SCHELTEMA, 1999), mientras que en *L. plaweni* sp. nov. son más estrechos y presentan un refuerzo en su base. En *L. plaweni* sp. nov., el saco copulador incluye un único estilete copulador, hueco en sus extremos, mientras que en *L. incali* hay dos estiletos macizos, uno de ellos acanalado. Finalmente, *L. incali* cuenta con un par de vesículas seminales que se inician en el pericardio y se abren en la región proximal de los pericardioductos; mientras que en *L. plaweni* sp. nov., se diferencian dos pares de vesículas seminales, un par en los gonopericardioductos y otro par en la región proximal de los pericardioductos (Tabla 6).

Los caracteres diferenciales entre *L. plaweni* sp. nov. y las demás especies del género *Lyratoberpia* son suficientemente identificativos para considerar que *L. plaweni* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

Finalmente, destacar que el conjunto de escleritos del manto de *L. plaweni* sp. nov. incluye un tipo de escamas en forma de paleta que recuerdan a uno de los tipos de escamas descritas en *L. bracteata*, pero descritas originalmente como escamas en forma de hoja de cuchillo (SALVINI-PLAWEN, 1978a). Este tipo de escamas también están presentes en tres especies de la Familia DONDERSIIDAE: *Dondersia festiva* Hubrecht, 1888, *Heathia porosa* Heath, 1911 y *Micromenia subrubra* Salvini-Plawen, 2003 (HUBRECHT, 1988; HEATH, 1911; SALVINI-PLAWEN, 2003a).

<i>Lyratoherpia</i>	<i>L. carinata</i>	<i>L. bracteata</i>	<i>L. incali</i>	<i>L. plaweni</i> sp. nov.
Distribución	Mar de Ross (Antártida) 344-714 m	Sur Islas Sandwich (Antártida) 148-201 m	W de la Cuenca Europea (Atlántico Norte) 2091 m	NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte) 598-610 m
Talla (longitud)	18 mm	2 mm	3,2 mm	6 mm
Quilla mediodorsal	+	-	-	-
Escamas en forma de paleta	-	-*	-	+
Placas radulares altura x anchura (µm)	estrechas 5 x 25-30	estrechas 5 x 25	bulbosas 50 x 40	estrechas 4 x 17-18
Ciego anterodorsal del intestino	corto	corto	?	largo
Constricciones intestinales	+	+	?	-
Sacos ventrales del recto	-	?	?	+
Vesículas seminales en gonopericardioductos	-	-	-	+
Vesículas seminales en pericardioductos	+	?	+ conectadas con el pericardio	+
Orificio genital	frontodorsal	?	ventral	ventral
Saco copulador	-	?	+	+
Nº estiletes copuladores			2	1
Cavidad paleal	amplia	?	reducida	reducida
Glándulas suprapaleales	+	?	?	+
Órgano sensitivo dorsoterminal	+	-	-	-

Tabla 6. Esquema comparativo de las especies del género *Lyratoherpia* Salvini-Plawen, 1978. (+. presente; -. ausente; ?. desconocido; *. según autor, véase SALVINI-PLAWEN, 1978a).

Familia GYMNOMENIIDAE Odhner, 1921

Diagnosis. Cutícula delgada, con escleritos de tipo escama dispuestos en una capa. Rádula dística. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo *clustered*. Con un saco de la comisura pedia.

Sinónimos. WIRENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Gymnomenia Odhner, 1921.

Wirenia Odhner, 1921.

Genitoconia, Salvini-Plawen, 1967.

Género *Wirenia* Odhner, 1921

Diagnosis. Sin papilas epidérmicas. Escamas con quilla media. Cavidad atriobucal común. Constrictiones intestinales débiles. Con uno o dos orificios genitales. Con receptáculos seminales. Con estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Sinónimos. *Aesthoberpia* Salvini-Plawen, 1985.

Especie tipo. *Wirenia argentea* Odhner, 1921. W-SW de Noruega (Atlántico Norte); 95-700 m. Mar Adriático (Mediterráneo); 195-550 m. Mar Egeo (Mediterráneo); 453-466 m. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 199-405 m.

Wirenia gonoconota (Salvini-Plawen, 1988). Noruega, cerca del Círculo Polar (Atlántico Norte); 793 m.

Wirenia alvarezj sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 149-802 m.

Wirenia ovalis sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 402-802 m.

Wirenia argentea Odhner, 1921

DIAGNOSIS

Animales de aspecto vermiforme de hasta 3,5 mm de longitud por 0,6 mm de anchura. Escleritos principales: escamas lanceoladas con quilla media que no se fusiona con el refuerzo basal. Pliegue del surco pedio en el canal rostral de la cavidad paleal. Dientes radulares con un gancho distal y dos dentículos medios. Con dos orificios genitales en el canal rostral de la cavidad paleal. Con vesículas seminales. Receptáculos seminales en el extremo anterior de los conductos de desove. Estiletes copuladores y estiletes accesorios macizos. De 8 a 10 pliegues respiratorios. Con glándulas suprapaleales. Se alimenta de cnidarios.

Sinónimos. *Aesthoberpia glandulosa* Salvini-Plawen, 1985.

MATERIAL EXAMINADO

Material examinado de las Campañas DIVA-ARTABRIA I. Se estudiaron 4 ejemplares recogidos en dos estaciones del NW de Galicia (Península Ibérica) (véase Tabla 7):

3 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-400 (43°43,781'N; 08°46,450'W - 43°44,960'N; 08°45,490'W), en un fondo fangoso, a 402-405 m de profundidad

1 ejemplar fue recogido en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-200E (43°43,545'N; 08°36,301'W - 43°44,532'N; 08°35,093'W), en un fondo de fango y arena, a 199-204 m de profundidad.

Estación	Profundidad (m)	Fondo	Nº ejemplares	Talla (mm)
DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-400 43°43,781'N; 08°46,450'W - 43°44,960'N; 08°45,490'W	402-405	fango	3	3-3,5 x 0,5-0,6
DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-200E 43°43,545'N; 08°36,301'W - 43°44,532'N; 08°35,093'W	199-204	fango y arena	1	2 x 0,3

Tabla 7. Relación de ejemplares examinados de *Wirenia argentea* Odhner, 1921, de las Campañas DIVA-ARTABRIA I.

Otro material examinado para comparación. 5 ejemplares de *W. argentea* recogidos a 180 m de profundidad en Hauglandsosen (Bergen, Noruega, 180 m), cedidos por los Profesores Christiane Todt y Luitfried Salvini-Plawen. También se revisaron 6 ejemplares de Bergen y 9 ejemplares del Mar Mediterráneo depositados en la colección privada del Profesor Luitfried Salvini-Plawen y el material tipo de *Wirenia gonoconota* (Salvini-Plawen, 1988) depositado en el Museo de Ciencias Naturales de Viena.

DISTRIBUCIÓN

Wirenia argentea Odhner, 1921, fue descrita en Sunde, Hardangerfjord (Noruega), a 150 m de profundidad (ODHNER, 1921). Estudios posteriores ampliaron su distribución en las costas de Noruega a un total de once localidades (SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1985a, 1988a; HASZPRUNAR, 1986, 1987; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; TODT *et al.*, 2008; TODT & WANNINGER, 2010) y también fue citada en el Mar Egeo y en el Mar Adriático (SALVINI-PLAWEN, 1977, 1986, 1988a).

	Área	Localidad	Profundidad (m)	Referencias Bibliográficas
NE Océano Atlántico	Bergen (Noruega)	Sunde, Hardangerfjord; Björnafjord; Fanafjord; Hauglandsosen; Herdlefjord; Hjeltefjord; Korsfjord; Mangerfjord; Raunefjord	150-700	ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1985a, 1988a; HASZPRUNAR, 1986, 1987; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; TODT <i>et al.</i> , 2008; TODT & WANNINGER, 2010
	Trondheim (Noruega)	Trondheimsfjord y Fillfjord	95-550	HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004ab; HANDL & TODT, 2005; TODT <i>et al.</i> , 2008
Mar Mediterráneo		E Adriático Medio delante de Sibenik	199 195-205	
	Mar Adriático	N cuenca del Adriático Sur	525-550	SALVINI-PLAWEN, 1977, 1986, 1988a
		NW cuenca del Adriático Sur delante de Ragusa/Dubrovnik	340 y 400	
	Mar Egeo	SW Golfo de Salónica	453 y 466	

Tabla 8. Distribución conocida de *Wirenia argentea* Odhner, 1921.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Los ejemplares, de 2-3,5 mm de longitud, mostraban un cuerpo de sección circular de 0,3-0,6 mm de anchura en la región corporal media, ensanchándose en los extremos corporales. Presentan una quilla mediodorsal y arrugas transversales cuticulares débiles. Escleritos con inserción oblicua que sobresalen ligeramente de la cutícula. El surco pedio está bien marcado externamente y la cavidad paleal presenta una abertura terminal por la que sobresalen los pliegues respiratorios (Figura 15A-B). Los especímenes mostraban un color parduzco antes de ser fijados.

Manto. Presenta una cutícula delgada (6-9 μm de grosor) sin papilas epidérmicas. El conjunto de escleritos del manto incluye dos tipos de escamas dispuestas en una capa (Figura 15C-F) y no se encontraron escamas especiales asociadas al surco pedio:

- Escamas lanceoladas alargadas y de base redondeada (50-80 μm de longitud, 24-26 μm de anchura máxima; 90-160 μm de longitud, 28-35 μm de anchura) con un reborde en la base y en los laterales y con una quilla media que no alcanza la base (Figura 15C-E).
- Escamas lanceoladas con una quilla mediolongitudinal que alcanza la base de la escama y continúa en un pedúnculo estrecho por el que se insertan en la cutícula (50-120 μm de longitud, 13-20 μm de anchura máxima) (Figura 15C, 15D, 15F).

Foseta pedia y surco pedio. El surco pedio está provisto de un único pliegue medio, ciliado, que comienza en una foseta pedia en la que desembocan un par de glándulas pedias anteriores foliculares. Como indica SALVINI-PLAWEN (1988a), en los ejemplares estudiados *in toto* en la abertura de la foseta pedia sobresalen macrocilios. El pliegue ciliado del surco pedio se prolonga en la región ventroanterior del canal rostral de la cavidad paleal.

Cavidad paleal. La cavidad paleal presenta una abertura terminal por la que sobresalen 8-10 pliegues respiratorios que se disponen radialmente en su región posterior. Presenta glándulas suprapaleales alrededor la región posterior de la cavidad

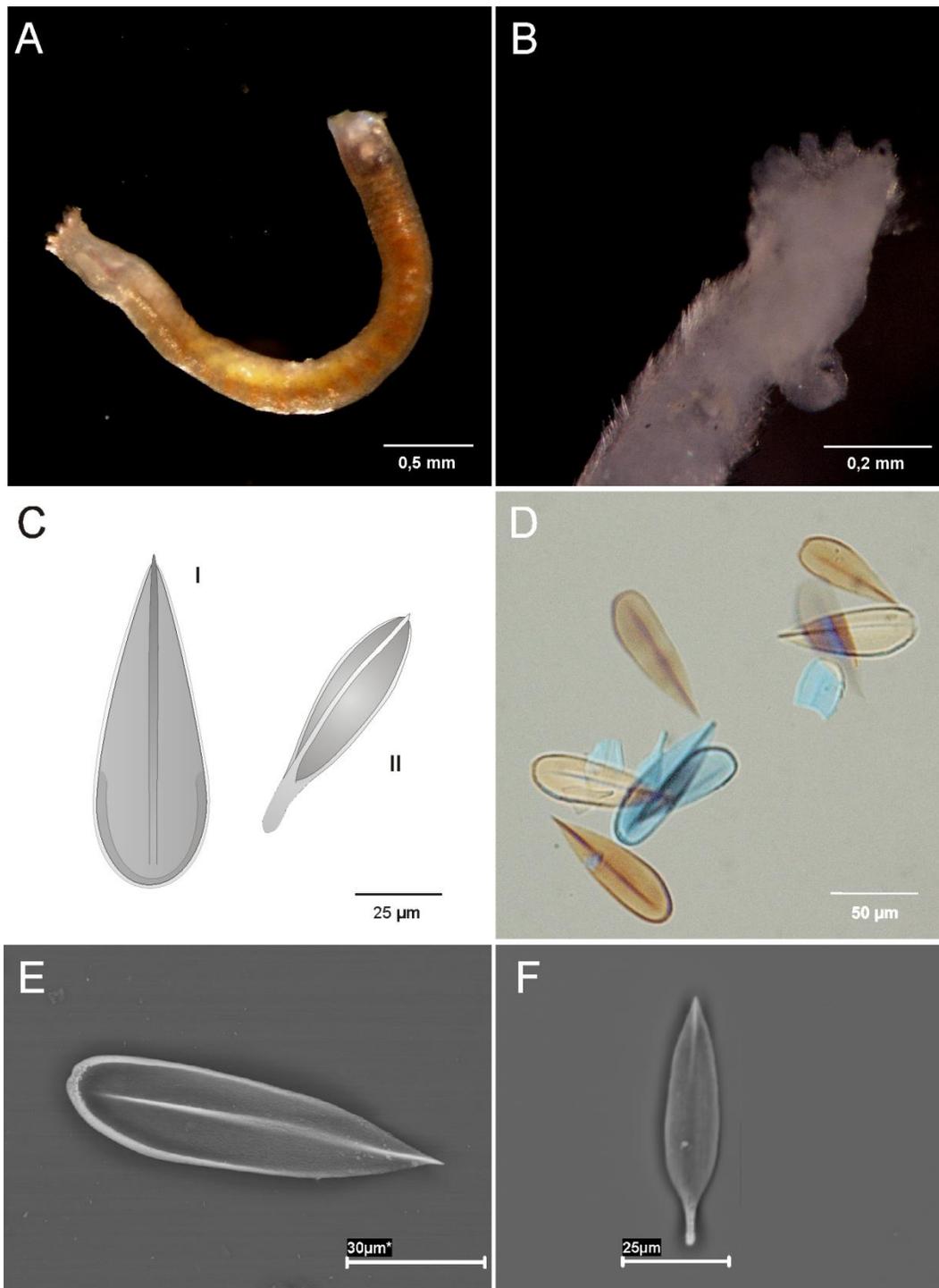


Figura 15. *Wirenia argentea* Odhner, 1921. A. *Habitus*. B. Detalle de la abertura terminal de la cavidad paleal con pliegues respiratorios. C. Tipos de escleritos. D. Fotografía de escleritos al microscopio óptico con cámara Nomarski. E. Fotografías al SEM de escama lanceoladas con quilla media que no alcanza la base (I). F. Fotografía al SEM de escama lanceolada con un pedúnculo basal por donde se inserta en la cutícula (II).

paleal. En la región anterior de la cavidad paleal desemboca dorsalmente el recto y la zona ventral presenta un canal ciliado que se ensancha dorsalmente determinando una sección transversal en forma de “T”; cuando el canal ciliado se cierra ventralmente, la región engrosada dorsal se prolonga anteriormente formando una bolsa ancha, que en los ejemplares estudiados se prolonga hasta la región del extremo anterior del pericardio y la región ventral forma una bolsa corta (20 μm de longitud). Como describe SALVINI-PLAWEN (1988a), el ensanchamiento de la región dorsal es variable en los distintos ejemplares. Los conductos de desove y las vainas de los estiletes copuladores desembocan dorsalmente en el canal rostral de la cavidad paleal (Figura 16).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo es voluminoso, se dispone dorsalmente a la zona inicial de la faringe y tiene un surco medio en toda su longitud, por lo que presenta un aspecto ligeramente bilobulado, más marcado en su región posterior.

De la región anterior del ganglio cerebroideo parten al menos tres pares de nervios cerebroideos dirigidos hacia el atrio y la boca.

Los conectivos cerebro-ventrales parten lateralmente de la zona media del ganglio cerebroideo y los ganglios laterales se sitúan muy próximos al extremo posterior del ganglio cerebroideo, con el que conectan a través de dos cortos conectivos.

Debido al deterioro, no fue posible identificar los conectivos cerebro-bucales ni los ganglios bucales así como el saco de la comisura pedía.

La comisura suprarrectal (20 μm de longitud) se dispone dorsalmente a la región posterior del recto.

Como órganos sensoriales presentan 8-9 papilas atriales simples y un órgano dorsoterminal sobre la región posterior de la cavidad paleal del que no se pudo observar su inervación.

Aparato digestivo. La boca se abre en la región ventroposterior de la cavidad atriobucal común. La zona preoral de la cavidad atriobucal recibe la secreción de células glandulares subepiteliales preorales (con gránulos que se tiñen de azul con el tricrómico de Mallory).

La región prerradular de la faringe presenta un lumen estrecho, diferenciada a modo de probóscide, y está rodeada por células glandulares subepiteliales cargadas de gránulos de secreción que se tiñen de naranja con el tricrómico de Mallory. La región radular tiene un lumen más amplio y un par de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo *clustered* (HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007), cargados de gránulos de secreción que se tiñen de rojo con el tricrómico de Mallory. Presentan una rádula dística formada por un máximo de 30 pares de dientes (aprox. 18-20 μm de altura) provistos de un gancho distal y dos dentículos medios. El par de dientes de cada fila se unen por una sínfisis y se disponen directamente sobre el epitelio. La faringe se fija a la pared corporal por fibras radiales delgadas, protractoras y retractoras y tiene una envuelta de musculatura circular en toda su longitud.

La faringe continúa por un esófago con esfínter y con células glandulares subepiteliales similares a las de la región prerradular de la faringe. El esófago se abre en la parte media de la región frontal del intestino anterior. El intestino presenta un corto ciego anterodorsal y débiles constricciones laterales y en su interior se encontraron numerosos nematocistos. Termina en un recto ciliado que se abre a través del ano en la región dorsoanterior de la cavidad paleal.

Aparato reproductor. El par de gónadas se sitúa dorsalmente al intestino. En su interior sólo se observaron espermatozoides en desarrollo. Los gonopericardioductos son estrechos y desembocan dorsofrontalmente en el pericardio. En el interior del pericardio se diferencia un corazón bicameral y tubular que se une a la pared dorsal del pericardio en sus extremos.

Los pericardioductos son anchos, están ciliados lateralmente y en su región distal se abren un par de pequeñas vesículas seminales. Presenta un par de voluminosos receptáculos seminales formados por células grandes llenas de plasma mucoso (SALVINI-PLAWEN, 1988a; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001) y que desembocan en el extremo anterior de los conductos de desove a través de un conducto estrecho. Se encontraron espermatozoides en los receptáculos y en las vesículas seminales.

Los conductos de desove permanecen separados en toda su longitud y desembocan dorsalmente en la zona media del canal rostral de la cavidad paleal (Figura 16C). Entre los conductos de desove se disponen un par de vainas de estiletos copuladores (300 μm de longitud) revestidas por un epitelio glandular formativo en la mitad proximal y que en la región distal presentan asociada una potente envuelta de musculatura circular y longitudinal. Las vainas de los estiletos copuladores se abren dorsalmente en el canal rostral de la cavidad paleal, justo antes de la desembocadura de los conductos de desove (Figura 16B). En cada vaina se disponen un número variable de estiletos macizos: un estilete (200-230 μm de longitud, 8-9 μm de diámetro) que alcanza la zona de abertura en la cavidad paleal y que aquí se considera como estilete copulador; y 7 u 8 estiletos (120-150 μm de longitud, 5-6 μm de diámetro) que no alcanzan la zona de abertura, dispuestos alrededor del estilete copulador y que aquí se consideran como estiletos accesorios.

DISCUSIÓN

Wirenia argentea Odhner, 1921, es una especie habitual de la costa de Noruega (ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1985a, 1988a; HASZPRUNAR, 1986, 1987; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; TODT *et al.*, 2008; TODT & WANNINGER, 2010) y también fue citada en el Mar Egeo y en el Mar Adriático (SALVINI-PLAWEN, 1977, 1986, 1988a). Además, se señaló en el Mar del Norte (HARTLEY, 1984), aunque según SALVINI-PLAWEN (1997), esta cita necesita confirmación. GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN (2007) indican su presencia en las costas de Galicia, en el noroeste peninsular, a partir de la observación *in vivo* de algunos ejemplares recogidos en la Campaña DIVA-ARTABRIA I (2003). En la presente Memoria se corrobora la presencia de *W. argentea* en las costas de Galicia, ampliándose su distribución en las costas continentales atlántico-europeas a la provincia Lusitánica.

La abundancia de *W. argentea*, hace que esta especie sea utilizada recurrentemente para estudios fisiológicos, moleculares y sobre el desarrollo de los solenogastros (HASZPRUNAR, 1986, 1987; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004ab;

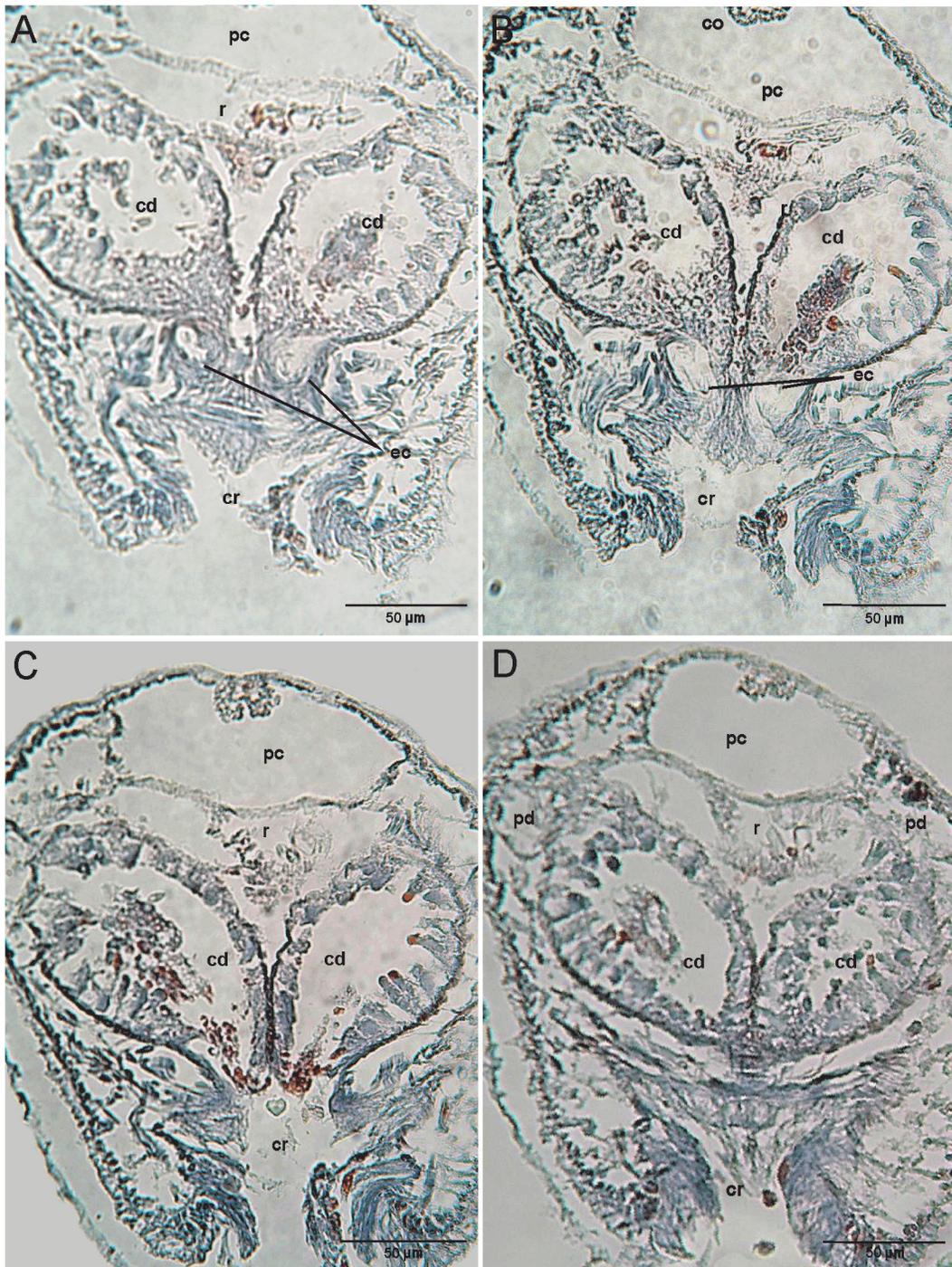


Figura 16. Secuencia de fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Wirenia argentea* Odhner, 1921, donde se observa la desembocadura dorsal de los conductos de desove y de las vainas de los estiletes copuladores en la región ensanchada del canal rostral de la cavidad paleal. (cd - conducto de desove; co - corazón; cr - canal rostral de la cavidad paleal; ec - estiletes copuladores; pc - pericardio; pd - pericardioducto; r - recto).

HANDL & TODT, 2005; TODT, 2006; LIEB & TODT, 2008; TODT *et al.*, 2008; MEYER *et al.*, 2010; TODT & WANNINGER, 2010).

En relación al hábitat, las múltiples informaciones en las costas noruegas la asocian a fondos blandos entre 95-700 m de profundidad; los ejemplares aquí estudiados se recogieron en fondos fangosos y fango arenosos a 200 y 400 m de profundidad, si bien, un estudio más profundo de las colecciones de solenogastros de las Campañas DIVA-ARTABRIA podría ampliar su distribución batimétrica en los fondos de la costa de Galicia.

Los ejemplares de *W. argentea* procedentes de la Campaña DIVA-ARTABRIA I (2003), se corresponden en gran medida con las redescripciones realizadas por SALVINI-PLAWEN (1988a) y HANDL & SALVINI-PLAWEN (2001) y con el material examinado de Bergen y del Mar Mediterráneo; sin embargo, debido al deterioro, no se pudo identificar el saco de la comisura pedia característico de la Familia GYMNOMENIIDAE Odhner, 1921. Los dientes radulares tienen 2 dentículos medios, si bien SALVINI-PLAWEN (1988a) indica la posibilidad de un tercer dentículo. El intestino presenta débiles constricciones laterales y un corto ciego anterodorsal, aunque este puede faltar en función del grado de exposición de la rádula al exterior (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004a). Finalmente, indicar que los ejemplares examinados del NW de Galicia mostraban vesículas seminales en los pericardioductos ausentes en los especímenes cedidos de Bergen.

Wirenia alvarezii sp. nov.

DIAGNOSIS

Animales de 2-2,6 mm de longitud. Con quilla mediodorsal. Tipo principal de escleritos: escamas lanceoladas con quilla media que no se fusiona con la base. Pliegue del surco pedio en el canal rostral de la cavidad paleal. Papilas atriales simples. Dientes radulares con un gancho distal y 3-4 denticulos medios. Vesículas seminales en la parte distal de los pericardioductos. Receptáculos seminales en el extremo anterior de los conductos de desove. Estiletes copuladores únicamente huecos en sus extremos y estiletes accesorios totalmente huecos. Abertura de los orificios genitales y de las vainas de los estiletes copuladores en una bolsa dorsal al canal rostral de la cavidad paleal (bolsa copulatriz). Con 8 a 10 pliegues respiratorios. Con glándulas suprapaleales. Se alimenta de cnidarios.

Derivatio nominis. La especie está dedicada al Dr. Óscar García-Álvarez, codirector de esta Tesis Doctoral.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. 11 ejemplares recogidos en tres estaciones del NW de Galicia (Península Ibérica) con la draga de arrastre *Epibenthic sledge*. Holotipo y paratipos 7-10 en cortes seriados transversales de 2 µm de grosor. Paratipos 1-6 en cortes seriados transversales de 5 µm de grosor.

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica). Holotipo y paratipos 1-4, estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 (43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W), en un fondo de piedras y restos arcillosos, a 788-802 m de profundidad. Paratipos 5-8, estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-400 (43°33,781'N; 08°36,450'W - 43°34,960'N; 08°35,490'W), en un fondo fangoso, a 402-405 m de profundidad. Paratipos 9 y 10, estación DIVA-ARTABRIA I (2003)

EBS-150 (43°34,127'N; 08°36,562'W - 43°34,820'N; 08°35,585'W), en un fondo fangoso, a 149-152 m de profundidad.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animales de aspecto vermiforme, de 2-2,6 mm de longitud por 0,3-0,48 mm de anchura en la región media, con el extremo anterior dorsalmente abombado (Figura 17A). Presentan arrugas cuticulares débiles y una quilla mediodorsal que no se extiende en los dos extremos corporales. Escleritos del manto con inserción radial sobre la quilla mediodorsal y oblicua en los laterales del cuerpo. La cavidad atriobucal y la foseta pedia se abren ventralmente en la región anterior del cuerpo; en la abertura de la foseta pedia sobresalen numerosos macrocilios que en el animal vivo pueden actuar como una rueda con función locomotora (SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1988a; HASZPRUNAR, 1986). El surco pedio está marcado externamente y la cavidad paleal se abre en posición terminal; en varios ejemplares, los pliegues respiratorios sobresalen por la abertura de la cavidad paleal (Figura 17B). Los ejemplares mostraban un color blanco tras ser fijados y conservados en etanol de 70°.

Manto. Presenta una cutícula delgada (5 µm de grosor) sin papilas epidérmicas. La quilla mediodorsal se muestra en sección transversal como un engrosamiento de forma rectangular (30 µm de altura, 70-80 µm de anchura). Presenta tres tipos de escleritos tipo escama (Figura 17C-G) con inserción radial u oblicua en una capa de la cutícula:

- Escamas lanceoladas con base redondeada, un reborde en la base y los laterales y una quilla mediolongitudinal que no se fusiona con el reborde de la base. Dos rangos de tamaño: escamas grandes, anchas y largas (70-120 µm de longitud, 20-22 µm de anchura máxima) que son el tipo de escleritos más abundantes sobre la superficie corporal; y otras escamas más pequeñas, anchas y con una quilla media más corta que no alcanza la base de la escama (50-60 µm de longitud, 20-25 µm de anchura máxima), muy poco abundantes y dispersas.

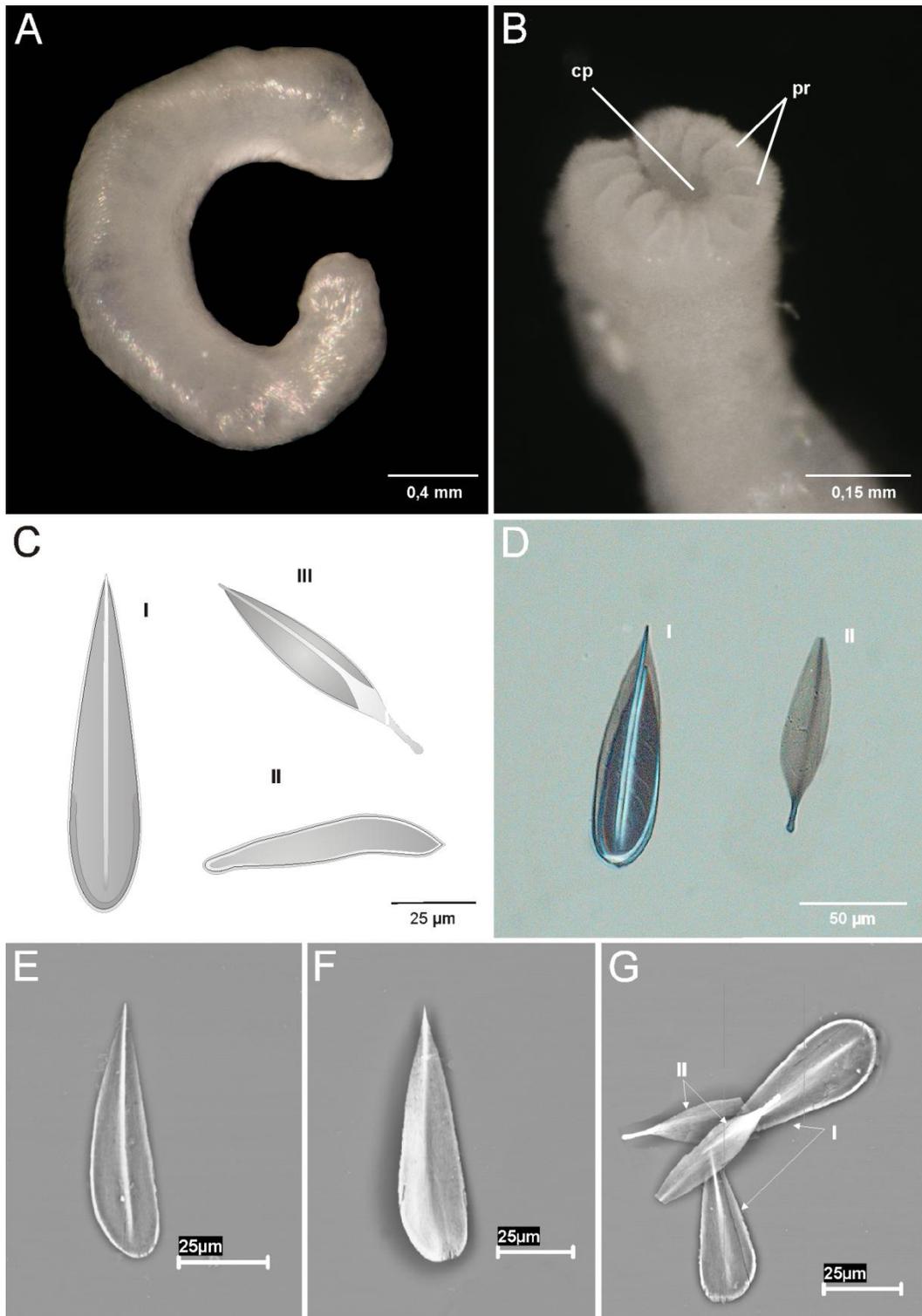


Figura 17. *Wirenia alvarezzi* sp. nov. A. *Habitus*. B. Pliegues respiratorios. C. Tipos de escleritos. D. Fotografía de escleritos al microscopio óptico con cámara Nomarski. E-G. Fotografías de escleritos al SEM. (I - escama lanceolada con quilla media; II - escama lanceolada pedunculada; III - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo; cp - cavidad paleal; pr - pliegues respiratorios).

- Escamas lanceoladas con una quilla mediolongitudinal estrecha que continúan en un pedúnculo estrecho (55-75 μm de longitud, 12-15 μm de anchura máxima); están intercaladas entre las escamas lanceoladas del primer tipo.
- Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo alargada (50-70 μm de longitud, 18-20 μm de anchura máxima).

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia (55 μm de longitud, 45 μm de altura, 55 μm de anchura) está dispuesta ventralmente a la región prerradular de la faringe y se abre al exterior por una abertura estrecha (38 μm de anchura). Las paredes laterales y dorsal de la foseta pedia están revestidas por un epitelio de largos cilios. En la región anterior de la foseta pedia se diferencian numerosos macrocilios y la región posterior origina el pliegue medio, ciliado, del surco pedio. Las glándulas pedias anteriores se presentan como un par de paquetes foliculares grandes que se extienden dorsalmente hasta los laterales de la faringe y se abren frontal y lateralmente en la foseta pedia (Figura 20B). Las glándulas pedias posteriores son pequeñas y se abren en las paredes laterales del surco pedio en toda su longitud.

El surco pedio es poco profundo (15 μm de altura, 35 μm de anchura) y tiene un pliegue medio (20 μm de altura, 18 μm de anchura), ciliado, que continúa en la región ventroanterior del canal rostral de la cavidad paleal.

Cavidad paleal. La cavidad paleal presenta una abertura terminal y en su región posterior se disponen de 8 a 10 pliegues respiratorios gruesos rodeados por células glandulares suprapaleales (Figura 22I). En la región anterior de la cavidad paleal, antes del inicio de la zona de pliegues respiratorios, la cavidad se comprime lateralmente, el recto se abre en la zona dorsal y la zona ventral origina un canal rostral alto, estrecho y ciliado (Figuras 18B, 22H). El canal rostral se ensancha en su parte dorsal, adquiriendo una característica sección transversal en forma de T (semejante al de *W. argentea*, SALVINI-PLAWEN, 1988a; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001); el epitelio ciliado de la parte ensanchada es fuertemente glandular, especialmente en la pared dorsal (Figura 22). En su región anterior, el canal rostral se cierra al exterior y se divide en una bolsa dorsal ancha, que se extiende anteriormente

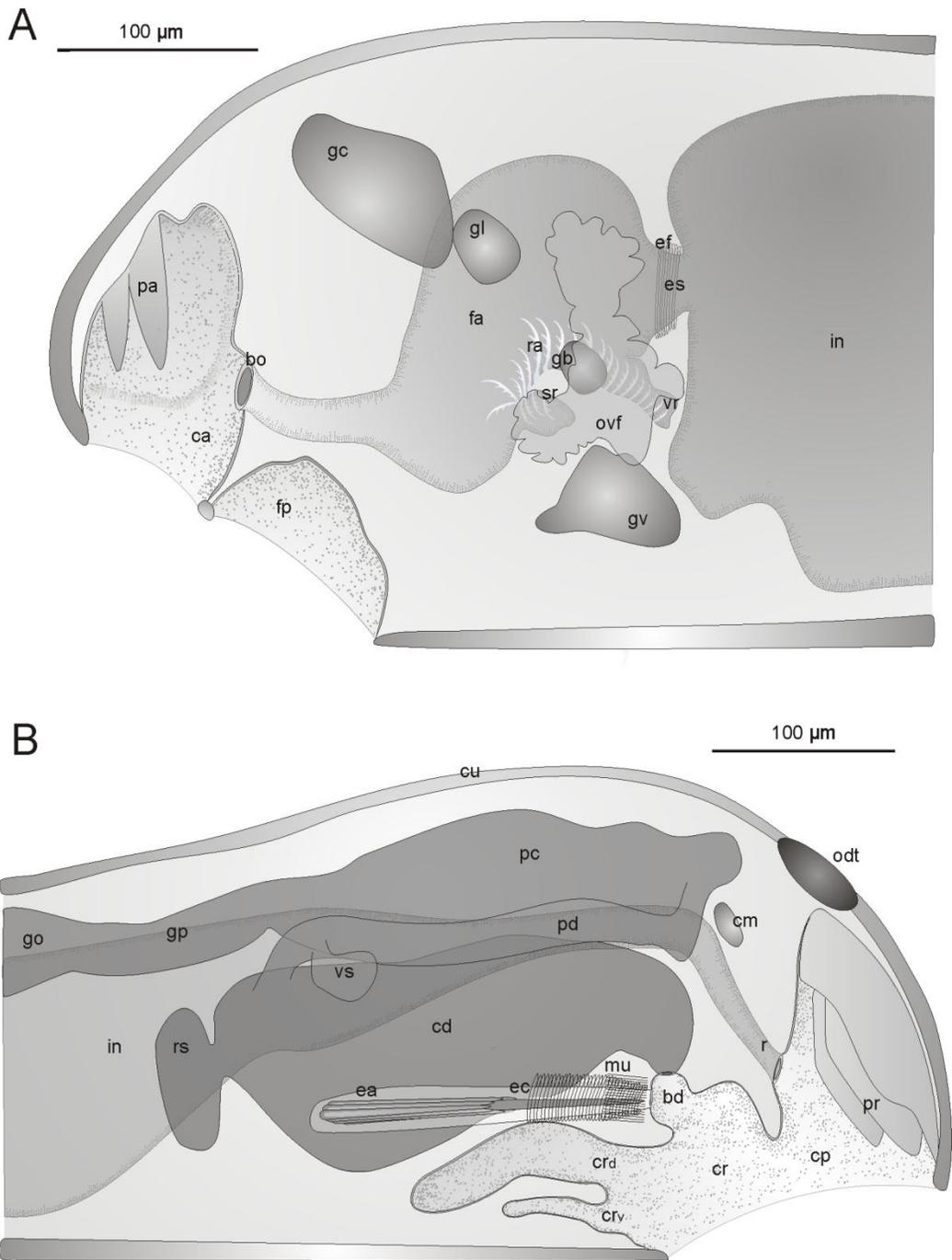


Figura 18. Reconstrucción de la anatomía interna de *Wirenia alvarezii* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (bo - boca; bd - bolsa dorsal al canal rostral de la cavidad paleal; ca - cavidad ariobucal común; cd - conducto de desove; cm - comisura suprarrectal; cp - cavidad paleal; cr - canal rostral de la cavidad paleal; crd - bolsa anterodorsal del canal rostral; crv - bolsa anteroventral del canal rostral; cu - cutícula; ea - estilete accesorio; ec - estilete copulador; ef - esfínter esofágico; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gl - ganglio lateral; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gv - ganglio ventral; in - intestino; mu - musculatura; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; ra - rádula; rs - receptáculo seminal; sr - saco radular; vr - vaina radular; vs - vesícula seminal).

más allá de la región media de los conductos de desove y una bolsa ventral estrecha de longitud variable (Figura 18B). Dorsalmente a la región posterior del canal rostral presenta una bolsa ciliada (40 μm de longitud, 38 μm de altura, 45 μm de anchura) en la que desembocan dorsalmente los conductos de desove y lateralmente las vainas de los estiletes copuladores; la bolsa dorsal está separada del canal rostral por un pliegue epitelial a modo de anillo y posiblemente cumple la función de una bolsa copulatriz (Figura 22B-D).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo (90 μm de longitud, 35 μm de altura, 75 μm de anchura) conserva cierto carácter bilobulado en su región posterior y se dispone dorsalmente a la región prerradular de la faringe (Figuras 18A, 20C-D). De la región anterior del ganglio cerebroideo parten ventrolateralmente un par de nervios dirigidos a la cavidad atrio bucal.

De la región media del ganglio cerebroideo, parten ventrolateralmente los conectivos cerebro-ventrales (7 μm de anchura). El primer par de ganglios ventrales son grandes, de sección transversal ovalada (30 μm de altura, 65 μm de anchura, 35 μm de longitud) y ambos están unidos entre sí por una comisura pedía de 5 μm de anchura; estos ganglios continúan por un par de cordones nerviosos ventrales de 22 μm de diámetro que discurren lateralmente al seno ventral.

De la región posterior del ganglio cerebroideo parten muy próximos, pero con diferentes raíces, los conectivos cerebro-bucales y los cerebro-laterales. Los conectivos cerebro-laterales (4 μm de anchura) son muy cortos, de manera que el primer par de ganglios de los cordones nervios laterales (40 μm de longitud, 25 μm de altura, 22 μm de anchura) se sitúan muy próximos al ganglio cerebroideo, coincidiendo longitudinalmente con el inicio de la zona radular de la faringe. Los conectivos cerebro-bucales (4 μm de anchura) se inician ventrolateralmente de la región posterior del ganglio cerebroideo y conectan con el par de ganglios bucales (18 μm de altura, 18 μm de anchura, 40 μm de longitud) dispuestos lateralmente al aparato radular. Se diferencian dos comisuras bucales, una comisura (3 μm de anchura) que rodea dorsalmente a la faringe y una comisura (6 μm de anchura) que discurre ventralmente a la parte posterior de la vaina radular.

Los ganglios laterales posteriores se sitúa dorsolateralmente al recto, muy próximos entre sí y unidos por una corta comisura suprarrectal (25 μm de longitud, 10 μm de anchura) anterior al ano (Figura 22G).

El órgano sensitivo atrial ocupa la región dorsal de la cavidad atriobucal; está delimitado por un tracto ciliado ancho en forma de herradura y presenta pocas papilas atriales (4 a 6) simples, grandes y gruesas (30-50 μm de longitud, 15-18 μm de anchura) (Figura 20A).

Asociado al primer par de ganglios ventrales, presenta un órgano sensorial, el saco de la comisura pedia. Este órgano es una estructura de tejido conectivo con forma de saco (60 μm de longitud, 40 μm de altura, 60 μm de anchura) que se dispone entre el primer par de ganglios ventrales, ventralmente a la comisura pedia (50 μm de longitud, 4-5 μm de anchura). En el interior del saco se sitúan 4 células esféricas (5 μm de diámetro) que se caracterizan por presentar una gran vacuola con una pequeña inclusión de un cuerpo suavemente refractario (Figura 19).

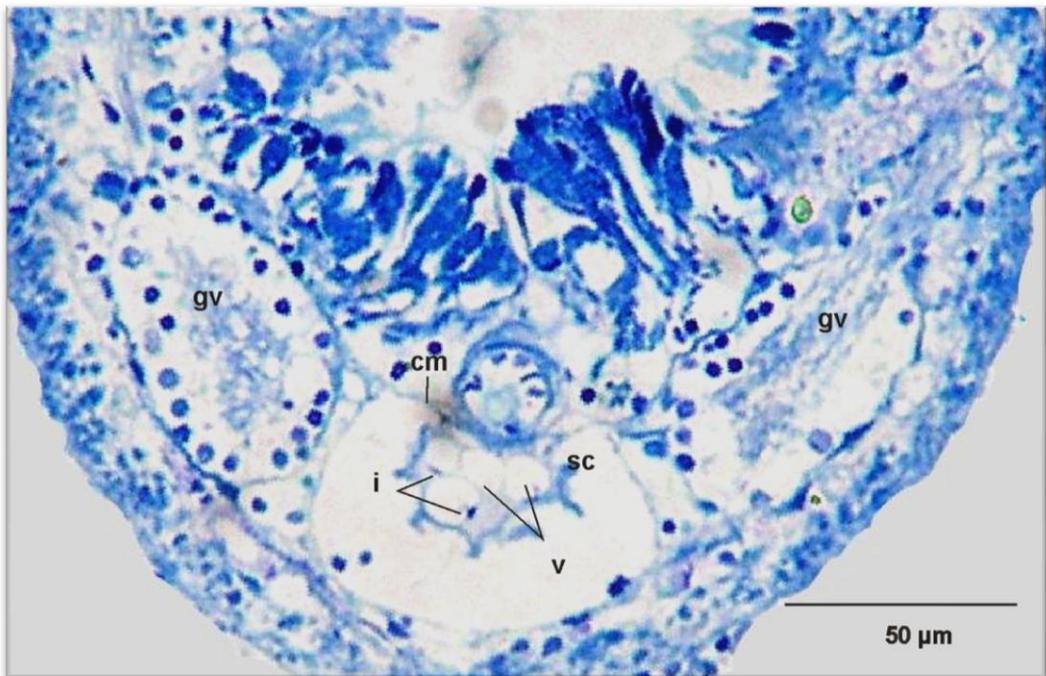


Figura 19. Fotografía al microscopio óptico de un corte transversal de 2 μm de grosor a la altura del saco de la comisura pedia de *Wirenia alvarezii* sp. nov. (gv - ganglio ventral; cm - comisura pedia; i - inclusión; sc - saco de la comisura pedia; v - vesículas).

El órgano sensitivo dorsoterminal se presenta como un abultamiento de sección transversal ligeramente triangular (75 μm de longitud, 25 μm de altura, 32 μm de anchura) sobre la región posterior de la cavidad paleal (Figuras 18B, 22I).

Aparato digestivo. Presenta una cavidad atriobucal común (80 μm de longitud, 120 μm de altura, 100 μm de anchura) en la que no se observaron glándulas preorales asociadas. La boca se abre ventralmente en la región posterior de la cavidad atriobucal.

La faringe presenta un revestimiento cuticular interno delgado (3-4 μm de grosor), un epitelio con pliegues o franjas longitudinales según el estado de contracción de la faringe y está fijada a la pared corporal por una serie de fibras de musculatura radial, más desarrolladas en la región posterior o región radular.

La región anterior de la faringe funciona a modo de probóscide, zona que caracteriza por presentar una fuerte envuelta de musculatura principalmente circular, un epitelio grueso y plegado y un lumen estrecho (Figura 20). Tras la probóscide, el lumen de la faringe se ensancha y la capa muscular se adelgaza. Presenta células glandulares subepiteliales faríngeas cargadas de gránulos de secreción (teñidas de naranja con el tricrómico de Mallory) que atraviesan la capa muscular para abrirse directamente en el lumen de la faringe. Las células glandulares se disponen formando una densa envuelta alrededor de la probóscide y concentradas dorsalmente antes del inicio de la zona radular (Figura 20B); también se observan algunas células dorsalmente a la faringe en la zona radular.

En el tercio posterior de la faringe se dispone un aparato radular formado por un saco radular anteroventral, una rádula dística de hasta 170 pares de dientes y una vaina radular posteroventral. Los dientes radulares (20 μm de altura, 10 μm de anchura), tienen un reborde en la base, un potente gancho distal y tres dentículos medios en el margen interno, aunque puede haber un cuarto dentículo (Figuras 20D-G, 21). Los dientes de cada par están unidos basalmente por una apófisis corta y curvada. La rádula se sostiene sobre una membrana radular delgada y no se diferencian células accesorias turgentes. El saco radular ocupa una posición anteroventral y en su interior se distinguen 15 pares de dientes; en la vaina radular

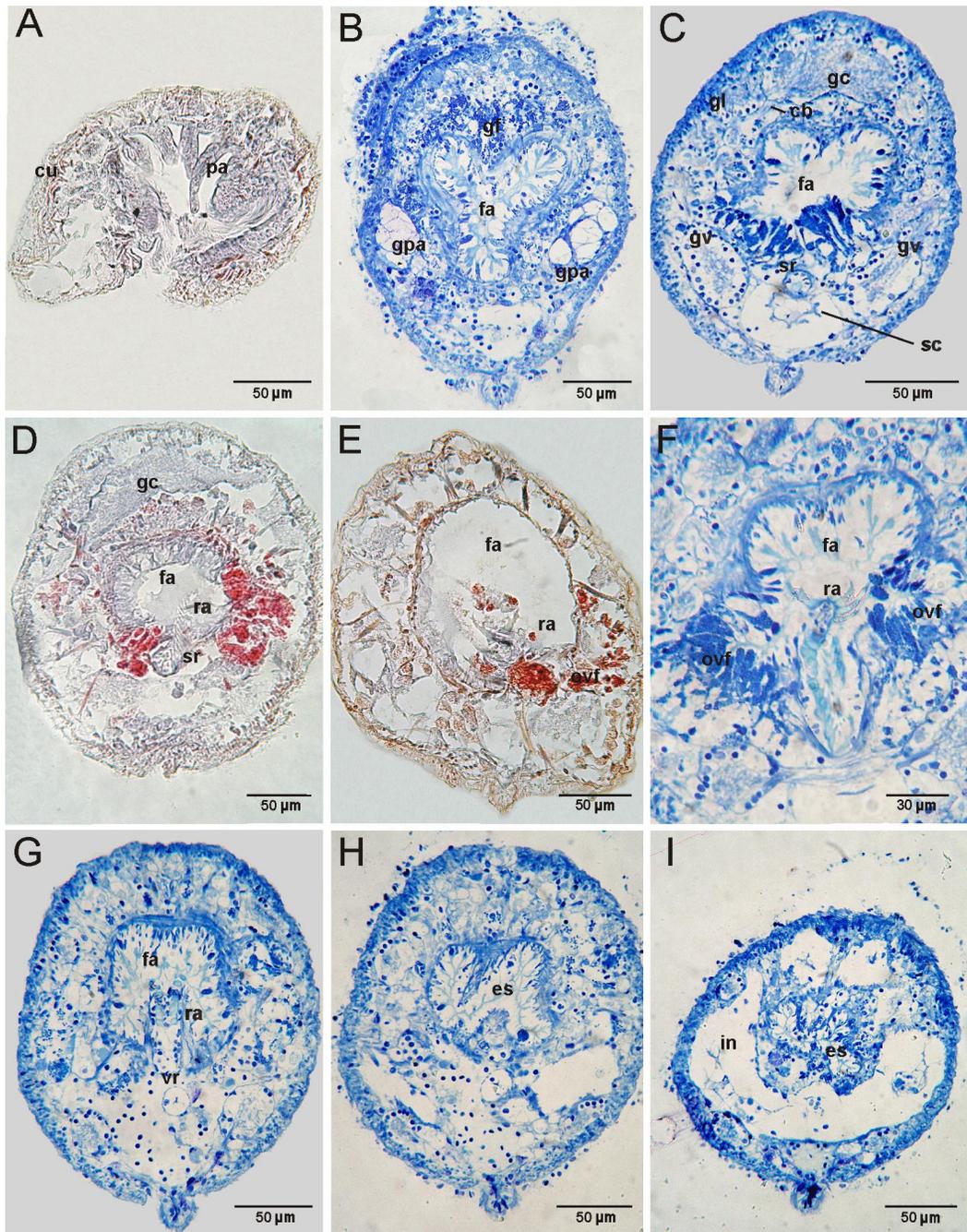


Figura 20. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de 5 y 2 μm de grosor de la región anterior de *Wirenia alvarezii* sp. nov. A. Región anterior de la cavidad atrio-bucal con papilas atriales. B. Región prerradular de la faringe con células glandulares subepiteliales. C-D. Saco radular. E-F. Rádula en la faringe. G. Vaina radular. H-I. Esófago. (cb - conectivo cerebro-bucal; cu - cutícula; es - esófago; fa - faringe; gc - ganglio cerebroideo; gf - células glandulares faringeadas; gl - ganglio lateral; gpa - glándulas pedias anteriores; gv - ganglio ventral; in - intestino; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; ra - rádula; pa - papila atrial; sr - saco radular; vr - vaina radular).

posterior se diferencian hasta 50 pares de dientes en formación. En la región radular, la faringe presenta un lumen amplio de sección transversal ovalada y una envuelta delgada de fibras musculares circulares y longitudinales. En las paredes laterales y ventrales de la región radular de la faringe se diferencian un par de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo *clustered* (HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007), formados por dos paquetes de células glandulares subepiteliales, teñidas de rojo con el tricrómico de Mallory, con el cuello de las glándulas atravesando la musculatura de la faringe (Figura 20C-F).

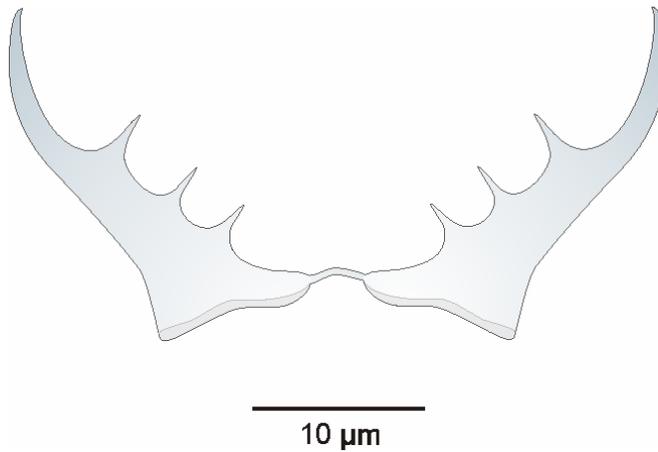


Figura 21. Dientes radulares de *Wirenia alvarezzi* sp. nov.

La faringe continúa por un esófago estrecho (40 μm de longitud, 30 μm de altura, 38 μm de anchura) que mantiene el revestimiento cuticular interno y que está rodeado por un esfínter y por células glandulares subepiteliales esofágicas (Figura 20I) también cargadas de gránulos de secreción (en naranja con el tricrómico de Mallory). El esófago desemboca medialmente en la pared frontal del intestino.

El intestino no tiene ciegos anteriores, presenta débiles constricciones laterales seriadas, a intervalos de 60-70 μm de longitud, y en su interior se encontraron numerosos nematocistos intactos. El recto (30 μm de altura, 25 μm de anchura) está completamente ciliado y se abre dorsofrontalmente en la cavidad paleal, antes del inicio de los pliegues respiratorios (Figuras 18B, 22G-H).

Aparato reproductor. Las gónadas son tubulares y en ellas se observaron ovocitos (45 μm de diámetro máximo) unidos a las paredes medias. Las gónadas

continúan por un par de gonopericardioductos largos y estrechos (125 μm de longitud, 40 μm de altura, 50 μm de anchura) que desembocan independientemente en la región anterior del pericardio (230 μm de longitud, 130 μm de altura, 60 μm de anchura).

El corazón bicameral está unido a la pared dorsal del pericardio. El seno dorsal (32 μm de altura, 37 μm de anchura) se inicia sobre la región anterior del intestino y continúa posteriormente hasta la región anterior del pericardio.

Los pericardioductos (250 μm de longitud, 25 μm de altura, 25 μm de anchura) se inician ventrolateralmente del extremo posterior del pericardio y en ellos se abren, justo antes de desembocar lateralmente en los conductos de desove, un par de pequeñas vesículas seminales (45 μm de longitud, 20 μm de altura, 20 μm de anchura) que mostraban espermatozoides en su interior (Figura 18B).

Anteriormente a los conductos de desove, se disponen un par de receptáculos seminales formados por un conducto estrecho que se abre en el extremo anterior de los conductos de desove (15 μm de altura, 20 μm de anchura) y un cuerpo voluminoso donde se encontraron algunos espermatozoides. Los conductos de desove están revestidos por un epitelio columnar glandular en toda su longitud y desembocan dorsalmente, unidos por sus paredes medias, pero sin fusionarse, en la bolsa dorsal (copulatriz) al canal rostral de la cavidad paleal (Figuras 18B, 22C-D).

Entre los conductos de desove se disponen un par de vainas epiteliales de los estiletes copuladores (Figuras 18B, 22A-B) que se abren lateralmente en la bolsa dorsal (copulatriz) al canal rostral de la cavidad paleal, en posición anterior a la abertura de los orificios genitales. En la zona distal, las vainas son estrechas y muestran un único estilete copulador únicamente hueco en sus extremos (200 μm de longitud, 8 μm de diámetro). En su parte proximal, las vainas se ensanchan y aparecen de 6 a 8 estiletes accesorios huecos (115-125 μm de longitud, 6 μm de diámetro) dispuestos alrededor de la base del estilete copulador. Las vainas de los estiletes copuladores presentan tejido glandular formativo en la zona proximal, están rodeadas por musculatura circular en su mitad posterior y en la región de abertura en la cavidad paleal llevan asociadas fibras de musculatura longitudinal (Figuras 18B, 22A).

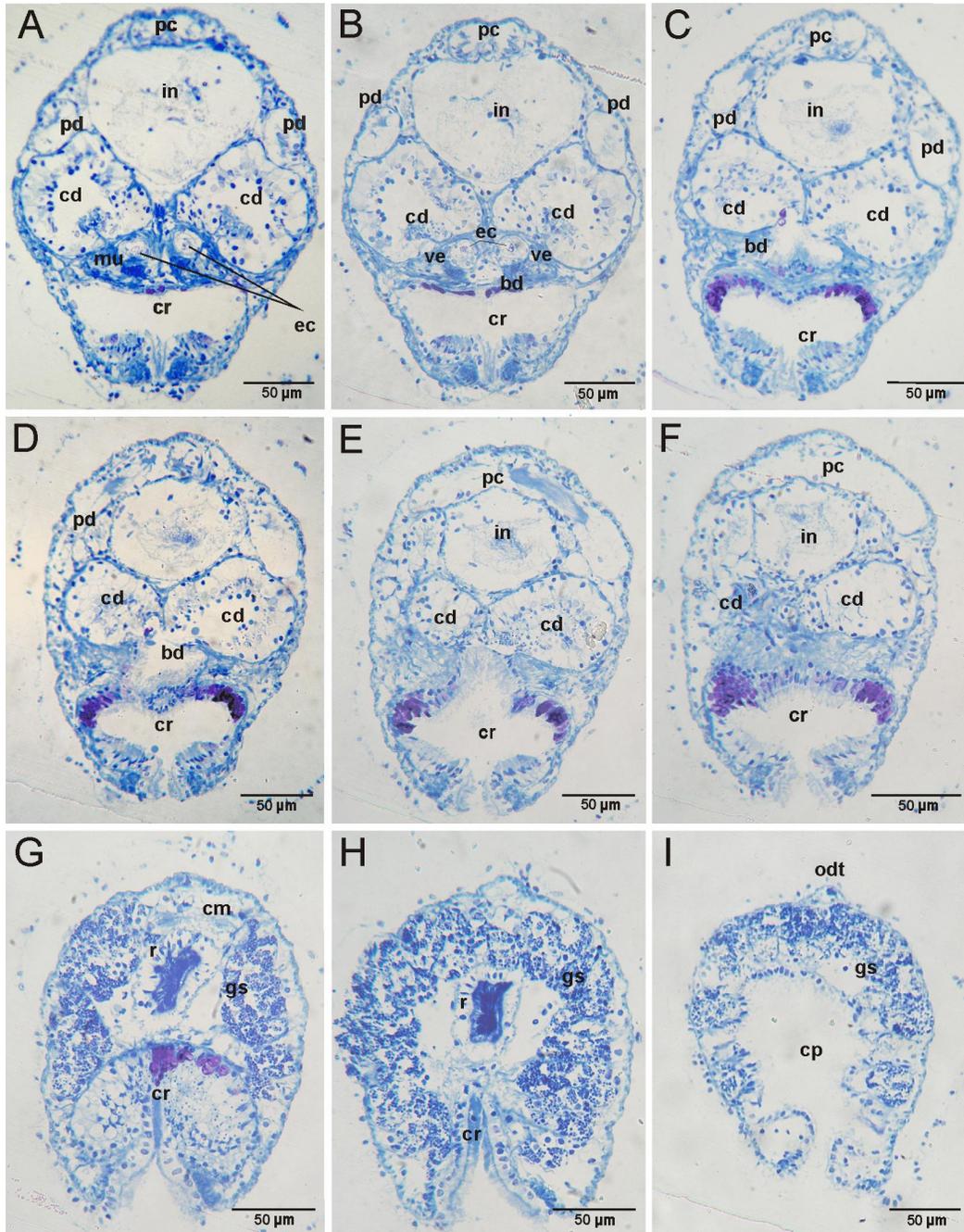


Figura 22. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Wirenia alvarezii* sp. nov. A-D. Secuencia de la desembocadura de los conductos de desove y de las vainas de los estiletos copuladores en la bolsa dorsal al canal rostral de la cavidad paleal. E. Abertura de la bolsa dorsal al canal rostral de la cavidad paleal. F-G. Ensanchamiento dorsal del canal rostral de la cavidad paleal. H. Desembocadura del recto e inicio del canal rostral de la cavidad paleal. I. Región posterior de la cavidad paleal y órgano sensitivo dorsoterminal. (bd - bolsa dorsal al canal rostral de la cavidad paleal, cd - conducto de desove; cm - comisura suprarrectal; cp - cavidad paleal; cr - canal rostral de la cavidad paleal; ec - estiletos copulador; gs - glándulas suprapaleales; in - intestino; mu - musculatura; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; pc - pericardio; pd - pericardioducto; r - recto; ve - vaina del estilete copulador).

DISCUSIÓN

Wirenia alvarezji sp. nov. se clasifica en el Orden PHOLIDOSKEPIA Salvini-Plawen, 1978, debido a que posee únicamente escleritos de tipo escama y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por células glandulares en disposición subepitelial y en la Familia GYMNOMENIIDAE Odhner, 1921, porque presenta una cutícula delgada con escamas, rádula dística, órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo *clustered* y un saco de la comisura pedia (ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1978a, 1988a; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

La presencia de una cavidad atriobucal común, receptáculos seminales, dos orificios genitales, pliegues respiratorios y un órgano sensitivo dorsoterminal sitúan a la nueva especie en el género *Wirenia* Odhner, 1921 (ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1985a, 1988a; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007). El género *Wirenia* incluye también a *Wirenia argentea* Odhner, 1921, *Wirenia gonoconota* (Salvini-Plawen, 1988) y a la especie *Wirenia ovalis* sp. nov. descrita más adelante en esta Memoria.

W. alvarezji sp. nov. presenta escleritos semejantes a los de *W. argentea* y a grandes rasgos la organización del aparato digestivo de las dos especies es semejante. En cuanto a la rádula, según SALVINI-PLAWEN (1988a), *W. argentea* presenta dos dentículos medios por diente radular, aunque se insinúa la existencia de un tercer dentículo (ODHNER, 1921; SALVINI-Plawen, 1968a, 1985a, 1988a; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004a); sin embargo, *W. alvarezji* sp. nov. presenta tres dentículos medios claramente definidos y en la zona proximal de los dientes radulares se insinúa un cuarto dentículo. El aparato reproductor de *W. alvarezji* sp. nov. presenta un par de rasgos característicos diferenciales: los conductos de desove y las vainas de los estiletes copuladores desembocan en una bolsa dorsal (bolsa copulatriz) al canal rostral de la cavidad paleal ausente en *W. argentea* y presenta estiletes accesorios huecos y estiletes copuladores parcialmente huecos. La revisión de los ejemplares procedentes de Bergen y del Mar Mediterráneo de *W. argentea*, confirman que estos caracteres no dependen del estado de madurez de los

ejemplares. Las diferencias en la organización del aparato reproductor, especialmente la presencia de una bolsa copulatriz en *W. alvarezzi* sp. nov., podría interpretarse como un mecanismo de aislamiento suficiente para permitir la presencia de estas dos especies en una misma área geográfica. Además, en el trabajo monográfico realizado sobre el aparato digestivo anterior de *W. argentea* (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2004a) y en los ejemplares examinados de *W. argentea* en esta Memoria, se encuentra la presencia de glándulas preorales que no se observaron en ninguno de los ejemplares estudiados de *W. alvarezzi* sp. nov. (Tabla 9).

W. alvarezzi sp. nov. se distingue de *W. gonoconota* (Tabla 9) porque presenta escleritos de tipo escama lanceolada donde la quilla no se fusiona con el refuerzo de la base. Por otro lado, en *W. alvarezzi* sp. nov. los conductos de desove permanecen separados en toda su longitud, desembocando, los dos orificios genitales y las vainas de los estiletes, en la bolsa dorsal (bolsa copulatriz) al canal rostral de la cavidad paleal; sin embargo, *W. gonoconota* presenta un único orificio genital que junto con las vainas de los estiletes se abre en la cavidad paleal a través de un cono genital (SALVINI-PLAWEN, 1988a). Además, *W. alvarezzi* sp. nov. posee estiletes accesorios huecos y estiletes copuladores parcialmente huecos, mientras que en *W. gonoconota* todos los estiletes son macizos.

W. alvarezzi sp. nov. se diferencia de *W. ovalis* sp. nov. (Tabla 9): por carecer de escamas ovaladas; presentar un mayor número de denticulos medios en los dientes radulares; en la desembocadura frontomedial del esófago y la ausencia de ciego anteroventral del intestino; y en la desembocadura de los orificios genitales y las vainas de los estiletes copuladores en una bolsa dorsal (bolsa copulatriz) al canal rostral de la cavidad paleal ausente en *W. ovalis* sp. nov. Además, los ejemplares examinados de *W. alvarezzi* sp. nov. carecen de glándulas preorales y de vesículas seminales en los gonopericardioducto, caracteres que están presentes en *W. ovalis* sp. nov.

Los caracteres diferenciales entre *W. alvarezzi* sp. nov. y las otras especies conocidas del género *Wirenia*, son suficientemente identificativos para considerar que *W. alvarezzi* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

<i>Wirenia</i>	<i>W. argentea</i>	<i>W. gonoconota</i>	<i>W. alvarezii</i> sp. nov.	<i>W. ovalis</i> sp. nov.
Distribución	W-SW Noruega 95-700 m Mar Adriático 195-550 m Mar Egeo 453-466 m NW Galicia (Península Ibérica) 199-802 m	Mar de Noruega, Cerca del Círculo Polar 793 m	NW Galicia (Península Ibérica) 149-802 m	NW Galicia (Península Ibérica) 402-802 m
Talla (mm)	2-7	3-5	2-2,6	1,4-3
Escleritos principales:				
escamas	lanceoladas	lanceoladas	lanceoladas	ovaladas
fusión de la quilla con la base	-	+	-	-
Denticulos medios radulares	2-3	3-4	3-4	2
Ciego anteroventral del intestino	-	-	-	+
Desembocadura del esófago en la región frontal del intestino	medial	medial	medial	dorsal
Vesículas seminales	+/- en pd	+ en pd	+ en pd	++ en pd y gp
Orificios genitales	2	1	2	2
Cono genital	-	+	-	-
Abertura de los orificios genitales y de las vainas de los estiletes copuladores o del cono genital	en el canal rostral de la cavidad paleal	en el canal rostral de la cavidad paleal	en la bolsa dorsal al canal rostral de la cavidad paleal	en el canal rostral de la cavidad paleal
Estiletes copuladores	macizos	macizos	huecos/macizos	huecos/macizos
Estiletes accesorios	macizos	macizos	huecos	huecos
Nº pliegues respiratorios	8-10	6	8-10	10

Tabla 9. Esquema comparativo de las especies del género *Wirenia* Odhner, 1921. (+. presente; -. ausente; gp. gonopericardioductos; pd. pericardioductos).

***Wirenia ovalis* sp. nov.**

DIAGNOSIS

Animales de 1,4-3 mm de longitud. Con quilla mediodorsal. Escleritos principales: escamas ovaladas con quilla media que no se fusiona con la base. Pliegue del surco pedio en el canal rostral de la cavidad paleal. Papilas atriales simples. Dientes radulares con un gancho distal y dos dentículos medios. Desembocadura dorsofrontal del esófago en el intestino. Con ciego anteroventral del intestino. Vesículas seminales en los gonopericardioductos y en el extremo distal de los pericardioductos. Receptáculos seminales en el extremo anterior de los conductos de desove. Orificios genitales en el canal rostral de la cavidad paleal. Estiletes copuladores huecos en la zona proximal y estiletes accesorios huecos. Con 10 pliegues respiratorios. Con glándulas suprapaleales. Se alimenta de cnidarios.

Derivatio nominis. Latín: *ovum*, huevo, de forma ovalada. En referencia la forma ovalada del principal tipo de escamas.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. 37 ejemplares recogidos en tres estaciones del NW Galicia (Península Ibérica) con la draga de arrastre *Epibenthic sledge*. Holotipo y paratipos 1 y 2 en cortes seriados transversales de 2 µm de grosor. Paratipos 3-16 y 34-36 en cortes seriados transversales de 5 µm de grosor. Paratipos 17-33 conservados en etanol de 70°.

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica). Holotipo y paratipos 1-12, estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 (43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W), en un fondo de piedras y restos arcillosos, a 788-802 m de profundidad. Paratipos 13-34, estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-600 (43°48,587'N; 08°51,402'W - 43°49,545'N; 08°51,497'W), en un fondo de arena, a 598-610 m de profundidad. Paratipos 35 y 36, estación DIVA-ARTABRIA I (2003)

EBS-400 (43°33,781'N; 08°36,450'W - 43°34,960'N; 08°35,490'W), en un fondo fangoso, a 402-405 m de profundidad.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animales vermiformes (1,4-3 mm de longitud x 0,2-0,5 mm de anchura) de sección transversal ovalada. Presenta una quilla mediodorsal marcada (40-50 μm de altura). Los escleritos sobresalen ligeramente de la superficie corporal, formando pequeños ángulos y dirigidos hacia la región corporal posterior. La abertura de la cavidad atriobucal presenta un reborde cuticular y en muchos ejemplares sobresalen macrocilios de la foseta pedia. El surco pedio está externamente muy marcado, sobresaliendo notablemente de la superficie corporal (Figura 23A). La abertura de la cavidad paleal se sitúa en posición subterminal y en numerosos ejemplares sobresalen los pliegues respiratorios. Animales de color blanco con un brillo iridiscente tras ser fijados y conservados en etanol de 70°.

Manto. Cutícula delgada (7-10 μm de grosor), sin papilas epidérmicas y con los escleritos dispuestos en una capa. El conjunto de escleritos del manto está formado por cuatro tipos de escamas:

- El tipo principal son escamas ovaladas (40-50 μm de longitud, 20-30 μm de anchura en la base) provistas de un reborde en la base y en los laterales y una quilla media de longitud variable, pero que nunca se fusiona con la base (Figura 23B-I, 23C-G).
- Escamas lanceoladas (60-80 μm de longitud, 15-18 μm de anchura en la base), irregulares, con un reborde en la base y en los laterales y una quilla media que alcanza la base, pero no se fusiona con esta (Figura 23B-II, 23D); poco abundantes.
- Escamas lanceoladas y pedunculadas, con un reborde lateral y una quilla media que continúa en un pedúnculo basal (30-45 μm de longitud, 10-12 μm de anchura máxima) (Figura 23B-III, 23E).
- Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo (40-45 μm de longitud, 7-8 μm de anchura máxima) (Figura 23B-IV).

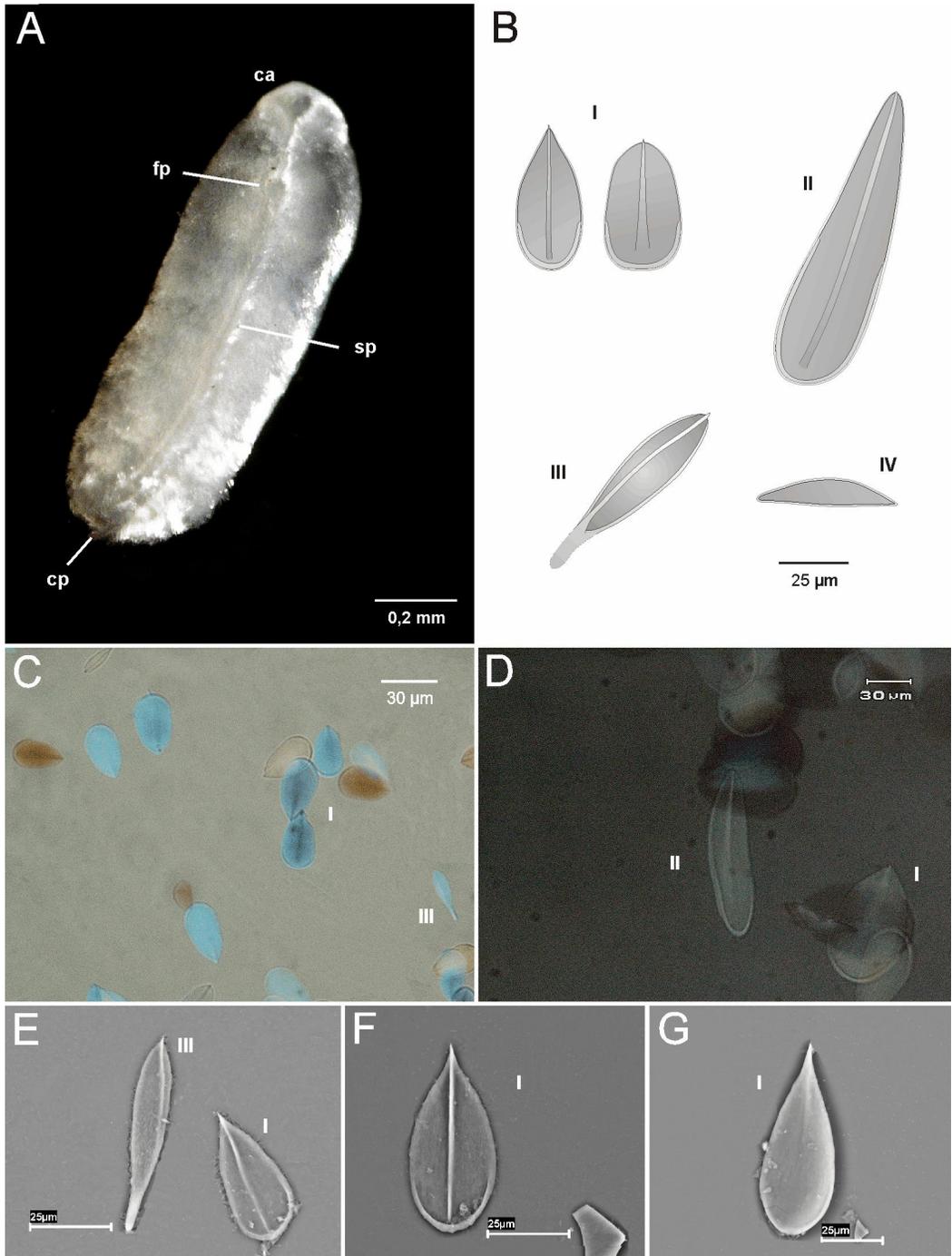


Figura 23. *Wirenia ovalis* sp. nov. A. *Habitus* (paratipo 3, juvenil). B. Dibujo de los tipos de escleritos del manto. C-D. Fotografías de los escleritos del manto al microscopio óptico con cámara Nomarski. E-G. Fotografías de los escleritos del manto al SEM. E. Escamas ovaladas y escamas pedunculadas. F. Vista dorsal de una escama ovalada. G. Vista ventral de una escama ovalada. (ca - cavidad atriobucal; cp - cavidad paleal; fp - foseta pedia; sp - surco pedia; I - escamas ovaladas; II - escama lanceolada; III - escama pedunculada; IV - escama del surco pedia en forma de hoja de cuchillo).

Foseta pedia y surco pedio. En la región anterior de la foseta pedia se distinguen numerosos macrocilios (Figura 26B); en la región posterior de la foseta se origina un único pliegue ciliado de sección transversal ovalada (30-35 μm de altura, 25-30 μm de anchura) que continúa en el canal rostral de la cavidad paleal.

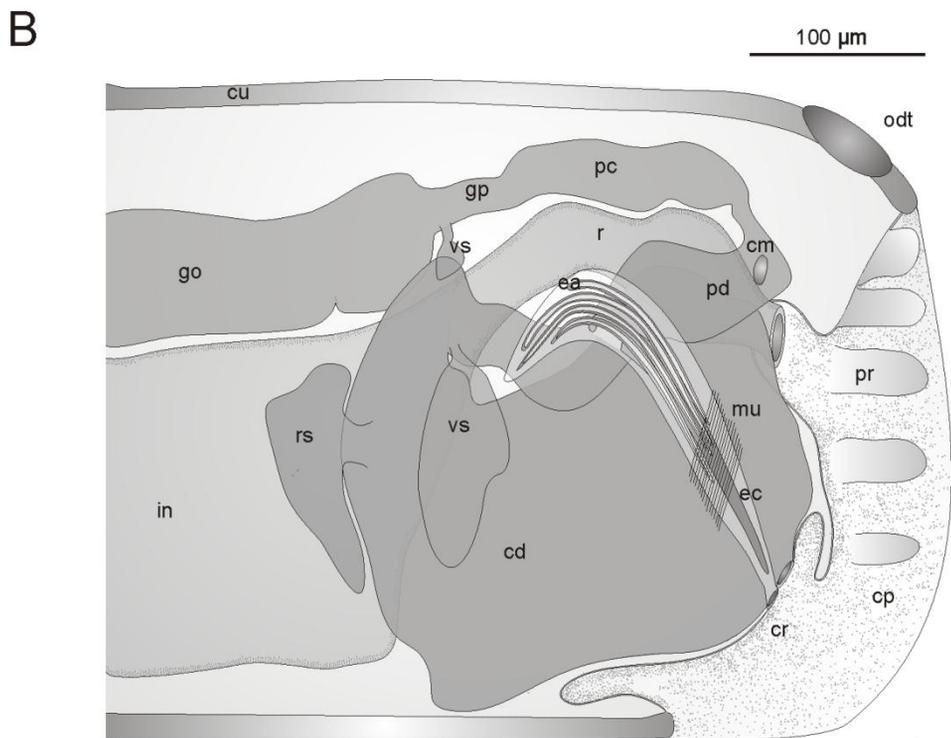
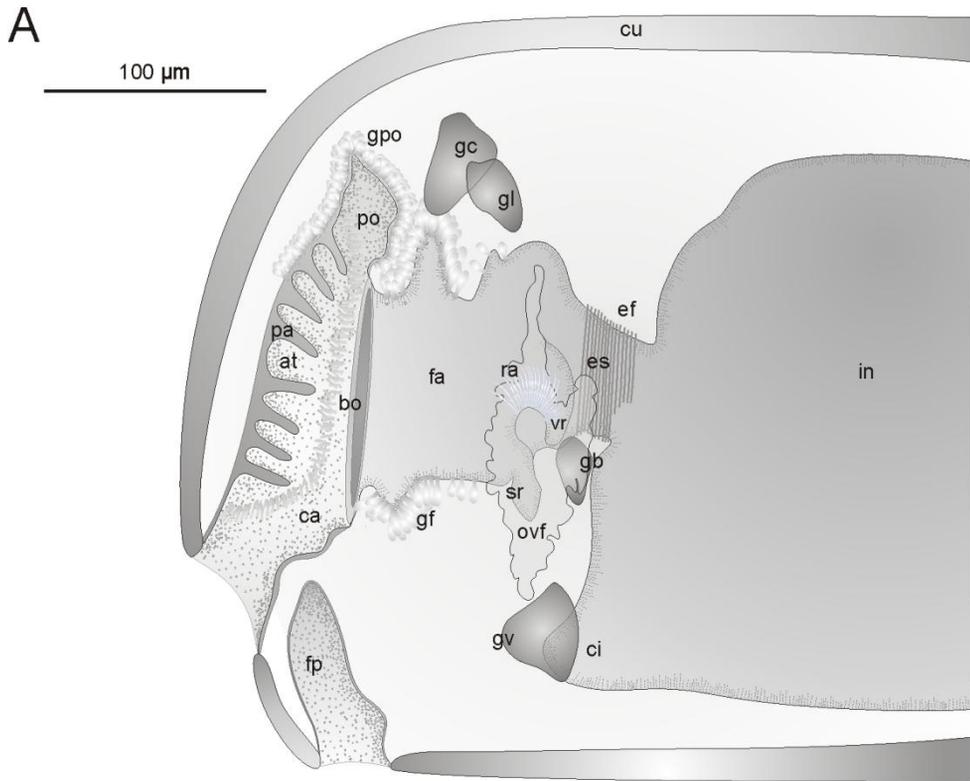
Presenta un par de glándulas pedias anteriores foliculares que se abren dorsalmente en la región posterior de la foseta pedia y pequeñas glándulas pedias posteriores en las paredes laterales del surco pedio.

Cavidad paleal. La cavidad paleal se abre en posición subterminal y en su región posterior se disponen cinco pares de pliegues respiratorios: un par en la pared dorsal y el resto en las paredes laterales. El espacio corporal alrededor de los pliegues respiratorios está densamente ocupado por glándulas suprapaleales (Figura 27H).

En la región anterior de la cavidad paleal, la zona dorsal muestra una corta bolsa anterior donde desemboca frontalmente el ano. La zona ventral forma un canal rostral ancho, donde continúa el pliegue del surco pedio; este canal muestra un ensanchamiento dorsal revestido por un epitelio fuertemente glandular y en la zona ensanchada desembocan dorsalmente los conductos de desove y las vainas de los estiletes copuladores (Figura 24B).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo impar (60 μm de longitud, 50 μm de altura, 100 μm de anchura) se dispone dorsalmente a la región anterior de la faringe y mantiene el carácter bilobulado en su extremo posterior. Aunque muy próximos, los conectivos cerebro-ventrales (10 μm de anchura) y cerebro-bucales (6 μm de anchura) parten por separado ventrolateralmente en la zona media del ganglio cerebroideo (Figura 26D). Los conectivos cerebro-laterales parten del extremo posterior del ganglio cerebroideo, son cortos y gruesos (10 μm de longitud, 15 μm de anchura) y conectan con los dos

Figura 24. Reconstrucción de la anatomía interna de *Wirenia ovalis* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (at - atrio; bo - boca; ca - cavidad atriobucal; cd - conducto de desove; ci - ciego del intestino; cm - comisura suprarrectal; cp - cavidad paleal; cr - canal rostral de la cavidad paleal; cu - cutícula; ec - estiletes accesorios; ec - estilete copulador; ef - esfínter esofágico; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gf - células glandulares faríngeas; gl - ganglio lateral; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gpo - glándulas preorales; gv - ganglio ventral; in - intestino; mu - musculatura; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; ovf - órgano glandulares ventrolaterales de la faringe; pa - papila atrial; pc - pericardio; pd - pericardioducto; po - zona preoral; pr - pliegue respiratorio; r - recto; ra - rádula; rs - receptáculo seminal; sr - saco radular; vr - vaina radular; vs - vesícula seminal).



primeros ganglios de los cordones nerviosos laterales (40 μm de longitud, 30 μm de altura, 20 μm de anchura).

Los dos primeros ganglios ventrales (40 μm de longitud, 40 μm de altura, 60 μm de anchura) se disponen posteriormente a la foseta pedia, coincidiendo longitudinalmente con la región radular. Están unidos por una única comisura pedia (50 μm de longitud, 20 μm de anchura) y de ellos parten sendos cordones nerviosos ventrales de 25 μm de diámetro.

Los ganglios bucales (24 μm de longitud, 30 μm de altura, 30 μm de anchura) se disponen lateralmente al aparato radular y están unidos entre sí por una comisura (90 μm de longitud, 5 μm de anchura) que discurre por detrás de la vaina radular (Figura 26G).

La comisura suprarrectal es corta y estrecha (12 μm de longitud, 10 μm de anchura) y ocupa una posición anterior al ano.

El atrio presenta papilas atriales simples, gruesas y cortas, dispuestas en las paredes laterales y dorsal de la región anterior de la cavidad atriobucal común.

Asociado a la comisura pedia, y de acuerdo con el resto de especies del género *Wirenia*, presenta un órgano sensitivo denominado saco de la comisura pedia. Este órgano está constituido por un saco que pende de la comisura pedia, en cuyo interior se disponen 5 células con una gran vesícula (máx. 12 μm de altura, 12 μm de anchura) con una inclusión refringente de 6 μm de anchura y 2 μm de altura.

En la región posterior corporal, presenta un órgano sensitivo dorsoterminal que tiene la apariencia de un botón circular y está situado dorsalmente a la región posterior de la cavidad paleal.

Aparato digestivo. La cavidad atriobucal está parcialmente dividida en dos zonas, una zona vestibular sensorial (atrio) anterodorsal delimitada por un tracto ciliado y una zona preoral dorsoposterior que se extiende sobre la región anterior de la faringe (Figuras 24A, 26B). Sobre la región preoral se dispone dorsalmente una masa de células glandulares subepiteliales (20 μm de grosor) con un cuerpo ancho cargado de gránulos de secreción y un cuello por el que vierten su secreción en la zona preoral; estas glándulas preorales también se encuentran alrededor de la parte posterior de la zona vestibular (Figuras 24A, 26A-B). La boca es ancha, está provista

de un esfínter débil y se abre ventralmente en la pared posterior de la cavidad atriobucal (Figura 24A).

La faringe presenta un epitelio ancho, una capa cuticular interna delgada y está dividida longitudinalmente en tres regiones que se diferencian por la densidad y la naturaleza de las glándulas faríngeas, así como por el grosor de la envuelta de musculatura circular que las rodea (Figura 26).

- La región anterior de la faringe está revestida por un epitelio plegado y tiene un lumen estrecho. Presenta una gruesa envuelta de células glandulares subepiteliales que se abren paso a través de la débil envuelta de musculatura circular. En los ejemplares teñidos con el tricrómico de Mallory, se distinguen dos tipos de células glandulares de diferente naturaleza: en la mitad anterior se dispone una gruesa envuelta (15-20 μm de grosor) de células que se tiñen de azul; y en la mitad posterior un segundo tipo de glándulas teñidas de rojo, con mayor densidad dorsalmente.
- En la región media de la faringe el epitelio no está plegado, el lumen es amplio y la musculatura es más gruesa que en la región anterior (7 μm de grosor), pero la envuelta de células glandulares faríngeas es residual, apareciendo algunas glándulas subepiteliales que se tiñen de azul.
- La región posterior de la faringe, región radular, está revestida por un epitelio no plegado, presenta un lumen muy amplio y tiene asociados un par de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por células glandulares subepiteliales (teñidas de rojo con el tricrómico de Mallory) agrupadas en un par de voluminosos paquetes foliculares (tipo *clustered*, según HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007) dispuestos sobre las paredes laterales y ventral de la faringe. El aparato radular está compuesto por un saco radular anteroventral, una rádula dística y una vaina radular posteroventral. La rádula está constituida por un elevado número de pares de dientes, siempre superior a 100 pares; en el holotipo aparecen 180 pares de dientes, de los cuales 78 pares se sitúan en el saco radular y 40 pares en la vaina radular. Los dientes radulares (máximo de 15-20 μm de anchura) muestran un gancho distal (10 μm de altura) y dos dentículos medios en el margen interno (4 μm de altura) (Figuras 25, 26E). Los dientes de cada par

están unidos en su base por una sínfisis recurvada. El aparato radular carece de células de soporte y de musculatura especial asociada.

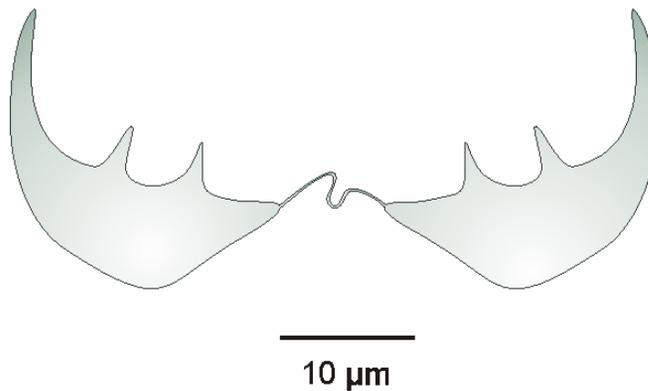


Figura 25. Dientes radulares de *Wirenia ovalis* sp. nov.

Tras la faringe se diferencia un esófago de longitud variable (en el holotipo: 46 μm de longitud, 60 μm de altura, 80 μm de anchura), provisto de un esfínter y con una envuelta de células glandulares con gránulos de secreción que se tiñen de rojo con el tricrómico de Mallory. La desembocadura del esófago en el intestino anterior es dorsofrontal (Figuras 24A, 26I).

El intestino está revestido de un epitelio delgado, presenta débiles constricciones laterales seriadas y en su interior se distinguen numerosos nematocistos intactos. El intestino no forma el característico ciego anterodorsal presente en muchas especies de solenogastros, pero se prolonga en un ciego anteroventral que se extiende ventralmente en toda la longitud del esófago, terminando justo por detrás del saco de la comisura pedia (Figuras 24A, 26G-I). La región posterior del intestino se estrecha para formar un recto ciliado que se abre frontalmente en la bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal (Figura 24B).

Aparato reproductor. Las gónadas son largas, tubulares y en su interior se distinguen ovocitos (hasta 60 μm de diámetro), con un nucleolo, en las paredes medias y espermatogonias en las paredes laterales. Los gonopericardioductos son

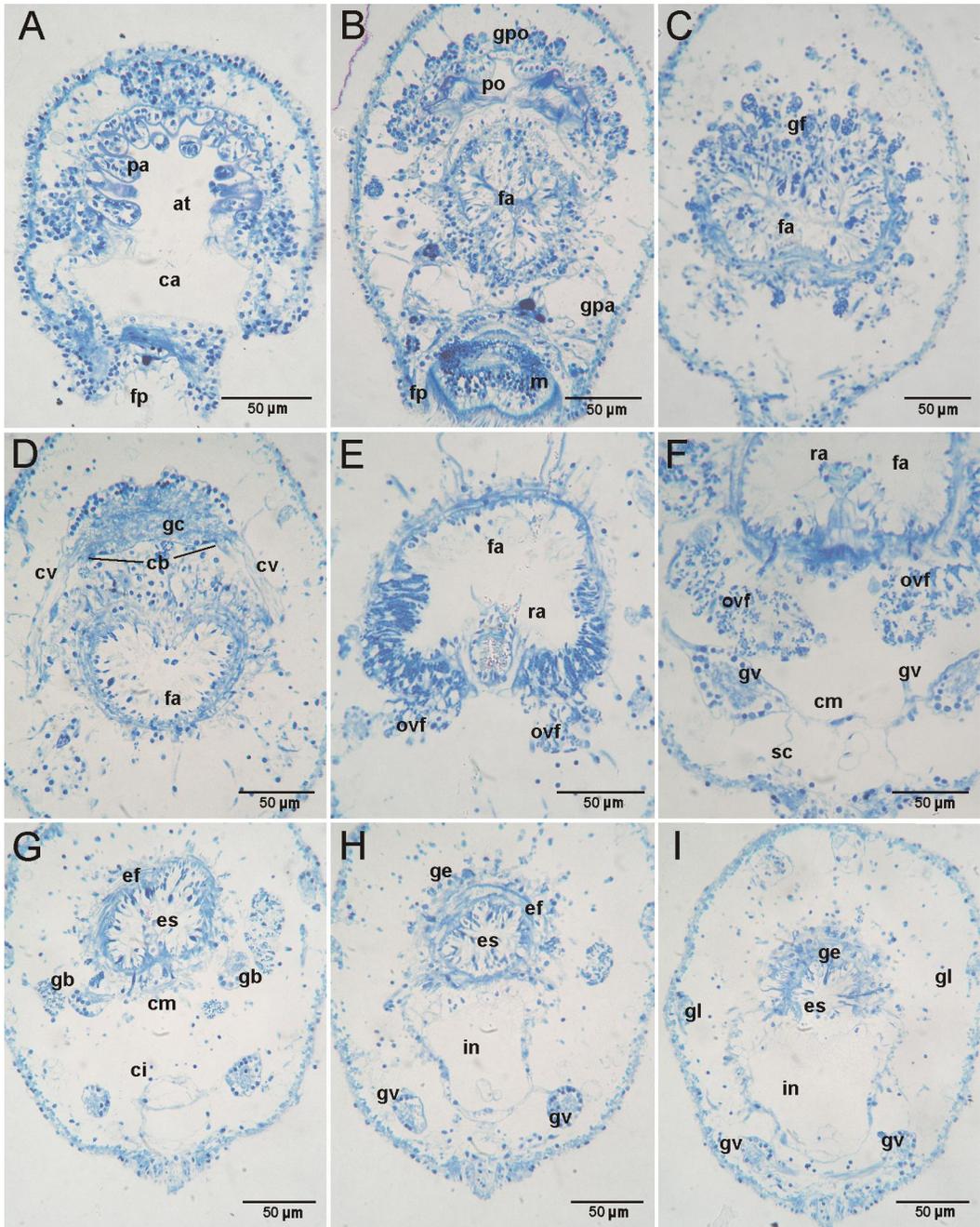


Figura 26. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Wirenia ovalis* sp. nov. A. Región anterior de la cavidad atrio bucal (zona atrial). B. Zona preoral de la cavidad atrio bucal sobre el inicio de la faringe. C. Región anterior de la faringe. D. Ganglio cerebroideo donde parten muy próximos los conectivos cerebro-bucales y los conectivos cerebro-ventrales. E. Región radular de la faringe. F. Saco de la comisura pedia. G. Inicio del esófago y del ciego anteroventral del intestino. H-I. Desembocadura dorsofrontal del esófago en el intestino. (at - atrio; ca - cavidad atrio bucal; cb - conectivo cerebro-bucal; ci - ciego del intestino; cm - comisura; cv - conectivo cerebro-ventral; ef - esfínter esofágico; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; ge - células glandulares esofágicas; gf - células glandulares faríngeas; gl - ganglio lateral; gpa - glándulas pedias anteriores; gpo - glándulas preorales; gv - ganglio ventral; in - intestino; m - macrocilios de la foseta pedia; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; po - zona preoral de la cavidad atrio bucal; ra - rádula; sc - saco de la comisura pedia).

cortos y estrechos (70 μm de longitud, 30 μm de altura, 30 μm de anchura) y en su región anterior presentan un par de vesículas seminales que penden ventralmente de los gonopericardioductos y están repletas de espermatozoides (Figura 27B). Los gonopericardioductos desembocan frontalmente en un pericardio no muy voluminoso (400 μm de longitud, 45 μm de altura, 100 μm de anchura) donde se aloja un corazón tubular (20 μm de diámetro) unido por sus extremos anterior y posterior a la pared dorsal del pericardio.

De la región posterior del pericardio parten los dos pericardioductos, ciliados lateralmente, y provistos de un par de vesículas seminales en su región distal, antes de la desembocadura en el respectivo conducto de desove (Figura 24B). Las vesículas seminales tienen un conducto estrecho y un cuerpo globoso cargado de espermatozoides, dispuesto lateralmente a los pericardioductos y a los conductos de desove.

Los conductos de desove son voluminosos, presentan una sección transversal circular (250 μm de longitud, 150 μm de altura, 150 μm de anchura) y están revestidos por un epitelio columnar glandular en toda su longitud. En el extremo anterior de los conductos de desove se abren un par de receptáculos seminales provistos de un conducto estrecho y un cuerpo esférico voluminoso, casi tan ancho y tan alto como los conductos de desove y con espermatozoides en su interior. Los conductos de desove permanecen separados en toda su longitud y desembocan dorsalmente en el canal rostral de la cavidad paleal (Figura 24B).

Entre los conductos de desove se disponen dos vainas de estiletes copuladores que se extienden anteriormente hasta cerca del extremo anterior de los conductos de desove. Las vainas de los estiletes copuladores están rodeadas de musculatura circular protractora y desembocan dorsalmente en el canal rostral de la cavidad paleal, anteriormente a la abertura de los orificios genitales (Figuras 24B, 27D-E). Dentro de cada vaina se diferencia un estilete copulador y cinco estiletes accesorios: el estilete copulador (10 μm de diámetro) es hueco en su extremo proximal y alcanza la zona de abertura en la cavidad paleal; los estiletes accesorios (5 μm de diámetro) son totalmente huecos y se disponen alrededor de la mitad proximal del estilete copulador (Figura 27C).

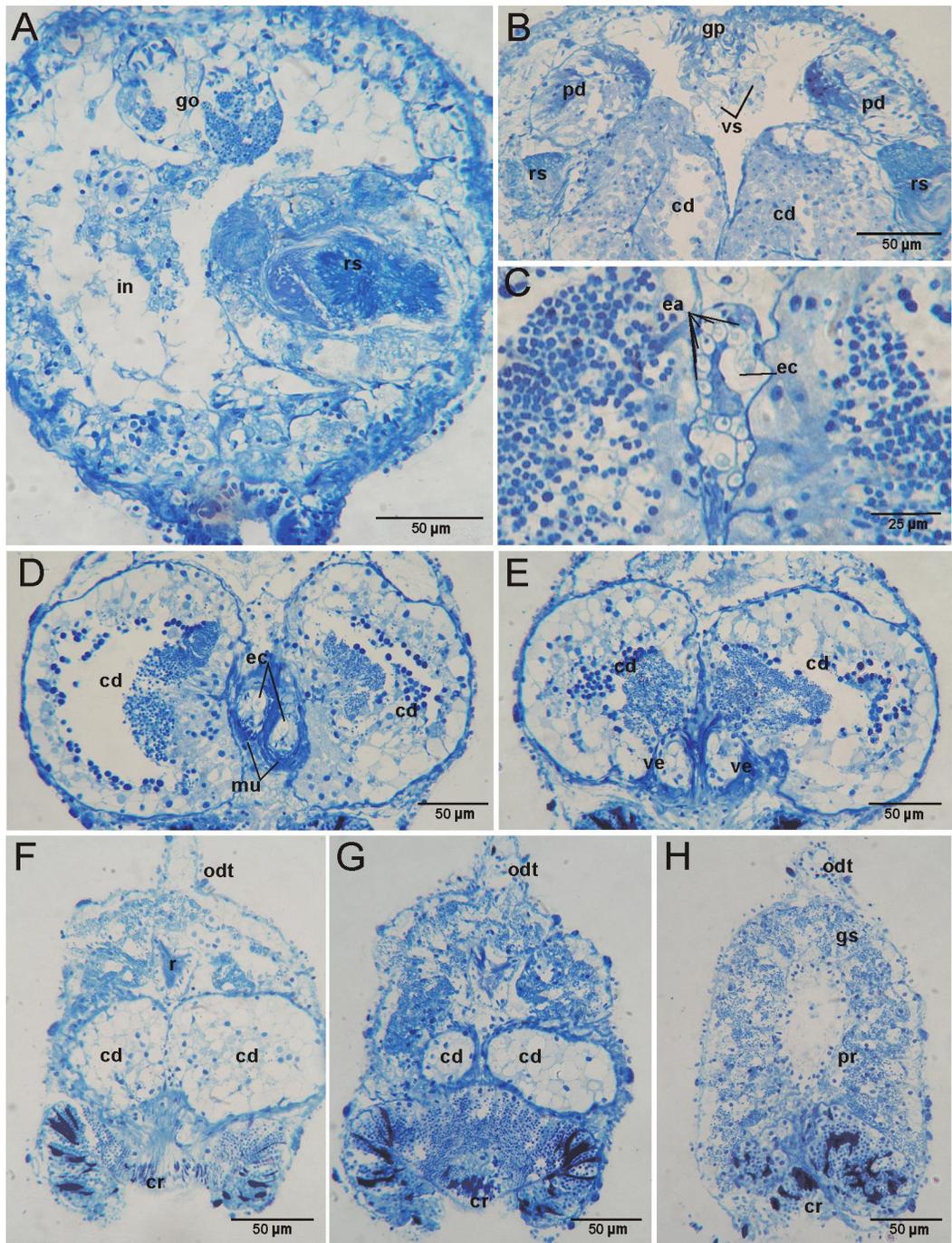


Figura 27. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Wirenia ovalis* sp. nov. A. Gónadas y receptáculos seminales. B. Inicio de los gonopericardioductos con vesículas seminales, región anterior de los receptáculos seminales. C. Detalle de la vaina de los estiletes copuladores, donde se observa el estilete copulador principal rodeado por los estiletes copuladores accesorios huecos. D. Región media de los conductos de desove y de las vainas de los estiletes copuladores. E. Inicio de las vainas de los estiletes copuladores. F-G. Desembocadura de los conductos de desove en el canal rostral de la cavidad paleal. H. Inicio del canal rostral de la cavidad paleal. (cd - conducto de desove; cr - canal rostral de la cavidad paleal; ea - estilete accesorio; ec - estilete copulador; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gs - glándulas suprapaleales; in - intestino; mu - musculatura; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; rs - receptáculo seminal; ve - vaina del estilete copulador; vs - vesícula seminal).

DISCUSIÓN

Wirenia ovalis sp. nov. se clasifica dentro del Orden PHOLIDOSKEPIA Salvini-Plawen, 1978, por presentar un manto con escleritos únicamente de tipo escama y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por células glandulares en disposición subepitelial y en la Familia GYMNOMENIIDAE Odhner, 1921, por tener una cutícula delgada con escamas dispuestas en una capa, una rádula dística, órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo *clustered* y un saco de la comisura pedía (ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 1978a; HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

La presencia de una cavidad atriobucal común, receptáculos seminales, órgano sensitivo dorsoterminal, dos orificios genitales y pliegues respiratorios en la cavidad paleal sitúan a la nueva especie en el género *Wirenia* Odhner, 1921 (ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 1968a, 1985a, 1988a; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

W. ovalis sp. nov. se diferencia claramente de las otras especies del género *Wirenia* (Tabla 9) por la forma ovalada del tipo principal de escamas, muy similares a las descritas en *Genitoconia rosea* Salvini-Plawen, 1967 (SALVINI-PLAWEN, 1967a) y por la desembocadura dorsofrontal del esófago en un intestino provisto de un ciego anteroventral, dos caracteres exclusivos de *W. ovalis* sp. nov. Asimismo, *W. ovalis* sp. nov. además de un par de vesículas seminales en los pericardioductos, presenta un segundo par de vesículas seminales en los gonopericardioductos del que carecen las otras especies del género.

El aparato copulador de *W. ovalis* sp. nov. incluye estiletes accesorios huecos y estiletes copuladores parcialmente huecos, siendo ambos tipos de estiletes totalmente macizos en *Wirenia argentea* Odhner, 1921 y en *Wirenia gonoconota* (Salvini-Plawen, 1988) (ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 1985a, 1988a; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001). Además, *W. ovalis* sp. nov. tiene menor número de denticulos medios radulares que *W. gonoconota* y carece del cono genital presente en *W. gonoconota* (SALVINI-PLAWEN, 1988a).

W. ovalis sp. nov. también se diferencia de *W. alvarezzi* sp. nov. porque presenta menos dentículos medios radulares y porque los conductos de desove y las vainas de los estiletes copuladores desembocan directamente en el canal rostral de la cavidad paleal (Tabla 9).

Los caracteres diferenciales entre *W. ovalis* sp. nov. y las demás especies conocidas del género *Wirenia*, son suficientemente identificativos para considerar que *W. ovalis* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

CLAVE DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO WIRENIA

- 1. Con escamas ovaladas con quilla media..... *Wirenia ovalis* sp. nov.
- 1. Sin escamas ovaladas con quilla media.....2
- 2. Con un orificio genital..... *Wirenia gonoconota*
- 2. Con dos orificios genitales.....3
- 3. Con bolsa dorsal (bolsa copulatriz) al canal rostral
de la cavidad paleal..... *Wirenia alvarezi* sp. nov.
- 3. Sin bolsa dorsal (bolsa copulatriz) al canal rostral
de la cavidad paleal..... *Wirenia argentea*

4.3. ORDEN NEOMENIAMORPHA



Orden NEOMENIAMORPHA Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Animales de cuerpo robusto y sin órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. Cutícula moderada o gruesa, con o sin papilas epidérmicas. Varios tipos de escleritos dispuestos en una capa, incluyendo varios tipos de elementos macizos (escamas, escleritos aciculares, escleritos acanalados con o sin el extremo distal lanceolado, escleritos en forma de punta de flecha) dispuestos en una capa. Aparato copulador de estructura compleja, incluyendo dos pares de estiletes copuladores y glándulas asociadas. Con pliegues respiratorios.

Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia NEOMENIIDAE Ihering, 1876.

Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Cutícula delgada, en general sin papilas epidérmicas. Varios tipos de escleritos del manto, incluyendo escleritos en forma de punta de flecha limitados a ciertas áreas longitudinales corporales. Rádula poliseriada o ausente.

Hemimenia Nierstrasz, 1902.

Archaeomenia Thiele, 1906.

Género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902

Diagnosis. Escleritos principalmente de tipo escama y de acícula maciza; con escleritos en forma de punta de flecha. Sin papilas epidérmicas. Cavidad atriobucal común. Sin rádula. Intestino con o sin constricciones. Con uno o dos orificios genitales. Con o sin órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Hemimenia intermedia* Nierstrasz, 1902. Isla de Célebes, Indonesia (Índico); 75 m.

Hemimenia dorsosulcata Salvini-Plawen, 1978. Pacífico Subantártico; 549 m y 914-1152 m.

Hemimenia atlantica Salvini-Plawen, 2006. Islas Azores (Atlántico Norte); 1200-1240 m. Banco “A Quiniela” (Península Ibérica, Atlántico Norte); 752 m.

Hemimenia cyclomyata Salvini-Plawen, 2006. Banco de Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 760-769 m. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 993-1191 m.

Hemimenia glandulosa Salvini-Plawen, 2006. Banco de Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 760-769 m.

Hemimenia nanodoryata sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 993-1004 m.

Hemimenia rugosa sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 993-1004 m.

Hemimenia tripla sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 1132-1191 m.

***Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006**

DIAGNOSIS

Cuerpo de 1,5-7,6 mm de longitud y 0,6-1,2 mm de altura. Con quilla mediodorsal irregular y con arrugas cuticulares transversales. Sin papilas epidérmicas. Seis tipos de escleritos del manto, incluyendo un tipo de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales. Matriz delgada (50 μm de grosor). Papilas atriales en grupos de 4. Faringe dividida en tres regiones; región media con un fuerte anillo de musculatura circular. Esófago sin esfínter. Con constricciones intestinales. Sin vesículas seminales. Con receptáculos seminales. Con dos orificios genitales; los conductos de desove desembocan en la región ventral de la cavidad paleal a través de un corto cono genital común. Estiletes copuladores acanalados en posición lateral o ventral respecto a los aciculares. Hasta 24 pliegues respiratorios. Sin glándulas paleales ni suprapaleales. Con 4-6 pares de espículas prepaleales. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

MATERIAL EXAMINADO

Se estudiaron 7 ejemplares recogidos en dos estaciones de los fondos atlánticos del NW de Galicia (Península Ibérica) (Tabla 10).

2 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 (43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W); en un fondo de piedras y corales muertos, a 1132-1191 m de profundidad.

5 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 (43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W); en un fondo de corales vivos y fragmentos esqueléticos, a 993-1004 m de profundidad.

Estación	Profundidad (m)	Naturaleza del fondo	Nº ejemplares	Talla (mm)
DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W	1132-1191	piedras y corales muertos	2	4,5 y 7,6 x 0,75 y 1,2
DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W	993-1004	corales vivos y fragmentos esqueléticos	5	1,5-3,7 x 0,6-0,9

Tabla 10. Relación de ejemplares examinados de *Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006, de las Campañas DIVA-ARTABRIA I.

DESCRIPCIÓN

La especie fue descrita en el Banco de Galicia (NW Península Ibérica), a 760-769 m de profundidad (SALVINI-PLAWEN, 2006).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animales de 1,5-7,6 mm de longitud y 0,6-1,2 mm de anchura en la región corporal media, estrechándose hasta 0,4-0,65 mm en la región posterior. Presentan una quilla mediodorsal y arrugas cuticulares transversales poco profundas. La superficie del animal parece lisa salvo en la región dorsal, donde los escleritos se disponen sobre la quilla mediodorsal formando ángulos rectos o ligeramente inclinados hacia la región posterior del cuerpo. La foseta pedia y el surco pedio están bien marcados externamente y la cavidad paleal se abre en posición subterminal. Los especímenes mostraban un color blanco amarillento tras ser fijados y conservados en etanol de 70°.

Manto. La cutícula es delgada, con un grosor máximo de 30 µm, y carece de papilas epidérmicas. Bajo la epidermis aparece una matriz delgada que no sobrepasa los 50 µm de espesor.

La quilla mediodorsal muestra una sección transversal de estructura irregular, estando ausente en algunos cortes, mostrándose como un simple abultamiento mediodorsal en varios ejemplares y como un abultamiento atravesado por un surco longitudinal en otros (2006).

Presenta seis tipos de escleritos dispuestos en una capa (Figura 28B-D):

- Escleritos en forma de puntas de flecha (65-115 μm de longitud) dispuestos sobre la quilla mediodorsal, formando ángulos de 70° a 90° con la superficie y dirigidos en todas las direcciones (Figura 28C-I).
- Escamas excavadas (30-60 μm de longitud, 13-18 μm de anchura máxima) con un reborde ancho en la base y estrecho en los dos tercios proximales de los laterales. Son el tipo de escleritos más abundante y están dispuestos en las paredes laterales y en la región ventral del cuerpo, formando pequeños ángulos con la superficie corporal y dirigidos hacia la región posterior (Figura 28B, 28C-II).
- Escamas excavadas con la parte distal apuntada, la parte proximal redondeada, un reborde en todo su contorno y un par de expansiones laminares laterales dirigidas hacia el interior de la cara cóncava (50-75 μm de longitud, 15-20 μm de anchura máxima) (Figura 28B, 28C-III, 28D). Aparecen sobre la quilla mediodorsal, combinadas con las escamas en forma de puntas de flecha y formando ángulos rectos respecto a la superficie corporal dorsal.
- Paletas grandes (75-125 μm de longitud) dispuestas en las regiones laterales y dorsal, especialmente abundantes en los laterales de la quilla mediodorsal (Figura 28B, 28C-IV).
- Paletas pequeñas, con un tallo delgado y recurvado (35-55 μm de longitud) (Figura 28C-V). Aparecen en la región ventral y en los laterales del cuerpo y constituyen el segundo tipo de escleritos más abundantes sobre la superficie corporal.
- Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo (40-50 μm de longitud, 10-12 μm de anchura máxima) (Figura 28C-VI).

Foseta pedia y surco pedio. En la larga foseta pedia se origina un pliegue medio, ciliado, que continúa posteriormente en el surco pedio y termina en la abertura de la cavidad.

Cavidad paleal. La cavidad paleal es grande, ancha y se abre al exterior por una abertura subterminal estrecha. En la zona ventral de la región posterior de la cavidad paleal desembocan dos pares de estiletes copuladores y en las paredes laterales y dorsal, presenta hasta un máximo de 24 pliegues respiratorios largos y

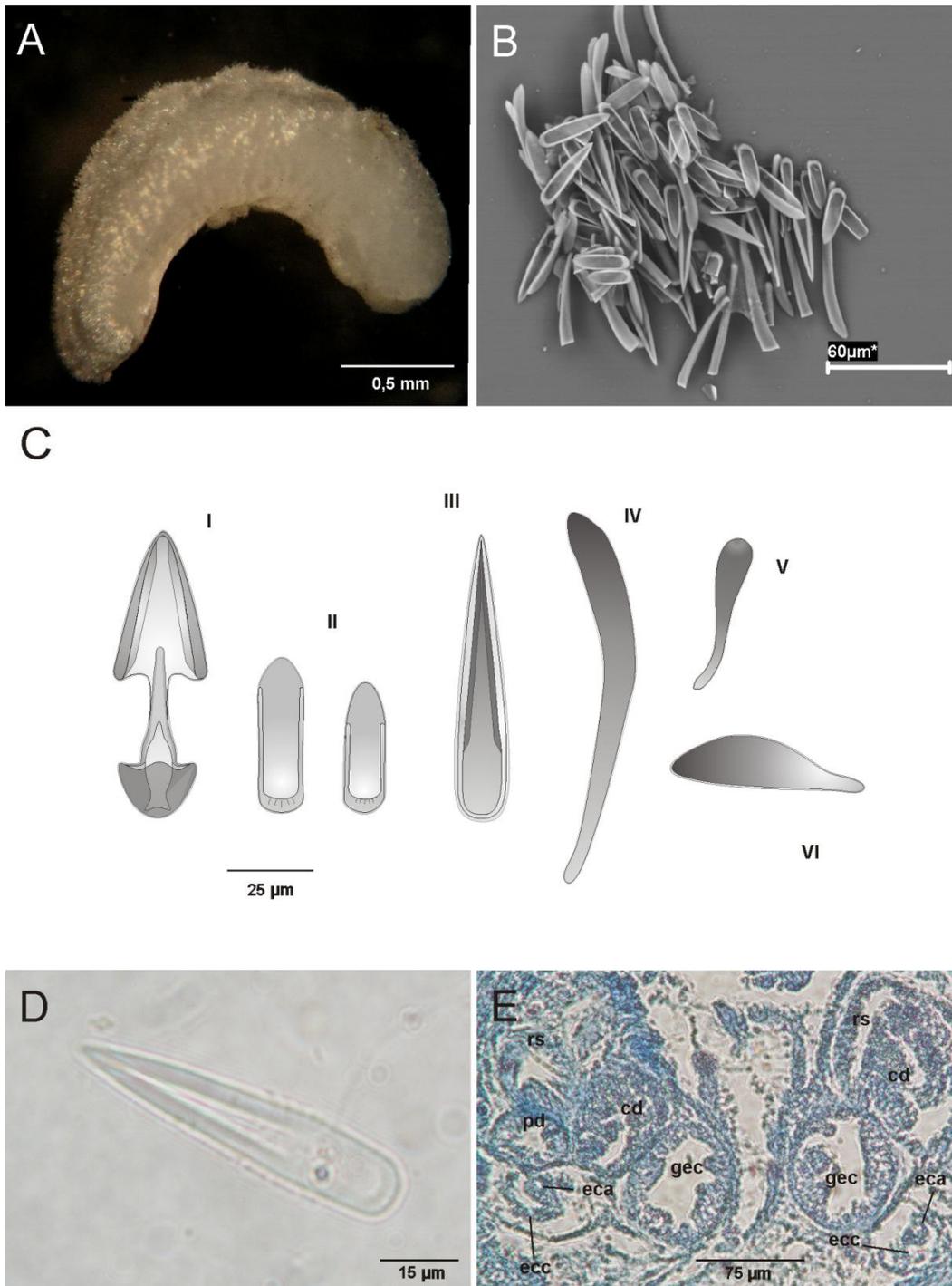


Figura 28. *Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006. A. *Habitus*. B. Fotografía de escleritos al SEM. C. Tipos de escleritos. D. Fotografía al microscopio óptico de una escama excavada con parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales dirigidas hacia el interior de la cara cóncava. E. Detalle del aparato reproductor. (I - punta de flecha; II - escamas excavadas con la bases y los laterales reforzados; III - escama excavada con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales dirigidas hacia el interior de la cara cóncava; IV - paleta grande; V - paleta pequeña; VI - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo; cd - conducto de desove; eca - estilete copulador acicular; ecc - estilete copulador acanalado; gec - glándula de los estiletes copuladores; pd - pericardioducto; rs - receptáculo seminal).

estrechos. La región anterior de la cavidad paleal está dividida en dos pequeñas bolsas por la presencia de un cono genital a través del cual desembocan los conductos de desove; en la bolsa dorsal se abre el ano.

Presenta de 4 a 6 pares de espículas prepaleales aciculares en unas invaginaciones poco profundas de la pared corporal ventral, dispuestas lateralmente al surco pedio antes de la abertura de la cavidad paleal.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. Debido al mal estado de los ejemplares, no es posible detallar las características del sistema nervioso en la región anterior, pero si se observa con claridad el estado impar del ganglio cerebroideo.

El órgano sensitivo atrial está delimitado por un tracto ciliado en forma de herradura y en sus paredes se disponen papilas atriales formando grupos de hasta 4 papilas en una misma base.

En dos de los especímenes estudiados, se encontró un órgano sensitivo dorsoterminal situado dorsalmente a la región posterior de la cavidad paleal.

Aparato digestivo. La boca se abre en la región posterior de la cavidad atriobucal y continúa por una corta probóscide provista de una débil envuelta de musculatura circular. La faringe está dividida en tres regiones (dos regiones separadas por un fuerte anillo de musculatura circular, según SALVINI-PLAWEN, 2006):

- La región anterior es más alta que ancha, forma un corto ciego anterodorsal y presenta un epitelio de células altas. Presenta un revestimiento cuticular interno y está rodeada por una envuelta muscular (circular y longitudinal) y de glándulas faríngeas subepiteliales de pequeño tamaño que atraviesan las fibras musculares para verter su secreción en la luz de la faringe.
- La región media se caracteriza por la presencia un anillo oblicuo de musculatura circular (100 μm de grosor) que reduce el lumen de la faringe a una cuarta parte del de la región anterior; esta región está desprovista de glándulas faríngeas.
- La región posterior de la faringe es más baja y estrecha que la región anterior y se caracteriza por presentar un epitelio de células digitiformes más alto que el de las regiones precedentes, una débil envuelta de fibras musculares y una densa envuelta de grandes glándulas faríngeas subepiteliales cargadas de gránulos de secreción.

La faringe continúa por un esófago sin esfínter, pero con glándulas esofágicas subepiteliales similares a las de la región faríngea posterior. El intestino carece de ciego anterodorsal, pero presenta constricciones laterales seriadas; finaliza en un recto ciliado largo y estrecho, que desemboca a través del ano en la bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal.

Aparato reproductor. Las gónadas se extienden sobre el intestino medio; en su interior aparecen espermatozoides y ovocitos (máximo: 10 μm de diámetro). Los gonopericardioductos conectan con la parte anterior de un pericardio voluminoso donde se diferencia un amplio corazón bicameral. Los pericardioductos se originan ventrolateralmente en la región posterior del pericardio y desembocan dorsalmente en la región anterior de los conductos de desove. No se observan vesículas seminales asociadas, pero presenta un par de receptáculos seminales cargados de espermatozoides que se abren dorsalmente en la zona de unión de los pericardioductos con los conductos de desove

Los conductos de desove discurren por separado en toda su longitud y desembocan en la cavidad paleal unidos por sus paredes medias, pero sin fusionarse, en la región ventral de la cavidad paleal a través de un corto cono genital provisto de musculatura circular.

El aparato reproductor tiene asociado un aparato copulador formado por estiletes copuladores con glándulas. Presenta dos pares de largos estiletes copuladores dispuestos ventrolateralmente a los conductos de desove y que se extienden anteriormente hasta la región anterior de los conductos de desove. Cada par está formado por un pequeño estilete acicular (9 μm de diámetro) y un estilete acanalado (31 μm de altura, 12 μm de anchura) (Figura 28E). La posición de los estiletes acanalados respecto a los aciculares es variable: en algunos ejemplares los estiletes acanalados se disponen lateralmente a los aciculares, pero en otros, la posición varía de lateral a ventral, variabilidad que se observa incluso entre los dos pares de un mismo corte transversal. Cada estilete copulador muestra una vaina individual delgada y en el extremo distal, los estiletes de cada par están envueltos por una vaina común. Las glándulas de los estiletes copuladores son de una longitud similar a la de los conductos de desove y se disponen ventrolateralmente a estos; las glándulas

conectan con el extremo distal del par de estiletes copuladores del lado correspondiente a través de un conducto estrecho y por un conducto más ancho, desembocan ventralmente en el conducto de desove, justo antes de su abertura en la cavidad paleal (conexión doble).

DISCUSIÓN

Los ejemplares examinados de *Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006, proceden de un área geográfica próxima a la localidad tipo (SALVINI-PLAWEN, 2006) y aunque las características específicas están bien definidas, se observaron una serie de diferencias que deben ser incluidas en la diagnosis de la especie:

- Los especímenes estudiados muestran un rango de tamaño corporal mayor: 1,5-7,6 mm de longitud frente a los 2,1-3,5 mm longitud que se indican en la descripción original.
- Presentan un tipo de escleritos en forma de escamas excavadas provistas de un par de expansiones laminares laterales dirigidas hacia el interior de la cara cóncava que no se describe en la descripción original. Además, se encuentra la presencia de escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo no indicadas en la diagnosis original, aunque la presencia de este tipo de escamas no se puede valorar como una diferencia significativa.
- Puede presentar hasta 24 pliegues respiratorios en la cavidad paleal, frente a los 10 pliegues indicados en la descripción original.
- La quilla mediodorsal está ausente en algunas regiones, en otras se presenta a modo de simple abultamiento dorsal y en otras, este abultamiento está atravesado por un surco medio. Esto se puede deber, tal y como se indica en la descripción original, a que la quilla mediodorsal es una estructura muy irregular.
- El órgano sensitivo dorsoterminal se dispone dorsalmente a la región posterior de la cavidad paleal, mientras que en la descripción original se indica que ocupa una posición subterminal.
- En la descripción original de la especie, se indica que los estiletes copuladores acanalados se sitúan lateralmente a los ventrales, considerando esta posición como un

carácter diagnóstico de *Hemimenia cyclomyata*. En los ejemplares aquí estudiados, se observa que la posición de los estiletes acanalados varía de lateral a ventral, lo que sugiere que pueden rotar alrededor de los estiletes copuladores aciculares, gracias a la musculatura asociada.

Hemimenia rugosa sp. nov.

DIAGNOSIS

Cuerpo de sección trapezoidal, de 18 mm de longitud y 1,6 mm de anchura. Quilla mediodorsal marcada y de estructura compleja. Con fuertes arrugas cuticulares. Cutícula delgada (10-15 μm) sin papilas epidérmicas. Con siete tipos de escleritos, incluyendo un tipo de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales. Matriz delgada. Glándulas pedias anteriores muy desarrolladas. Papilas atriales simples y gruesas. Probóscide estrecha. Faringe dividida en tres regiones: anterior con una gruesa pared muscular y glandular; media con un potente anillo de musculatura circular; posterior con una gruesa envoltura de células glandulares subepiteliales. Esófago con esfínter. Intestino sin ciego anterodorsal y sin constricciones. Sin vesículas seminales. Con receptáculos seminales. Con dos orificios genitales; conductos de desove desembocan en la región ventral de la cavidad paleal a través de un cono genital glandular común. Con un par de sacos ventrales del intestino posterior que envuelven parcialmente los estiletes copuladores. Con 10 pliegues respiratorios. Glándulas paleales en el cono genital y alrededor de la región anterior de bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. Sin glándulas suprapaleales. Con 4 pares de espículas prepaleales. Sin órgano sensitivo dorsoterminal.

Derivatio nominis. Latín: *rugosa*, arruga; *-osus*, rico en. En referencia a los característicos pliegues que muestra en su superficie.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. Un ejemplar (holotipo) seccionado en cortes transversales de 5 μm .

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica), estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 (43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W); en un fondo de corales vivos y fragmentos esqueléticos, a 993-1004 m de profundidad.

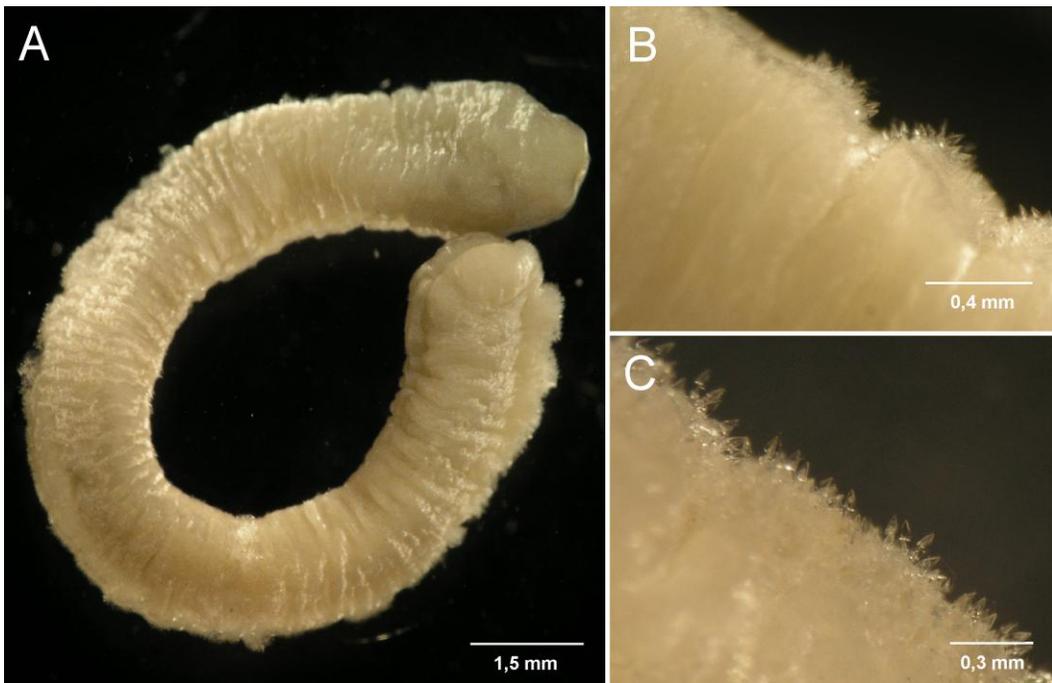


Figura 29. *Habitus* de *Hemimenia rugosa* sp. nov. A. Vista lateral. B. Detalle de la región dorsal donde se observa la quilla mediodorsal y los pliegues cuticulares. C. Detalle de la disposición de los escleritos en forma de punta de flecha sobre la quilla mediodorsal.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animal de aspecto vermiforme de 18 mm de longitud por 1,6 mm de anchura, con los extremos anterior y posterior ligeramente más anchos (2 mm). La superficie corporal está provista de unos pliegues cuticulares transversales muy profundos, que dan al animal un aspecto arrugado muy característico. En la región dorsal se encuentra una quilla mediodorsal de hasta 0,4 mm de altura, ausente en los extremos corporales (Figura 29). Sobre la quilla mediodorsal los escleritos se disponen formando ángulos casi rectos con la superficie corporal, resaltando la región dorsal y confiriéndole un aspecto erizado; sin embargo, las paredes laterales del cuerpo parecen desnudas porque los escleritos se insertan en la cutícula formando pequeños ángulos con la superficie corporal. El surco pedio está bien marcado externamente y la cavidad paleal se abre en posición subterminal. El color del espécimen conservado en etanol de 70° es blanco parduzco con un brillo iridiscente.

Manto. Presenta una cutícula delgada (10-15 μm de grosor) sin papilas epidérmicas. La epidermis monoestratificada (30-50 μm de grosor) tiene células glandulares cargadas de gránulos de secreción, principalmente básica (Figura 30G). La quilla mediodorsal está muy marcada internamente y en sección transversal se presenta como un abultamiento mediodorsal cuya forma varía de circular a triangular; la quilla está atravesada por un surco mediolongitudinal donde se dispone una masa circular de células glandulares epidérmicas rodeada por una envuelta cuticular (Figura 30G).

Bajo la epidermis se diferencia una matriz delgada, de 55 μm de grosor medio, que alcanza 100-150 μm de grosor bajo de la quilla mediodorsal; la matriz es una capa carente de estructura definida que se tiñe de un color grisáceo-azulado y donde se diferencian fibras de musculatura circular y longitudinal. La musculatura corporal dorsoventral es débil y no determina los pliegues externos, que son únicamente cuticulares.

Presenta siete tipos de escleritos macizos dispuestos en una capa:

- Puntas de flecha de 65 a 75 μm de longitud, dispuestas sobre la quilla mediodorsal formando ángulos de 70° a 90° con la superficie corporal y dirigidas en todas las direcciones (Figura 30A-I, 30B).
- Dos tipos de escamas excavadas estriadas con un reborde en la base y en los laterales. Aparecen en las paredes laterales y la región ventral del cuerpo formando pequeños ángulos con la superficie corporal:
 - Escamas excavadas anchas y cortas (20-31 μm de longitud, 10-12 μm de anchura) en las que el reborde en la base de la escama es ancho y en los laterales delgado y limitado a los dos tercios proximales (Figura 30A-II, 30C). Son el tipo de escleritos más abundantes sobre la superficie corporal.
 - Escamas excavadas estrechas y alargadas (30-45 μm de longitud, 7-11 μm de anchura) en las que el reborde lateral continúa casi hasta el extremo distal y es de una anchura similar tanto en la base como en los laterales de la escama (Figura 30A-III, 30D).

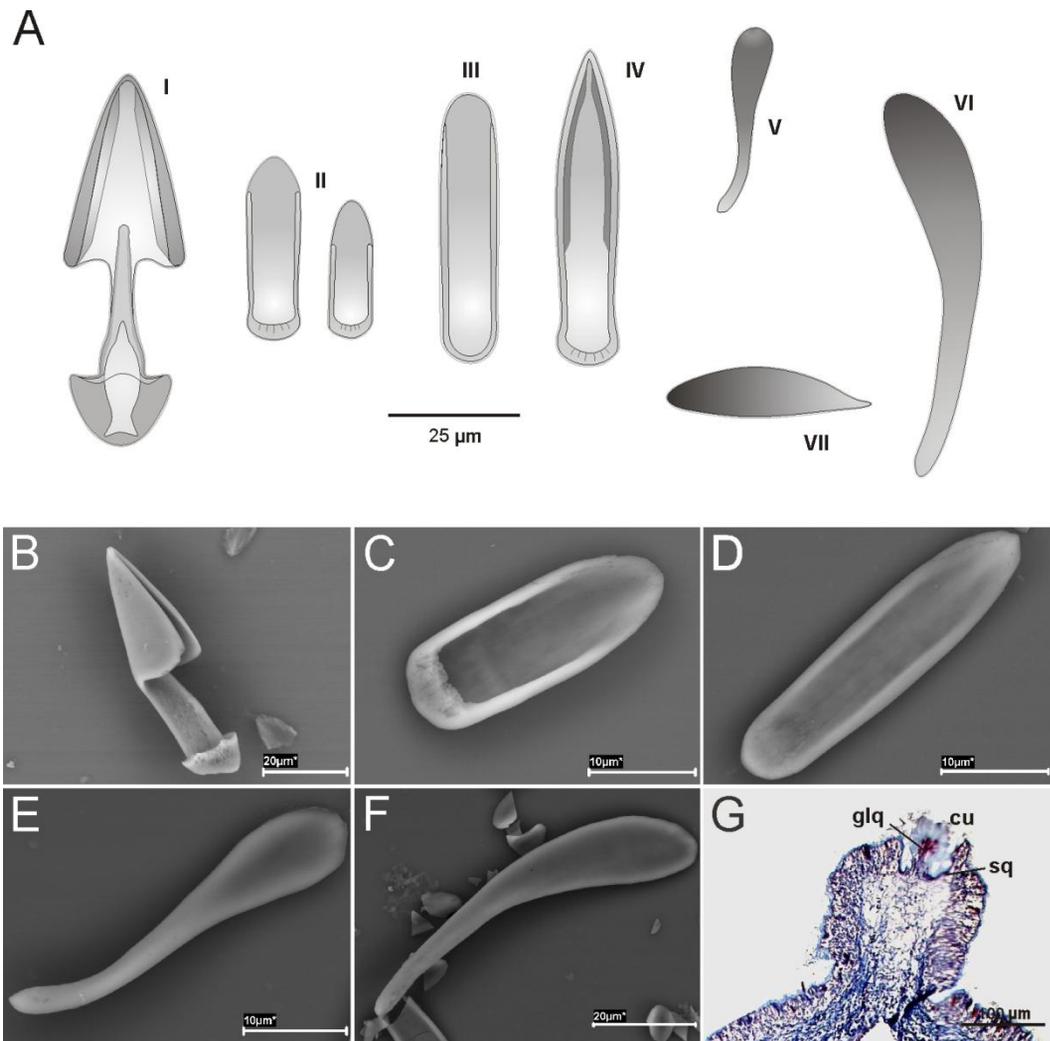


Figura 30. *Hemimienia rugosa* sp. nov. A. Tipos de escleritos. B-F. Fotografías de escleritos al SEM. B. Tipo I. C. Tipo II. D. Tipo III. E. Tipo V. F. Tipo VI. G. Fotografía al microscopio óptico de un corte a través de la quilla mediodorsal. (I - punta de flecha; II - escamas excavadas anchas y cortas con un reborde ancho en la base y delgado en los dos tercios proximales de los laterales; III - escama excavada estrecha y alargada con un reborde en la base y en los laterales; IV - escama excavada con parte distal apuntada y expansiones laminares laterales hacia el interior de la cara cóncava; V - paleta pequeña; VI - paleta grande; VII - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo; cu - cutícula; glq - masa glandular de la quilla mediodorsal; sq - surco mediolongitudinal de la quilla mediodorsal).

- Escamas excavadas con la parte distal apuntada, la parte proximal redondeada, un reborde en todo su contorno y un par de expansiones laminares laterales dirigidas hacia el interior de la parte cóncava (50-60 µm de longitud, 10-13 µm de anchura); se disponen únicamente en la región dorsal, formando ángulos rectos respecto a la superficie dorsal o ligeramente inclinadas y dirigidas en todas las direcciones (Figura 30A-IV).

- Dos tipos de escamas en forma de paleta:
 - Paletas pequeñas (35-40 μm de longitud) con un tallo delgado y recurvado (Figura 30A-V, 30E) que aparecen en la zona ventral y en los laterales del cuerpo.
 - Paletas grandes (70-80 μm de longitud) de contorno irregular y con un tallo ancho (Figura 30A-VI, 30F). Aparecen en las regiones corporales dorsal y laterales, siendo especialmente abundantes en las proximidades de la quilla mediodorsal.
- Escamas en forma de hoja de cuchillo (32-38 μm de longitud, 10-13 μm de anchura) dispuestas a los lados del surco pedio y alrededor de las aberturas de la cavidad atrio bucal y la foseta pedia (Figura 30A-VII).

Foseta pedia y surco pedio. La larga foseta pedia (300 μm de longitud, 150 μm de altura, 150 μm de anchura) se sitúa bajo la región anterior de la faringe, presenta una abertura ancha y está revestida por un epitelio con cilios largos. En las paredes laterales y frontal de la foseta pedia desembocan las glándulas pedias anteriores, que están formadas por dos folículos arracimados de secreción mucosa; estas glándulas son muy voluminosas y ocupan todo el espacio visceral entre la matriz y el aparato digestivo, extendiéndose hasta el dorso del animal (Figuras 32A, 33B-C). En la pared dorsal de la foseta pedia y en las paredes laterales del surco pedio, desembocan numerosas glándulas pedias posteriores de pequeño tamaño que se tiñen de un color rojo intenso, por lo que probablemente secretan una sustancia de tipo albúmina.

El surco pedio es amplio (175 μm de altura, 100 μm de anchura) y tiene un pliegue medio y ciliado (150 μm de altura, 100 μm de anchura), que finaliza en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal.

Cavidad paleal. La cavidad paleal es grande (780 μm de longitud, 650 μm de altura, 550 μm de anchura) y tiene una abertura subterminal. En la región posterior presenta diez pliegues respiratorios dispuestos radialmente (Figuras 31A, 32B). La región anterior de la cavidad paleal está dividida en dos áreas por la presencia de un cono genital glandular a través del cual desembocan independientemente los

conductos de desove (Figura 35G-I): dorsalmente al cono genital desemboca el recto por un ano estrecho, mientras que en la región ventral se genera una bolsa ventroanterior donde se abren los estiletes copuladores (Figura 35G-I). La cavidad paleal está revestida por un epitelio ciliado y tiene glándulas paleales de secreción básica en el cono genital y alrededor de la región anterior de la bolsa ventroanterior. Lateralmente al surco pedio, y antes de la abertura de la cavidad paleal, presenta un par de invaginaciones ventrales de la pared corporal, en forma de pequeñas bolsas, donde se disponen 4 pares de espículas prepaleales aciculares (200 μm de longitud, 30 μm de altura, 50 μm de anchura) (Figuras 31B, 32B).

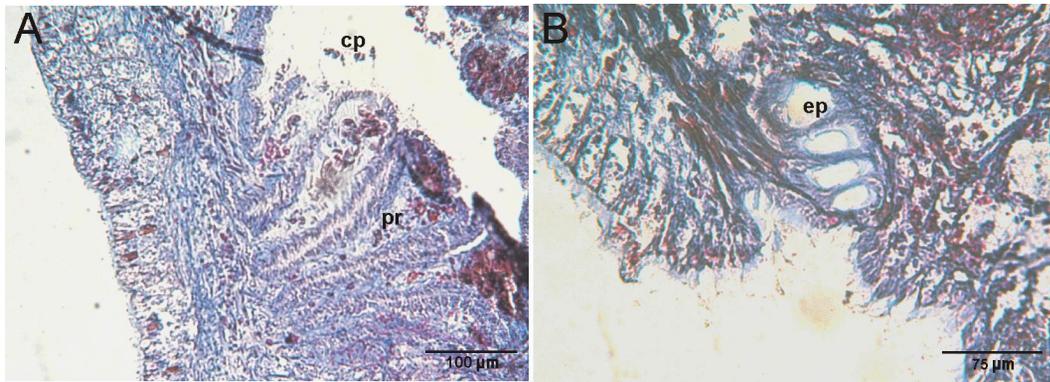


Figura 31. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de *Hemimenia rugosa* sp. nov. A. Región posterior de la cavidad paleal con pliegues respiratorios. B. Espículas prepaleales. (cp - cavidad paleal; ep - espículas prepaleales; pr - pliegues respiratorios).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo (185 μm de longitud, 110 μm de altura, 300 μm de anchura) se dispone dorsalmente a la región anterior de la faringe. De la región anterior del ganglio cerebroideo parten varios pares de nervios que inervan el atrio; de la región posterior parten, ventrolateralmente, el par de conectivos que conectan con el primer par de ganglios laterales (90 μm de longitud, 115 μm de altura, 50 μm de anchura).

Los cordones nerviosos laterales (25 de diámetro) discurren próximos a la matriz en la región corporal anterior y se sitúan más cercanos a la masa visceral en la región posterior. A lo largo de los cordones nerviosos laterales se sitúan ganglios de 100 μm de diámetro; los ganglios del último par lateral son más voluminosos (200

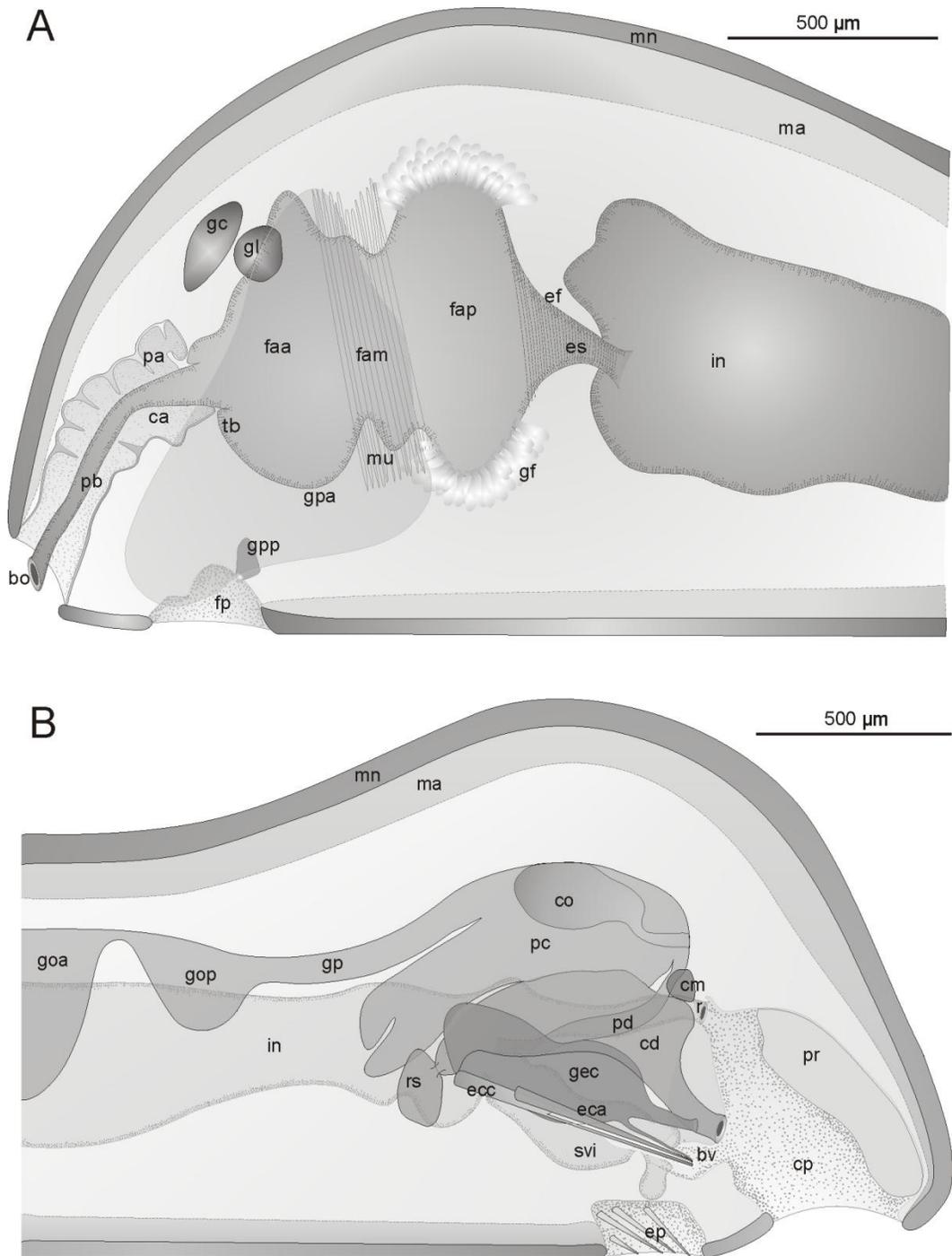


Figura 32. Reconstrucción de la anatomía interna de *Hemimenia rugosa* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (bo - boca; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; ca - cavidad atrio bucal; cd - conducto de desove; cm - comisura suprarrectal; co - corazón; cp - cavidad paleal; eca - estilete copulador acicular; ecc - estilete copulador acanalado; ef - esfínter esofágico; ep - espículas prepaleales; es - esófago; faa - región anterior de la faringe; fam - región media de la faringe; fap - región posterior de la faringe; fp - foseta pedia; gc - ganglio cerebroideo; gec - glándula de los estiletes copuladores; gf - células glandulares faríngeas; gl - ganglio lateral; goa - bolsa anterior de las gónada; gop - bolsa posterior de la gónada; gp - gonopericardioducto; gpa - glándula pedia anterior; gpp - glándula pedias posterior; in - intestino; ma - matriz; mn - manto; mu - musculatura; pa - papila atrial; pb - probóscide; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; rs - receptáculo seminal; svi - saco ventral del intestino posterior; tb - tubo bucal).

μm de longitud, 125 μm de altura, 65 μm de anchura) y están unidos por una comisura suprarrectal larga (250 μm de longitud, 80 μm de anchura).

El primer par de ganglios ventrales (150 μm de longitud, 100 μm de altura, 80 μm de anchura) aparece ventralmente a la región media de la faringe y están unidos entre sí por una comisura (2,5 μm de anchura). Los cordones nerviosos ventrales tienen un diámetro medio de 25 μm .

Los ganglios bucales se disponen lateralmente a la región anterior de la faringe, se unen entre sí por una comisura delgada y con el ganglio cerebroideo por sendos conectivos de 17 μm de diámetro.

El órgano sensitivo atrial ocupa la mitad anterior de la cavidad atriobucal común; está delimitado anteriormente por un pliegue ciliado en forma de herradura, que falta en su región posterior, e internamente está revestido por una capa cuticular de 7 μm de grosor. En sus paredes presenta numerosas papilas atriales simples, largas y gruesas (70 μm de longitud, 10 μm de anchura) (Figura 33A). No se observó órgano sensitivo dorsoterminal.

Aparato digestivo. La cavidad atriobucal es grande y con la abertura en posición terminal. La boca se sitúa en el extremo de una probóscide evaginable, larga y estrecha, que continúa posteriormente en una faringe diferenciada longitudinalmente en tres regiones de dimensiones y características diferentes (Figuras 33, 34):

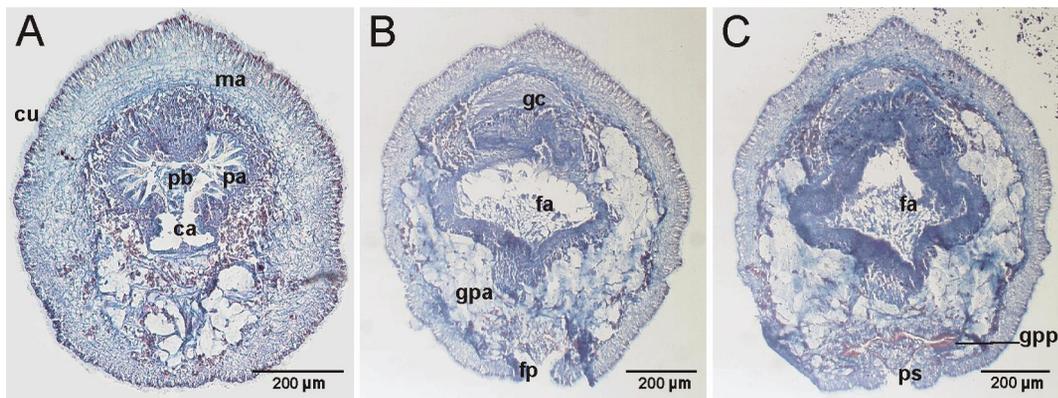


Figura 33. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Hemimenia rugosa* sp. nov. A. Cavidad atriobucal. B-C. Inicio de la región anterior de la faringe. (ca - cavidad atriobucal; cu - cutícula; fa - faringe; ma - matriz; fp - foseta pedia; gc - ganglio cerebroideo; gpa - glándula pedia anterior; gpp - glándula pedia posterior; pa - papila atrial; pb - probóscide; ps - pliegue del surco pedio).

- La región anterior de la faringe presenta una pared muy gruesa, especialmente desarrollada laterodorsal y lateroventralmente, lo que origina una faringe con una luz estrecha y de sección transversal cruciforme (Figura 34A). Presenta un epitelio delgado rodeado por una gruesa capa de fibras de musculatura circular y longitudinal (250 μm de anchura máxima), especialmente concentradas en la parte interna; intercaladas entre las fibras musculares se disponen numerosas glándulas faríngeas subepiteliales (según la terminología de SALVINI-PLAWEN, 1978a) cargadas de gránulos de secreción ácida y básica (Figura 34B).
- La región media de la faringe está rodeada por un anillo de musculatura circular oblicuo y grueso (150 μm de anchura) que comprime lateralmente la faringe estrechando mucho su luz (13 μm de anchura) (Figura 34C). El epitelio de esta región es delgado y está rodeado por una capa densa y gruesa (125 μm de anchura) de glándulas faríngeas subepiteliales cargadas de gránulos de secreción básica (Figura 34D).
- La región posterior de la faringe tiene un epitelio delgado (35 μm de anchura) y un lumen ancho y ovalado (700 μm de altura, 500 μm de anchura). Está rodeada de una capa muy delgada de musculatura circular y una envuelta gruesa (100 μm de anchura) de glándulas faríngeas subepiteliales con forma de botella, pero menos densa que en las regiones precedentes. Estas glándulas son de dos tipos atendiendo a la naturaleza de sus gránulos de secreción: glándulas de secreción mucosa ácida (teñidas de azul) y glándulas de secreción básica (teñidas de rojo) (Figura 34E).

La faringe continúa posteriormente en un esófago largo y estrecho provisto de un potente esfínter y una envuelta de glándulas esofágicas subepiteliales de secreción básica y aspecto similar a las de la región posterior de la faringe (Figura 34F). El esófago se abre frontalmente en un intestino de lumen amplio (500 μm de altura, 400 μm de anchura), que muestra un epitelio delgado de naturaleza glandular y un tracto ciliado mediodorsal. El intestino carece de ciego anterodorsal y de constricciones laterales seriadas, pero en su región posterior se diferencian un par de largos sacos ventrales que se dirigen posteriormente hasta la región anterior de la cavidad

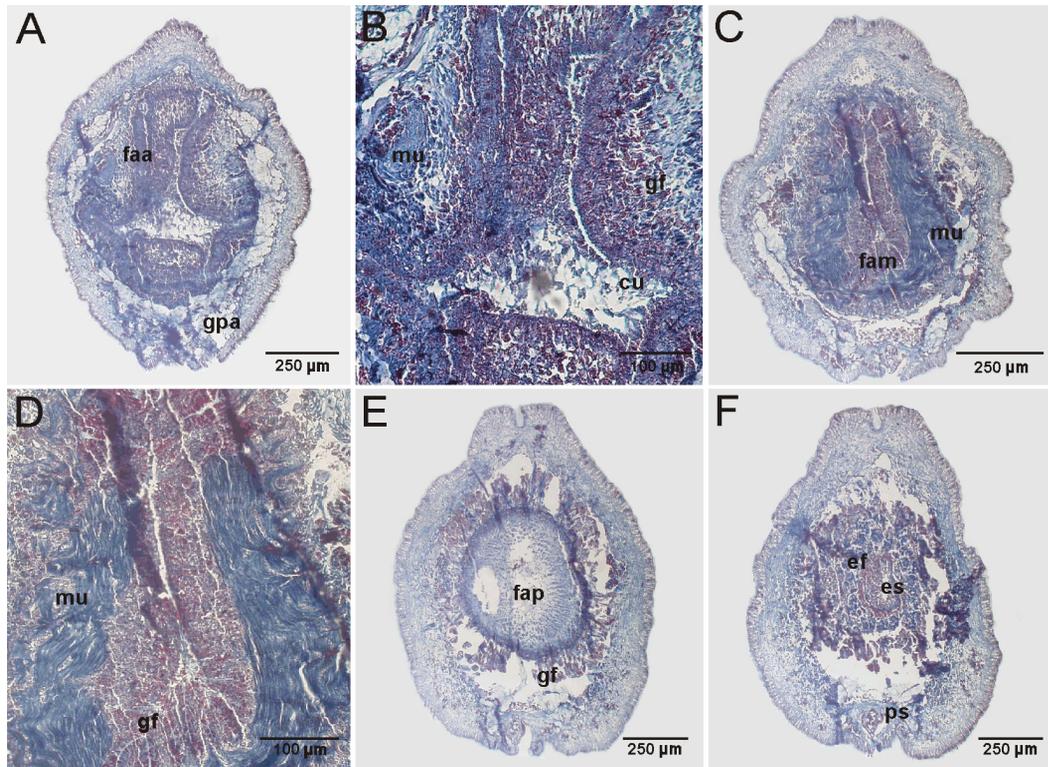


Figura 34. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Hemimenia rugosa* sp. nov. A-B. Región anterior de la faringe con una gruesa pared de naturaleza glandular y muscular. C-D. Región media de la faringe rodeada por un fuerte anillo de musculatura circular. E. Región posterior de la faringe con células glandulares subepiteliales en forma de botella. F. Esófago con esfínter y células glandulares subepiteliales. (cu - cutícula; ef - esfínter esofágico; es - esófago; faa - región anterior de la faringe; fam - región media de la faringe con anillo muscular; fap - región posterior de la faringe; gf - células glandulares subepiteliales faríngeas; gpa - glándula pedia anterior; mu - musculatura; ps - pliegue del surco pedio).

paleal; estos sacos discurren ventrolateralmente a los conductos de desove y rodean, lateral y ventralmente, a los pares de estiletos copuladores, excepto en su porción más distal (Figuras 32B, 35D-F).

La parte final del intestino se estrecha para formar un recto ciliado que desemboca, a través del ano, en la corta bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal (Figura 32B).

Sistema circulatorio. El corazón bicameral es una amplia invaginación de la pared dorsal del pericardio. El ventrículo (200 µm de altura, 180 µm de anchura) discurre por la mitad anterior del pericardio unido a la pared dorsal, posteriormente se separa y se curva para continuar en una aurícula estrecha (80 µm de diámetro) que alcanza el final del pericardio y se continúan por los senos de la región posterior relacionados con los pliegues respiratorios de la cavidad paleal.

El seno mediodorsal (60 μm de altura, 90 μm de anchura) se extiende dorsalmente a los gonopericardioductos, a las gónadas y al intestino. No se distingue con claridad el seno medioventral, pero hay numerosos senos sanguíneos pequeños que atraviesan la matriz.

Aparato reproductor. Presenta un par de gónadas tubulares diferenciadas longitudinalmente en dos bolsas (Figura 32B). Las bolsas anteriores son muy grandes (máx. 550 μm de altura, 140 μm de anchura), reduciendo el lumen del intestino a una tercera parte, y están repletas de ovocitos en desarrollo (Figuras 32B, 35A). Las bolsas posteriores de las gónadas son cortas, estrechas (máx. 250 μm de altura, 90 μm de anchura) y muestran ovocitos en las paredes medias y espermatozoides en las paredes laterales. Los ovocitos alcanzan un tamaño máximo de 75 μm de diámetro, tienen un núcleo diferenciado de 15 μm de diámetro, un pequeño nucleolo y un citoplasma cargado de gránulos de vitelo. Los espermatozoides tienen un tamaño medio 60 μm de longitud.

Los gonopericardioductos presentan una sección transversal ovalada (120 μm de altura, 60 μm de anchura), están repletos espermatozoides y desembocan en la región anterodorsal del pericardio. El pericardio es amplio (900 μm de longitud, 380 μm de altura, 300 μm de anchura), presenta dos pares de bolsas frontales y en su interior se distinguen masas de espermatozoides.

Los pericardioductos parten de la región lateroposterior del pericardio y desembocan lateralmente en la región anterior de los conductos de desove; los pericardioductos están comprimidos lateralmente (125 μm de altura, 65 μm de anchura), presentan un epitelio ciliado con un tiflosolio mediodorsal y no tienen vesículas seminales asociadas.

En el extremo anterior de los conductos de desove se abren un par de receptáculos seminales globosos (150 μm de longitud, 170 μm de altura, 230 μm de anchura) a través de unos conductos estrechos, cortos y recurvados (Figuras 32B, 35C). Los receptáculos seminales están repletos de espermatozoides orientados con la cabeza dirigida hacia la pared y la cola hacia el centro del receptáculo.

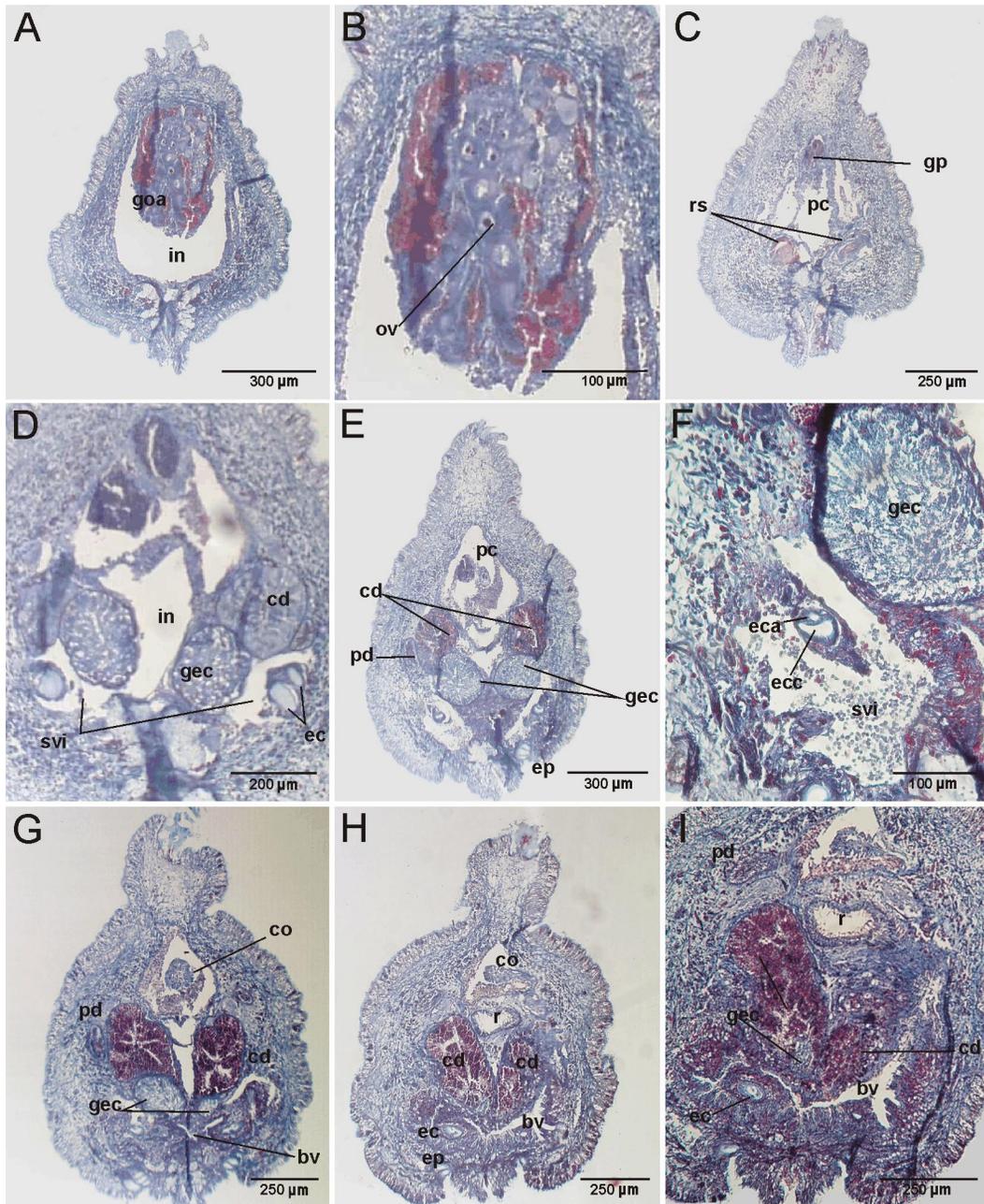


Figura 35. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Hemimenia rugosa* sp. nov. A-B. Bolsas anteriores de las gónadas con ovocitos. C. Receptáculos seminales y gonopericardioductos repletos de espermatozoides. D. Inicio de los sacos ventrales del intestino posterior. E. Región media de los conductos de desove y glándulas de los estiletes copuladores. F. Par de estiletes copuladores rodeado por el saco ventral del intestino posterior. G. Región posterior de los conductos de desove. H-I. Conexión de la glándula de los estiletes copuladores con la parte posterior del conducto de desove; conexión de la glándula de los estiletes copuladores. (bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; co - corazón; cd - conducto de desove; ec - estiletes copuladores; eca - estilete copulador acanalado; ecc - estilete copulador acanalado; ep - espículas prepaleales; gec - glándula de los estiletes copuladores; goa - bolsa anterior de las gónadas; gp - gonopericardioducto; in - intestino; ov - ovocitos; pc - pericardio; pd - pericardioducto; r - recto; rs - receptáculo seminal; svi - saco ventral del intestino posterior).

Los conductos de desove discurren separados en toda su longitud y desembocan en la región ventral de la cavidad paleal a través de un cono genital glandular común, justo por detrás de la bolsa ventroanterior (Figuras 32B, 35D-I). Son muy voluminosos (260 μm de altura, 240 μm de anchura) y están revestidos por un epitelio columnar cargado de gránulos de secreción básica.

Relacionado con el aparato reproductor, presenta un aparato copulador compuesto por estiletos y glándulas asociadas. A cada lado del cuerpo aparece un par de estiletos copuladores que se disponen ventrolateralmente al conducto de desove y se abren en la bolsa ventral de la cavidad paleal (Figura 32B). Los pares de estiletos copuladores están formados por un estilote acicular dorsal de sección transversal circular (550 μm de longitud; 15 μm de diámetro en la parte distal y 40 μm en la parte proximal) y un estilote ventral acanalado en su mitad distal y circular en la proximal (650 μm de longitud; mitad proximal de 55 μm de diámetro y mitad distal 48 μm de anchura por 22 μm de altura) (Figura 35F-I). Cada estilote copulador está revestido por una envuelta individual delgada y en el tercio distal presentan una vaina común al par de estiletos, formada por el epitelio de la cavidad paleal. Cada par de estiletos copuladores está asociado a una glándula globular muy voluminosa (máx. 300 μm de altura, 200 μm de anchura) de epitelio columnar glandular con células de naturaleza secretora mucosa ácida (Figura 35D-I). Las glándulas de los estiletos copuladores se disponen ventrolateralmente a los conductos de desove y presentan una doble conexión: por un lado se abren a la región posterior del conducto de desove, inmediatamente antes de que desemboken en la cavidad paleal, y por otro lado conectan con el extremo distal del par de estiletos copuladores a través de un conducto muy estrecho (Figuras 32B, 35H-I).

DISCUSIÓN

Hemimenia rugosa sp. nov. se clasifica en el Orden NEOMENIAMORPHA Salvini-Plawen, 1978, por presentar escleritos macizos de tipo escama y escleritos en forma de punta de flecha, pliegues respiratorios y un aparato copulador formado por dos pares de estiletos copuladores con glándulas, así como por carecer de órganos

glandulares ventrolaterales de la faringe. Se sitúa en la Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978, porque presenta una cutícula delgada sin papilas epidérmicas y escleritos en forma de puntas de flecha restringidos a áreas longitudinales corporales. La Familia HEMIMENIIDAE incluye a los géneros *Archaeomenia* Thiele, 1906 y *Hemimenia* Nierstrasz, 1902. La nueva especie se sitúa dentro del género *Hemimenia* porque carece de rádula y porque los escleritos del manto están formados principalmente por escamas (NIERSTRASZ, 1902; SALVINI-PLAWEN, 1978a; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

En el género *Hemimenia* se incluyen un total de ocho especies, tres de ellas descritas en esta Memoria. *Hemimenia rugosa* sp. nov., *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. y *H. tripla* sp. nov., comparten la presencia de un par de sacos ventrales del intestino posterior, estructura también descrita en *Archaeomenia prisca* Thiele, 1906, en *Imeroberpia laubieri* Handl, 2002 y en otras tres especies del género *Neomenia* Tullberg, 1875 (THIELE, 1906; HANDL, 2002; SALVINI-PLAWEN, 2004a, 2006). Además, *H. rugosa* sp. nov., *H. nanodoryata* sp. nov. y *H. tripla* sp. nov. presentan una faringe con tres regiones y un tipo de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales, caracteres que también están presentes en *Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006, descrita en el mismo ámbito biogeográfico (SALVINI-PLAWEN, 2006).

H. rugosa sp. nov. se diferencia de *H. nanodoryata* sp. nov. (Tabla 11) en el mayor tamaño corporal (3 veces superior) y por presentar unas fuertes arrugas cuticulares, espículas prepaleales, un único tipo de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales y por carecer de escleritos macizos estrechos. El aparato digestivo muestra un patrón similar, pero difiere por la configuración y las características de las regiones faríngeas, por el mayor tamaño de los sacos ventrales del intestino posterior y por carecer de ciego anterodorsal y de constricciones intestinales, ambos caracteres presentes en *H. nanodoryata* sp. nov. Respecto al aparato reproductor, difiere por presentar gónadas diferenciadas en bolsas, receptáculos seminales, cono genital y en que los conductos de desove no desembocan en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; asimismo, el aparato copulador de *H. rugosa* sp. nov. es de mayor tamaño en relación al tamaño de los

conductos de desove. Además se diferencia por presentar papilas atriales simples y glándulas paleales.

H. rugosa sp. nov. presenta un conjunto de escleritos del manto similar al de *H. tripla* sp. nov., pero se diferencia de esta (Tabla 11) por presentar mayor tamaño corporal, fuertes arrugas cuticulares, carecer de órgano sensitivo dorsoterminal y por presentar papilas atriales simples. También muestra diferencias en la configuración y las características de las regiones faríngeas, en especial por una mayor longitud de la región posterior, y presenta un esófago ausente en *H. tripla* sp. nov. El aparato reproductor de *H. rugosa* sp. nov. difiere del de *H. tripla* sp. nov. por la presencia de gónadas diferenciadas en bolsas, por la doble conexión de las glándulas de los estiletes copuladores y porque los conductos de desove no se abren en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal.

H. rugosa sp. nov. se diferencia de *H. cyclomyata* (Tabla 11) por presentar mayor tamaño corporal, unas fuertes arrugas cuticulares, papilas atriales simples, esfínter esofágico, un par de sacos ventrales del intestino posterior, gónadas diferenciadas en bolsas y glándulas paleales. Además *H. rugosa* sp. nov. carece de las constricciones laterales del intestino y del órgano sensitivo dorsoterminal presentes en *H. cyclomyata* sp. nov.

Respecto al resto de las especies descritas en la misma área, *Hemimenia atlantica* Salvini-Plawen, 2006 (Banco de Galicia e Islas Azores) y *Hemimenia glandulosa* Salvini-Plawen, 2006 (Banco de Galicia), la nueva especie *H. rugosa* sp. nov. difiere (Tabla 11) por el mayor tamaño corporal y por presentar arrugas cuticulares muy marcadas. *H. rugosa* sp. nov. presenta escamas escavadas con la parte distal apuntada y un par expansiones laminares laterales ausentes en *H. atlantica* y en *H. glandulosa* (SALVINI-PLAWEN, 2006). Otras diferencias son la estructura de la quilla mediodorsal, que presenta una matriz relativamente delgada, papilas atriales simples, una faringe dividida en tres regiones, esófago y un par de sacos ventrales del intestino posterior y que carece de constricciones intestinales. En relación al aparato reproductor, difiere por la organización en bolsas de las gónadas, por la ausencia de vesículas seminales y por presentar dos orificios genitales. También se diferencia por carecer de glándulas suprapaleales y de órgano sensitivo dorsoterminal. Particularmente, difiere de

H. atlantica por presentar dos tipos de escamas en forma de paleta y carecer de escleritos macizos estrechos y de *H. glandulosa*, por presentar escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo, paletas pequeñas (*H. glandulosa* tiene paletas grandes descritas como escamas en forma de maza), una probóscide claramente diferenciada y porque en *H. rugosa* sp. nov. los conductos de desove permanecen separados en toda su longitud.

H. rugosa sp. nov. difiere de las especies de otras áreas biogeográficas (Tabla 11), *Hemimenia intermedia* Nierstrasz, 1902 (Indonesia) y *Hemimenia dorsosulcata* Salvini-Plawen, 1978 (Pacífico Subantártico), por presentar escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales, dos tipos de escamas excavadas con un reborde en la base y los laterales, escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo, papilas atriales simples, probóscide, tres regiones faríngeas, esófago, un par de sacos ventrales del intestino posterior, gónadas divididas en bolsas y glándulas paleales y por carecer de constricciones laterales del intestino. Particularmente, difiere de *H. intermedia* por presentar escamas en forma de paleta, en que sus conductos de desove no se fusionan y los dos orificios genitales se abren en la región ventral de la cavidad paleal y en que carece del ciego anterodorsal del intestino, de las glándulas suprapaleales y de las vesículas seminales que presenta *H. intermedia* (NIERSTRASZ, 1902). Y de *H. dorsosulcata* además difiere por presentar paletas grandes, así como por presentar una quilla mediodorsal, mientras que *H. dorsosulcata* presenta un surco mediolongitudinal. Otras diferencias son la ausencia órgano sensitivo dorsoterminal y de ciego anterodorsal del intestino, ambos caracteres presentes en *H. dorsosulcata* (SALVINI-PLAWEN, 1978a).

Los caracteres diferenciales entre *H. rugosa* sp. nov. y las otras especies conocidas del género *Hemimenia* son suficientemente identificativos para considerar a *H. rugosa* sp. nov. como una especie nueva para la Ciencia.

Carácter	<i>H. intermedia</i>		<i>H. dorsosudana</i>		<i>H. atlantica</i>		<i>H. cyclonyata</i>		<i>H. glandulosa</i>		<i>H. rigosa</i>		<i>H. nanobryata</i>		<i>H. tripla</i>	
	Indonesia	Pacífico Subantártico	Islas Azores y Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia	Galicia
Distribución																
Talla: longitud máxima	14 mm	30 mm	3-5 mm	7,6 mm	3 mm	18 mm	6,4 mm	8 mm								
Tipos de escleritos	3	3	5	6	4	7	9	7								
Quilla mediodorsal	+ con bolsas	-	+ simple	+ compleja	+ simple	+ compleja	+ compleja	+ compleja								
Quillas ventrolaterales	-	-	-	-	-	-	-	-								
Matriz	?	+	+	+	+	+	+	+								
Surco pedio hasta la cavidad palcal	-	-	+1	+	-	+	-	+								
Papilas atriales	en grupos	en pares	en grupos	en grupos	en grupos	simples	en grupos	en grupos								
Proboscíde	-	-	+	+	-	+	+	+								
Regiones faríngeas	1	2	2	3	2	3	3	3								
Glandulas faríngeas epitriales	-	+	-	-	-	-	-	-								
Glandulas faríngeas subepitriales	+	+	+	+	+	+	+	+								
Esófago	-	-	-	+	-	+	+	+								
Esfinter esofágico	-	-	-	-	-	-	+	+								
Ciego dorsoanterior del intestino	+ largo	+ corto	-	-	-	-	-	+								
Constricciones laterales del intestino	+	+	+	+	+	+	+	+								
Sacos ventrales del intestino posterior	-	-	-	-	-	-	+	+								
Vesículas seminales	+	-	+	+	+	+	+	+								
Receptáculos seminales	+	+	+	+	+	+	+	+								
Como genital	-	-	-	+	-	+	+	+								
Orificios genitales	1	2	1	2	1	2	2	2								
Posición del orificio(s) genital(es) en la cavidad palcal	en bv	en bv	en bv ¹	ventral	en bv	ventral	en bv	ventral								
Tamaño de los estiletes copuladores respecto al tamaño de los conductos de desove	largos	largos	largos	largos	largos	largos	largos	largos								
Tamaño de las glándulas de los estiletes copuladores respecto al tamaño de los conductos de desove	anchas y largas	anchas y largas	estrechas y alargadas	anchas y largas	anchas y largas	anchas y largas	anchas y largas	anchas y largas								
Conexiones de las glándulas de los estiletes copuladores	doble	doble	doble	doble	doble	doble	doble	doble								
Glandulas palcales	-	-	++	-	++	+	+	+								
Glandulas suprapalcales	+	-	+	+	+	+	+	+								
Espículas prepalcales	6-10 pares	7 pares	5-10 pares	6 pares	7 pares	4 pares	4 pares	4 pares								
Pliegues respiratorios	20	10-14	6-7	10-24	4	10	9	9-10								
Órgano sensitivo dorsoterminal	-	+	+	+	+	-	-	-								

Tabla 11. Esquema comparativo de las especies del género *Hemimenia* Nierstraz, 1902. (+: presentes; -: ausentes; ?: desconocido; bv: bolsa ventroanterior de la cavidad palcal; i: interpretada como bolsa genital parcialmente separada de la cavidad palcal según SALVINI-PLAWEN (2006)).

Hemimenia nanodoryata sp. nov.

DIAGNOSIS

Cuerpo de 6,4 mm de longitud y 0,8 mm de anchura. Quilla mediodorsal de estructura compleja. Cutícula delgada (7 μm) sin papilas epidérmicas. Nueve tipos de escleritos, incluyendo dos tipos de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales. Matriz delgada. Papilas atriales en pares o grupos de 4. Probóscide estrecha. Faringe dividida en tres regiones: región anterior de paredes delgadas, región media con un fuerte anillo muscular muy oblicuo y región posterior con una gruesa envoltura de glándulas faríngeas subepiteliales. Esófago con esfínter anterior delgado. Intestino con ciego anterodorsal corto y con constricciones. Con un par de cortos sacos ventrales del intestino posterior. Sin vesículas seminales. Sin receptáculos seminales. Con dos orificios genitales que se abren en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. Aparato copulador (glándulas y estiletos) de pequeñas dimensiones. Con 9 pliegues respiratorios. Sin glándulas paleales ni suprapaleales. Sin espículas prepaleales. Sin órgano sensitivo dorsoterminal.

Derivatio nominis. Griego: *nanus*-, enano; *dory*, viga, lanza. Latín: *-ata* provisto de. En relación al pequeño tamaño del aparato copulador.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. Un ejemplar (holotipo) seccionado en cortes transversales de 5 μm .

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica), estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 (43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W), en un fondo de corales vivos y fragmentos esqueléticos, a 993-1004 m de profundidad.

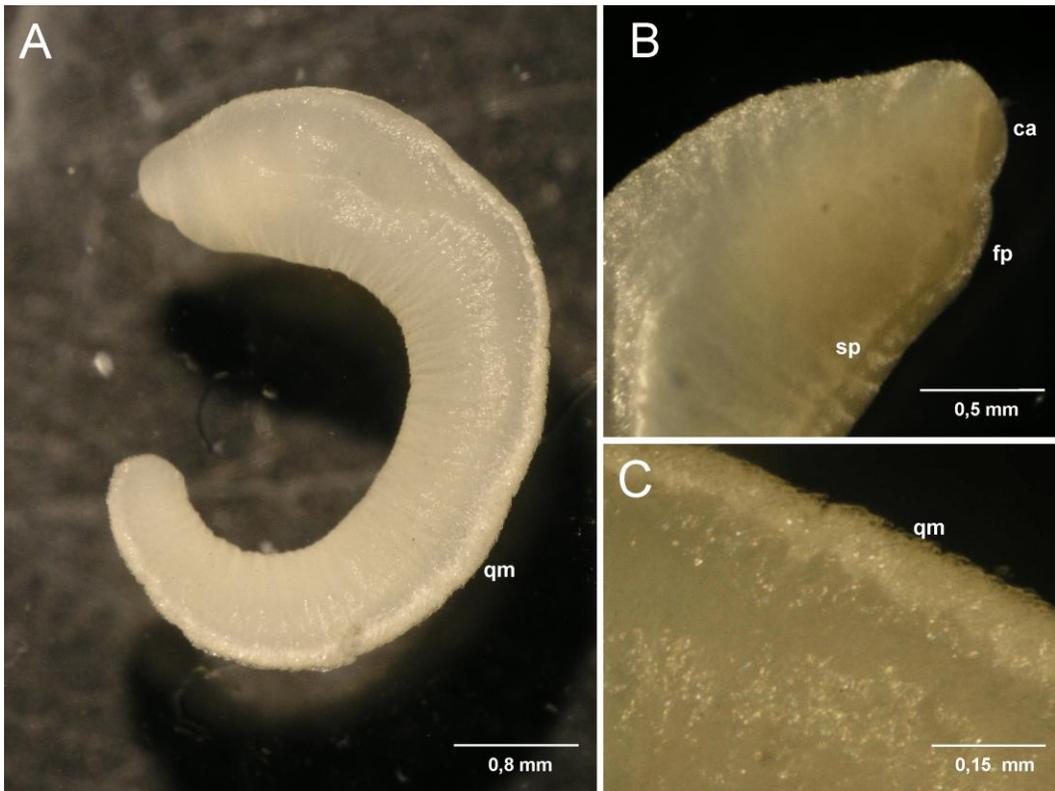


Figura 36. *Habitus* de *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. A. Vista lateral. B. Detalle de la región anterior, donde se observa la cavidad atriobucal y la foseta pedia. C. Quilla mediodorsal. (ca - cavidad atriobucal; fp - foseta pedia; qm - quilla mediodorsal; sp - surco pedio).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animal de 6,4 mm de longitud y de anchura decreciente hacia la parte posterior del cuerpo: extremo anterior 1,15 mm; región media 0,8 mm; y extremo posterior 0,5 mm. Sección transversal circular, tendiendo a triangular en la región posterior. Presenta una quilla mediodorsal (0,1 mm de altura) de forma trapezoidal (Figura 36A, 36C) y arrugas cuticulares transversales poco profundas originadas por la musculatura corporal dorsoventral (Figura 36). Los laterales del cuerpo parecen desnudos porque los escleritos se disponen recostados sobre la superficie corporal (escleritos esqueléticos), mientras que en la quilla mediodorsal muestran una inserción de oblicua a casi vertical (escleritos oblicuos y radiales).

La cavidad atriobucal y la foseta pedia son claramente visibles en la región anterior (Figura 36B). El surco pedio está bien marcado y la cavidad paleal se abre en

posición subterminal. El color del espécimen conservado en etanol de 70°, es blanco con un brillo iridiscente.

Manto. Presenta una cutícula delgada (5-7 μm de grosor) sin papilas epidérmicas. La epidermis monoestratificada es una capa mal definida, con un grosor variable de 5 a 10 μm . Por debajo de la epidermis se dispone una matriz relativamente delgada, con un espesor medio de 90 μm , que alcanza bajo la quilla mediodorsal 150 μm de grosor.

En sección transversal, la quilla mediodorsal varía de forma circular a trapezoidal; la quilla está atravesada por un surco medio longitudinal donde se dispone una masa circular de células epidérmicas glandulares de secreción básica rodeadas por una capa de cutícula.

Presenta nueve tipos de escleritos macizos dispuestos en una capa (Figura 37):

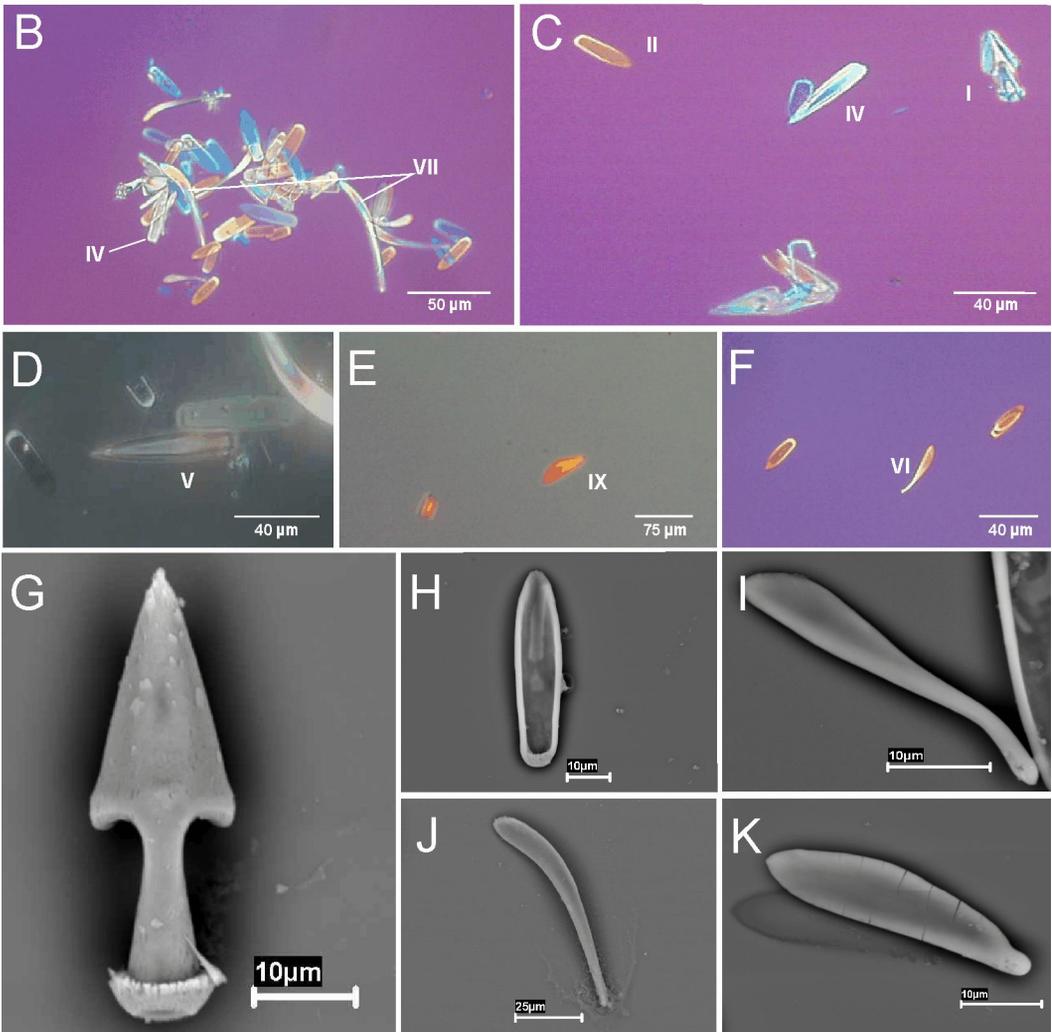
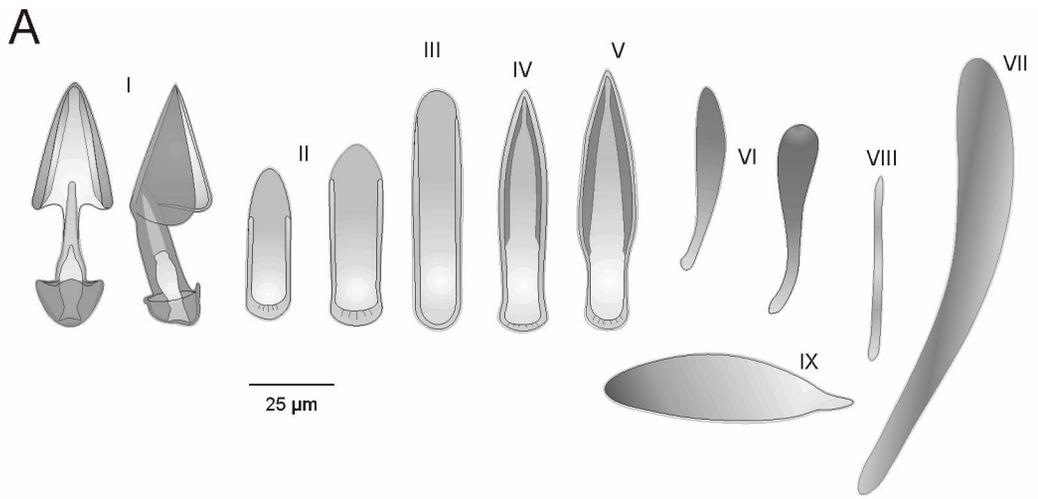
- Puntas de flecha de 40-65 μm de longitud que aparecen dispuestas sobre la quilla mediodorsal, en ángulos de 45 a 70° respecto la superficie corporal (Figura 37A-I, 37C).
- Dos tipos de escamas excavadas estriadas con un reborde en la base y en los laterales. Las escamas se disponen o formando pequeños ángulos con la superficie corporal o bien son casi tangenciales:
 - Escamas excavadas anchas y cortas (25-45 μm de longitud, 9-14 μm de anchura), con un reborde ancho en la base y más estrecho en los dos tercios proximales de los laterales (Figura 37A-II, 37C). Constituyen el tipo de escleritos más abundantes sobre la superficie corporal y muestran diversidad de forma y tamaño, siendo las más pequeñas ligeramente más anchas.
 - Escamas excavadas alargadas y estrechas (40-50 μm de longitud, 5-13 μm de anchura), con un reborde de grosor uniforme que continúa casi hasta el extremo distal de la escama (Figura 37A-III, 37H). Son abundantes en la mitad ventral del cuerpo.
- Dos tipos de escamas excavadas con la parte distal apuntada, la parte proximal redondeada, un reborde en todo su contorno y un par de expansiones laminares laterales dirigidas hacia el interior de la cara cóncava. Se disponen sobre la quilla

mediodorsal o sus proximidades, formando ángulos de 45 a 70° con la superficie corporal y dirigidas hacia la región posterior del cuerpo.

- El tipo más abundante incluye escamas excavadas de anchura constante en el eje próximo-distal, salvo por una pequeña escotadura cerca de la base (50-65 µm de longitud) (Figura 37A-IV, 37C-IV).
- Un segundo tipo de escamas ligeramente más grandes (60-70 µm de longitud), con el tercio proximal más estrecho que los dos tercios distales y con expansiones laminares laterales anchas y prominentes (Figura 37A-V, 37D).
- Dos tipos de escamas en forma de paleta:
 - Paletas pequeñas (38-50 µm de longitud, 7,5-9 µm de anchura) con dos morfotipos: paletas con la parte aplanada ligeramente redondeada y un tallo recurvado; y paletas de contorno irregular, con la parte aplanada más grande y con un tallo corto y más rectilíneo (Figura 37A-VI, 37F). Se disponen en las paredes laterales del cuerpo.
 - Paletas grandes (80-150 µm de longitud, 10-15 µm de anchura) que aparecen principalmente sobre la quilla mediodorsal o lateralmente a esta, formando ángulos próximos a los 90° y dirigidas hacia la parte posterior del cuerpo, siendo menos numerosas en los laterales del cuerpo (Figura 37A-VII, 37B).
- Escleritos macizos estrechos, de 55-60 µm de longitud y 2-4 µm de anchura (Figura 37A-VIII).
- Escamas en forma de hoja de cuchillo (75-88 µm de longitud, 22-24 µm de anchura) que se disponen a los lados del surco pedio y alrededor de las aberturas de la cavidad atriobucal y de la foseta pedia (Figura 37A-IX, 37E, 37K).

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia es una cavidad grande y ciliada (300 µm de longitud, 90 µm de altura, 60 µm de anchura) donde desembocan

Figura 37. Escleritos de *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. A. Tipos de escleritos. B-F. Fotografías bajo la lupa binocular con cámara Nomarski. G-K. Fotografías al SEM. G. Tipo I. H. Tipo III. I. Tipo VI. J. Tipo VII. K. Tipo IX. (I - punta de flecha; II - escamas excavadas anchas y cortas con reborde en la base y los dos tercios proximales de los laterales; III - escama excavada estrecha y alargada con un reborde en la base y los laterales; IV - escama excavada con parte distal apuntada, una escotadura basal y un par de expansiones laminares laterales hacia la cara cóncava; V - escama excavada con parte distal apuntada, estrechas en su tercio proximal y provistas de un par de anchas expansiones laminares laterales hacia la cara cóncava; VI - paletas pequeñas; VII - paleta grande; VIII - esclerito macizo y estrecho; IX - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).



dorsalmente las glándulas pedias anteriores y posteriores de pequeño tamaño. El techo de la foseta pedia forma un pliegue fuertemente ciliado de sección transversal ovalada, que continúa por el surco pedio y termina antes de la abertura de la cavidad paleal. El surco pedio y su pliegue ciliado son pequeños en la región corporal anterior (surco pedio: 50 μm de altura, 55 μm de anchura; pliegue ciliado: 40 μm de altura, 40 μm de anchura), pero aumentan notablemente de tamaño hacia la región posterior (surco pedio: 120 μm de altura, 100 μm de anchura; pliegue ciliado: 80 μm de altura, 80 μm de anchura) (Figuras 40, 41).

Cavidad paleal. La cavidad paleal es amplia y se abre al exterior por una estrecha abertura subterminal. En la región posterior presenta nueve pliegues respiratorios grandes (Figuras 38B, 41F). La mitad anterior de la cavidad paleal está dividida en dos bolsas por un tabique horizontal provisto de numerosas fibras de musculatura circular: una bolsa dorsal corta donde desemboca el recto y una bolsa ventroanterior, o genital, donde desembocan dorsalmente los dos conductos de desove, sin fusionarse, pero unidos por sus paredes medias (Figuras 38B, 41C-D).

Presenta un par de pequeños estiletes copuladores situados lateralmente a la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal e incluidos en la pared corporal. Carece de glándulas paleales y suprapaleales, y a diferencia del resto de especies del género *Hemimenia*, no se observan espículas prepaleales, aunque presenta un par de bolsas estrechas y poco profundas en una posición similar.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El sistema nervioso está muy desarrollado. El ganglio cerebroideo es grande (160 μm de longitud, 120 μm de altura, 190 μm de anchura), de sección transversal trapezoidal y se dispone dorsalmente a la región anterior de la faringe (Figuras 38A, 39B, 40B). De su región anterior parten dos pares de nervios que inervan el atrio y la región oral. Los conectivos cerebro-laterales (80 μm de longitud, 15 μm de anchura) parten ventrolateralmente de la región posterior del ganglio cerebroideo para conectar con el primer par de ganglios laterales (85 μm de longitud, 80 μm de altura, 35 μm de anchura). En la región media del cuerpo, los cordones nerviosos laterales (25 μm de altura, 30 μm de anchura) se disponen en el seno de la matriz, pero

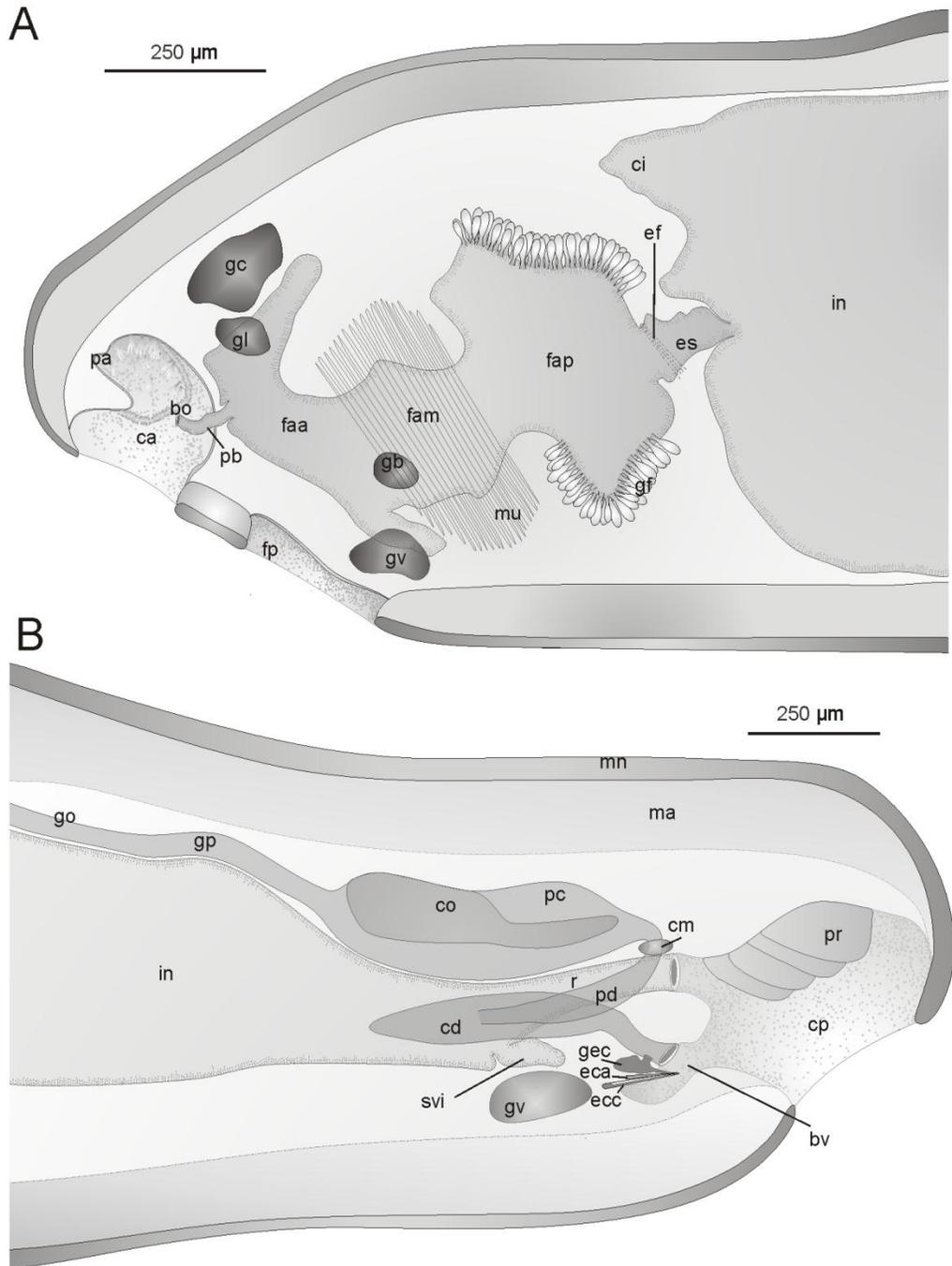


Figura 38. Reconstrucción de la anatomía interna de *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (bo - boca; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; ca - cavidad atrio-buccal; cd - conducto de desove; ci - ciego del intestino; cm - comisura suprarrectal; co - corazón; cp - cavidad paleal; eca - estilete copulador acicular; ecc - estilete copulador acanalado; ef - esfínter esofágico; es - esófago; faa - región anterior de la faringe; fam - región media de la faringe; fap - región posterior de la faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gec - glándula de los estiletos copuladores; gf - células glandulares faríngeas; gl - ganglio lateral; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gv - ganglio ventral; in - intestino; ma - matriz; mn - manto; mu - musculatura; pa - papilas atriales; pb - probóscide; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; svi - saco ventral del intestino posterior).

posteriormente se sitúan muy próximos a la masa visceral. Los ganglios laterales posteriores son muy grandes (150 μm de longitud, 65 μm de altura, 60 μm de anchura) y están unidos por una comisura suprarrectal ancha (50 μm de longitud, 25 μm de altura, 60 μm de anchura) bajo la parte final del pericardio (Figura 38B).

Los ganglios del primer par ventral son grandes (130 μm de longitud, 65 μm de altura, 60 μm de anchura) y están unidos entre sí por dos comisuras (aprox. 3 μm de anchura). Del primer par ventral parten sendos cordones nerviosos ventrales gruesos (40 μm de diámetro) que recorren toda la longitud del cuerpo del animal. Los ganglios de la cadena ventral son grandes y de sección transversal circular y el último par se sitúa próximo a los conductos de desove. Además, presenta un par de ganglios bucales (85 μm de longitud, de 50 μm de altura, 60 μm de anchura) que se disponen lateralmente al anillo muscular de la región media de la faringe.

El órgano sensitivo atrial ocupa la región dorsal de la cavidad atriobucal común. La parte posterior de la pared dorsal del atrio es más gruesa y sobre ella se forma primero un pliegue ciliado, que después se divide en dos pliegues; estos se curvan hacia la parte ventral y se dirigen por los bordes ventrolaterales del atrio hacia la parte anterior, donde se unen. En el órgano sensitivo atrial se disponen numerosas papilas reunidas en pares y grupos de hasta 4 papilas en una misma base (Figura 39A).

El ejemplar no presenta órgano sensitivo dorsoterminal.

Aparato digestivo. La boca, situada en el extremo de una estrecha probóscide evaginable, se abre en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común. La probóscide está rodeada por un tubo bucal continuo y desemboca ventralmente en una faringe diferenciada longitudinalmente en tres regiones anatómica e histológicamente diferentes (Figuras 38A, 40):

- La región anterior de la faringe tiene un lumen amplio (380 μm de altura, 340 μm de anchura) y un epitelio delgado ligeramente plegado y recubierto internamente por una fina capa cuticular (Figura 40B-C). Rodeando a la faringe, se dispone una débil capa de fibras musculares circulares y de glándulas faríngeas subepiteliales de pequeño tamaño con gránulos de secreción ácida en el citoplasma.

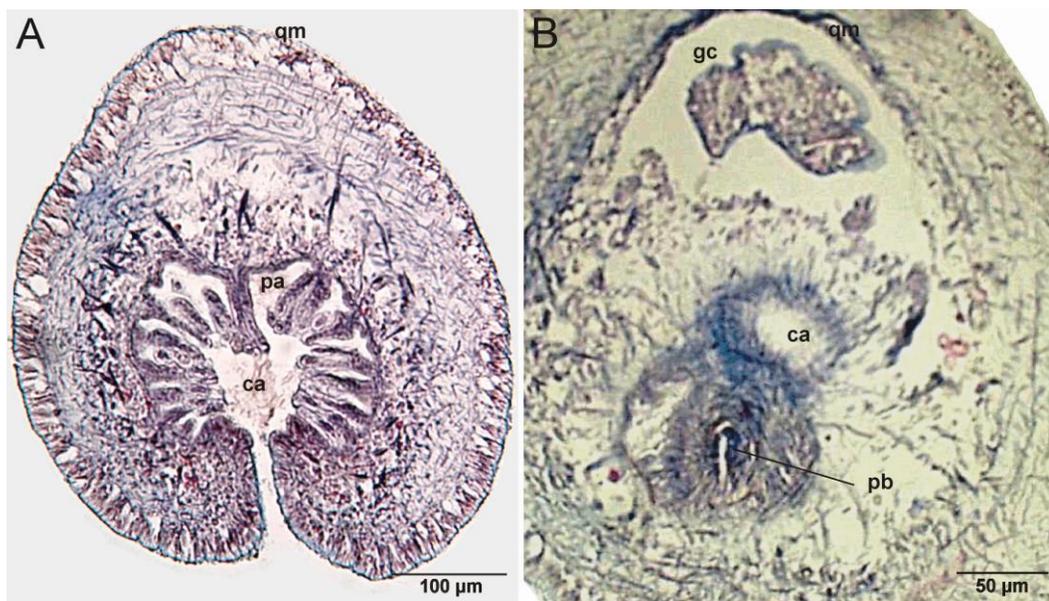


Figura 39. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. A. Papilas atriales agrupadas en racimos. B. Parte posterior de la cavidad atrio-bucal donde se observa la probóscide y el inicio del ganglio cerebroideo. (ca - cavidad atrio-bucal; gc - ganglio cerebroideo; pa - papilas atriales; pb - probóscide).

- La región media se caracteriza por presentar un anillo muscular ancho y muy oblicuo, que comprime notablemente el lumen de la faringe (170 µm de diámetro) y cuenta con un epitelio plegado. Asociadas a las fibras musculares del anillo, aparecen glándulas faríngeas subepiteliales de las mismas características que las de la región faríngea anterior (Figura 40D-F).
- La región posterior de la faringe presenta un lumen amplio (390 µm de altura, 340 µm de anchura) delimitado por un epitelio delgado, una capa de musculatura circular estrecha y una envuelta ancha (máx. 70 µm) y densa de glándulas faríngeas subepiteliales con forma de botella y cargadas de gránulos de secreción ácida (Figura 40G).

La faringe continúa por un esófago estrecho (90 µm de diámetro) que se abre frontalmente en el intestino; el esófago presenta un esfínter anterior delgado y oblicuo y células glandulares subepiteliales, del mismo tipo que las de las regiones anteriores y media de la faringe (Figura 40H-I).

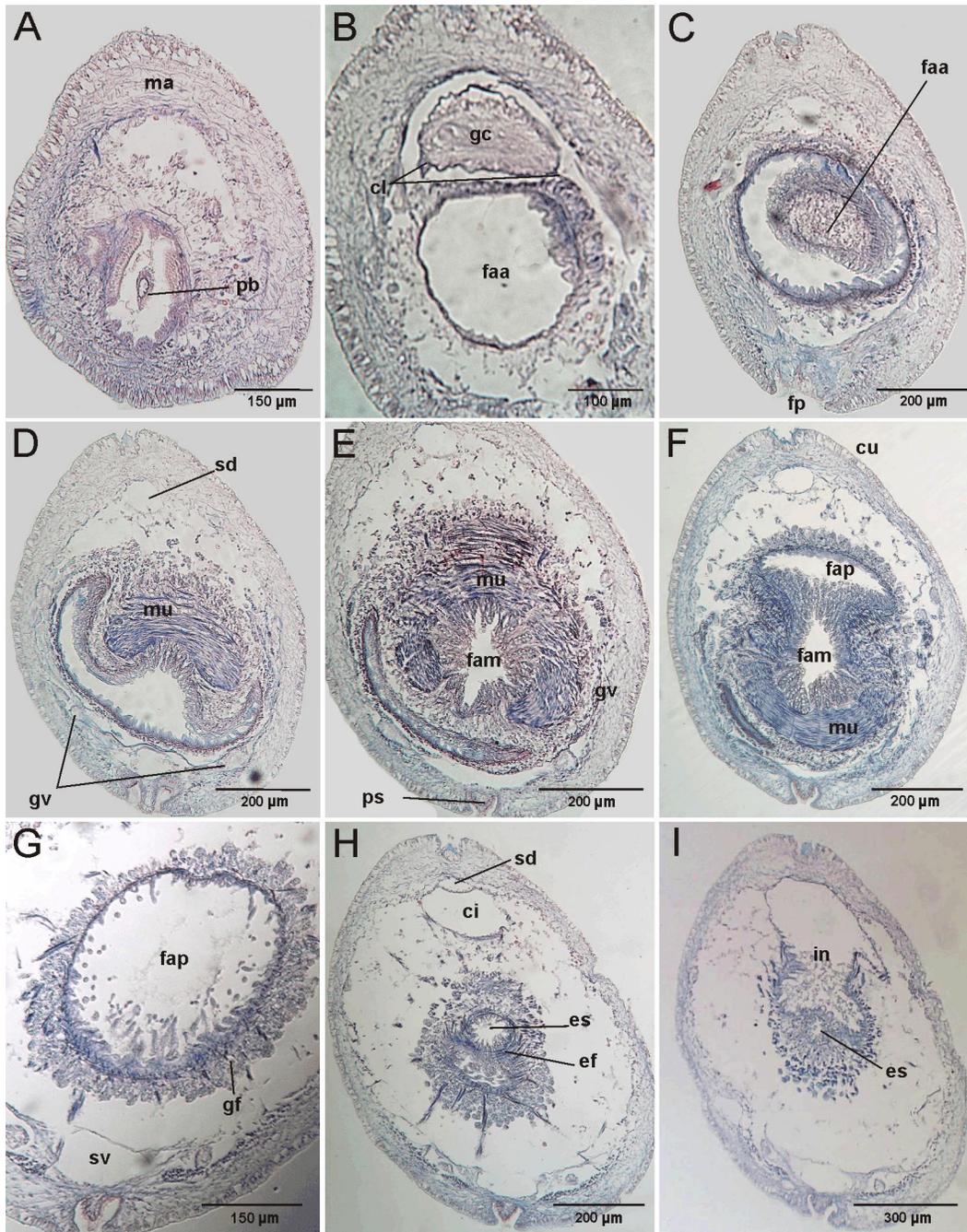


Figura 40. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. A. Probóscide. B-C. Región anterior de la faringe. D-F. Región media de la faringe con diferentes posiciones del anillo oblicuo de musculatura circular. G. Región posterior de la faringe con envuelta de células glandulares faríngeas subepiteliales. H. Esófago con esfínter. I. Desembocadura del esófago en el intestino. (ci - ciego del intestino; cl - conectivo cerebro-lateral; ef - esfínter esofágico; es - esófago; faa - región anterior de la faringe; fam - región media de la faringe; fap - región posterior de la faringe; fp - foseta pedia; gc - ganglio cerebroideo; gf - células glandulares faríngeas; gv - ganglio ventral; in - intestino; ma - matriz; mu - musculatura; pb - probóscide; ps - pliegue ciliado del surco pedio; qm - quilla mediodorsal; sd - seno dorsal; sv - seno ventral).

El intestino, revestido por un epitelio delgado, tiene un fuerte pliegue mediodorsal en toda su longitud y en la región posterior también presenta un pliegue medioventral. El intestino se prolonga en un ciego anterodorsal corto y estrecho y presenta constricciones laterales seriadas (a intervalos de 100 a 150 μm) definidas por la musculatura dorsoventral corporal. En su región posterior, el intestino forma un par de sacos ventrales muy cortos, dispuestos ventrolateralmente a los conductos de desove, que no envuelven a los estiletes copuladores (Figura 38B); los sacos están revestidos por un epitelio similar al del resto del intestino.

Posteriormente, el intestino se estrecha y continúa en un recto ciliado, desembocando el ano en la pequeña bolsa dorsal de la región anterior de la cavidad paleal (Figura 41E).

Sistema circulatorio. Presenta un amplio corazón tubular tricameral: el ventrículo (150 μm de altura, 50 μm de anchura) es musculoso y está unido a la pared dorsal del pericardio; las aurículas (80 μm de altura, 30 μm de anchura) están parcialmente fusionadas y discurren libremente en el lumen del pericardio, excepto en su extremo posterior, donde se unen a su pared dorsal (Figura 38B, 41A).

El seno mediodorsal (50 μm de altura, 70 μm de anchura) se inicia por delante del pericardio y se prolonga anteriormente hasta la región anterior de la faringe, discurrendo dorsalmente a las gónadas y los gonopericardioductos. El seno medioventral (60 μm de altura, 100 μm de anchura) está limitado dorsal y lateralmente por una capa de musculatura; se inicia a la altura del comienzo del surco pedio y discurre dorsalmente sobre él entre el par de cordones nerviosos ventrales.

Aparato reproductor. Las gónadas son tubulares, estrechas (35 μm de altura, 25 μm de anchura) y discurren dorsalmente al intestino. Los ovocitos se disponen en las paredes medias de las gónadas y los espermatozoides en las paredes lateroventrales.

Las gónadas continúan por un par de gonopericardioductos tubulares de diámetro similar al de las gónadas y desembocan en la región anterodorsal del voluminoso pericardio (600 μm de longitud, 90 μm de altura, 150 μm de anchura).

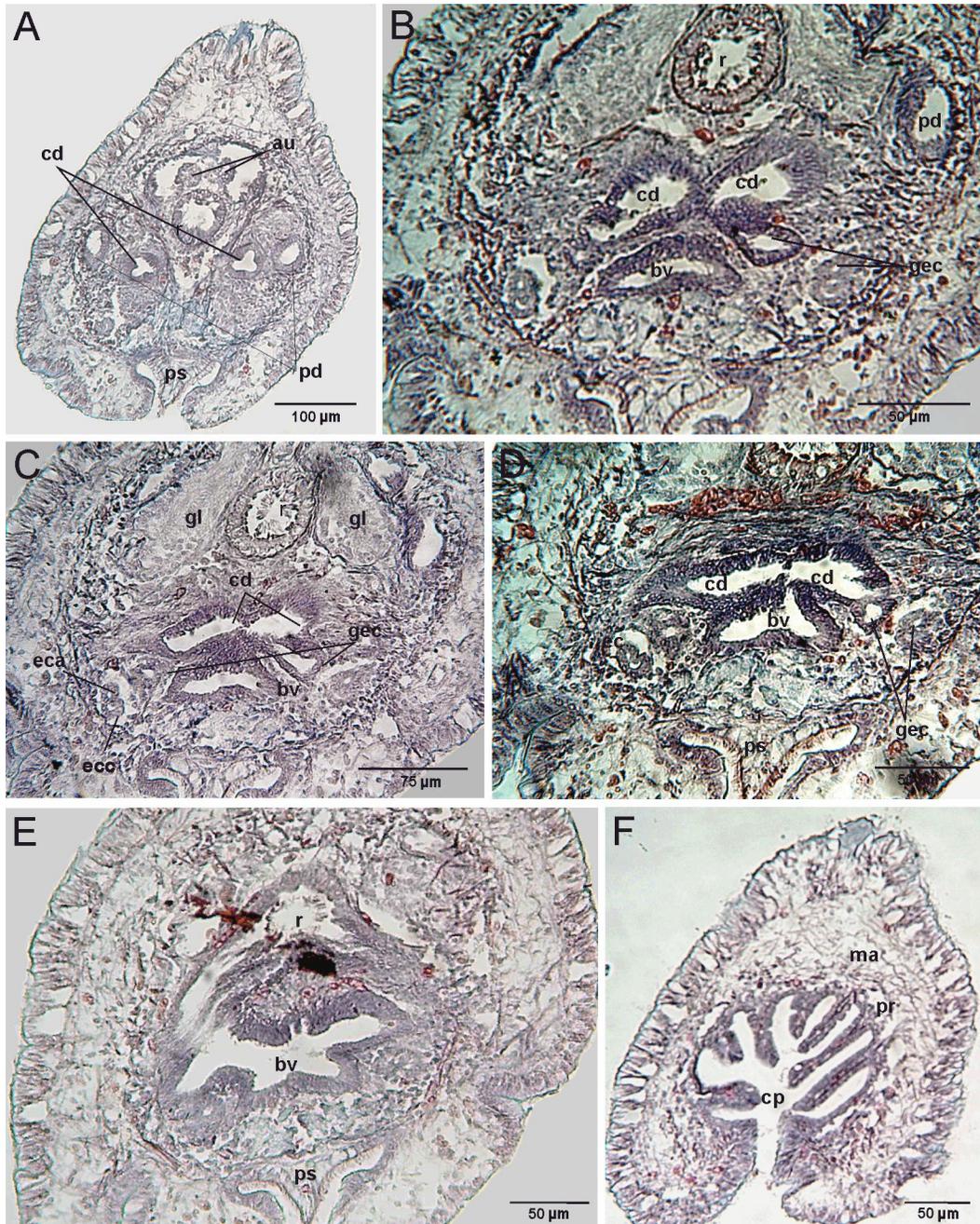


Figura 41. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. A Región anterior de los conductos de desove. B-D. Región posterior de los conductos de desove. B. Conexión de las glándulas de los estiletes copuladores con los conductos de desove. C. Unión de las glándulas de los estiletes copuladores con la parte posterior de los conductos de desove; par de estiletes copuladores dispuestos lateralmente a los conductos de desove. D. Desembocadura de los conductos de desove en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. E. Parte anterior de la cavidad paleal con dos cámaras. F. Región posterior de la cavidad paleal con pliegues respiratorios. (au - aurícula; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cd - conducto de desove; cp - cavidad paleal; ec - estiletes copuladores; eca - estilete copulador acicular; ecc - estilete copulador acanalado; gec - glándula de los estiletes copuladores; gl - ganglio lateral, in - intestino; ma - matriz; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; ps - pliegue ciliado del surco pedio; qm - quilla mediodorsal; r - recto).

Los pericardioductos se inician lateralmente en la región posterior del pericardio, y a continuación se curvan ventrolateralmente bajo éste para dirigirse anteriormente y unirse lateralmente a los conductos de desove (Figuras 38B, 41). Los pericardioductos presentan un tiflosolio lateral y no muestran vesículas seminales asociadas.

Los conductos de desove se extienden anteriormente más allá de la unión con los pericardioductos, de modo que aunque no presentan receptáculos seminales diferenciados, la región distal de estos, podría funcionar como un reservorio de aloesperma. Los conductos de desove (45 μm de altura, 60 μm de anchura) están revestidos por un epitelio columnar de células glandulares granulares y discurren independientes en toda su longitud; en su región posterior se estrechan (30 μm de altura, 45 μm de anchura) y desembocan dorsalmente en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal, unidos por sus paredes medias, pero sin fusionarse (Figuras 38B, 41C-D).

El aparato copulador es de pequeñas dimensiones. A cada lado del cuerpo presenta un par de pequeños estiletes copuladores dispuestos en la pared corporal, lateroventralmente a la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; no se observa conexión directa de los estiletes copuladores con la cavidad paleal ni con el exterior del cuerpo. Cada par está formado por un estilete dorsal acicular (100 μm de longitud) y un estilete ventral acanalado en sus dos tercios distales y de sección transversal circular en el tercio proximal (150 μm de longitud) (Figura 41B-D). Los estiletes copuladores están provistos de una envuelta individual de células epiteliales cúbicas, pero no presentan una envuelta común al par de estiletes. Cada par de estiletes copuladores tiene asociado una pequeña glándula tubular, muy corta y estrecha, que se abre al conducto de desove, inmediatamente antes de que desemboque en la cavidad paleal, y que conecta a través de un conducto muy estrecho con la parte distal del par de estiletes copuladores (Figura 41B-D).

DISCUSIÓN

Hemimenia nanodoryata sp. nov. se clasifica en el Orden NEOMENIAMORPHA Salvini-Plawen, 1978, por presentar escamas y escleritos en forma de punta de flecha, pliegues respiratorios y un aparato copulador formado por dos pares de estiletos copuladores con glándulas y por carecer de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. Se incluye en la Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978, por presentar una cutícula delgada sin papilas epidérmicas, escamas en forma de puntas de flecha restringidas a la quilla mediodorsal y dentro del género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902, porque carece de rádula y porque los escleritos del manto están formados principalmente por escamas (NIERSTRASZ, 1902; SALVINI-Plawen, 1978a; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

H. nanodoryata sp. nov., *H. rugosa* sp. nov. y *H. tripla* sp. nov. comparten tres caracteres que las sitúan muy próximas entre sí: cuentan con un conjunto de escleritos del manto muy similar; la faringe está dividida en tres regiones longitudinales; y el intestino presenta un par de sacos ventrales en su región posterior.

Sin embargo, *H. nanodoryata* sp. nov. difiere de *H. rugosa* sp. nov. (Tabla 11) por los siguientes caracteres: tamaño corporal menor; arrugas cuticulares poco marcadas; presentar dos tipos de escamas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales y un tipo de escleritos macizos estrechos; además, difiere de ésta por presentar papilas atriales en pares o racimos. Respecto al aparato digestivo, *H. nanodoryata* sp. nov. difiere de *H. rugosa* sp. nov. por la configuración de las regiones faríngeas, por presentar un ciego anterodorsal y constricciones laterales del intestino y por la corta longitud de los sacos ventrales del intestino posterior. Respecto al aparato reproductor, difiere por carecer de cono genital, por la desembocadura de los conductos de desove en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal, por las pequeñas dimensiones del aparato copulador respecto el tamaño de los conductos de desove, porque sus gónadas no están diferenciadas en dos bolsas y porque carece de receptáculos seminales, espículas prepaleales y glándulas suprapaleales (Tabla 11).

H. nanodoryata sp. nov. difiere de *H. tripla* sp. nov. (Tabla 11) por presentar dos tipos de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales, así como por presentar un tipo de escleritos macizos estrechos. Las diferencias en relación al aparato digestivo son, una mayor longitud de la región posterior de la faringe y de los sacos ventrales del intestino posterior, así como la presencia de esófago y de ciego anterodorsal, ambos caracteres ausentes en *H. rugosa* sp. nov. Respecto al aparato reproductor, *H. nanodoryata* sp. nov. difiere de *H. tripla* sp. nov. porque carece de los receptáculos seminales y del cono genital presente en *H. tripla* sp. nov. y porque presenta un aparato copulador de menor tamaño respecto a los conductos de desove y con glándulas que únicamente tienen conexión doble. Además, *H. nanodoryata* carece de espículas paleales, glándulas paleales y órgano sensitivo dorsoterminal, caracteres presentes en *H. tripla* sp. nov.

Respecto a las otras especies descritas en la misma área biogeográfica (SALVINI-PLAWEN, 2006), *H. nanodoryata* sp. nov. es más próxima a *Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006, ya que ambas especies también comparten caracteres como la división de la faringe en tres regiones o la presencia de un esófago, pero se observan una serie de diferencias significativas entre ellas. *H. nanodoryata* sp. nov. presenta dos tipos de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales, dos tipos de escamas excavadas con un reborde en la base y los laterales y carece de las espículas prepaleales presentes en *H. cyclomyata*. Además, *H. nanodoryata* sp. nov. presenta un tipo de escleritos macizos estrechos ausentes en los todos los ejemplares de *H. cyclomyata* examinados en la presente Memoria, aunque SALVINI-PLAWEN (2006), indica que un juvenil de *H. cyclomyata* presenta un tipo de escleritos macizos estrechos. Con respecto al aparato digestivo, *H. nanodoryata* sp. nov. se diferencia de *H. cyclomyata* por presentar un esfínter esofágico, un ciego anterodorsal del intestino corto y un par de sacos ventrales del intestino posterior; y respecto al aparato reproductor, por la ausencia de receptáculos seminales, por la desembocadura de los conductos de desove en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal y la ausencia de cono genital y por las pequeñas dimensiones del aparato copulador (Tabla 11).

H. nanodoryata sp. nov. difiere de *Hemimenia atlantica* Salvini-Plawen, 2006 y de *Hemimenia glandulosa* Salvini-Plawen, 2006 (Tabla 11) por la presencia de escamas excavadas con un par de expansiones laminares laterales, por la estructura de la quilla mediodorsal y por presentar una matriz delgada. Igualmente se diferencia por presentar una faringe con tres regiones, esófago, ciego anterodorsal del intestino, un par de sacos ventrales del intestino posterior, cono genital, dos orificios genitales y un aparato copulador de pequeñas dimensiones (SALVINI-PLAWEN, 2006). También difiere de ambas especies por la ausencia de órgano sensitivo dorsoterminal, vesículas seminales, receptáculos seminales, espículas prepaleales y glándulas paleales y suprapaleales. Además, *H. nanodoryata* sp. nov. difiere de *H. atlantica* por presentar paletas grandes y cono genital y de *H. glandulosa* porque presenta paletas pequeñas, escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo, escleritos macizos estrechos y un segundo tipo de escamas excavadas con reborde en la base y los laterales.

Respecto a las especies de otras áreas biogeográficas, *Hemimenia intermedia* Nierstraz, 1902 (Indonesia) y *Hemimenia dorsosulcata* Salvini-Plawen, 1978 (Pacífico Subantártico) (NIERSTRAZ, 1902; SALVINI-PLAWEN, 1978a), *H. nanodoryata* sp. nov. se distingue por presentar escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par expansiones laminares laterales, escamas excavadas alargadas y estrechas y escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo ausente en *H. intermedia* y en *H. dorsosulcata* y por carecer de espículas prepaleales. Internamente, difiere por carecer de receptáculos seminales y por presentar probóscide, faringe con tres regiones, un par de sacos ventrales del intestino posterior y un cono genital (Tabla 11). De *H. intermedia* además se diferencia por presentar dos tipos de escamas en forma de paleta, un ciego anterodorsal del intestino poco marcado, dos orificios genitales, así como por carecer de glándulas suprapaleales y vesículas seminales. Respecto a *H. dorsosulcata*, también se distingue por carecer de un órgano sensitivo dorsoterminal y por presenta paletas grandes, escleritos macizos estrechos, una quilla mediodorsal y papilas atriales en racimos.

Los caracteres diferenciales entre *H. nanodoryata* sp. nov. y las otras especies conocidas del género *Hemimenia* son suficientemente identificativos para considerar que *H. nanodoryata* sp. nov. es una especie nueva para la Ciencia.

Hemimenia tripla sp. nov.

DIAGNOSIS

Cuerpo de hasta 8 mm de longitud y 1,4 mm de anchura. Quilla mediodorsal de estructura compleja. Cutícula delgada (8-10 μm de grosor) sin papilas epidérmicas. Siete tipos de escleritos calcáreos, incluyendo un tipo de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales. Matriz delgada (50-150 μm de grosor). Papilas atriales en grupos de 3-5. Faringe dividida en tres regiones: la anterior larga, la media con un fuerte anillo muscular oblicuo y la posterior muy corta. Sin esófago. Intestino sin ciego anterodorsal y sin constricciones. Sin vesículas seminales. Con receptáculos seminales. Con dos orificios genitales; conductos de desove se abren en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal a través de un corto cono genital. Con un par de sacos ventrales del intestino posterior que envuelven parcialmente los estiletos copuladores. Glándula de los estiletos copuladores con triple conexión. Con 9-10 pliegues respiratorios. Con glándulas paleales pero sin glándulas suprapaleales. Dos grupos de 4 espículas prepaleales. Órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

Derivatio nominis. Latín *trippla*, triple. En referencia a la triple conexión de las glándulas de los estiletos copuladores.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. Dos ejemplares: holotipo seccionado en cortes seriados transversales de 2 μm y paratipo 1 en cortes de 5 μm de grosor.

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica), estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 (43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W), en un fondo de piedras y corales muertos, a 1132-1191 m de profundidad.

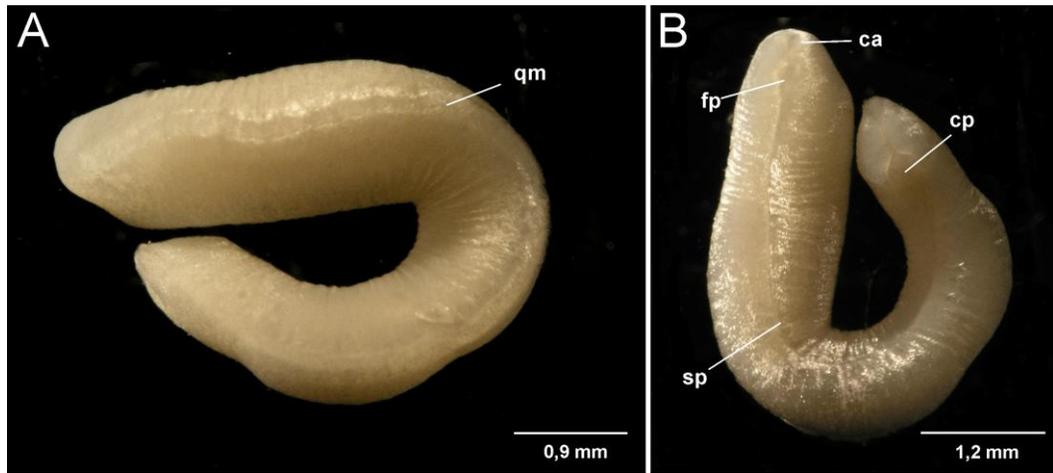


Figura 42. Fotografías a la lupa binocular del *habitus* de *Hemimenia tripla* sp. nov. A. Vista dorsal. B. Vista ventral. (ca - cavidad atriobucal; cp - cavidad paleal; fp - foseta pedia; qm - quilla mediodorsal; sp - surco pedio).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animales de 7,6 y 8 mm de longitud por 1,2 y 1,4 mm de anchura, con el extremo posterior más estrecho (1-1,2 mm). Presentan una quilla mediodorsal muy marcada (0,2 mm de altura) y un par de pequeñas quillas ventrolaterales; la combinación de las tres quillas determinan una sección corporal transversal triangular muy marcada en la región anterior, pero que tiende a ser circular en los extremos corporales, donde las quillas no continúan. Presenta arrugas cuticulares transversales poco marcadas originadas por la musculatura dorsoventral (Figura 42A).

La superficie del animal parece lisa salvo en la región dorsal, donde los escleritos se disponen sobre la quilla mediodorsal formando ángulos rectos o ligeramente inclinados hacia la región posterior del cuerpo. La foseta y el surco pedio están bien marcados externamente y la cavidad paleal se abre en posición subterminal (Figura 42B). El color del espécimen conservado en etanol de 70°, es blanco con un brillo iridiscente.

Manto. La cutícula es delgada (8-10 μm de grosor) y carece de papilas epidérmicas. Presenta una epidermis de 10 a 15 μm de grosor, con numerosas células glandulares, especialmente abundantes bajo la quilla mediodorsal.

La quilla mediodorsal tiene una sección transversal desde cuadrada hasta triangular y está atravesada por un surco medio longitudinal en el que se dispone una masa circular de glándulas epidérmicas rodeada por una capa cuticular; sin embargo, las quillas ventrolaterales son pequeñas, estrechas y de estructura sencilla. Por debajo de la epidermis se diferencia una matriz de un grosor variable, más gruesa bajo la quilla mediodorsal, donde alcanza 150 μm de grosor; en la región anterior el espesor de la matriz en la zona ventral y los laterales del cuerpo varía de 40 a 75 μm y en la región posterior de 75 a 125 μm .

Presenta siete tipos de escleritos calcáreos dispuestos en dos o tres capas (Figura 43):

- Puntas de flecha (45-60 μm de longitud) que aparecen exclusivamente sobre la quilla mediodorsal, insertadas verticalmente o ligeramente inclinadas hacia la región posterior del cuerpo (Figura 43A-I, 43B-I, 43D).
- Dos tipos de escamas excavadas estriadas con un reborde en la base y los laterales. Se disponen en los laterales del cuerpo y en la región ventral, formando pequeños ángulos con la superficie del cuerpo y dirigidas hacia la región corporal posterior.
 - Escamas anchas y cortas (31-40 μm de altura, 5-7 μm de anchura) en las que el reborde basal es ancho y el reborde en los laterales es delgado y limitado a los dos tercios proximales; constituyen el tipo de escleritos más abundantes sobre la superficie corporal (Figura 43A-II, 43B-II).
 - Escamas estrechas y alargadas (55-60 μm de longitud, 7-10 μm de anchura) con un reborde basal y lateral de grosor uniforme (Figura 43A-III).
- Escamas excavadas, con la parte distal apuntada, la parte proximal redondeada, un reborde en todo su contorno y un par de expansiones laminares laterales dirigidas hacia el interior de la cara cóncava (50-70 μm de longitud, 12-15 μm de anchura) (Figura 43A-IV, 43C-IV). Se disponen sobre la quilla mediodorsal o lateralmente a esta, formando ángulos rectos con la superficie corporal o ligeramente inclinadas hacia la región posterior del cuerpo.
- Dos tipos de escamas en forma de paleta:

- Paletas pequeñas (30-35 μm de longitud, 5-7 μm de anchura) con un tallo corto, estrecho y recurvado por el que se insertan en la cutícula (Figura 43A-V, 43E). Se disponen en las paredes laterales y en la región ventral.
- Paletas grandes de contorno irregular (90-105 μm de longitud, 3-4 μm de anchura en la parte proximal y 7,5-10 μm en la distal) (Figura 43A-VI). Este tipo de escama son abundantes sobre la región dorsal y también aparecen en los laterales y en la región ventral; se disponen con la mitad distal de la escama sobresaliendo de la superficie corporal y dirigida hacia la región posterior.
- Escamas en forma de hoja de cuchillo (32-40 μm de longitud, 10-11 μm de anchura) dispuestas a ambos lados del surco pedio (Figura 43A-VII).

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia es larga y ancha (180 μm de longitud, 110 μm de altura, 150 μm de anchura). La pared dorsal de la foseta pedia forma tres pliegues ciliados: dos pliegues laterales anchos y cortos y un pliegue medio estrecho. El pliegue medio continúa por el surco pedio (medidas máximas: 150 μm de altura, 90 μm de anchura), donde alcanza un tamaño máximo de 80 μm de altura y 50 μm de anchura, y termina antes de la abertura de la cavidad paleal. Las glándulas pedias anteriores están formadas por un par de voluminosos folículos arracimados que se extienden dorsalmente hasta el ganglio cerebroideo y desembocan frontal y lateralmente en la foseta pedia (Figura 45B-C). Las glándulas pedias posteriores de pequeño tamaño son de tipo epitelial granular y se disponen en las paredes laterales del surco pedio y de su pliegue ciliado.

Cavidad paleal. La cavidad paleal es grande, ancha (450 μm de longitud, 400 μm de altura, 300 μm de anchura) y se abre al exterior a través de una amplia abertura subterminal. En las paredes laterales y dorsal de la región posterior presenta 9-10 pliegues respiratorios (Figura 44B, 46F). La región anterior de la cavidad paleal está dividida en dos bolsas por la presencia de un cono genital; la bolsa dorsal es corta y en ella desemboca el recto, mientras que la parte ventral origina una larga bolsa, que continúa anteriormente hasta la región media de los conductos de desove (Figuras 44B, 46C-E), donde desembocan los estiles copuladores y uno de los conductos de las glándulas de estos estiletos.

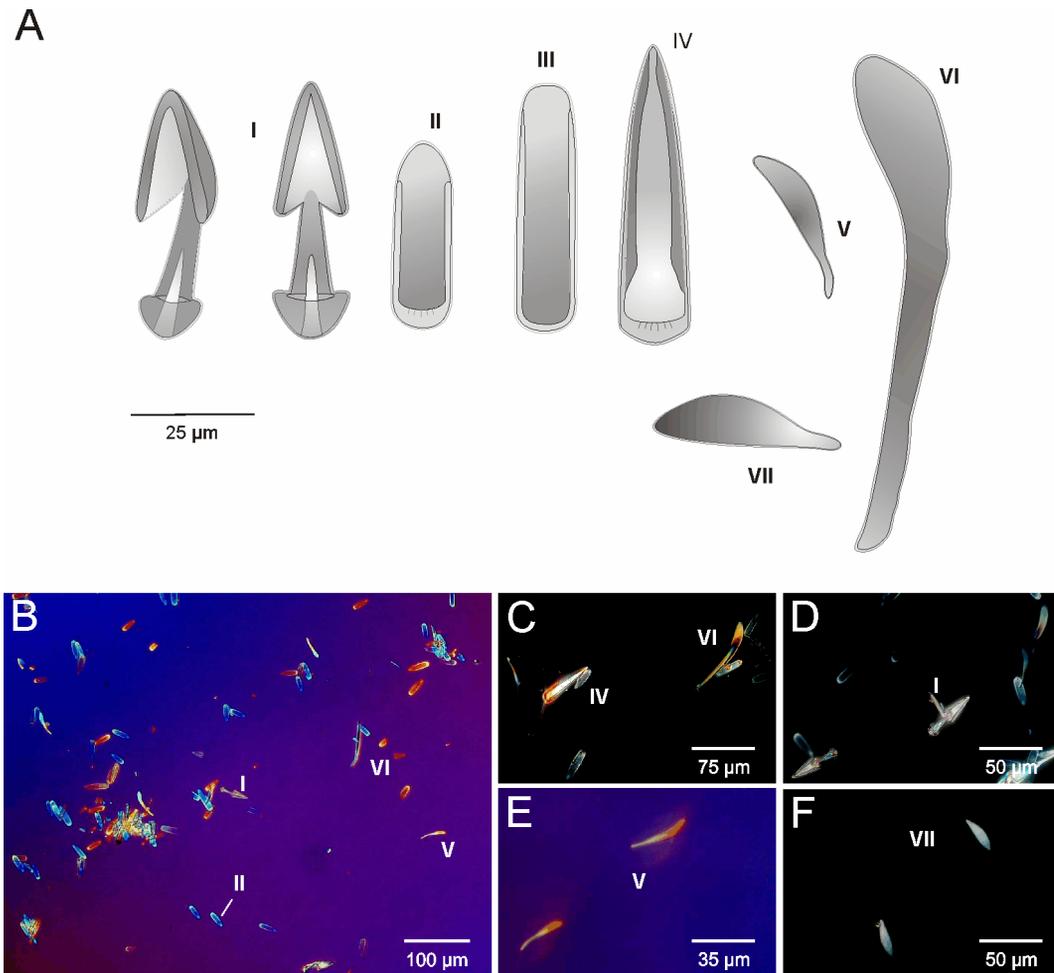


Figura 43. Escleritos de *Hemimenia tripla* sp. nov. A. Tipos de escleritos. B-F. Fotografías bajo la lupa binocular con cámara Nomarski. (I - punta de flecha; II - escama excavada ancha y corta, con un reborde en la bases y los dos tercios proximales de los laterales; III - escama excavada estrecha con un reborde en la base y en los laterales; IV - escama excavada con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales hacia la cara cóncava; V - paleta pequeña; VI - paleta grande; VII - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

Presenta glándulas paleales dispuestas alrededor de la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal y del extremo posterior de los conductos de desove, pero carece de glándulas suprapaleales. Además, tiene dos grupos de 4 espículas prepaleales en unas pequeñas bolsas de la pared corporal ventral dispuestas lateralmente al surco pedio.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo (150 µm de longitud, 130 µm de altura, 240 µm de anchura) se sitúa dorsalmente a la región anterior de la faringe (Figuras 44A, 45B). De la región anterior del ganglio

cerebroideo parten varios nervios que inervan la región anterior del cuerpo y presenta un par de pequeños ganglios anteriores.

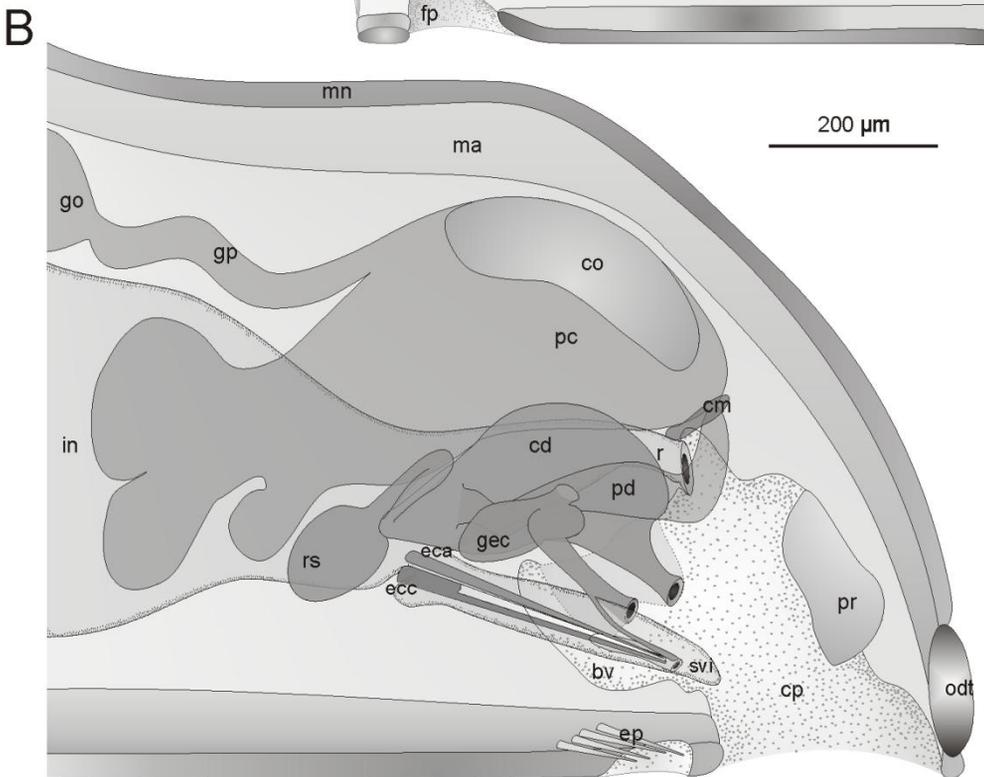
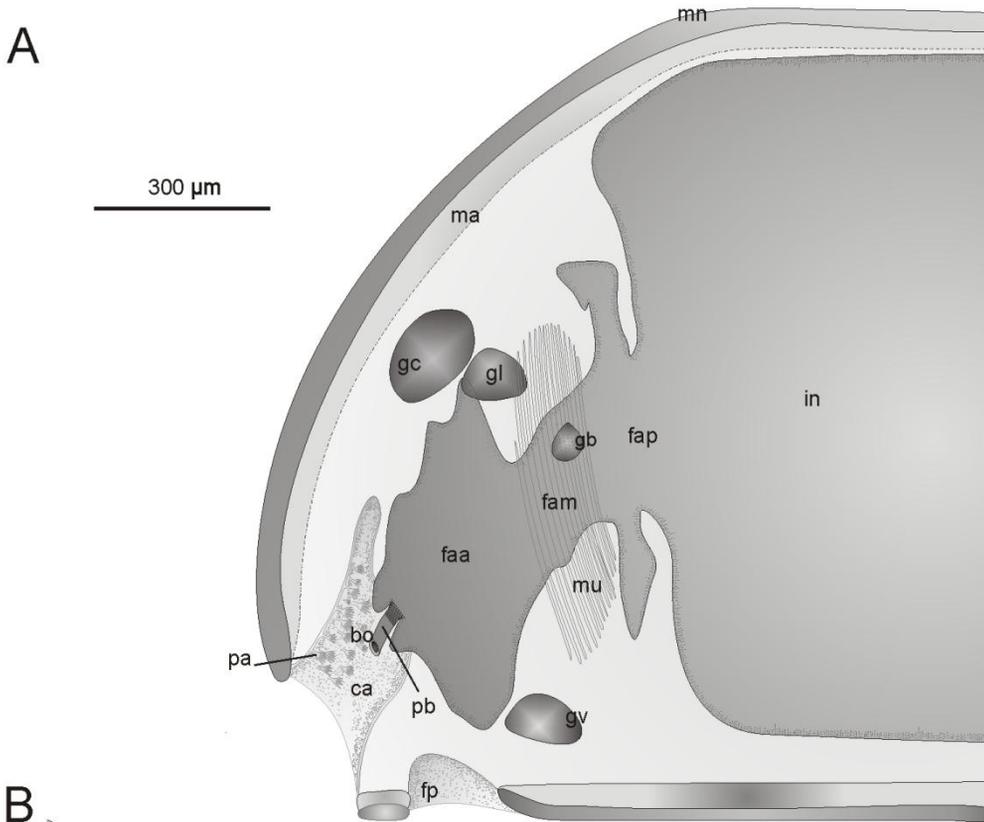
De la región media del ganglio cerebroideo, parten ventrolateralmente el par de conectivos cerebro-laterales; los ganglios bucales (65 μm de diámetro) están dispuestos lateralmente al anillo muscular de la región media de la faringe (Figura 44A).

Los conectivos cerebro-laterales (100 μm de longitud, 12 μm de anchura) se originan ventrolateralmente en la región posterior del ganglio cerebroideo, son largos y conectan con el primer par de ganglios laterales (100 μm de longitud, 80 μm de altura, 50 μm de anchura). Los dos cordones nerviosos laterales (45 μm de diámetro) discurren laterodorsalmente bajo la matriz. El par posterior de ganglios de los cordones nerviosos laterales (150 μm de longitud, 90 μm de altura, 55 μm de anchura) están unidos por una comisura suprarrectal (160 μm de longitud, 20 μm de anchura) a la altura del inicio de los pericardioductos (Figura 44B).

Los ganglios del primer par ventral (120 μm de longitud, 90 μm de altura, 60 μm de anchura) se sitúan dorsalmente al inicio del surco pedio, ventrolateralmente a la región media de la faringe y están unidos entre sí por un par de comisuras (10 μm de diámetro). Los cordones nerviosos ventrales tienen una anchura media de 30 μm .

El órgano sensitivo atrial ocupa las regiones dorsal y lateral de la cavidad atriobucal común y está delimitado por un tracto ciliado en forma de herradura, que en su mitad posterior da lugar a dos pliegues ciliados. En las paredes del atrio se disponen numerosas papilas en grupos de hasta 5 papilas en una misma base; las papilas tienen un tamaño máximo de 65 μm de longitud por 12 μm de anchura y están cargadas de gránulos de secreción (Figura 45A). Presenta un órgano sensitivo dorsoterminal situado en posición terminal (Figura 44B).

Figura 44. Reconstrucción de la anatomía interna de *Hemimenia tripla* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (bo - boca; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; ca - cavidad atriobucal; cd - conducto de desove; cm - comisura suprarrectal; co - corazón; cp - cavidad paleal; eca - estilete copulador acicular; ecc - estilete copulador acanalado; ep - espículas prepaleales; faa - región anterior de la faringe; fam - región media de la faringe; fap - región posterior de la faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gec - glándula de los estiletos copuladores; gl - ganglio lateral; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gv - ganglio ventral; in - intestino; ma - matriz; ma - manto; mu - musculatura; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; pa - papilas atriales; pb - probóscide; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; svi - saco ventral del intestino posterior).



Aparato digestivo. La boca es estrecha, tiene un esfínter delgado de musculatura circular y se abre en el centro de la cavidad atriobucal común. Continúa en una probóscide estrecha rodeada posteriormente por un tubo bucal continuo y por otro fino esfínter de musculatura circular (Figura 44A).

La probóscide se abre frontalmente en una faringe diferenciada en tres regiones:

- Una larga región anterior (300 μm de longitud) revestida por un epitelio delgado y plegado. La mitad anterior de la región anterior de la faringe presenta un lumen de sección transversal ovalada (220 μm de altura, 200 μm de anchura), mientras que la mitad posterior es más alta (400 μm de altura) y presenta un lumen en forma de X generado por cuatro fuertes pliegues de la pared faríngea (Figura 45B).
- La región media está rodeada por un anillo oblicuo de musculatura circular de 110 μm de grosor que reduce el lumen faríngeo a una cuarta parte del lumen de la región anterior (90-100 μm de diámetro) (Figura 45C).
- La región posterior de la faringe es muy corta (50 μm de longitud), tiene un amplio lumen de sección transversal circular (350 μm de diámetro) y presenta un epitelio delgado de células digitiformes.

En toda su longitud, el epitelio faríngeo presenta un revestimiento cuticular interno y está rodeado externamente por una débil capa de musculatura circular y una

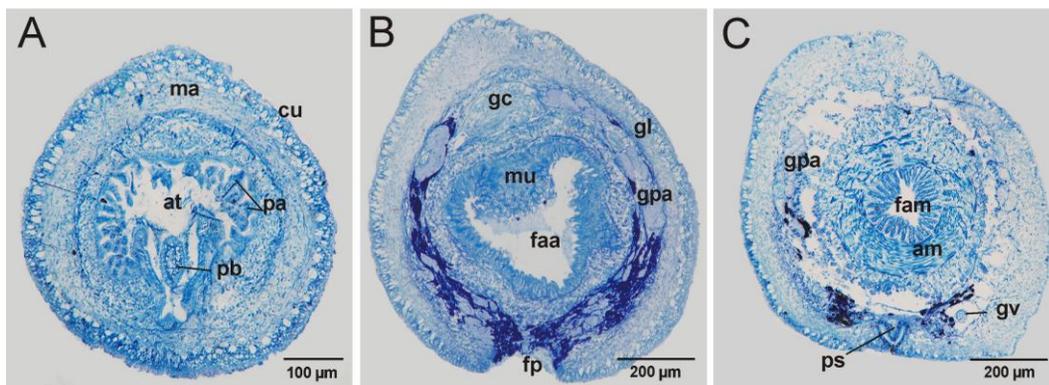


Figura 45. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Hemimenia tripla* sp. nov. A. Región posterior de la cavidad atriobucal con papilas atriales y probóscide. B. Región anterior de la faringe. C. Región media de la faringe con anillo de musculatura circular. (at - atrio; cu - cutícula; faa - región anterior de la faringe; fam - región media de la faringe; fp - foseta pedia; gc - ganglio cerebroideo; gl - glándulas faríngeas subepiteliales; gl - ganglio lateral; gpa - glándulas pedias anteriores; gv - ganglio ventral; ma - matriz; mu - musculatura; pa - papilas atriales; pb - probóscide; ps - pliegue ciliado del surco pedia).

gruesa envuelta de células glandulares subepiteliales. Las células glandulares faríngeas tienen un cuerpo esférico, donde se dispone el núcleo y se acumulan los gránulos de secreción, y un cuello delgado que discurre entre las fibras musculares para abrirse en el lumen de la faringe. Aunque la envoltura glandular es más densa en la región anterior de la faringe, en la región posterior las glándulas son más grandes y tienen mayor carga de gránulos de secreción.

La faringe se abre frontalmente en el intestino medio, estrechándose ligeramente (250 μm de diámetro) pero sin presentar un esófago diferenciado. El intestino tiene un epitelio glandular de células digitiformes y un tracto ciliado mediodorsal en la región posterior y carece de ciego anterodorsal y de constricciones laterales seriadas. En su región posterior, el intestino forma un par de largos sacos ventrales que se dirigen hacia la región posterior del cuerpo, lateralmente a la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal (Figuras 44B, 46); en sus dos tercios proximales, los sacos ventrales del intestino envuelven parcialmente (ventral y lateralmente) a los pares de estiletes copuladores (Figura 46C).

El recto es largo, estrecho y totalmente ciliado, discurre ventralmente al pericardio y desemboca a través del ano en la corta bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal (Figura 44B).

Aparato reproductor. Las gónadas son grandes (100 μm de altura, 150 μm de anchura), tubulares y se disponen dorsalmente al tracto digestivo. Los espermatozoides se encuentran en las paredes laterales externas y tienen un tamaño medio de 4-5 μm de longitud; los ovocitos, que muestran un núcleo diferenciado (3 μm de diámetro) y una densa envuelta externa, se disponen en las paredes laterales internas y aumentan de tamaño hacia la región posterior, alcanzando hasta 25 μm de diámetro.

Los gonopericardioductos son estrechos, muestran una sección transversal ovalada (340 μm de longitud, 65 μm de altura, 55 μm de anchura) y se abren dorsalmente en el pericardio.

El pericardio es muy amplio (780 μm de longitud, 300 μm de altura, 420 μm de anchura) y tiene tres pares de bolsas anteriores: el par dorsal de mayor tamaño que el

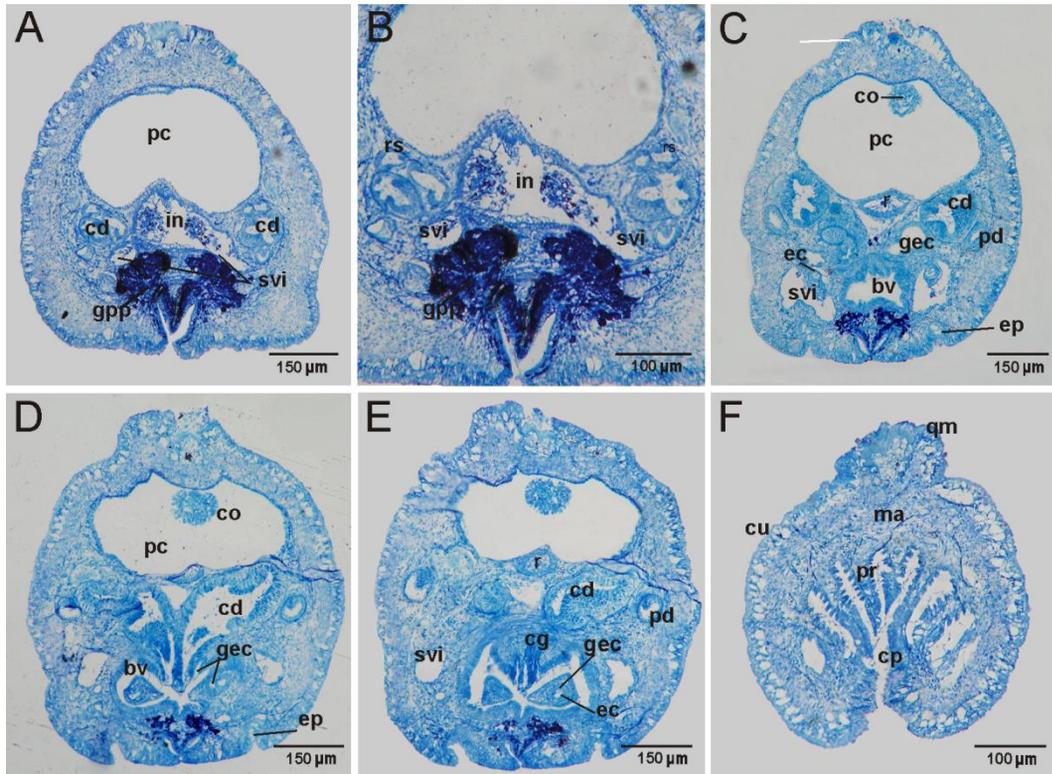


Figura 46. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Hemimenia tripla* sp. nov. A-B. Región anterior de los conductos de desove con receptáculos seminales e inicio de los sacos ventrales del intestino posterior. C. Región media de los conductos de desove. D. Desembocadura de los conductos de desove y de la glándula de los estiletes copuladores en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. E. Cono genital. F. Región posterior de la cavidad paleal con pliegues respiratorios. (bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cd - conducto de desove; cg - cono genital; co - corazón; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; ec - estiletes copuladores; ep - espículas prepaleales; gec - glándula de los estiletes copuladores; gpp - glándulas pedias posteriores; in - intestino; ma - matriz; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegues respiratorios; qm - quilla mediodorsal; r - recto; rs - receptáculo seminal; svi - saco ventral del intestino posterior).

medio y éste mayor que el ventral (Figura 44B). En el interior del pericardio se diferencia un gran corazón tubular bilobulado; el ventrículo (80 µm de altura, 100 µm de anchura) cuelga de la pared dorsal del pericardio y la aurícula (70 µm de altura, 100 µm de anchura) discurre libre en el lumen del pericardio.

Los pericardioductos (300 µm de longitud, 75 µm de altura, 50 µm de anchura) comienzan en la región posteroventral del pericardio y se abren lateralmente en la región anterior de los conductos de desove; están revestidos por un epitelio delgado, presentan un pliegue mediodorsal ciliado y aunque no tienen vesículas seminales asociadas, en su lumen hay masas de espermatozoides.

En el extremo anterior de los conductos de desove se abren un par de receptáculos seminales formados por un conducto estrecho y curvado (25 µm de

anchura) y un cuerpo globoso (100 μm de longitud, 85 μm de altura, 65 μm de anchura) dirigido ventroanteriormente bajo el intestino (Figuras 44B, 46B).

Los conductos de desove son voluminosos (125 μm de altura, 150 μm de anchura) y tienen una sección transversal ovalada; en su región posterior se estrechan (80 μm de altura, 100 μm de anchura) y se curvan para desembocar por separado, pero unidos por sus paredes medias, en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal a través de un cono genital común (Figuras 44B, 46D-E).

Los pares de estiletes copuladores están formados por un estilete dorsal acicular de sección transversal circular que se estrecha hacia su parte distal (7,5 μm de diámetro en la región media) y un estilete ventral acanalado en toda su longitud excepto en el extremo proximal, donde muestra una sección casi circular (19 μm de altura, 20 μm de anchura) (Figura 47). Los estiletes copuladores se disponen lateralmente a la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal, en la que se abren antes del inicio del cono genital. El estilete ventral acanalado es ligeramente más largo que el dorsal, pero ambos alcanzan anteriormente el inicio de los conductos de desove. Cada estilete copulador está revestido por una envuelta individual delgada y además, cada par presenta una envuelta común en la zona más distal. Las glándulas de los estiletes copuladores son notablemente más cortas y más estrechas que los conductos de desove (100 μm de longitud, 60 μm de altura, 85 μm de anchura), tienen forma globosa y se disponen ventrolateralmente a los conductos de desove. Las glándulas de los estiletes copuladores muestran una conexión triple: están conectadas con la

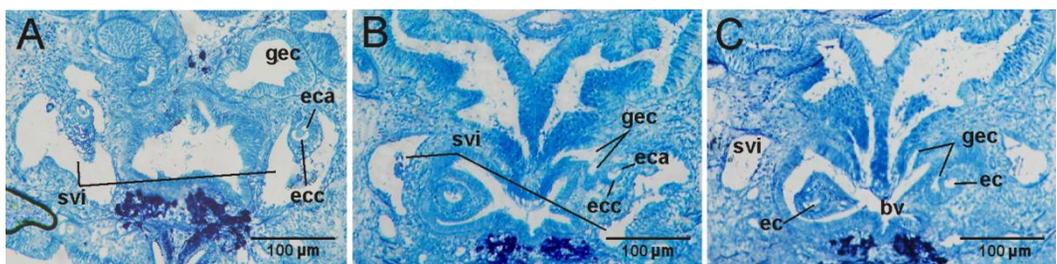


Figura 47. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales donde se muestra en detalle la organización del aparato copulador de *Hemimenia tripla* sp. nov. A. Pares de estiletes copuladores rodeados por los sacos ventrales del intestino posterior; cuerpo de la glándula de los estiletes copuladores. B-C. Conexión de la glándula de los estiletes copuladores con la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal y con el extremo distal de los pares de estiletes copuladores. (bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; eca - estilete copulador acicular; ecc - estilete copulador acanalado; gec - glándula de los estiletes copuladores; svi - saco ventral del intestino posterior).

cavidad paleal, con el conducto de desove y con el par de estiletos copuladores del lado correspondiente. Por un lado se abren lateralmente en la región media del conducto de desove; por otro lado, tienen un conducto ventroposterior que se bifurca originando un primer conducto que desemboca en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal a través del cono genital y un segundo conducto, muy estrecho, que conecta con el extremo distal del par de estiletos copuladores.

DISCUSIÓN

Hemimenia tripla sp. nov. se clasifica en el Orden NEOMENIAMORPHA Salvini-Plawen, 1978, por presentar escamas y escleritos en forma de puntas de flecha, pliegues respiratorios y un aparato copulador formado por dos pares de estiletos copuladores con glándulas, así como por carecer de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. Dentro de este orden, se sitúa en la Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978, ya que posee una cutícula delgada sin papilas epidérmicas y puntas de flecha restringidas a ciertas áreas longitudinales del cuerpo y se incluye dentro del género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902, por carecer de rádula y por presentar principalmente escleritos de tipo escama (NIERSTRASZ, 1902; SALVINI-Plawen, 1978a; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

En el género *Hemimenia* se incluyen un total de ocho especies, tres de ellas descritas en esta Memoria. *H. tripla* sp. nov. es próxima a *H. rugosa* sp. nov. y *H. nanodoryata* sp. nov., descritas en el mismo ámbito biogeográfico y batimétrico (Tabla 11); las tres especies muestran un conjunto de escleritos del manto muy similar (incluyendo la presencia de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales), una faringe dividida en tres regiones y un par de sacos ventrales del intestino posterior. Sin embargo, *H. tripla* sp. nov. presenta una serie de diferencias anatómicas que la separan claramente de *H. rugosa* sp. nov. y de *H. nanodoryata* sp. nov.: la corta longitud de la región faríngea posterior, la ausencia de esófago y la triple conexión de las glándulas de los estiletos copuladores.

Respecto a *H. rugosa* sp. nov., *H. tripla* sp. nov. también difiere por el menor tamaño corporal, por presentar arrugas cuticulares poco marcadas, por tener la

desembocadura de los conductos de desove en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal y en que presenta papilas atriales en racimos y un órgano sensitivo dorsoterminal.

H. tripla sp. nov. también se distingue de *H. nanodoryata* sp. nov. por los siguientes caracteres: el conjunto de escleritos de *H. tripla* sp. nov. sólo cuenta con un tipo de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales y carece de escleritos macizos estrechos; presenta un órgano sensitivo dorsoterminal; carece de ciego anterodorsal y de constricciones laterales del intestino; por el mayor tamaño de los sacos ventrales del intestino posterior y del aparato copulador respecto a los conductos de desove; y porque presenta receptáculos seminales, cono genital, espículas prepaleales y glándulas prepaleales.

Respecto a las otras especies descritas de latitudes y profundidades similares (SALVINI-PLAWEN, 2006), *Hemimenia cyclomyata*, Salvini-Plawen, 2006, es la más próxima a *H. tripla* sp. nov., con la que comparte la división de la faringe en tres regiones y la presencia de un tipo de escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales, pero con la que muestra una serie de diferencias significativas (Tabla 11). El conjunto de escleritos del manto incluye un segundo tipo de escamas con refuerzo en la base y los laterales ausente en *H. cyclomyata*. Respecto al aparato digestivo, *H. tripla* sp. nov. se diferencia de *H. cyclomyata* porque *H. tripla* sp. nov. presenta una región faríngea posterior muy corta, carece de esófago y de constricciones intestinales. Finalmente, en *H. tripla* sp. nov. los conductos de desove desembocan en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal y las glándulas de los estiletes copuladores tienen triple conexión y además, *H. tripla* sp. nov. presenta glándulas paleales ausentes en *H. cyclomyata* (SALVINI-PLAWEN, 2006).

H. tripla sp. nov. se distingue de *Hemimenia atlantica* Salvini-Plawen, 2006 y *Hemimenia glandulosa* Salvini-Plawen, 2006 (Tabla 11), por los siguientes caracteres: presentar un tipo de escamas excavadas con la parte distal apuntada y con un par de expansiones laminares laterales ausentes en *H. atlantica* y en *H. glandulosa*; presentar una quilla mediodorsal con estructura compleja; presenta una matriz delgada; presenta tres regiones faríngeas y un esófago; presentar un par de sacos ventrales del intestino posterior; presentar un cono genital y dos orificios genitales; en la triple

conexión de las glándulas de los estiletes copuladores; y en la ausencia de vesículas seminales y glándulas suprapaleales, ambos caracteres presentes en *H. atlantica* y en *H. glandulosa* (SALVINI-PLAWEN, 2006). Además, *H. tripla* sp. nov. presenta dos tipos de escleritos en forma de paleta que no están presentes en *H. atlantica*, pero carece de escleritos macizos estrechos. Y en cuanto a *H. glandulosa* también se diferencia por presentar paletas pequeñas y escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo.

Hemimenia intermedia Nierstrasz, 1902 y *Hemimenia dorsosulcata* Salvini-Plawen, 1978, proceden de áreas geográficas (Indonesia y Pacífico Subantártico) muy diferentes a *H. tripla* sp. nov. (Tabla 11). Además, *H. tripla* sp. nov. difiere de las especies no atlánticas del género *Hemimenia* en los siguientes caracteres (NIERSTRASZ, 1902; SALVINI-PLAWEN, 2006): presenta escamas excavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales, escamas excavadas alargadas y estrechas y escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo; presenta un aparato digestivo con probóscide, faringe con tres regiones e intestino sin ciego anterodorsal pero con un par de sacos ventrales posteriores; tiene un cono genital y glándulas paleales; y presenta glándulas de los estiletes copuladores con conexión triple (Tabla 11). Además, *H. tripla* sp. nov. difiere de *H. intermedia* por carecer de vesículas seminales y de glándulas suprapaleales y por presentar dos orificios genitales y de *H. dorsosulcata*, porque presenta quilla mediodorsal, papilas atriales en racimos y glándulas paleales.

Los caracteres diferenciales entre *H. tripla* sp. nov. y las demás especies del género *Hemimenia* son suficientes identificativos para considerar que *H. tripla* sp. nov. es una especie nueva para la Ciencia.

CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS DEL GÉNERO HEMIMENIA

La superficie corporal en el género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902, suele presentar pliegues cuticulares transversales y en la región dorsal, puede aparecer un surco mediodorsal (en *Hemimenia dorsosulcata* Salvini-Plawen, 1978) o una quilla mediodorsal de estructura variable: como un simple abultamiento dorsal; como un abultamiento atravesado por un surco mediolongitudinal; o bien presentar una quilla atravesada por un surco mediolongitudinal donde se disponen masas de células glandulares epiteliales rodeadas por cutícula.

La cutícula es siempre delgada, carece de papilas epidérmicas y genera un conjunto de escleritos macizos formado por escleritos en forma de punta de flecha, limitados a la quilla o el surco mediodorsal, combinados con distintos tipos de escleritos: escamas escavadas con la base y los laterales reforzados; escamas escavadas con parte distal apuntada, la proximal redondeada, un reborde en todo su contorno y un par de expansiones laminares laterales dirigidas hacia el interior de la cara cóncava; escamas en forma de paleta; escleritos macizos estrechos; y escamas del surco pedio de forma variable. También puede presentar un número variable de espículas prepaleales aciculares, siempre dispuestas en un par de bolsas ventrales anteriores a la abertura de la cavidad paleal. Bajo la epidermis suele aparecer una matriz, capa sin estructura de grosor variable atravesada por senos sanguíneos y fibras musculares.

Como órganos de los sentidos, el género *Hemimenia* presenta papilas atriales simples, en pares o agrupadas en racimos y puede tener un órgano sensitivo dorsoterminal en posición dorsal, terminal o subterminal.

La cavidad paleal presenta en su región posterior un número variable de pliegues respiratorios y la región anterior está dividida en dos bolsas (dorsal y ventral); además, asociadas a la cavidad paleal, pueden aparecer glándulas paleales y suprapaleales en abundancia y posición variable.

Aunque el género *Hemimenia* carece de rádula, el aparato digestivo muestra una organización compleja. Salvo en *H. dorsosulcata*, en *Hemimenia intermedia* Nierstrasz,

1902 y en *Hemimenia glandulosa* Salvini-Plawen, 2006, la boca se abre en el extremo de una probóscide succionadora más estrecha que el resto de la faringe y la faringe puede ser uniforme o bien estar diferenciada en dos o tres regiones anatómicas e histológicamente diferentes. La faringe se abre directamente al intestino o bien puede aparecer un esófago, con o sin esfínter esofágico. Aunque carece de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, presenta una gran variedad en la composición y forma de glándulas faríngeas subepiteliales según SALVINI-PLAWEN (1978a, 1985a) o extraepiteliales según HANDL & TODT (2005); la faringe puede presentar una envuelta glandular homogénea, o puede existir variación longitudinal en la forma, el tamaño y el tipo de secreción de las glándulas faríngeas subepiteliales. Además, en *H. dorsosulcata*, también aparecen glándulas epiteliales según SALVINI-PLAWEN (1985a, 1978a) que se corresponden con las intraepiteliales definidas por HANDL & TODT (2005). Asimismo, el esófago puede presentar glándulas subepiteliales.

El intestino puede presentar un ciego anterodorsal de longitud variable, constricciones laterales seriadas y en su región posterior pueden diferenciarse un par de sacos ventrales de longitud variable. Cuando los sacos ventrales están bien desarrollados, se relacionan íntimamente con el aparato copulador, ya que envuelven a los estiletes copuladores, pero se desconoce la función que cumplen.

El aparato reproductor consta de un par de gónadas que pueden estar diferenciadas longitudinalmente en bolsas. El pericardio puede así mismo presentar un número variable de bolsas anteriores y los pericardioductos pueden llevar vesículas seminales asociadas. Los conductos de desove pueden discurrir independientemente en toda su longitud y abrirse por un par de gonoporos en la cavidad paleal o bien se pueden fusionar el tramo posterior para desembocar en la cavidad paleal a través de un gonoporo único. Los conductos de desove se abren bien en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal o en la región ventroposterior de la cavidad paleal, pudiendo existir en algunas especies un cono genital desarrollado.

El aparato reproductor siempre lleva asociado un aparato copulador compuesto por dos pares de estiletes copuladores con glándulas, donde cada par está formado por un estilete acicular y un estilete acanalado. Sin embargo, la estructura del

aparato copulador es variable. Los estiletes copuladores suelen ser largos, alcanzando la región anterior de los conductos de desove, salvo en *Hemimenia nanodoryata* sp. nov., donde son de muy corta longitud. Así mismo, las glándulas de los estiletes copuladores son de tamaño y forma variable según las especies, pero en todas ellas conectan con los conductos de desove y con el par de estiletes copuladores, presentando en *Hemimenia tripla* sp. nov. una conexión extra con la cavidad paleal. El aparato copulador tiene asociada una potente musculatura, que además de facilitar la salida al exterior de los estiletes, posiblemente permite el giro de los estiletes acanalados respecto a los aciculares, como se observa en los ejemplares de *Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006, estudiados en esta Memoria.

CLAVE DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO

HEMIMENIA

1. Faringe sin diferenciación longitudinal en regiones.....2
1. Faringe diferenciada en regiones.....3
2. Con quilla mediodorsal. Con vesículas seminales.....*Hemimenia intermedia*
2. Sin quilla mediodorsal. Sin vesículas seminales.....*Hemimenia dorsosulcata*
3. Faringe diferenciada en dos regiones.....4
3. Faringe diferenciada en tres regiones.....5
4. Conductos de desove fusionados en un tubo terminal...*Hemimenia glandulosa*
4. Conductos de desove fusionados únicamente en su
abertura en la cavidad paleal.....*Hemimenia atlantica*
5. Con sacos ventrales del intestino posterior.....6
5. Sin sacos ventrales del intestino posterior.....*Hemimenia cyclomyata*
6. Con esófago. Glándulas de los estiletes copuladores con doble conexión.....7
6. Sin esófago. Glándulas de los estiletes
copuladores con triple conexión.....*Hemimenia tripla* sp. nov.
7. Aparato copulador grande respecto al tamaño de los conductos
de desove. Con receptáculos seminales.....*Hemimenia rugosa* sp. nov.
7. Aparato copulador pequeño respecto al tamaño de los conductos
de desove. Sin receptáculos seminales.....*Hemimenia nanodoryata* sp. nov.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO HEMIMENIA

En este apartado se presenta un análisis filogenético de las especies del género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902, que incluyendo a las tres nuevas especies descritas en esta Memoria, queda integrado por ocho especies, seis de las cuales están descritas de los fondos del noroeste de la Península Ibérica.

Para realizar el análisis filogenético se creó una matriz de 31 caracteres, 21 binarios y 10 multiestado (Tabla 12); los estados de los caracteres se codificaron numéricamente (0, 1, 2, 3) y con “?” los estados desconocidos. Los caracteres seleccionados recogen un amplio rango de características anatómicas de las especies del género *Hemimenia*: diez atienden a las particularidades del manto; dos a los órganos sensoriales; dos a la cavidad paleal; seis al aparato digestivo; y once al aparato reproductor. Todos los caracteres fueron tratados como no ordenados (sin polarizar) y con el mismo peso.

La búsqueda heurística bajo el criterio de máxima parsimonia produjo un único árbol (MP1) de 59 pasos de longitud, con índices de consistencia (CI) y retención (RI) de 0,71 y 0,66 respectivamente (Figura 48). En el cladograma resultante, las especies del género se reúnen en dos grandes grupos: el grupo de *Hemimenia intermedia* Nierstrasz, 1902, donde también se incluyen *Hemimenia dorsosulcata* Salvini-Plawen, 1978, *Hemimenia atlantica* Salvini-Plawen, 2006 y *Hemimenia glandulosa* Salvini-Plawen, 2006; y el grupo de *Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006, donde se incluye a *Hemimenia rugosa* sp. nov., *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. y *Hemimenia tripla* sp. nov.

El grupo de *H. intermedia* está soportado por la sinapomorfía ausencia de escamas con un reborde en todo su contorno, el extremo distal apuntado y la base redondeada [1]. Dentro del grupo de *H. intermedia*, el agrupamiento formado de *H. intermedia*, *H. atlantica* y *H. glandulosa* está soportado por las siguientes sinapomorfías: presencia de vesículas seminales [19], un único orificio genital [22] y glándulas suprapaleales [29], aunque la presencia de vesículas seminales se debe tomar con cautela al ser un carácter que en ocasiones presenta variabilidad intraespecífica. Así

mismo, dentro de este grupo, el agrupamiento formado por *H. atlantica* y *H. glandulosa* se explica por varias sinapomorfías: glándulas paleales muy desarrolladas [28], matriz gruesa [9] y una quilla mediodorsal simple, sin surcos ni bolsas [7].

El grupo de *H. cyclomyata* está soportado por la presencia de escamas excavadas con un reborde en todo su contorno, con el extremo distal apuntado y con un par de expansiones laminares laterales [1] y una faringe con tres regiones [12] como sinapomorfías propias. Estas especies, además, coinciden en la distribución biogeográfica y en el rango batimétrico. Dentro del grupo de *H. cyclomyata* las especies *H. rugosa* sp. nov. y *H. tripla* sp. nov. se muestran más próximas a *H. cyclomyata* que a *H. nanodoryata* sp. nov., agrupación soportada por la sinapomorfía presencia de cono genital [24]. *H. nanodoryata* sp. nov. se separa por las pequeñas dimensiones del aparato copulador [25, 26], porque presenta un par de sacos del intestino posterior muy cortos [16] y por la ausencia de receptáculos seminales [20] y de espículas prepaleales [30]. Finalmente, el agrupamiento formado por *H. rugosa* sp. nov. y *H. tripla* sp. nov. está soportado por la presencia de bolsas anteriores del pericardio [18] y glándulas paleales poco desarrolladas [28] y por la ausencia de constricciones intestinales [15], como sinapomorfías propias.

Para contrastar los resultados obtenidos con el Método de Máxima Parsimonia, se realizó una reconstrucción filogenética utilizando el Método Cualitativo de HENNING (1966). El árbol resultante (Figura 49) muestra una topología similar al obtenido por Máxima Parsimonia, confirmando el reparto de las especies del género en los dos grupos propuestos. Sin embargo, con el Método Cualitativo, dentro del grupo de *H. intermedia*, las especies *H. intermedia* y *H. dorsosulcata* se muestran más próximas, agrupación soportada por la sinapomorfía presencia de una faringe uniforme [12].

Sin embargo, los análisis de soporte filogenético realizados sobre el árbol obtenido bajo el principio de Máxima Parsimonia, muestran que las ramas en su conjunto están débilmente soportadas, por lo que no se puede utilizar con total certeza para definir clados (Figura 48). Bajos valores de soporte filogenético se suelen encontrar en aquellos análisis basados principalmente en caracteres morfológicos y anatómicos y también se obtuvieron en los pocos estudios filogenéticos realizados en

solenogastros (SALVINI-PLAWEN, 2003b; SCHELTEMA & SCHANDER, 2000). Por este motivo, para dar luz a las relaciones evolutivas entre las especies del género *Hemimenia*, sería necesario combinar los datos anatómicos con datos moleculares.

No obstante, la combinación de caracteres anatómicos propuestos en este análisis filogenético proporciona una buena base para la taxonomía del género *Hemimenia*. La clasificación actual de los solenogastros se fundamenta en las características de la cutícula y los escleritos del manto, los tipos de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y el tipo de rádula (SALVINI-PLAWEN, 1978a, GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007). Como el género *Hemimenia* carece de rádula y de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, la taxonomía de este grupo debe atender a las particularidades del aparato digestivo y especialmente al aparato reproductor y sus órganos asociados, que muestran una alta complejidad estructural en relación con la mayoría de los géneros de la clase. Al contrario de lo propuesto por SCHELTEMA & SCHANDER (2000), consideramos que la combinación de las características de las partes duras (incluyendo escleritos, estiletos y rádula) no es suficiente para ejecutar análisis filogenéticos, ni para discriminar con certeza entre especies próximas, como también indica SALVINI-PLAWEN (2008a) para especies del género *Simrothiella*. Así, aunque *H. rugosa* sp. nov. y *H. tripla* sp. nov. son indistinguibles por el conjunto de escleritos del manto y los estiletos copuladores, el estudio anatómico revela diferencias que las separan claramente como dos especies distintas. Esto coincide con los bajos valores de los índices de consistencia de algunas estructuras duras, siendo ligeramente más elevados en los caracteres del aparato digestivo y especialmente en los del aparato reproductor, con medias de 0,70 y 0,91 respectivamente (Tabla 12).

Por otra parte, la aparición de una alta biodiversidad del género *Hemimenia* en un área de estudio tan restringida (fondos de Galicia, NW Península Ibérica) puede deberse a que son especies exclusivamente batiales o a que en estudios anteriores, los ejemplares pasaban desapercibidos por su pequeño tamaño (rango de meiofauna), ya que las dragas no tenían una luz de malla adecuada para su recolección, como ya indicó SALVINI-PLAWEN (2006). Además, hay que tener en cuenta, que a pesar de los

esfuerzos realizados en las últimas décadas, la fauna batial ibérica aún está muy poco estudiada.

Desde el punto de vista biológico, la aparición de seis especies del mismo género en un área tan limitada probablemente se deba a que presentan áreas de distribución con diferentes centros de evolución, pero con márgenes que se solapan. La coexistencia de especies cogenéricas en una misma área de distribución es probable que atienda a la variedad de nichos ecológicos, hecho que ya fue señalado para especies de solenogastros que habitan en las aguas antárticas y subantárticas (SALVINI-PLAWEN, 1978a, 2004a) y que se interpreta en el mismo sentido que los pinzones de Darwin en las Galápagos, donde la variabilidad de nichos ecológicos refleja la especialización en el tipo de presa (SALVINI-PLAWEN, 2006). En el caso de las especies del género *Hemimenia*, la diversificación quedaría reflejada por la variabilidad en la organización del aparato digestivo; en este sentido, en el género *Hemimenia* que carece de rádula, la diferenciación de la farínge en regiones anatómica e histológicamente distintas debe considerarse como un carácter específico muy valioso, como ya indicó SALVINI-PLAWEN (2004a) para el género *Neomenia*.

CARÁCTER	CI	0	1	2	3
1		ausentes	escamas sin un par expansiones laminares	escamas escavadas con un par de expansiones laterales	
2	0,67	presentes	1 tipo	2 tipos	
3	0,50	ausentes	presentes		
4	0,50	ausentes	presentes		
5	0,33	ausentes	presentes		
6	0,50	presentes	ausentes		
7	0,67	ausentes	simple	compleja	
8*	1	ausente	presente		
9	1	delgada	gruesa		
10	0,67	simples	en pares	en grupos	
11	0,50	ausente	presente		
12	0,67	1	2	3	
13*	1	presente	ausente		
14	0,67	ausente	sin esfínter	con esfínter	
15	1	ausentes	presentes		
16	0,67	ausentes	cortos	largos (envuelven ec)	
17*	1	ausente	presente		
18	1	ausentes	presentes		
19	1	ausentes	presentes		
20*	1	ausentes	presentes		
21*	1	ausente	presente		
22	1	dos	uno		
23	0,33	ventralmente en la región posterior de la cavidad paleal	en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal		
24	1	ausente	presente		
25*	1	pequeños	grandes		
26	0,75	muy cortas y muy estrechas	más cortas y estrechas	anchas y largas	estrechas pero muy alargadas
27*	1	simple	doble	triple	
28	1	ausentes	presentes	muy desarrolladas	
29	1	ausentes	presentes		
30*	1	ausentes	presentes		
31	0,33	ausente	presente		

Tabla 12. Tabla donde se muestran los caracteres anatómicos en los que se fundamenta el análisis filogenético de las especies del género *Hemimenia* Nierstraz, 1902. (* - carácter filogenéticamente no informativo para el análisis de máxima parsimonia; ec - estiletes copuladores; CI - índice de consistencia).

Taxón	1111111111222222222233 1234567890123456789012345678901
<i>Archaeomenia prisca</i>	1000100000110212000100001300011
<i>Hemimenia intermedia</i>	01001020?2001010001101101210110
<i>Hemimenia dorsosulcata</i>	0110000001001010000100101210011
<i>Hemimenia glandulosa</i>	0101011012011010001111101212111
<i>Hemimenia atlantica</i>	0200111012111010001101101312111
<i>Hemimenia cyclomyata</i>	2211012002121110000100011210011
<i>Hemimenia rugosa</i> sp. nov.	2211012000121202110100011211010
<i>Hemimenia nanodoryata</i> sp. nov.	2211112002121211000000100010000
<i>Hemimenia tripla</i> sp. nov.	2211012102121002010100111121011

Tabla 13. Matriz de caracteres anatómicos para el estudio filogenético del género *Hemimenia* Nierstraz, 1902.

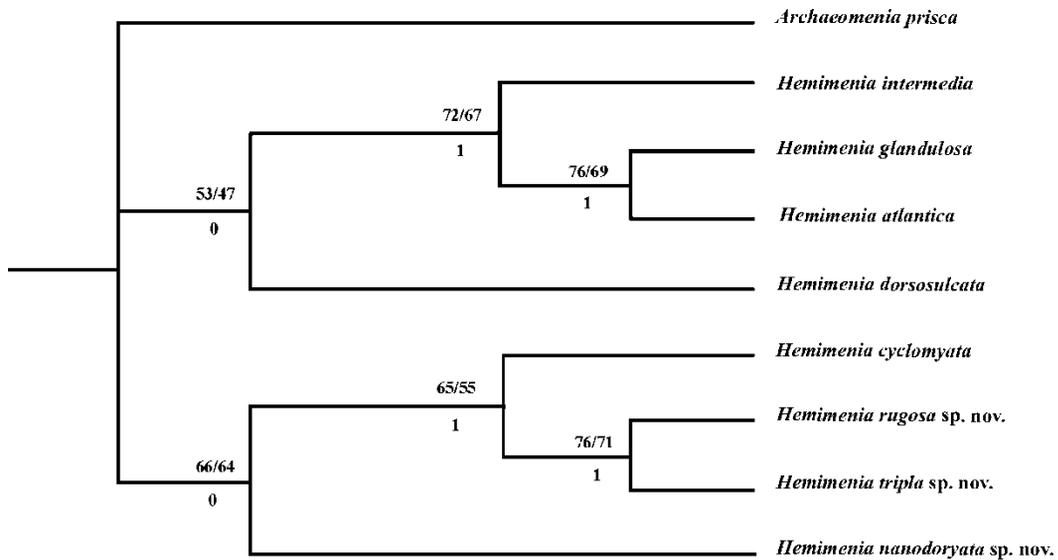


Figura 48. Árbol más parsimonioso (L = 59) del género *Hemimenia* Nierstraz, 1902, basado en los caracteres de la tabla 12.

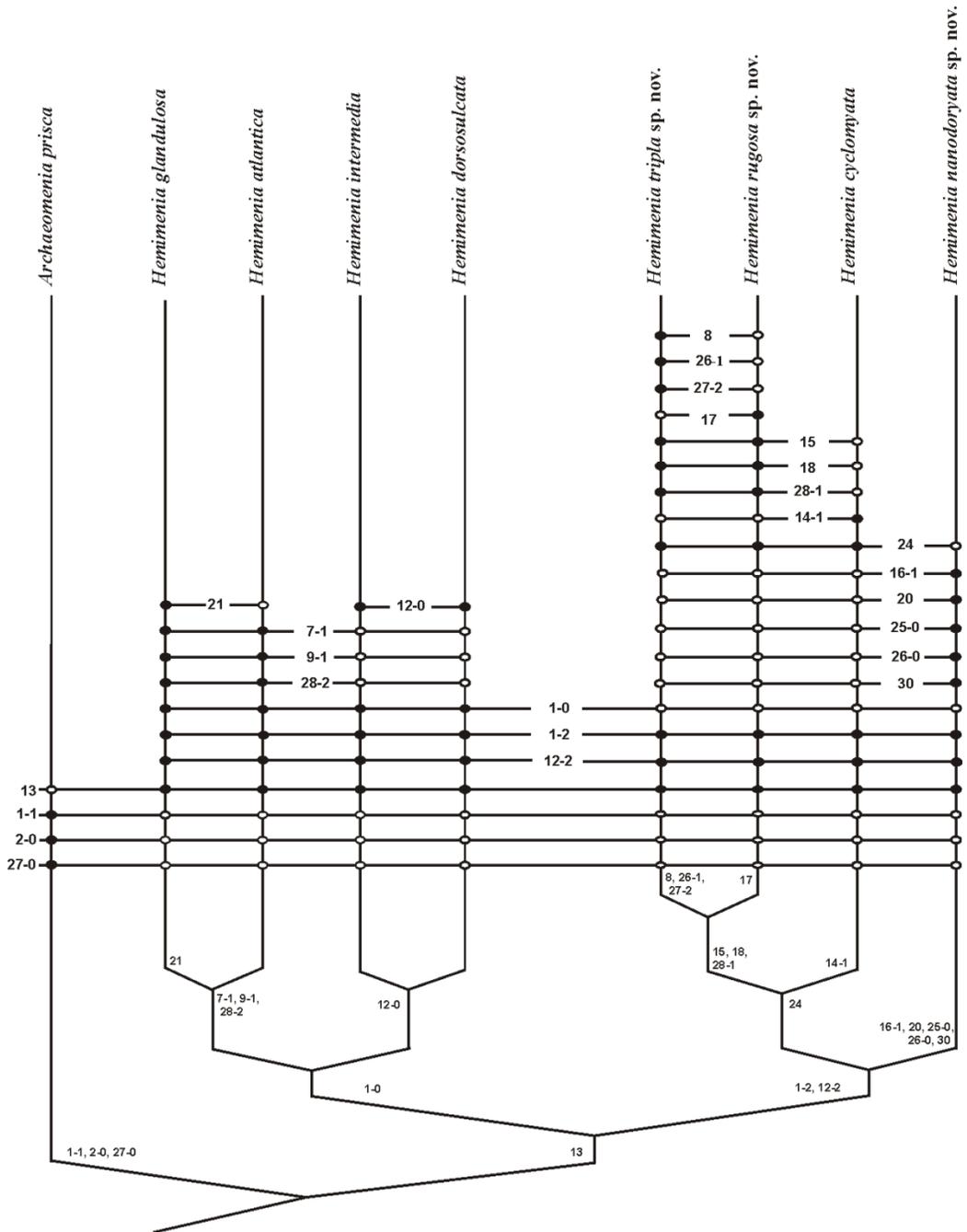


Figura 49. Reconstrucción filogenética de las especies del género *Hemimenia* basada en los caracteres que se muestran en la tabla 12 (caracteres multiestado desglosados), obtenido aplicando el Método Cualitativo de HENNING (1966) y utilizando a *Archaeomenia prisca* Thiele, 1906 como grupo externo (THIELE, 1906; SALVINI-PLAWEN, 2004a); en el árbol se muestran las apomorfías en las que se sustenta la topología del árbol (puntos negros).

4.4. ORDEN CAVIBELONIA



Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Cutícula generalmente gruesa con papilas epidérmicas. Predominantemente con escleritos aciculares huecos, en una o varias capas. Rádula de diferentes tipos (monoseriada, biseriada, dística o polística/poliseriada) o ausente. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de diferentes tipos. Pueden estar provistos de escleritos macizos y con rádula biseriada combinada con órganos glandulares ventrolaterales de la faringe distintos del tipo A (conductos con células glandulares subepiteliales).

Familia PRUVOTINIDAE Heath, 1911.

Familia RHOPALOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia ACANTHOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia AMPHIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1972.

Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia DREPANOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia STROPHOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia PRONEOMENIIDAE Simroth, 1893.

Familia EPIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia SYNGENOHERPIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia RHIPIDOTHERPIIDAE Salvini-Plawen, 1978.

Familia NOTOMENIIDAE Salvini-Plawen, 2004.

Familia PRUVOTINIDAE Heath, 1911

Diagnosis. Con escleritos aciculares huecos; con o sin escleritos huecos en forma de gancho. Con o sin glándula papilar dorsofaríngea. Rádula dística o ausente. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A, tipo C o circunfaríngeos. Con o sin pliegues respiratorios.

Sinónimos. PARAMENIIDAE Simroth, 1893; PARAMENIDAE Pruvot, 1902; PERIMENIIDAE Nierstrasz, 1908 (parte); PRUVOTINIIDAE Heath, 1911; PARARRHOPALIIDAE Salvini-Plawen, 1972.

Subfamilia PARARRHOPALIINAE Salvini-Plawen, 1978.

Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE Salvini-Plawen, 1978.

Subfamilia LOPHOMENIINAE Salvini-Plawen, 1978.

Subfamilia HALOMENIINAE Salvini-Plawen, 1978.

Subfamilia UNCIHERPIINAE García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001.

Subfamilia incierta: género *Scheltemaia* Salvini-Plawen, 2003.

Subfamilia **PARARRHOPALIINAE** Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Con escleritos huecos en forma de gancho. Con glándula papilar dorsofaríngea. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A.

Pararrhopalia Simroth, 1893.

Privotina Cockerell, 1903.

Labidoberpia Salvini-Plawen, 1978.

Género *Pruvotina* Cockerell, 1903

Diagnosis. Rádula dística. Con constricciones intestinales. Con un orificio genital. Sin estiletos copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Sinónimos. *Paramenia* Pruvot, 1890 (parte) (no Brauer y Bergenstamm); *Perimenia* Nierstrasz, 1890 (parte).

Especie tipo. *Paramenia impexa* Pruvot, 1890. Banyuls-Sur Mer (Mediterráneo); 60-80 m.

Pruvotina cryophila (Pelsener, 1901). Mar de Bellinghausen, Mar de Ross (Antártida); 342-550 m.

Pruvotina providens Thiele, 1913. Estación de Gauss-Mar de Davis (Antártida); 385 m.

Pruvotina (?) *gauszi* Salvini-Plawen, 1978. Estación de Gauss-Mar de Davis (Antártida); 385 m.

Pruvotina longispinosa Salvini-Plawen, 1978. Estrecho de Drake-Sur de las Islas Scheltland (Antártida), Sur de las Islas Sandwich (Antártida), ?Mar de Bellinghausen (Antártida), Archipiélago de Adelaida (Sur de Chile); 64-220 m (-3890?).

Pruvotina megathecata Salvini-Plawen, 1978. Isla de los Estados-Tierra de Fuego (Sur América); 118-903 m.

Pruvotina pallioglandulata Salvini-Plawen, 1978. Sur de las Islas Scheltland (Antártida); 210-220 m.

Pruvotina peniculata Salvini-Plawen, 1978. Islas Malvinas-Tierra de Fuego (Sur América), N Isla de los Estados-Tierra de Fuego (Sur América), ?Mar de Ross (Antártida); 119-549m.

Pruvotina praegans Salvini-Plawen, 1978. Sur de las Islas Sandwich, Sur de las Islas Shetland (Antártida); 148-220 m.

Pruvotina uniperata Salvini-Plawen, 1978. Mar de Ross, Sur de las Islas Shetland, Estrecho de Bransfield (Antártida); 210-2306 m.

Pruvotina artabra sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 788-1191 m.

Pruvotina artabra sp. nov.

DIAGNOSIS

Cutícula gruesa con papilas epidérmicas. Siete tipos de escleritos. Surco pedio con un pliegue ciliado que termina justo en la abertura de la cavidad paleal. Boca y atrio separados funcionalmente, pero comunicados por un surco. Papilas atriales simples. Rádula dística, con dientes radulares con un gancho distal y con cuatro dentículos medios. Vaina radular no dividida. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe con un conducto corto y ancho. Sin esófago. Con ciego anterodorsal del intestino largo y par. Vesículas seminales en los gonopericardioductos. Receptáculos seminales en los pericardioductos. Orificio genital en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. Sin cámaras de incubación. Pliegues respiratorios en número máximo de 14. Sin espículas prepaleales. Comisura suprarrectal gruesa y posterior al pericardio. Con órgano sensitivo dorsoterminal sobre la región anterior de la cavidad paleal.

Derivatio nominis. El nombre específico está dedicado a la zona del Golfo Ártabro que da nombre a las Campanas Oceanográficas en las que fueron recogidos los ejemplares estudiados en esta Tesis Doctoral.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. 11 ejemplares. Holotipo y paratipos 1-3 y 7-10 (juveniles) seccionados en cortes seriados transversales de 5 µm de grosor. Paratipo 4 en cortes transversales seriados de 2 µm. Paratipos 5 y 6 conservados en etanol de 70°.

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica). Holotipo y paratipos 1-6, estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 (43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W), en un fondo de piedras y corales muertos, a 1132-1191 m de profundidad. Paratipo 7 (juvenil), estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 (43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W), en un fondo de corales vivos y fragmentos esqueléticos, a 993-1004 m de profundidad. Paratipos 8 y 9

(juveniles). Estación DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000 (43°53,575'N; 08°56,868'W - 43°54,015'N; 08°56,959'W), en un fondo dominado por fragmentos de corales muertos y con piedras y arena, a 965-974 m de profundidad. Paratipo 10 (juvenil), estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 (43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W), en un fondo de piedras y restos arcillosos, a 788-802 m de profundidad.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animales vermiformes de hasta 3,2 mm de longitud y 0,5 mm de anchura en la región corporal media, con los extremos del cuerpo ligeramente ensanchados (Figura 50A-B). Sin quillas ni crestas. Con escleritos de inserción oblicua y radial que sobresalen ligeramente de la cutícula. El surco y la foseta pedia están bien marcados externamente y la cavidad paleal se abre en posición subterminal. Los ejemplares mostraban un color blanco amarillento tras su fijación y conservación en etanol de 70°.

Manto. La cutícula es moderadamente gruesa (35-50 µm de grosor) y presenta papilas epidérmicas pedunculadas de cuerpo esférico.

El conjunto de escleritos del manto está formado por un tipo de escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo (55-90 µm de longitud, 15-18 µm de anchura) y seis tipos de escleritos huecos con inserción oblicua o radial en 4-5 capas (Figuras 50C, 51):

- Escleritos con el extremo distal en forma de gancho, con un diente agudo en la curvatura del gancho y con el extremo proximal estrecho y recurvado (90-150 µm de longitud); se insertan radialmente en la región corporal dorsal, sobresaliendo hasta un máximo de 40 µm (Figuras 50C-I, 51A).
- Escleritos aciculares largos, estrechos y rectilíneos (170-250 µm de longitud) (Figuras 50C-II, 51B); con inserción radial en el extremo corporal posterior, de donde sobresalen hasta 160 µm.

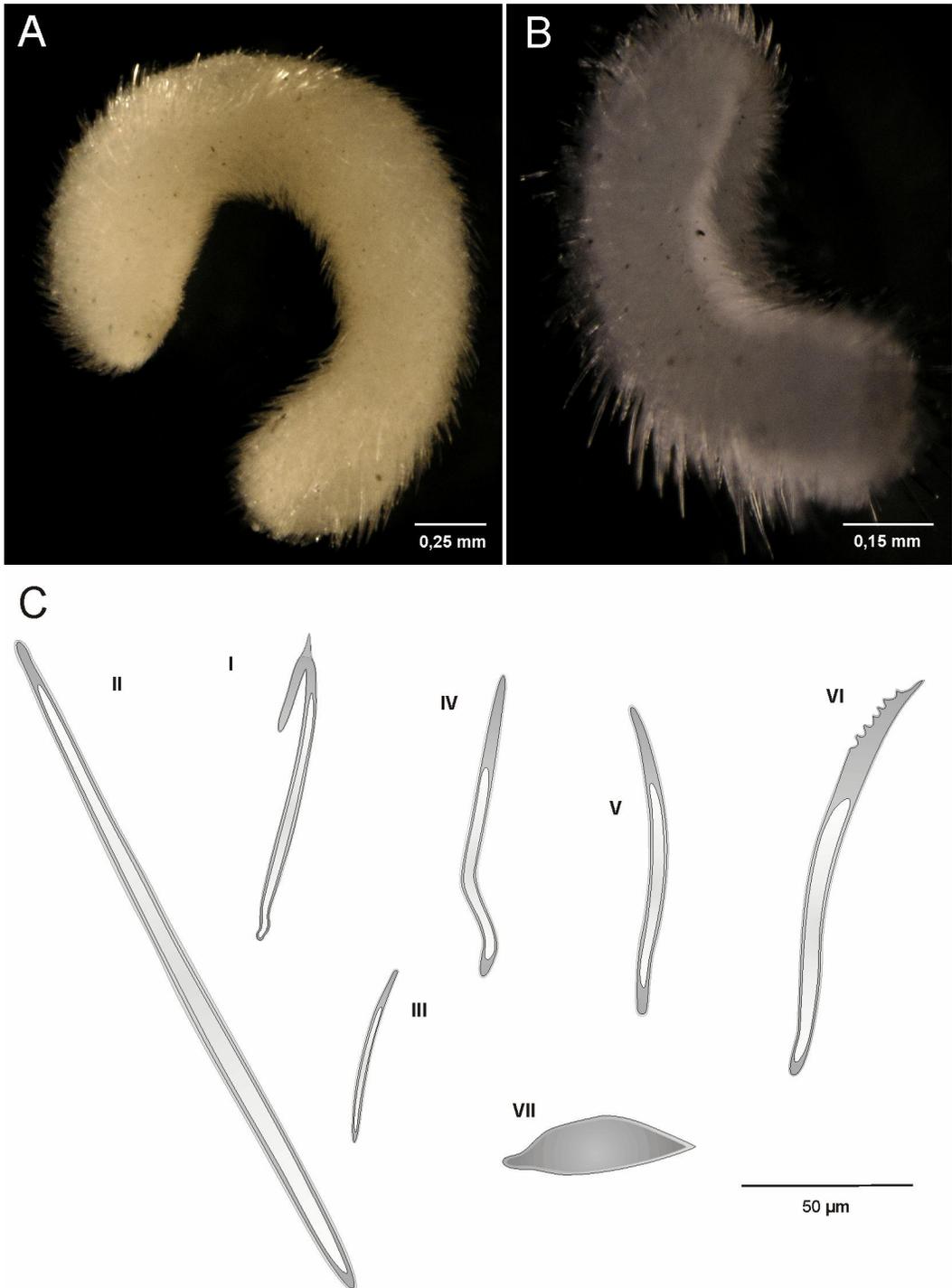


Figura 50. *Pruvotina artabra* sp. nov. A-B. *Habitus*. A. Ejemplar adulto (holotipo). B. Juvenil (paratipo 8). C. Tipos de escleritos. (I - esclerito hueco en forma de gancho; II - esclerito acicular hueco, largo y rectilíneo; III - pequeño esclerito acicular hueco; IV - esclerito acicular hueco sigmoideo; V - esclerito acicular hueco arqueado por la región media; VI - esclerito acicular hueco, aserrado en la parte convexa de la región distal; VII - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

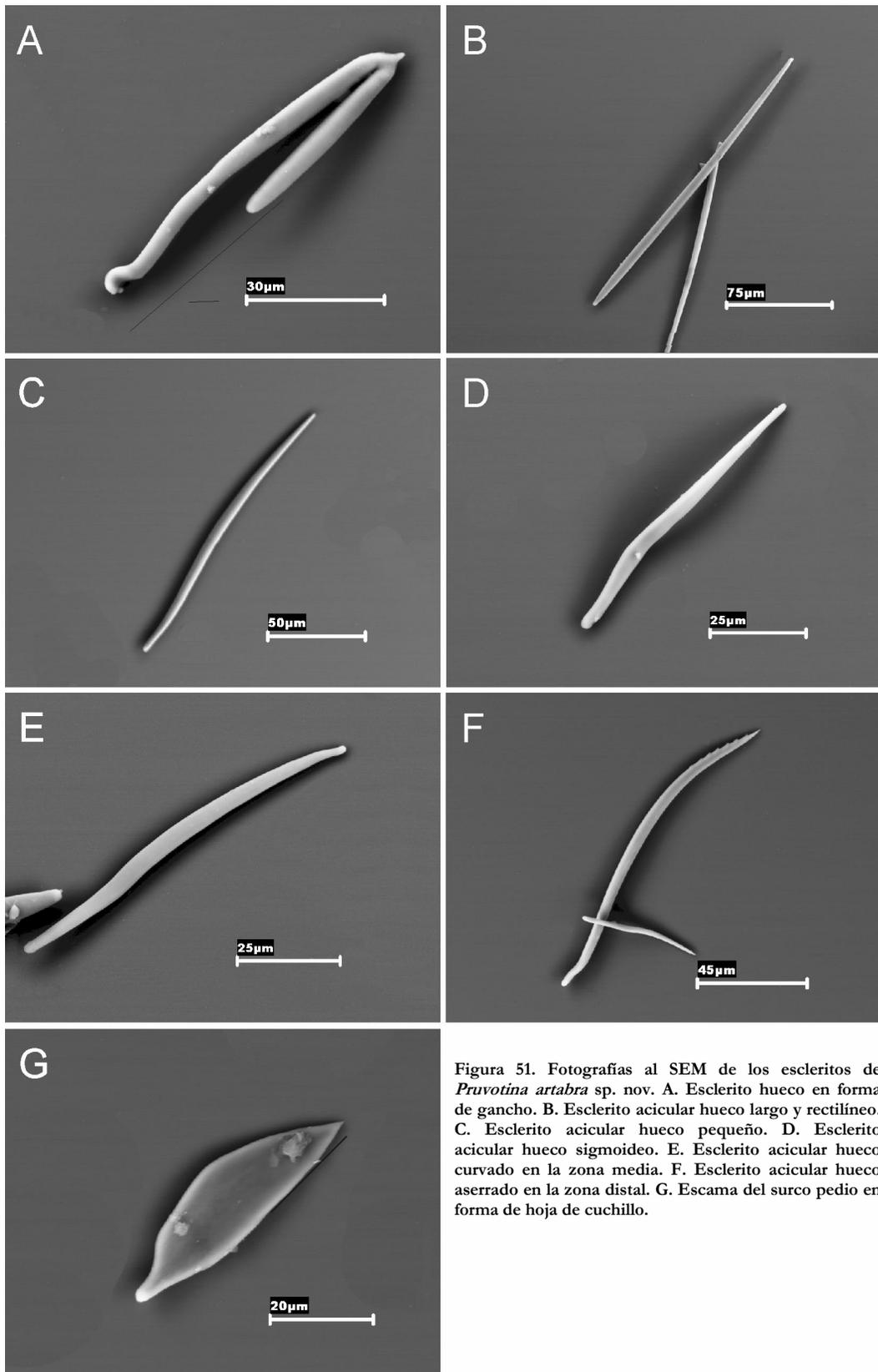


Figura 51. Fotografías al SEM de los escleritos de *Pruvotina artabra* sp. nov. A. Esclerito hueco en forma de gancho. B. Esclerito acicular hueco largo y rectilíneo. C. Esclerito acicular hueco pequeño. D. Esclerito acicular hueco sigmoideo. E. Esclerito acicular hueco curvado en la zona media. F. Esclerito acicular hueco aserrado en la zona distal. G. Escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo.

- Escleritos aciculares pequeños y estrechos, ligeramente curvados en su región media (30-75 μm de longitud) (Figuras 50C-III, 51C); con inserción oblicua, más abundantes en la mitad corporal ventral.
- Escleritos aciculares sigmoideos (90-200 μm de longitud) (Figuras 50C-IV, 51D) con inserción oblicua.
- Escleritos aciculares arqueados en la región media (85-175 μm de longitud) (Figuras 50C-V, 51E) y con inserción oblicua.
- Escleritos aciculares aserrados en la parte convexa del extremo distal, con un número variable de 3 a 7 pequeños dientes (100-140 μm de longitud) (Figuras 50C-VI, 51F). Aparecen exclusivamente en la región corporal anterior, con inserción oblicua y dirigiendo la parte cóncava hacia la región corporal posterior.

Foseta pedia y surco pedio. El surco pedio comienza en una foseta pedia densamente ciliada (100 μm de longitud, 110 μm de altura, 120 μm de anchura). El surco pedio tiene un pliegue medio (45 μm de altura, 50 μm de anchura) y ciliado, que termina justo en la abertura de la cavidad paleal.

En la foseta pedia desembocan dos grandes glándulas pedias anteriores foliculares, que se extienden hasta el dorso de animal. Las glándulas pedias posteriores se disponen dorsalmente a lo largo del surco pedio.

Cavidad paleal. La cavidad paleal tiene una abertura subterminal y está revestida por un epitelio no ciliado. En la región posterior se disponen radialmente hasta 14 pliegues respiratorios. La región anterior de la cavidad paleal está dividida en dos bolsas: una bolsa ventroanterior corta, en cuyo extremo posterior se abre dorsalmente el orificio genital; y una bolsa dorsoanterior profunda donde desemboca el recto, en posición anterior a la abertura del orificio genital (Figuras 52B, 55D-H). No presenta ni cámaras de incubación, ni glándula suprapaleales, ni espículas prepaleales.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo es impar, presenta una sección transversal rectangular (70 μm de longitud, 130 μm de altura, 45 μm de anchura) y se dispone dorsalmente a la región anterior de la faringe. Sobre el ganglio cerebroideo se disponen, en la región laterofrontal, dos pequeños

ganglios anteriores o basales (35 μm de longitud, 40 μm de altura, 20 μm de anchura) cuyos nervios inervan el \acute{o} rgano sensorial atrial y la regi3n oral. Los conectivos cerebro-ventrales parten por separado de la regi3n anterior y los conectivos cerebro-laterales de la regi3n posterior.

Los dos primeros ganglios ventrales (70 μm de longitud, 35 μm de altura, 30 μm de anchura) se disponen dorsalmente a la regi3n posterior de la foseta pedia y est3n unidos por una \acute{u} nica comisura pedia delgada.

El primer par de ganglios laterales (20 μm de longitud, 30 μm de altura, 23 μm de anchura m3xima) se sitúa lateralmente a la faringe, posteriormente a la desembocadura de la gl3ndula papilar dorsofaríngica. No se observaron los ganglios bucales.

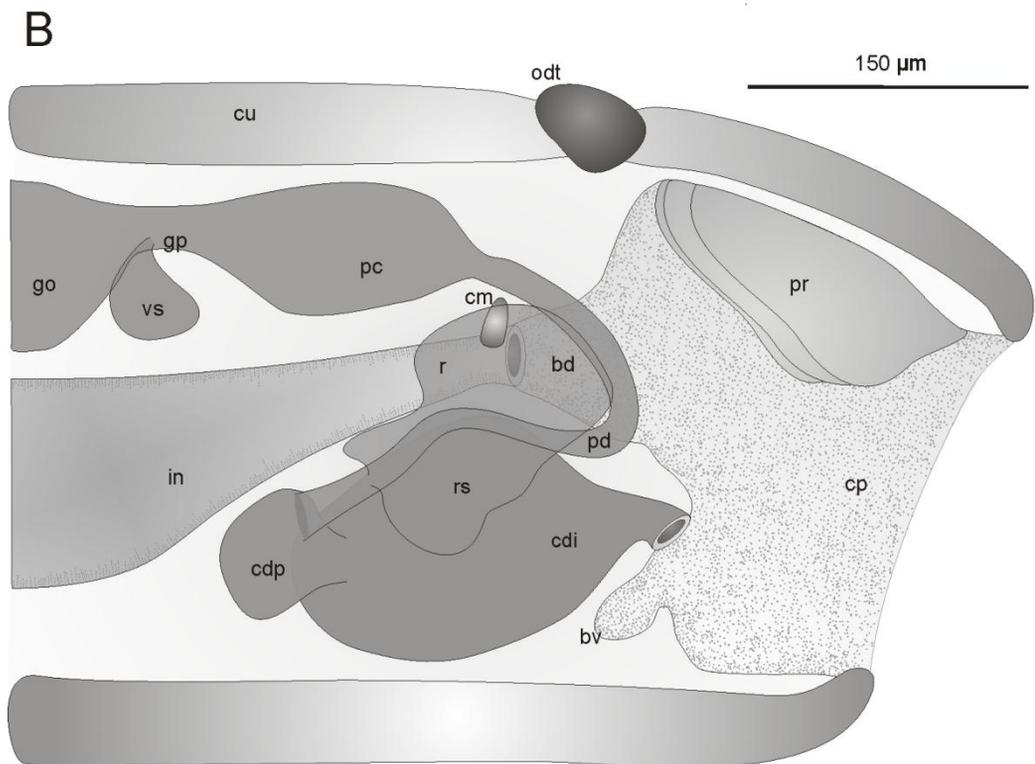
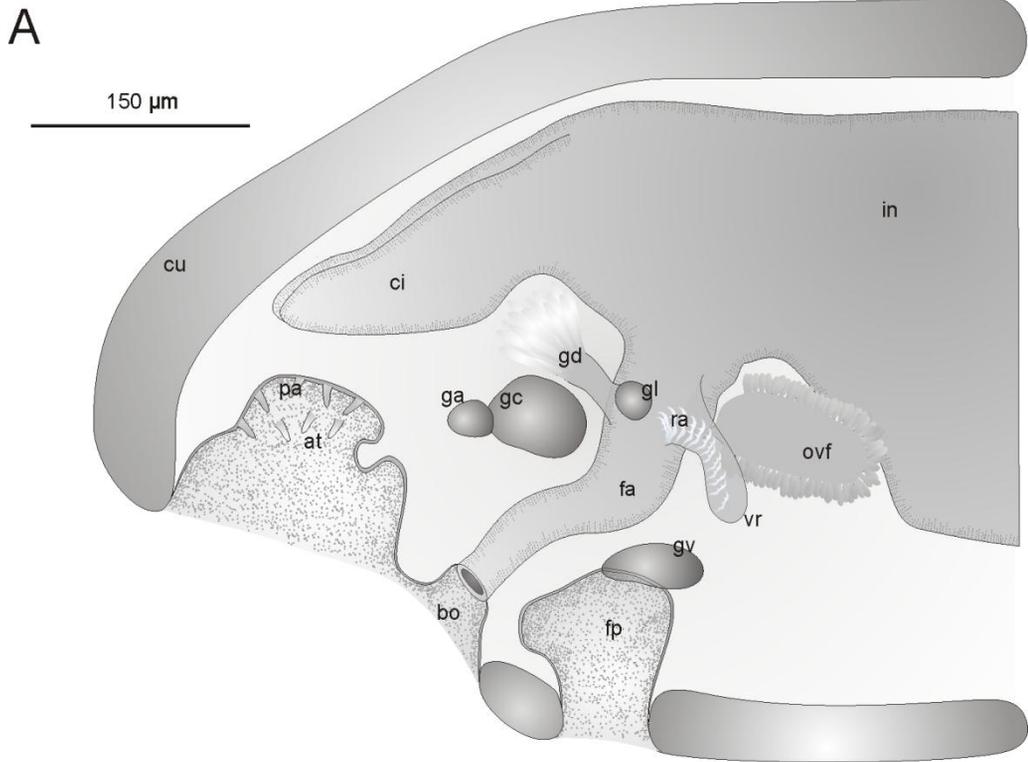
Los dos \acute{u} ltimos ganglios de las cadenas laterales se disponen lateralmente a la regi3n posterior del recto y est3n unidos por una larga comisura suprarrectal (110 μm de longitud, 10 μm de altura, 20 μm de anchura) posterior al pericardio (Figuras 52B, 55F).

El \acute{o} rgano sensitivo atrial, separado funcionalmente de la cavidad bucal, presenta hasta 15 papilas atriales simples y gruesas (40 μm de longitud, 12 μm de anchura) (Figuras 52A, 54A).

El \acute{o} rgano sensitivo dorsoterminal se muestra como un abultamiento sobre la regi3n anterior de la cavidad paleal, anterior al inicio de los pliegues respiratorios (Figuras 52B, 55G).

Aparato digestivo. Aunque la boca y el atrio comparten una hendidura com3n, se encuentran funcionalmente separados. La regi3n sensorial es anterior y est3 separada de la regi3n bucal posterior por un surco que carece de cutícula, tienen un epitelio delgado y presenta dorsalmente haces de fibras de musculatura circular periférica (Figura 54C).

Figura 52. Reconstrucci3n de la anatomía interna de *Pruvotina artabra* sp. nov. A. Regi3n anterior. B. Regi3n posterior. (at - atrio; bo - boca; bd - bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; ci - ciego del intestino; cm - comisura suprarrectal; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; fa - faringe; fp - foseta pedia; ga - ganglio anterior; gc - ganglio cerebroideo; gd - gl3ndula papilar dorsofaríngica; gl - ganglio lateral; go - g3nada; gp - gonopericardioducto; gv - ganglio ventral; in - intestino; odt - \acute{o} rgano sensitivo dorsoterminal; pa - papila atrial; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; ovf - \acute{o} rgano glandular ventrolateral de la faringe; r - recto; ra - r3dula; rs - recept3culo seminal; vr - vaina radular; vs - vesícula seminal).



La boca continúa por una faringe de epitelio alto y ligeramente plegado, revestida internamente por una fina capa cuticular y externamente por una envuelta delgada de fibras de musculatura circular. Además, presenta una estrecha envuelta de células glandulares faríngeas subepiteliales (Figura 54E). Posteriormente al ganglio cerebroideo, desemboca dorsalmente en la faringe una glándula papilar dorsofaríngea; las células glandulares asociadas a la papila dorsal se disponen sobre el ganglio cerebroideo (salvo en los ejemplares juveniles) y se extienden anteriormente hasta el atrio (Figuras 52A, 54E-F).

El aparato radular está formado una rádula dística con 14 pares de dientes y por una vaina radular posterior. Los dientes radulares (20-25 μm de longitud) presentan un gancho distal, cuatro dentículos en las paredes medias y una base ancha y reforzada en su margen exterior (Figuras 53, 54G-I).



Figura 53. Dientes radulares de *Pruvotina artabra* sp. nov.

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están formados por un par de tubos voluminosos, anchos y cortos (50-80 μm de altura, 30-40 μm de anchura) rodeados de musculatura en los que desembocan células glandulares subepiteliales (tipo A, según SALVINI-PLAWEN, 1978a); los órganos glandulares se abren lateralmente en el inicio de la vaina radular y se extienden posteriormente por debajo de la región anterior del intestino (Figuras 52A, 54G-J).

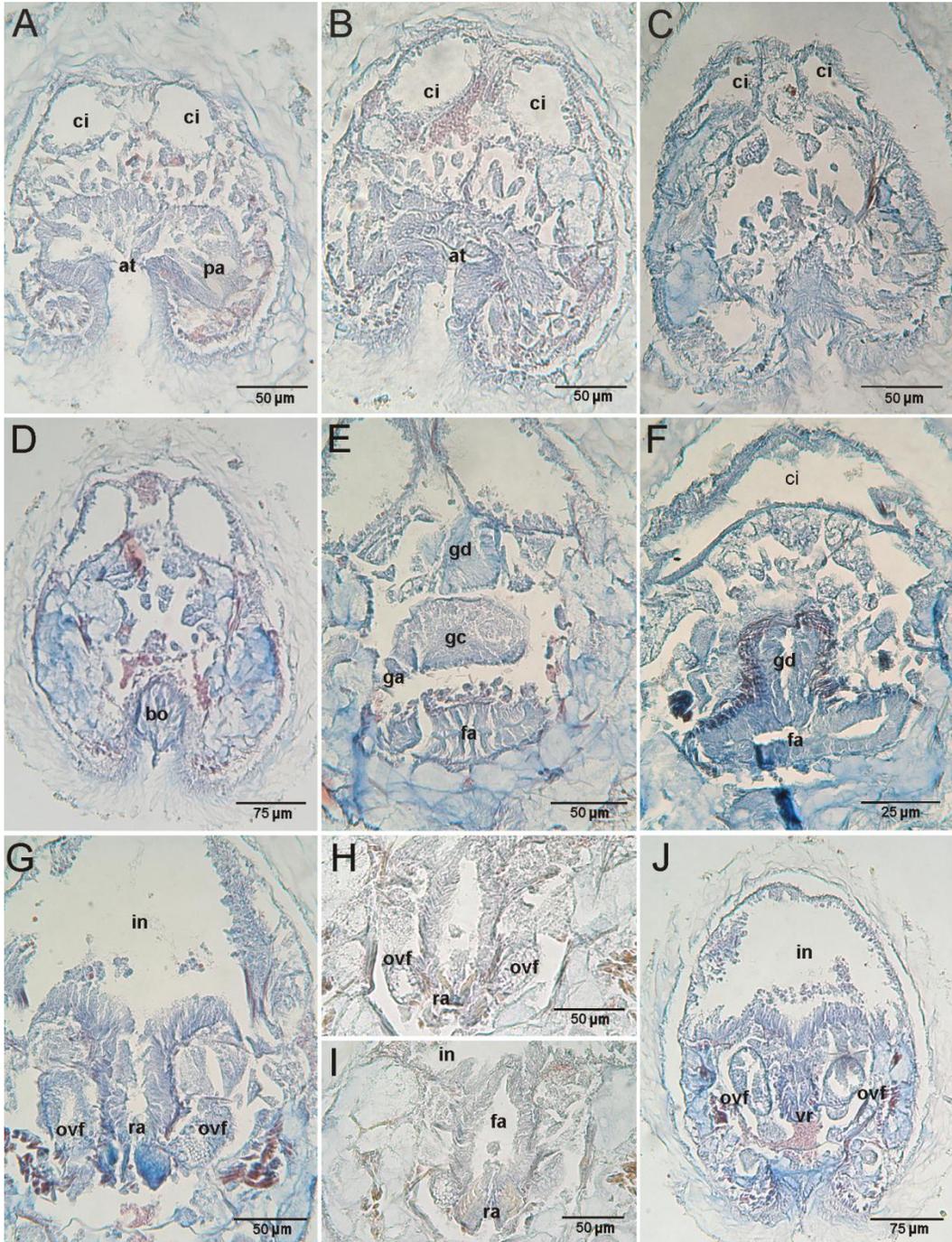


Figura 54. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Pruvotina artabra* sp. nov. A. Zona sensorial atrial con papilas simples. B. Final de la región sensorial de la cavidad atrio-bucal común. C. Surco que comunica la región atrial y la abertura bucal de la cavidad atrio-bucal común. D. Boca. E. Región anterior de la faringe donde se observa el ganglio cerebroideo y la glándula papilar dorsofaringea. F. Desembocadura de la glándula papilar dorsofaringea. G-J. Detalles del aparato radular y la desembocadura de la faringe en el intestino. (at - atrio; bo - boca; ci - ciego del intestino; fa - faringe; ga - ganglio anterior; gc - ganglio cerebroideo; gd - glándula papilar dorsofaringea; in - intestino; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; ra - rádula; vr - vaina radular).

En el holotipo y los paratipos maduros, la faringe se abre en el intestino justo al inicio de la zona radular (Figuras 52A, 54G-J), es decir, carecen de un esófago diferenciado; sin embargo, en dos ejemplares juveniles (paratipos 7 y 8), se encontró la presencia de un esófago postradular corto y desprovisto de glándulas y de esfínter.

El intestino presenta un largo ciego anterodorsal, par en sus tres cuartos anteriores, que se prolonga anteriormente hasta la región atrial (Figuras 52A, 54A-F). Como es habitual en la mayoría de las especies de los solenogastros, el intestino presenta constricciones laterales seriadas en toda su longitud y además, en la región anterior, cuenta con dos o tres esfínteres que comprimen lateralmente el intestino a intervalos 30 μm . El recto ciliado, de sección transversal triangular, se abre frontalmente en la bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal, anteriormente a la desembocadura del orificio genital (Figuras 52B, 55D-F).

Aparato reproductor. Las gónadas tubulares presentan ovocitos en la región posterior (máximo 50 μm de diámetro).

Los gonopericardioductos son cortos, estrechos (60 μm de longitud, 30 μm de altura, 20 μm de anchura) y presentan en la región anterior un par de vesículas seminales cargadas de espermatozoides (Figura 52B).

El pericardio (140 μm de longitud, 55 μm de altura, 100 μm de anchura máxima) está desplazado anteriormente, situándose dorsalmente al recto antes de su desembocadura en la cavidad paleal (Figura 52B). El corazón bicameral es de sección transversal ovalada (45 μm de altura, 50 μm de anchura), con el ventrículo unido a la pared dorsal (Figuras 52B, 55C-D) y la aurícula libre, salvo en el extremo posterior. Presenta células sanguíneas ovaladas, granuladas y nucleadas colmando los senos sanguíneos, principalmente en el seno ventral y en los senos que bañan la región de los pliegues respiratorios.

Del extremo posterior del pericardio parten dos pericardioductos estrechos (25 μm de altura, 15 μm de anchura) que se dirigen posteriormente, discurriendo lateralmente a la bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal (Figura 52B); después, los pericardioductos se curvan y se dirigen hacia la región anterior, para desembocar laterodorsalmente en los conductos de desove. La región distal de cada

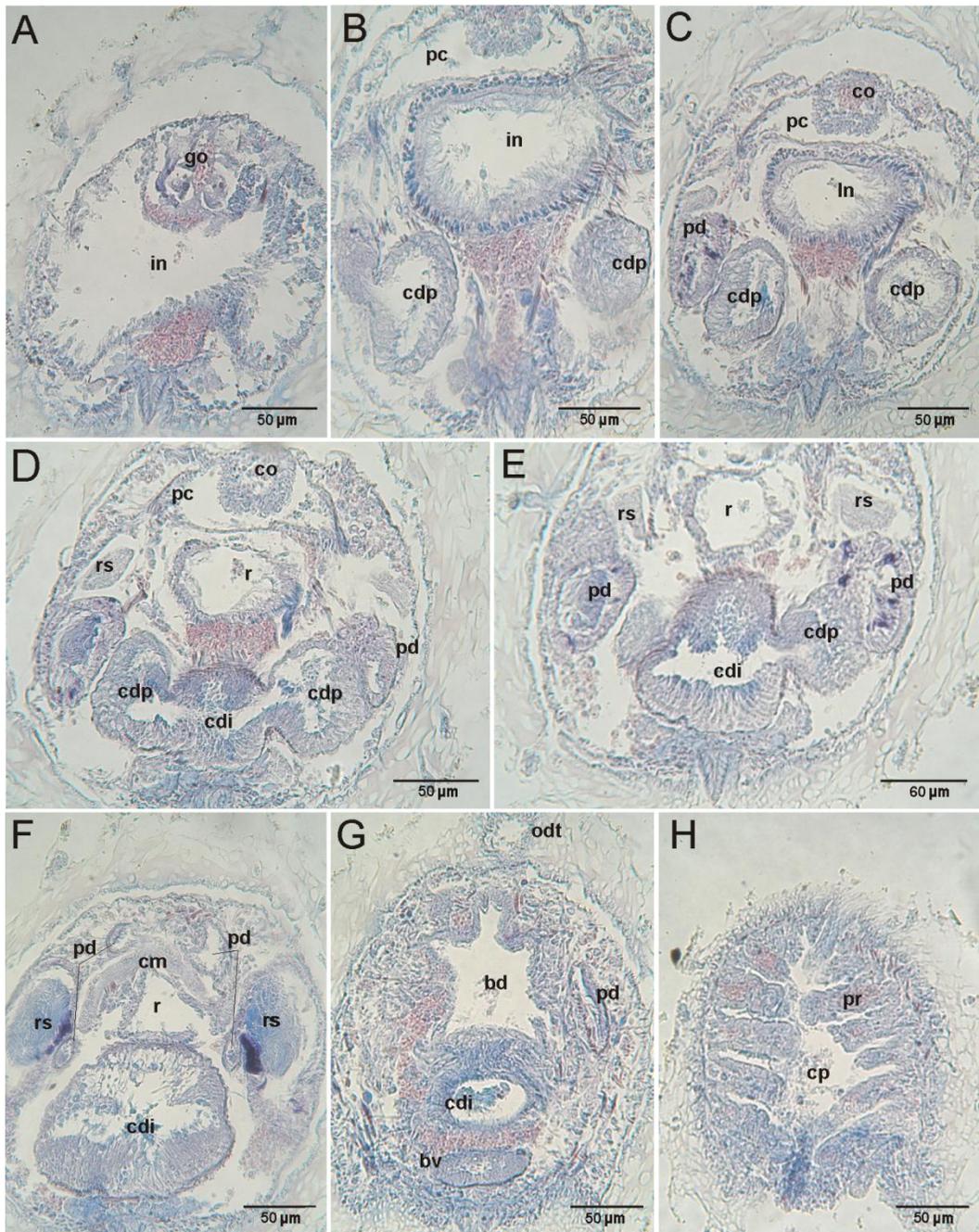


Figura 55. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Pruvotina artabra* sp. nov. A. Gónadas. B-C. Región anterior de los conductos de desove. D-E. Zona donde se fusionan los conductos de desove y desembocan los pericardioductos en la región par de los conductos de desove. F. Región del inicio de los pericardioductos, donde también se observa la larga comisura suprarrectal y el par de receptáculos seminales repletos de espermatozoides. G. Región anterior de la cavidad paleal. H. Región posterior de la cavidad paleal con pliegues respiratorios. (bd - bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; cm - comisura suprarrectal; co - corazón; cp - cavidad paleal; go - gónada; in - intestino; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegues respiratorios; r - recto; rs - receptáculo seminal).

pericardioducto se ensancha y forma un voluminoso receptáculo seminal que alcanza la región rostral de la cavidad paleal (Figuras 52B, 55D-F); se observaron espermatozoides en los receptáculos seminales y en los pericardioductos.

El par de conductos de desove (75 μm de longitud, 75 μm de altura, 70 μm de anchura) se fusionan en un conducto único voluminoso y de sección transversal ovalada (170 μm de longitud, 120 μm de altura, 140 μm de anchura) que se prolonga anteriormente entre los dos conductos de desove, formando una pequeña bolsa de función desconocida (Figura 55D-E). En su extremo posterior, el conducto de desove único se estrecha y el orificio genital, desprovisto de esfínter, desemboca dorsalmente en la abertura de la pequeña bolsa ventroanterior de la cavidad paleal (Figura 52B).

DISCUSIÓN

Pruvotina artabra sp. nov. se clasifica dentro del Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978, porque presenta escleritos aciculares huecos en la cutícula y en la Familia PRUVOTINIDAE Heath, 1911, por poseer una rádula dística y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a). *P. artabra* sp. nov. se caracteriza por presentar escleritos huecos en forma de gancho, una glándula papilar dorsofaríngea y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a), lo que la clasifica dentro de la Subfamilia PARARRHOPALIINAE Salvini-Plawen, 1978 (SALVINI-PLAWEN, 1978a; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

Dentro de la Subfamilia PARARRHOPALIINAE, la nueva especie se incluye en el género *Pruvotina* Cockerell, 1903 (Tabla 14). Según GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN (2007), una de las características diagnósticas del género *Pruvotina* es que “la boca se abre (pero en parte separada del atrio) en una abertura atriobucal común”, un carácter ambiguo, variable y mal definido. En algunas especies del género, la boca se abre muy cerca de la región posterior del órgano sensorial atrial, mientras que en otras especies, como sucede en *P. artabra* sp. nov., el atrio y la boca están clara y funcionalmente separadas, pero comunicadas por un surco poco profundo y

estrecho. La separación neta de la boca y el atrio, se caracteriza porque entre ambas aberturas se encuentra un revestimiento cuticular y paquetes de fibras de musculatura circular y retractora sobre la zona de separación (véase SALVINI-PLAWEN, 1978a). En *P. artabra* sp. nov., el surco de separación entre el atrio y la boca, carece de revestimiento cuticular pero muestra la musculatura característica; además, en las descripciones de *Pruvotina pallioglandulata* Salvini-Plawen, 1978 y *Pruvotina uniperata* Salvini-Plawen, 1978, se indica que este surco está débilmente cuticularizado (SALVINI-PLAWEN, 1978a). Sin embargo, la combinación de los caracteres ausencia de estiletes copuladores, presencia de constricciones laterales en el intestino y presencia de pliegues respiratorios en la cavidad paleal, separa claramente al género *Pruvotina* de los otros dos géneros de la Subfamilia PARARRHOPALIINAE (Tabla 14). Por todo ello, consideramos que la posición de la abertura bucal, al ser un carácter ambiguo, no debe ser considerada en la diagnosis del género *Pruvotina*.

Género	Constricciones intestinales	Estiletes copuladores	Pliegues respiratorios
<i>Pararrhopalia</i>	-	+	-
<i>Pruvotina</i>	+	-	+
<i>Labidoherpia</i>	+	+	+

Tabla 14. Diferencias entre los géneros de la Subfamilia PARARRHOPALIINAE Salvini-Plawen, 1978. (+. presente; -. ausente).

Se conocen 10 especies del género *Pruvotina*, de las cuales 9 fueron descritas de la Antártida y Tierra de Fuego. La única especie europea es *Pruvotina impexa* (Pruvot, 1890), descrita de aguas circundantes a Banyuls (Francia) y a una profundidad mucho menor (60-80 m) que *P. artabra* sp. nov.

La nueva especie, *P. artabra* sp. nov., se diferencia de *P. impexa* por los siguientes caracteres (Tabla 15): un tamaño corporal cuatro veces menor; extremo posterior corporal no truncado; final del pliegue ciliado del surco pedio en la abertura de la cavidad paleal; por la menor longitud de las glándulas dorsales asociadas a la papila dorsal; mayor número de dentículos medios en los dientes radulares; por presentar un intestino anterior provisto dos o tres esfínteres y de un largo ciego

anterodorsal del intestino par; por presentar vesículas seminales en los gonopericardioductos; por la configuración de la cavidad paleal; por la longitud y la posición posterior al pericardio de la comisura suprarrectal; y por la posición del órgano sensitivo dorsoterminal (PRUVOT, 1890a, 1981).

En relación a las otras especies conocidas, las características anatómicas de *P. artabra* sp. nov. la sitúan próxima a *Pruvotina peniculata* Salvini-Plawen, 1978, con la que comparte caracteres como una organización similar de la parte anterior del intestino, la desembocadura del orificio genital situada en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal y la ausencia de cámaras de incubación (SALVINI-PLAWEN, 1978a). Sin embargo, *P. artabra* sp. nov. se diferencia claramente de *P. peniculata* porque carece de cresta mediodorsal de escleritos, de glándulas suprapaleales y de espículas prepaleales; en que presenta papilas atriales simples en lugar de agrupadas, dientes radulares con 4 dentículos medios, una vaina radular totalmente impar y vesículas seminales en los gonopericardioductos y más pliegues respiratorios en la cavidad paleal que *P. peniculata*. Además, *P. artabra* sp. nov. difiere de *P. peniculata* en la posición del ano, del órgano sensitivo dorsoterminal y de la comisura suprarrectal (Tabla 15).

P. artabra sp. nov. se diferencia de *Pruvotina pallioglandulata* Salvini-Plawen, 1978, en que presenta papilas atriales simples y en la posición dorsoanterior del órgano sensitivo dorsoterminal (SALVINI-PLAWEN, 1978a). El aparato digestivo muestra diferencias en la configuración anterior del intestino, ya que el ciego anterodorsal es par y largo y además presenta dos o tres esfínteres intestinales de los que carece *P. pallioglandulata*. En relación al aparato reproductor, difiere por presentar vesículas seminales en los gonopericardioductos y una bolsa ventroanterior en la cavidad paleal donde se abre el orificio genital. Otras diferencias son el final del pliegue del surco pedio en la abertura de la cavidad paleal y la ausencia de glándulas suprapaleales (Tabla 15).

Respecto a *Pruvotina providens* Thiele, 1913, *Pruvotina praegans* Salvini-Plawen, 1978, y *Pruvotina uniperata* Salvini-Plawen, 1978, *P. artabra* sp. nov. se diferencia porque carece de cámaras de incubación en la cavidad paleal, en la posición del órgano sensitivo dorsoterminal y porque presenta vesículas seminales en los

gonopericardioductos y un intestino con ciego anterodorsal par y con un par de esfínteres de los que carecen *P. providens*, *P. praegans* y *P. uniperata*. Además, difiere de *P. providens* por el menor tamaño corporal (THIELE, 1913). De *P. praegans* porque presenta papilas atriales simples, una vaina radular no dividida y en el menor número de pliegues respiratorios en la cavidad paleal (SALVINI-PLAWEN, 1978a). Y de *P. uniperata*, porque carece de espículas prepaleales, presenta únicamente papilas atriales simples, la vaina radular no dividida, en la abertura del orificio genital en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal, en la posición de la comisura suprarrectal y en el final del pliegue del surco pedio en la abertura de la cavidad paleal (SALVINI-PLAWEN, 1978a).

Respecto a *Pruvotina longispinosa* Salvini-Plawen, 1978, *P. artabra* sp. nov. se diferencia claramente porque carece de espículas prepaleales, porque las papilas atriales son únicamente simples, por presentar un par de vesículas seminales en los gonopericardioductos, por la posición del órgano sensitivo dorsoterminal, así como por la organización general de la cavidad paleal (SALVINI-PLAWEN, 1978a). También se encuentran diferencias notables en la organización del aparato digestivo anterior, destacando la separación funcional de la boca y el atrio, vaina radular no dividida, la gran longitud y el carácter par del ciego anterodorsal del intestino y en que presenta esfínteres en la región anterior del intestino (Tabla 15).

Los caracteres que diferencia a *P. artabra* sp. nov. de *Pruvotina megathecata* Salvini-Plawen, 1978 son (Tabla 15): la presencia de papilas atriales simples; vesículas seminales en los gonopericardioductos; la ausencia de glándulas suprapaleales y espículas prepaleales; el menor número de pliegues respiratorios en la cavidad paleal; el final del pliegue del surco pedio justo en la abertura de la cavidad paleal; la posición del órgano sensitivo dorsoterminal; y en que en *P. megathecata*, los receptáculos seminales son una extensión de la parte anterior de los conductos de desove, mientras que en *P. artabra* sp. nov. son una formación de la región distal de los pericardioductos (SALVINI-PLAWEN, 1978a).

La descripción original de *Pruvotina cryophilla* (Pelsener, 1901) es muy breve y no se mencionan muchos aspectos de su organización interna; además, PELSENER (1901) no señala la presencia de escleritos huecos en forma de gancho, carácter

diagnóstico de la Subfamilia PARARRHOPALIINAE. En 1978, SALVINI-PLAWEN estudió un ejemplar del Mar de Ross (342-360 m) que identifico con dudas cómo *P. cryophila* al concordar a grandes rasgos con la descripción de Pelsener, pero en el señaló la presencia de escleritos huecos en forma de gancho y una serie de caracteres que difieren con la diagnosis original, como son la presencia de espículas prepaleales y la ausencia de glándulas suprapaleales; sin embargo, el autor asume que estas diferencias se deben a que el ejemplar estudiado del Mar de Ross era inmaduro y a defectos en el estudio del ejemplar examinado por PELSENER (1901). Limitándonos a la diagnosis original y a los caracteres comunes de ambas descripciones, encontramos que *P. artabra* sp. nov. difiere de *P. cryophila* en los siguientes caracteres: los ganglios laterales posteriores no están fusionados; el ciego anterodorsal del intestino es largo y par en su región anterior, mientras que en *P. cryophila* es ancho, corto e impar; y además, *P. artabra* sp. nov. tiene un mayor número de pliegues respiratorios en la cavidad paleal. Respecto al ejemplar examinado por SALVINI-PLAWEN (1978a), también difiere en la ausencia de espículas prepaleales, la presencia de esfínteres en el intestino anterior y de vesículas seminales en los gonopericardioductos, en la posición del órgano sensitivo dorsoterminal y en que el surco pedio termina justo en la abertura de la cavidad paleal.

Pruvotina (?) *gauszi* Salvini-Plawen, 1978, fue descrita sólo con información de la región corporal posterior, pero ambas especies se diferencian claramente en que *P. artabra* sp. nov. tiene un par de vesículas seminales en los gonopericardioductos, mientras que en *P. (?) gauszi* son una formación de la región proximal de los pericardioductos; además *P. artabra* sp. nov., difiere de *P. (?) gauszi* en la organización de la cavidad paleal, destacando la posición del ano en la pared rostral de la bolsa dorsoanterior, la ausencia de glándulas suprapaleales y el mayor número de pliegues respiratorios (Tabla 15). También difiere en la longitud y en la posición de la comisura suprarrectal y en la posición del órgano sensitivo dorsoterminal (SALVINI-PLAWEN, 1978a).

Finalmente destacar, que *P. artabra* sp. nov. se diferencia de todas las especies conocidas del género, excepto de *P. cryophila*, *P. pallioglandulata* y *P. uniperata*, en que carece de esófago, aunque este carácter debe ser tomado con cautela, ya que en dos

ejemplares juveniles de *P. artabra* sp. nov. se observó la presencia de un pequeño esófago prerradular (Tabla 15).

Los caracteres diferenciales entre *Pruvotina* sp. nov. y las otras especies conocidas del género *Pruvotina* son suficientemente identificativos para considerar que *Pruvotina* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia

	<i>P. cyophila</i>	<i>P. cyophila</i>	<i>P. (E) gauzi</i>	<i>P. impsza</i>	<i>P. longispinosa</i>	<i>P. mesothecata</i>	<i>P. palli glandulata</i>	<i>P. pentaculata</i>	<i>P. proceana</i>	<i>P. providens</i>	<i>P. unipicata</i>	<i>P. urabra</i> sp. nov.
Longitud (mm)	5	2,1	?	12	5	5	5	4	6	8,5	4	3,2
Cresta dorsal	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Papilas atriales	?	simples	?	?	simples o en pares	grupos de 4	en pares	grupos de 4	en pares o grupos de 3	grupos	en pares o grupos de 3	simples
Denticulos radulares	4	4	?	3	4	3-4	4	3	3-4	3-4	4-5	4
Vaina redular dividida	?	-	?	-	+	-	-	+	+	-	+	-
Esófago	?	-	?	+	+	+	-	+	+	+	+/-	+/-
Ciego anterodorsal del intestino	impar	impar	?	impar	impar	impar	impar	par/impar	impar	impar	impar	par/impar
Esfínteres intestinales	?	-	?	-	-	-	-	+	-	-	-	+
Vesículas seminales	-	-	+ en pd	-	-	-	-	-	-	-	-	+ en gp
Bolsa ventroanterior de la cavidad paleal	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	+
Plegues respiratorios	4	2-3	7	12-20	8-20	máximo 30	8-10	2-5	16-28	13	10	14
Cámaras de incubación	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
Glándulas suprapaleales	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	+/-	-
Espículas prepaleales	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-
Pliegue del surco pedio en la abertura de la cavidad paleal	?	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	+
Posición del órgano sensitivo dorsoterminal respecto a la cavidad paleal	dorsoposterior	dorsoposterior	dorsoposterior	dorsoposterior	dorsoposterior	dorsoposterior	dorsoposterior	terminal	?	?	terminal	dorsoanterior

Tabla 15. Esquema comparativo de las especies del género *Pruvotina* Cockerell, 1903. (+, presente; +/-, ambiguo; ?, desconocido; gp, gonopercardiódutos; pd, pericardiódutos).

Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Con escleritos huecos en forma de gancho. Sin glándula papilar dorsofaríngea. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A.

Eleutheromenia Salvini-Plawen, 1967.

Gephyroherpia Salvini-Plawen, 1978.

Luitfriedia García-Álvarez & Ugorri, 2001.

Género *Gephyroherpia* Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Cutícula gruesa con papilas epidérmicas. Boca separada del atrio. Rádula dística. Intestino con o sin constricciones ventrolaterales seriadas. Con un orificio genital. Sin estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Gephyroherpia antarctica* Salvini-Plawen, 1978. Mar de Ross (Antártida); 342-714 m. Mar de Davis (Antártida); 385 m.

Gephyroherpia (?) *triangulata* Salvini-Plawen, 2009. Mar de Irlanda (Atlántico Norte); 78 m.

Gephyroherpia impar sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 598-610 m.

Gephyroherpia impar sp. nov.

DIAGNOSIS

Animal de 7 mm de longitud. Con quilla mediodorsal. Con papilas epidérmicas. Papilas atriales simples o en pares. Atrio trilobulado. Surco pedio con un pliegue ciliado que no entra en la cavidad paleal. Dientes radulares con gancho distal y sin denticulos medios. Vaina radular no dividida. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe con conductos largos. Esófago con glándulas. Ciego anterodorsal del intestino impar. Intestino sin constricciones. Pericardioductos modificados como receptáculos seminales. Con un orificio genital ventral. Con 15 pliegues respiratorios. Sin espículas prepaleales.

Derivatio nominis. Del latín *impar*: impar. En referencia a que presenta un ciego anterodorsal del intestino impar.

MATERIAL EXAMINADO

Material examinado. Un ejemplar (holotipo) seccionado en cortes transversales seriados de 5 µm de grosor.

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica), estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-600 (43°48,587'N; 08°51,402'W - 43°49,545'N; 08°51,497'W), en un fondo de arena, a 598-610 m de profundidad.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animal vermiforme de 7 mm de longitud y 0,8 mm de altura en la región corporal media. Presenta una quilla mediodorsal (0,15 mm de altura) con abultamientos dispuestos a intervalos (Figura 56A). Los escleritos sobresalen ligeramente de la superficie corporal y tienen inserción radial y oblicua. La foseta pedia y el surco pedio están bien marcados externamente. El ejemplar mostraba un color blanco amarillento tras ser fijado y conservado en etanol de 70°.

Manto. Presenta una cutícula gruesa (40-50 μm de grosor) con papilas epidérmicas de forma esférica en su base.

En sección transversal, la quilla mediodorsal aparece como un abultamiento dorsal con sección de triángulo isósceles, más pronunciada en la región corporal media; la quilla no se extiende hasta los extremos corporales, iniciándose en la zona de la faringe y terminando en la región media de los conductos de desove.

La especie presenta cinco tipos de escleritos dispuestos en 4 capas (Figura 56):

- Escleritos huecos en forma de gancho, con el extremo proximal recurvado y un diente agudo en la curvatura del gancho (80-100 μm de longitud, 6-8 μm de anchura) (Figura 56B-I, 56C); limitados a la región corporal dorsal y con inserción radial.
- Escleritos aciculares huecos largos, rectilíneos o ligeramente curvados en su zona media (350-450 μm de longitud, 13-15 μm de anchura) y con inserción oblicua en la cutícula (Figura 56B-II, 56D).
- Escleritos aciculares huecos, sigmoideos cerca de su extremo proximal (100-180 μm de longitud, 6-8 μm de anchura) (Figura 56B-III, 56E); con inserción oblicua.
- Escleritos aciculares huecos, ligeramente curvados en su región media (120-180 μm de longitud, 6-9 μm de anchura); con inserción oblicua (Figura 56B-IV).
- Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo (90-95 μm de longitud, 15-18 μm de anchura máxima) (Figura 56B-V, 56F).

Foseta pedia y surco pedio. El surco pedio comienza en una amplia foseta pedia (170 μm de altura, 120 μm de anchura) dispuesta bajo la región anterior de la faringe y revestida por un epitelio fuertemente ciliado (Figuras 57A, 58F).

El surco pedio (75 μm de altura, 80 μm de anchura) presenta un único pliegue ciliado (60 μm de altura, 50 μm de anchura) que termina por delante de la hendidura de la cavidad paleal.

En la foseta pedia desembocan un par de glándulas pedias anteriores foliculares y a lo largo del surco pedio, pequeñas glándulas pedias posteriores.

Cavidad paleal. La abertura de la cavidad paleal es terminal. La cavidad paleal presenta una bolsa ventroanterior corta. En las paredes laterales y dorsal de la región

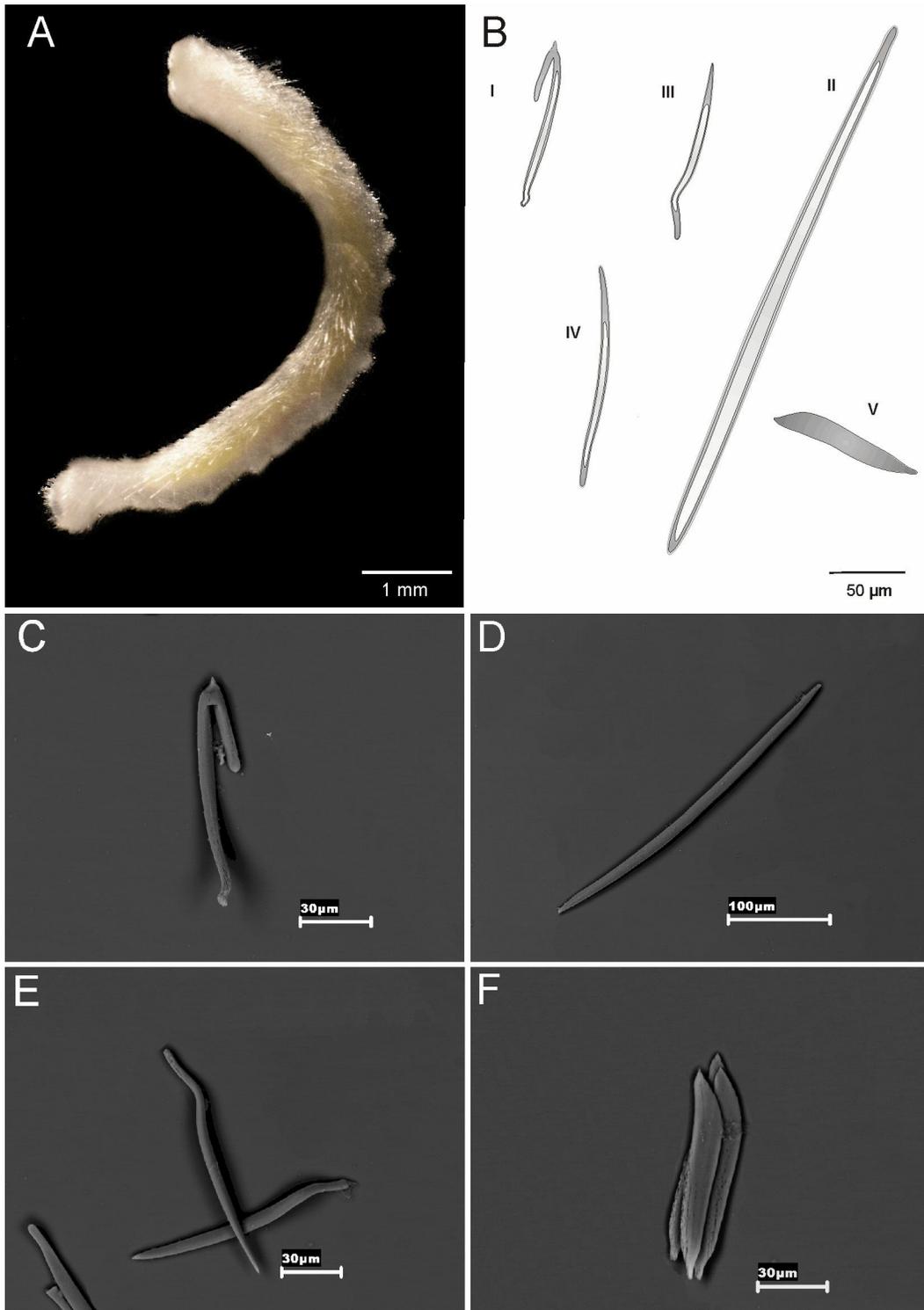


Figura 56. Escleritos de *Gephyroherpia impar* sp. nov. A. *Habitus*. B. Tipos de escleritos. C-F. Fotografías al SEM. C. Esclerito hueco en forma de gancho. D. Esclerito acicular hueco largo. E. Esclerito acicular hueco sigmoideo. F. Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo. (I - esclerito hueco en forma de gancho; II - esclerito acicular hueco largo; III - esclerito acicular hueco sigmoideo; IV - esclerito acicular hueco curvado en la región media; V - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

posterior de la cavidad paleal se encuentran 15 pliegues respiratorios dispuestos radialmente (Figuras 57B, 60I); la desembocadura del conducto de desove se sitúa ventralmente y el recto se abre en la región dorsal. No se observaron ni glándulas suprapaleales ni espículas prepaleales.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo (140 μm de longitud, 120 μm de altura, 150 μm de anchura) muestra una sección transversal trapezoidal y se sitúa dorsalmente a la región prerradular de la faringe. Asociados a la región anterior del ganglio cerebroideo, se encuentran tres pares de pequeños ganglios anteriores de sección transversal ovalada (30 μm de diámetro), casi fusionados con el ganglio cerebroideo (Figuras 57A, 58D). De la región media del ganglio cerebroideo, parten a la vez, pero con raíces distintas, los tres pares de conectivos: ventrales, laterales y bucales. En los bordes ventrolaterales se originan un par de gruesos conectivos cerebro-ventrales (20 μm de grosor) (Figura 58E) que conectan con el primer par de ganglios de los cordones nerviosos ventrales (120 μm de longitud, 40 μm de altura, 50 μm de anchura); estos se disponen sobre la región posterior de la foseta pedia y están unidos por una comisura pedia de 10 μm de grosor (Figuras 57A). Lateroventralmente, se origina el par de cortos conectivos cerebro-laterales (80 μm de longitud, 10 μm de grosor) que se unen con el primer par de ganglios de los cordones nerviosos laterales (40 μm de longitud, 70 μm de altura, 40 μm de anchura) (Figuras 57A, 58E). Finalmente, los conectivos cerebro-bucales (10 μm de grosor) parten ventrolateralmente del ganglio cerebroideo y conectan con los dos ganglios bucales (50 μm de longitud, 50 μm de altura, 30 μm de anchura) dispuestos a ambos lados de la región faríngea radular; los ganglios bucales están unidos por una comisura (5 μm de grosor) ventral a la faringe, por delante de la vaina radular.

El último par de ganglios laterales se dispone dorsalmente a la región media del recto y están unidos por una comisura suprarrectal corta y tan ancha como los propios ganglios (35 μm de longitud, 20 μm de anchura).

El órgano sensitivo atrial ocupa una cavidad única e independiente de la boca; muestra numerosas papilas atriales (75 μm de longitud, 10 μm de anchura) simples o

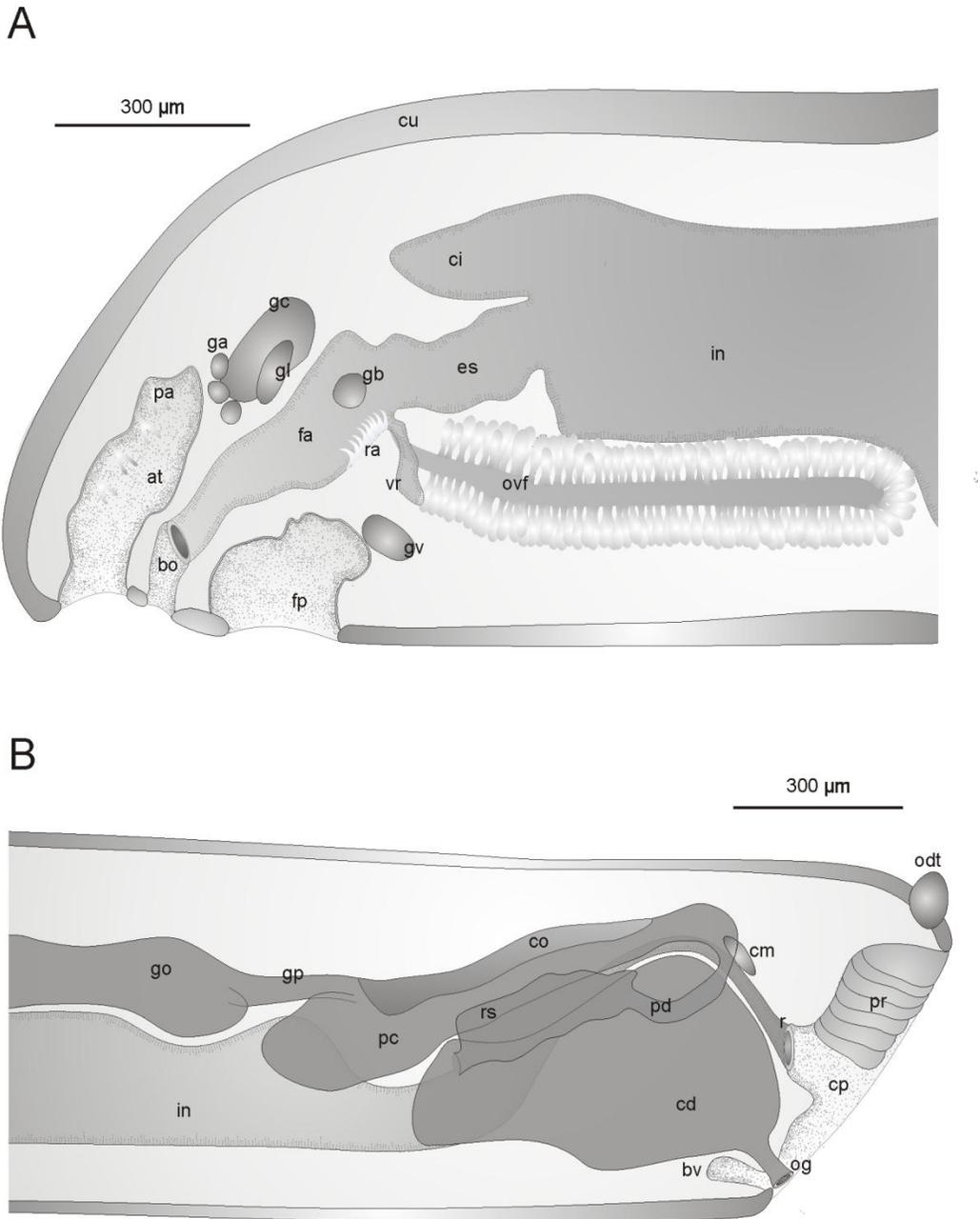


Figura 57. Reconstrucción de la anatomía interna de *Gephyroherpia impar* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (at - atrio; bo - boca; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; ci - ciego del intestino; cd - conducto de desove; cm - comisura suprarrectal; co - corazón; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; ga - ganglio anterior; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gl - ganglio lateral; go - gónada; gp - gonopercardioducto; gv - ganglio ventral; in - intestino; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; ra - rádula; rs - receptáculo seminal; vr - vaina radular).

unidas por la base en pares y situadas en las paredes laterales y dorsal (Figuras 57A, 58A). La región posterior del atrio tiene una sección transversal trilobulada, donde la parte central, desprovista de papilas, continúa posteriormente formando una corta bolsa dorsal a la región inicial de la faringe (Figuras 57A, 58B-C).

El órgano sensitivo dorsoterminal se dispone dorsalmente al extremo posterior de la cavidad paleal, ocupando una posición casi terminal (Figuras 57B, 60I); no se pudo observar su inervación.

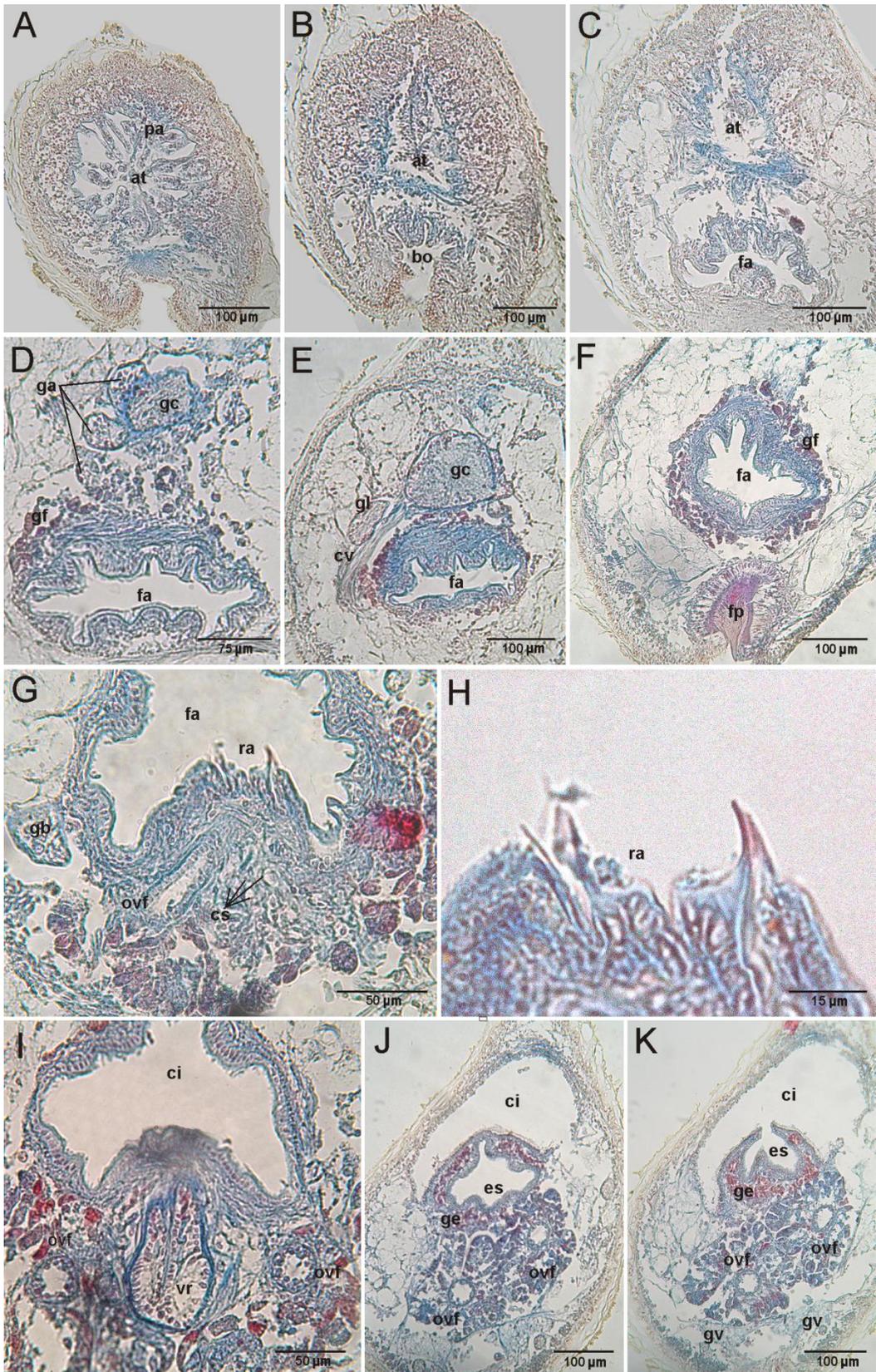
Aparato digestivo. La boca se abre en una cavidad bucal única, separada claramente del atrio por un surco cuticularizado con musculatura anular periférica.

La región prerradular de la faringe presenta un epitelio plegado (25 μm de grosor) y está rodeada por una envuelta delgada de musculatura circular y una capa de células glandulares subepiteliales, con el citoplasma cargado de gránulos de secreción que se tiñen de rojo (Figura 58D-F); ambas capas aumentan de grosor posteriormente.

En la zona radular, la envuelta muscular se adelgaza y las glándulas faríngeas subepiteliales son sustituidas por un par de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe constituidos por dos largos conductos en los que desembocan intercelularmente células glandulares subepiteliales (tipo A, según SALVINI-PLAWEN, 1978a); los conductos de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (30 a 40 μm de diámetro) desembocan ventralmente en la faringe, por delante de la vaina radular (Figuras 57A, 58G) y se extienden posteriormente por debajo del intestino anterior (Figuras 57A, 58J-K).

El aparato radular está formado por una rádula dística con 12 pares de dientes, células de soporte y una vaina radular. Los dientes radulares (30 μm de altura, 20 μm

Figura 58. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Gephyroherpia impar* sp. nov. A. Región anterior del atrio. B-C. Región posterior del atrio, donde se observa la bolsa posterior del atrio desprovista de papilas atriales así como la abertura de la boca y el inicio de la faringe. D-F. Región prerradular de la faringe. D. Región anterior del ganglio cerebroideo con tres pares de ganglios anteriores. E. Detalle del conectivo cerebro-ventral partiendo del ganglio cerebroideo. F. Corte a la altura de la foseta pedia. G-I. Región radular de la faringe. G. Células de soporte y desembocadura de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. H. Detalle de la rádula. I. Vaina radular. J-K. Esófago. (at - atrio; bo - boca; ci - ciego del intestino; cs - células de soporte del aparato radular; cv - conectivo cerebro-ventral; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; ga - ganglio anterior; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; ge - células glandulares esofágicas; gf - células glandulares faríngeas; gl - ganglio lateral; gv - ganglio ventral; ovf - órgano glandular ventral de la faringe; pa - papila atrial; ra - rádula; vr - vaina radular).



de anchura) presenta un gancho distal (12 μm de altura) y carecen de denticulos medios (Figuras 58H, 59); el sistema de soporte radular está formado por 6 pares de pequeñas células turgentes (Figura 58G) situadas por delante de la vaina radular; la vaina radular posterior, está rodeada por fibras de musculatura circular y es impar en toda su longitud.

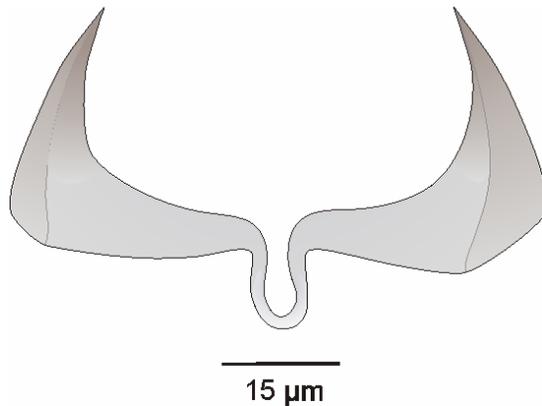


Figura 59. Dientes radulares de *Gephyroherpia impar* sp. nov.

La faringe continúa por un largo esófago que desemboca ventralmente en el intestino anterior. El esófago carece de esfínter, pero presenta una densa envuelta de células glandulares subepiteliales de características similares a las de la región faríngea prerradular (Figuras 57A, 58J-K).

El intestino no tiene constricciones laterales seriadas y se prolonga dorsoanteriormente en un ciego ancho e impar (225 μm de longitud, 60 μm de altura, 175 μm de anchura máxima) que discurre dorsalmente al esófago (Figuras 57A, 58I-K). En la región posterior, el intestino se estrecha y origina un recto totalmente ciliado que se abre frontodorsalmente en la cavidad paleal, anteriormente al orificio genital (Figura 57B).

Aparato reproductor. Las gónadas son tubulares y se sitúan dorsalmente al intestino; presentan ovocitos (hasta 40 μm de diámetro) en toda su longitud, con la excepción del tramo posterior, donde se forman un par de bolsas donde se acumulan espermatozoides.

Las gónadas continúan por un par de gonopericardioductos ciliados lateralmente (200 μm de longitud, 50 μm de altura, 40 μm de anchura), que se abren dorsofrontalmente en un voluminoso pericardio (675 μm de longitud, 140 μm de altura, 250 μm de anchura) cuya parte ventroanterior se extiende por debajo de los gonopericardioductos (Figura 57B). En el interior del pericardio se diferencia el corazón bicameral parcialmente bilobulado (425 μm de longitud, 40 μm de altura, 100 μm de anchura) a modo de invaginación de la pared dorsal del pericardio (Figuras 57B, 60D).

Los pericardioductos (170 μm de longitud, 45 μm de altura, 20 μm de anchura) se originan de la región posterior del pericardio e inmediatamente después se curvan, se dirigen hacia la región anterior y desembocan dorsalmente en la región anterior de los conductos de desove; antes de desembocar en los conductos de desove, los pericardioductos se ensanchan y están cargados de espermatozoides, por lo que funcionan como receptáculos seminales (Figura 57B).

Los conductos de desove están revestidos en toda su longitud por un epitelio columnar glandular; la región anterior es par (220 μm de longitud, 85 μm de altura, 75 μm de anchura), fusionándose en la región posterior para formar un conducto único muy voluminoso (325 μm de longitud, 300 μm de altura, 350 μm de anchura) que desplaza al resto de órganos internos hacia la zona corporal dorsal (Figura 60C-F). El conducto de desove desemboca ventralmente muy cerca de la abertura de la cavidad paleal, a través de un tubo estrecho provisto de un esfínter de musculatura circular (Figuras 57B, 60G).

DISCUSIÓN

Gephyroberpia impar sp. nov. se clasifica en el Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978, por presentar escleritos aciculares huecos en la cutícula y en la Familia PRUVOTINIDAE Heath, 1911, porque muestra una rádula dística y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a). La Familia PRUVOTINIDAE está dividida en cinco subfamilias, definidas por la

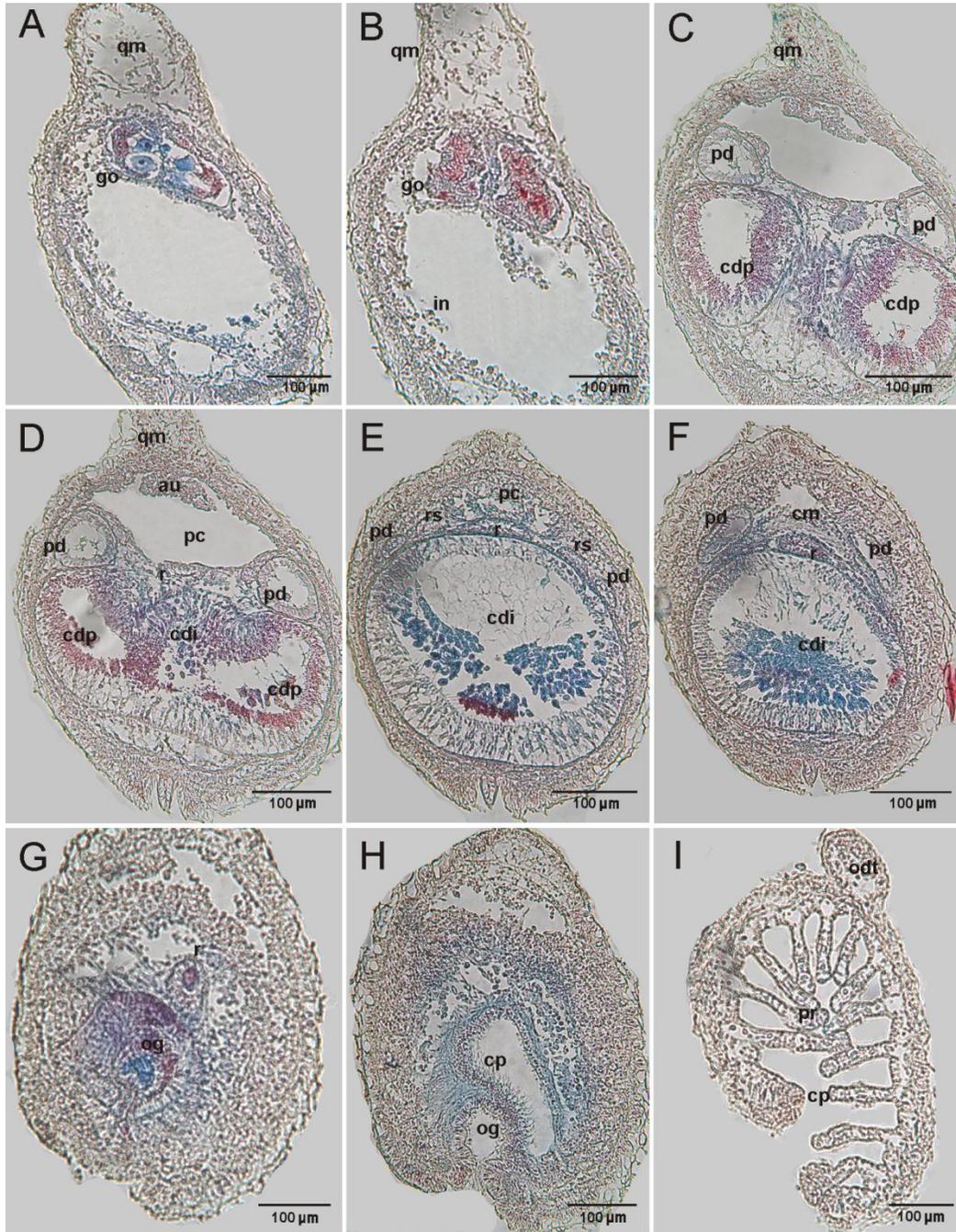


Figura 60. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Gephyroherpia impar* sp. nov. A. Región anterior de las gónadas. B. Región posterior de las gónadas. C. Región par del conducto de desove, posterior a la desembocadura de los pericardioductos. D. Fusión de los conductos de desove. E-F. Región impar del conducto de desove. G-H. Región anterior de la cavidad paleal donde se observa la desembocadura ventral del conducto de desove y la abertura dorsofrontal del recto. I. Región posterior de la cavidad paleal con pliegues respiratorios. (au - aurícula; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; cm - comisura suprarrectal; cp - cavidad paleal; in - intestino; go - gónada; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; og - orificio genital; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; qm - quilla mediodorsal; r - recto; rs - receptáculo seminal).

combinación de la presencia o ausencia de escleritos huecos con forma de gancho, la presencia o ausencia de glándula papilar dorsofaríngea y el tipo de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (tipo A, tipo C o glándulas circunfaríngeas). *Gephyroherpia impar* sp. nov. se caracteriza por presentar escleritos huecos en forma de gancho, carecer de glándula papilar dorsofaríngea y por presentar órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a), lo que la clasifica dentro de la Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE Salvini-Plawen, 1978 (SALVINI-PLAWEN, 1978a; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

Dentro de la Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE, la nueva especie se incluye en el género *Gephyroherpia* Salvini-Plawen, 1978, ya que presenta una cutícula gruesa con papilas epidérmicas, boca y atrio separados, una rádula dística y carece de estiletes copuladores (Tabla 16).

Género	Papilas epidérmicas	Cavidad atrio bucal	Rádula
<i>Eleutheromenia</i>	-	+	+
<i>Gephyroherpia</i>	+	-	+
<i>Luitfriedia</i>	+	+	-

Tabla 16. Diferencias entre los géneros de la Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE Salvini-Plawen, 1978. (+. presente; -. ausente).

En el género *Gephyroherpia* se incluyen dos especies: *Gephyroherpia antartica* Salvini-Plawen, 1978 y *Gephyroherpia* (?) *triangulata* Salvini-Plawen, 2009 (SALVINI-PLAWEN, 1978a, 2009).

G. impar sp. nov. difiere claramente de *G. antartica*, además de por su procedencia geográfica, por presentar una quilla mediodorsal, por la forma trilobulada del atrio en su región posterior y por carecer de espículas prepaleales y glándulas suprapaleales. También se observan diferencias en la organización del aparato digestivo: ausencia de dentículos medios en los dientes radulares; mayor longitud de los conductos de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe; presencia de un largo esófago provisto de glándulas esofágicas; ciego anterodorsal del

intestino impar en toda su longitud; ausencia de constricciones en el intestino; y la modificación de los pericardioductos con función de receptáculos seminales (Tabla 17).

G. (?) triangulata fue descrita a partir de un espécimen juvenil y se desconocen las características anatómicas de su región corporal posterior. Sin embargo, esta especie se sitúa más próxima a *G. impar* sp. nov. que a *G. antártica* en cuanto a su distribución biogeográfica, aunque procede de una profundidad mucho menor (Mar de Irlanda, 78 m de profundidad) y además, ambas especies comparten caracteres como la presencia de una quilla mediodorsal, la forma trilobulada del atrio y la ausencia de dentículos medios en los dientes radulares. No obstante, *G. impar* sp. nov. difiere de *G. (?) triangulata* en los siguientes caracteres: presenta papilas epidérmicas; el pliegue del surco pedio termina antes del inicio de la abertura de la cavidad paleal; los dientes radulares tienen gancho distal; la vaina radular no está dividida anteriormente, el ciego anterodorsal del intestino es impar; presentar glándula esofágicas; y carece de constricciones laterales del intestino. Por otra parte, *G. impar* sp. nov. presenta pliegues respiratorios de los que carece *G. (?) triangulata*, aunque según SALVINI-PLAWEN (2009), la ausencia de pliegues respiratorios posiblemente se debe a la inmadurez del espécimen.

Los caracteres diferenciales entre *G. impar* sp. nov. y las otras especies del género *Gephyroberpia*, son suficientemente identificativas como para considerar que *G. impar* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

En las dos especies conocidas hasta ahora del género *Gephyroberpia*, el intestino está provisto de constricciones laterales seriadas, mientras que *G. impar* sp. nov. carece de ellas (Tabla 17); en consecuencia, la diagnosis del género debe ser modificada indicando que puede presentar o no constricciones laterales seriadas en el intestino.

<i>Gephyroherpia</i>	<i>G. antarctica</i>	<i>G. (?) triangulata</i>	<i>G. impar</i> sp. nov.
Distribución	Antártida: Mar de Ross, 342-714 m Mar de Davis, 385 m	Mar de Irlanda 78 m	NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte) 598-610 m
Talla (mm)	4	2,4	7
Quilla mediodorsal	-	+	+
Papilas epidérmicas	+	-	+
Región posterior del atrio	bilobulada	trilobulada	trilobulada
Dientes radulares			
Gancho distal	+	-	+
Dentículos medios	6-7	-	-
Vaina radular	impar	par/impar	impar
Conductos de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe	cortos	largos	largos
Esófago	corto	largo	largo
Glándulas esofágicas	-	-	+
Ciego anterodorsal del intestino	par/impar	par/impar	impar
Constricciones laterales del intestino	+	+	-
Espículas prepaleales	+	-	-
Glándulas suprapaleales	+	?	-
Pliegues respiratorios	10	-	15
Final del pliegue ciliado del surco pedio	antes de la abertura de la cavidad paleal	en la abertura de la cavidad paleal	antes de la abertura de la cavidad paleal

Tabla 17. Esquema comparativo de las especies del género *Gephyroherpia* Salvini-Plawen, 1978. (+. presente; -. ausente; ?. desconocido).

Género *Luitfriedia* García-Álvarez & Urgorri, 2001

Diagnosis. Cutícula gruesa con papilas epidérmicas. Con cavidad atriobucal común. Sin rádula. Con un orificio genital. Con un par de receptáculos seminales. Sin estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Luitfriedia minuta* García-Álvarez & Urgorri, 2001. Banco de Galicia, Banco pesquero “A Quiniela” y NW de Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 507-1191 m.

Luitfriedia minuta García-Álvarez & Urgorri, 2001

DIAGNOSIS

Animales de 0,6 a 2 mm de longitud, aplanados dorsoventralmente. Surco pedio con un pliegue ciliado que termina en la abertura de la cavidad paleal. Papilas atriales simples o pareadas. Con un saco radular rudimentario. Intestino sin ciego anterodorsal. Con vesículas seminales. Con un orificio genital con esfínter, que se abre en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. Sin espículas prepaleales. Con 10-12 pliegues respiratorios.

MATERIAL EXAMINADO

Se examinaron 77 ejemplares recogidos en 8 estaciones de los fondos atlánticos del NW de Galicia (Península Ibérica) (véase Tabla 18):

6 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 (43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W); en un fondo de piedras y corales muertos, a 1132-1191 m de profundidad.

19 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 (43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W); en un fondo de corales vivos y fragmentos esqueléticos, a 993-1004 m de profundidad.

3 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000 (43°53,575'N; 08°56,868'W - 43°54,015'N; 08°56,959'W); en un fondo de piedras, corales muertos y arena, a 956-974 m de profundidad.

2 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-800 (43°47,188'N; 08°53,053'W - 43°55,312'N; 08°53,101'W); en un fondo de nódulos polimetálicos y piedras, a 770-842 m de profundidad.

1 ejemplar fue recogido en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-800 (43°51,265'N; 08°54,480'W - 43°51,498'N; 08°54,103'W); en un fondo de piedras, a 819-827 m de profundidad.

17 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-600 (43°53,475'N; 08°48,461'W - 43°54,000'N; 08°48,524'W); en un fondo de nódulos polimetálicos y piedras, a 629-631 m de profundidad.

11 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-600 (43°48,514'N; 08°51,439'W - 43°49,163'N; 08°51,157'W); en un fondo de piedras, a 616 m de profundidad.

18 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-600 (43°48,421'N; 08°51,453'W - 43°49,160'N; 08°51,091'W); en un fondo de piedras, a 599-607 m de profundidad.

Estación	Profundidad (m)	Naturaleza del fondo	Nº ejemplares	Talla (mm)
DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W	1132-1191	piedras y corales muertos	6	0,9-1,5 x 0,2-0,4
DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W	993-1004	corales vivos y fragmentos esqueléticos	19	0,6-2 x 0,25-0,8
DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000 43°53,575'N; 08°56,868'W - 43°54,015'N; 08°56,959'W	965-974	piedras, corales muertos y arena	3	0,8-1,2 x 0,42-0,7
DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-800 43°47,188'N; 08°53,053'W - 43°55,312'N; 08°53,101'W	770-842	nódulos polimetálicos y piedras	2	1,1-1,5 x 0,3-0,5
DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-800 43°51,265'N; 08°54,480'W - 43°51,498'N; 08°54,103'W	819-827	piedras	1	2 x 1
DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-600 43°53,475'N; 08°48,461'W - 43°54,000'N; 08°48,524'W	629-631	nódulos polimetálicos y piedras	17	1-1,8 x 0,4-0,9
DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-600 43°48,514'N; 08°51,439'W - 43°49,163'N; 08°51,157'W	616	piedras	11	1-2 x 0,4-0,8
DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-600 43°48,421'N; 08°51,453'W - 43°49,160'N; 08°51,091'W	599-607	piedras	18	0,9-2 x 0,4-0,6

Tabla 18. Relación de ejemplares examinados de *Luitfriedia minuta* García-Álvarez & Urgorri, 2001, de las Campañas DIVA-ARTABRIA I.

DISTRIBUCIÓN

“Banco de Galicia”, al NW de la Península Ibérica (42°42'22"N; 11°47'52"W - 42°43'00"N; 11°45'47"W), en un fondo de coral *Madrepora oculata* Linnaeus, 1758, a 760-769 m de profundidad. Banco pesquero “A Quiniela”, al NW de la Península Ibérica (43°17'22"N; 09°36'42"W), en un fondo de nódulos polimetálicos, placas calcáreas, escoria de carbón y pequeñas piedras de origen terrígeno, a 507 m de profundidad (GARCÍA-ÁLVAREZ & URGORRI, 2001).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animales aplanados dorsoventralmente, de 0,6-2 mm de longitud y 0,2-1 mm de anchura máxima (Figura 61A-B). Los escleritos sobresalen de la superficie corporal, dándole al animal un aspecto ligeramente hirsuto. El tamaño de los escleritos aumenta hacia la región posterior corporal y en la región dorsal, los escleritos forman una cresta no cuticular. El surco pedio está muy marcado externamente y la cavidad paleal se abre en posición ventral (Figura 61A). Los ejemplares mostraban un color de blanco a marrón antes de ser fijados.

Manto. La cutícula es gruesa (50 µm de grosor máximo) y tiene papilas epidérmicas en su base. Presenta siete tipos de escleritos del manto (Figura 61C-E), con inserción radial u oblicua en 4-5 capas:

- Escleritos huecos con la parte distal en forma de gancho y un diente agudo en la curvatura del mismo (125-200 µm de longitud, 6-8 µm de anchura) (Figura 61C-I, 61E-I); se insertan radialmente en la región corporal dorsal.
- Dos tipos de escleritos aciculares huecos con el extremo distal aplanado y aserrado en su borde convexo (6 a 8 dientes), con inserción radial u oblicua, pero siempre dirigiendo la parte cóncava del extremo distal hacia la región corporal posterior:
 - Largos (225-350 µm de longitud, 8-10 µm de anchura), casi rectilíneos y con una inserción oblicua en la región corporal media (Figura 61C-II, 61D-II).

- Cortos (150-180 μm de longitud, 6-8 μm de anchura), con el extremo proximal sigmoideo y con inserción radial u oblicua en el extremo corporal anterior (Figura 61C-III).
- Escleritos aciculares huecos, largos y rectilíneos (180 a 400 μm de longitud, 10-12 μm de anchura) con inserción radial u oblicua en la región corporal posterior, de donde sobresalen hasta un máximo de 300 μm (Figura 61C-IV, 61D-IV).
- Escleritos aciculares huecos ligeramente sigmoideos cerca del extremo proximal (70-140 μm de longitud, 6-8 μm de anchura) (Figura 61C-V, 61D-V).
- Escleritos aciculares huecos curvados en su zona media (100-180 μm de longitud, 6-8 μm de anchura) (Figura 61C-VI, 61D-VI).
- Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo (35-60 μm de longitud, 15-30 μm de anchura) (Figura 61C-VII, 61F).

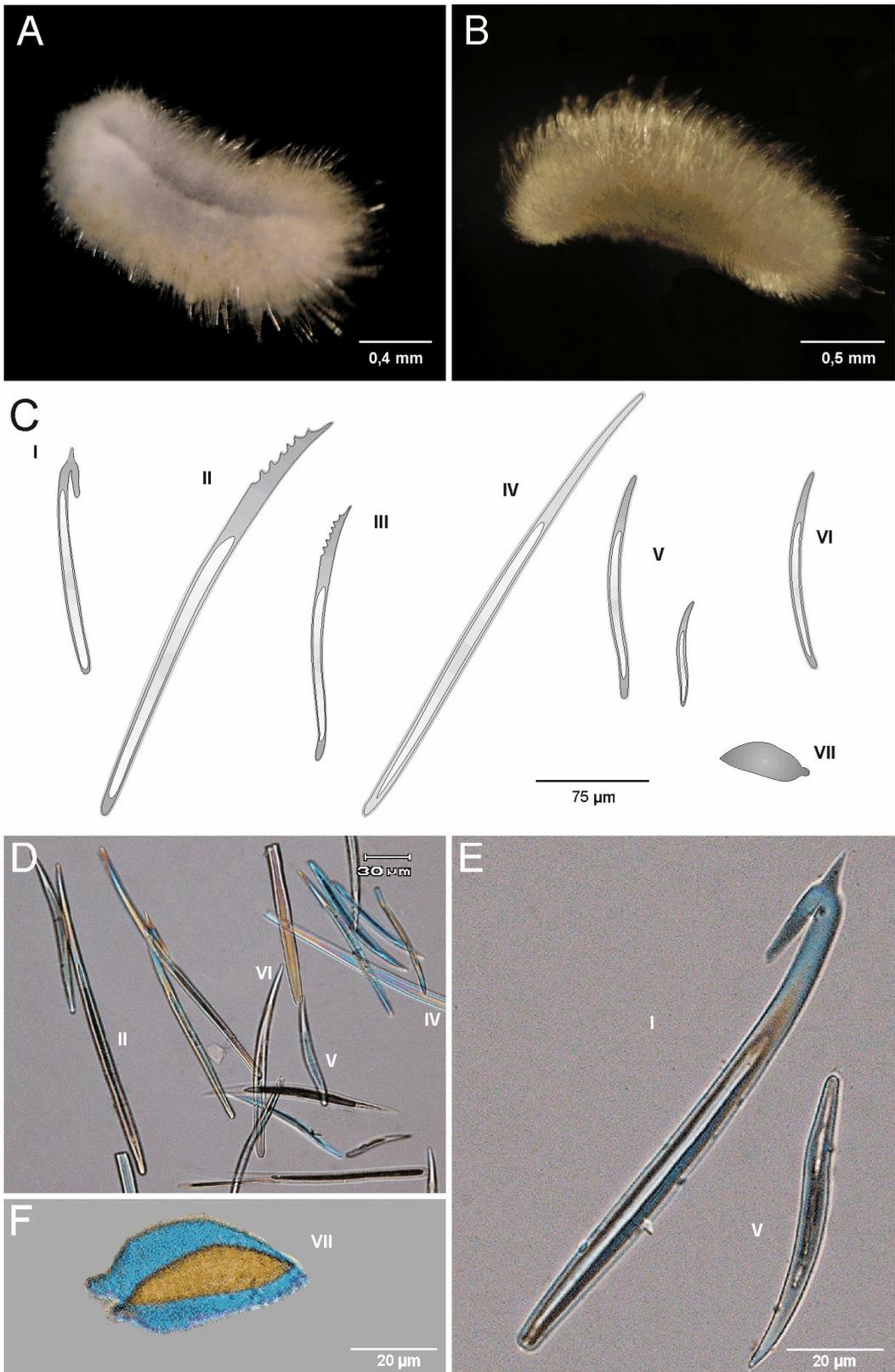
Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia es muy profunda y está revestida por un epitelio fuertemente ciliado. El surco pedio muestra un pliegue medio, ciliado, que termina en la abertura de la cavidad paleal.

En la foseta desembocan dorsalmente un par de grandes glándulas pedias anteriores foliculares y a lo largo del surco pedio lo hacen las glándulas pedias posteriores de tamaño variable, pero no muy voluminosas (Figura 62).

Cavidad paleal. La cavidad paleal presenta una estrecha abertura ventral. En la región posterior de la cavidad paleal se diferencian un máximo de 12 pliegues respiratorios y en la pared dorsofrontal desemboca el recto. La región anterior de la cavidad paleal forma una bolsa ventroanterior ancha (Figura 62E-F) donde se abre dorsalmente el orificio genital secundario provisto de un débil esfínter. Carece de glándulas paleales y suprapaleales así como de espículas prepaleales

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo se dispone dorsalmente a la faringe; en algunos ejemplares, la región posterior del

Figura 61. *Luitfriedia minuta* García-Álvarez & Urgorri, 2001. A. Vista ventral del *habitus*. B. Vista lateral del *habitus*. C. Tipos de escleritos. D-F. Fotografías de los escleritos al microscopio óptico con cámara Nomarski. (I - esclerito hueco en forma de gancho con diente dorsal; II - esclerito acicular hueco largo y con borde distal aserrado; III - esclerito aciculares hueco sigmoideo con borde distal aserrado; IV - esclerito acicular hueco, largo y rectilíneo; V - escleritos aciculares huecos sigmoideos; VI - esclerito acicular hueco arqueado por la región media; VII - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).



ganglio cerebroideo muestra una sección transversal trilobulada. En la región anterior del ganglio cerebroideo se diferencian un par de pequeños ganglios anteriores de los que parten sendos cordones nerviosos hacia el atrio; de la región media del ganglio cerebroideo, parten lateralmente el par de conectivos cerebro-laterales y posteriormente, en posición ventral, los conectivos cerebro-bucales. El gran desarrollo de las glándulas pedias anteriores, impidió identificar el primer par de ganglios laterales.

El par de ganglios bucales se sitúan posteriormente a los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y se unen entre sí por una corta comisura (10 μm de longitud, 2 μm de anchura). El primer par de ganglios ventrales se encuentra en la parte posterior de la foseta pedia y se unen por una única comisura.

El último par de ganglios laterales se unen por una comisura suprarrectal ligeramente anterior al ano. De estos ganglios parten dos pares de nervios: un par de gruesos nervios que se dirigen a las zonas laterales del cuerpo, posiblemente relacionados con la inervación del órgano sensitivo dorsoterminal; y un segundo par de nervios dirigido hacia la región ventral del extremo corporal posterior.

En el atrio se observan papilas delgadas y simples, excepto en uno de los ejemplares, que la presenta en pares unidos por su base. El órgano sensitivo dorsoterminal ocupa una posición casi terminal.

Aparato digestivo. La boca se abre en la región posterior de la cavidad atriobucal común y continúa en una corta faringe de sección transversal circular, rodeada por una fina envuelta de musculatura circular. Aunque carece de rádula, en algunos ejemplares se observa la presencia de un pequeño saco radular (Figura 62B).

Presenta un par de pequeños órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a) que se abren lateralmente en la faringe (Figura 62C). La faringe desemboca ventralmente en un intestino que carece de ciego anterodorsal diferenciado, pero que presenta constricciones laterales seriadas.

El recto está totalmente ciliado y el ano se abre frontodorsalmente en la cavidad paleal, en una posición posterior al orificio genital secundario.

Aparato reproductor. Presenta un par de largas gónadas tubulares con ovocitos en las paredes medias y espermatozoides en las paredes laterales.

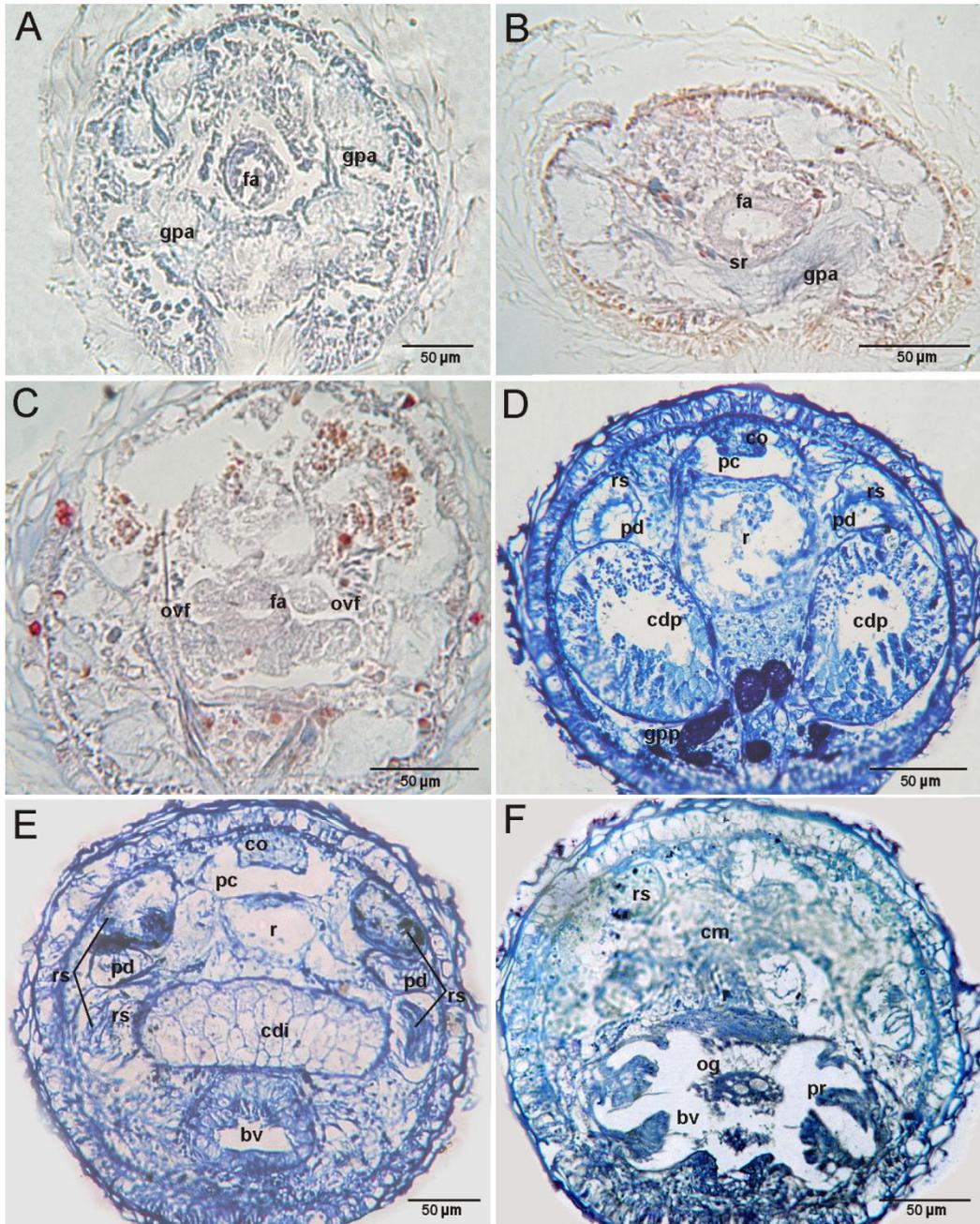


Figura 62. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de *Luitfriedia minuta* García-Álvarez & Urgorri, 2001. A. Región anterior de la faringe. B. Saco radular. C. Región posterior de la faringe con el par de pequeños órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a). D. Corte a la altura de la región anterior de los conductos de desove donde se observa la unión de los receptáculos seminales con los pericardioductos. E. Corte a la altura de la región posterior del conducto de desove impar, donde se observa el carácter bilobulado de los receptáculos seminales. F. Región anterior de la cavidad paleal con abertura del orificio genital en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. (bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; cm - comisura suprarrectal; co - corazón; fa - faringe; gpa - glándulas pedias anteriores; gpp - glándulas pedias posteriores; og - orificio genital; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorios; r - recto; rs - receptáculo seminal; sr - saco radular).

Los gonopericardioductos son cortos y poseen un par de vesículas seminales laterales cargadas de espermatozoides, más anchas y más largas que los propios gonopericardioductos. De la pared dorsal del pericardio pende un corazón bicameral.

Los pericardioductos se originan en la región posterior del pericardio y desembocan dorsalmente en la región anterior de los conductos de desove; justo antes de esta unión, en cada pericardioducto se abre un receptáculo seminal globoso y bilobulado posteriormente, que se dispone entre el pericardioducto y el conducto de desove, extendiéndose posteriormente hasta la cavidad paleal (Figura 62D-F).

Los conductos de desove se fusionan en el tramo posterior, originando un amplio conducto que ocupa toda la anchura corporal (Figura 62C); el orificio genital, provisto de un esfínter débil, se abre dorsalmente en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal (Figura 62F).

DISCUSIÓN

Los ejemplares estudiados de *Luitfriedia minuta* García-Álvarez & Urgorri, 2001, proceden de un área geográfica próxima a la localidad tipo (Banco de Galicia) y su descripción concuerda con la original (GARCÍA-ÁLVAREZ & URGORRI, 2001), aunque presenta algunos caracteres que deben ser incluidos en su diagnóstico: presencia de un par de vesículas seminales en los gonopericardioductos y abertura del orificio genital en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. Asimismo, las voluminosas glándulas pedias posteriores indicadas en la descripción original, no deben ser consideradas como una característica específica ya que no fueron observadas en ninguno de los ejemplares aquí estudiados.

Como resultado de este estudio, se amplía el área de distribución de la especie *L. minuta* a 8 nuevas estaciones de los fondos batiales de Galicia situadas más al norte que las localidades conocidas y se amplía el rango de distribución batimétrica de la especie, situándose entre 507 y 1191 m de profundidad.

Subfamilia UNCIHERPIINAE
García-Álvarez, Salvini-Plawen & Ugorri, 2001

Diagnosis. Con o sin escleritos huecos en forma de gancho. Con órganos glandulares de la faringe como glándulas foliculares subepiteliales circunfaríngeas. Sin glándula papilar dorsofaríngea.

Uncimena Nierstrasz, 1903.

Sialoberpia Salvini-Plawen, 1978.

Unciberpia García-Álvarez, Salvini-Plawen & Ugorri, 2001.

Género *Unciherpia*
García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urganri, 2001

Diagnosis. Cutícula delgada, con papilas epidérmicas. Con escleritos huecos en forma de gancho y de arpón dispuestos en una capa. Cavidad atriobucal común. Sin rádula. Intestino con constricciones. Con un único orificio genital. Sin estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Unciherpia hirsuta* García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urganri, 2001. Banco de Galicia y NW de Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 760-1191 m.

Unciherpia hirsuta
García-Álvarez, Salvini-Plawen & Ugorri, 2001

DIAGNOSIS

Animales de aspecto fuertemente hirsuto. Cuerpo de hasta 12 mm de longitud por 0,8 mm de anchura. Sin quillas ni abultamientos. Surco pedio con un pliegue ciliado que se extiende hasta la abertura de la cavidad paleal. Con 16 glándulas foliculares subepiteliales circunfaríngeas. Intestino con ciego anterodorsal par. Con un único orificio genital que se abre en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. Con glándulas suprapaleales. Con 8-10 pliegues respiratorios.

MATERIAL EXAMINADO

Se examinaron 28 ejemplares recogidos en 6 estaciones de los fondos atlánticos del NW de Galicia (Península Ibérica) (Tabla 19):

19 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 (43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W); en un fondo de piedras y corales muertos, a 1132-1191 m de profundidad.

2 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 (43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W); en un fondo de corales vivos y fragmentos esqueléticos, a 993-1004 m de profundidad.

1 ejemplar fue recogido en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-1000 (43°53,823'N; 08°56,151'W - 43°52,837'N; 08°55,597'W); en un fondo de piedras y corales muertos, a 920-988 m de profundidad.

1 ejemplar fue recogido en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000 (43°53,575'N; 08°56,868'W - 43°54,015'N; 08°56,959'W); en un fondo de piedras, corales muertos y arena, a 965-974 m de profundidad.

4 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-800 (43°47,188'N; 08°53,053'W - 43°55,312'N; 08°53,101'W); en un fondo de nódulos polimetálicos y piedras, a 770-842 m de profundidad.

1 ejemplar fue recogido en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 (43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W); en un fondo de piedras y arcilla, a 788-802 m de profundidad.

Estación	Profundidad (m)	Fondo	Nº ejemplares	Talla (mm)
DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W	1132-1191	piedras y corales muertos	16 adultos 3 juveniles	4-12 x 0,4-0,8 1,3-2 x 0,2-0,3
DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W	993-1004	corales vivos y fragmentos esqueléticos	1 adulto 1 juvenil	6 x 0,45 2 x 0,4
DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-1000 43°53,823'N; 08°56,151'W - 43°52,837'N; 08°55,597'W	920-988	piedras y corales muertos	1 adulto	5 x 0,5
DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000 43°53,575'N; 08°56,868'W - 43°54,015'N; 08°56,959'W	965-974	piedras, corales muertos y arena	1 juvenil	2 x 0,5
DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-800 43°47,188'N; 08°53,053'W - 43°55,312'N; 08°53,101'W	770-842	nódulos polimetálicos y piedras	4 adultos	9-7 x 0,4-0,7
DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W	788-802	piedras y arcilla	1 juvenil	2,2 x 0,4

Tabla 19. Relación de ejemplares examinados de *Unclherpia hirsuta* García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001, de las Campañas DIVA-ARTABRIA I.

DISTRIBUCIÓN

La especie fue descrita en el Banco de Galicia, NW de la Península Ibérica (42°42'22"N - 42°43'00"N; 011°47'52"W - 011°45'47"W), a 760-769 m de profundidad (GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001a).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Presentan un aspecto fuertemente hirsuto muy característico que le dan las espículas erizadas sobresaliendo ampliamente de la superficie corporal (Figura 63A-D). El surco pedio está bien marcado y la cavidad paleal se abre en posición ventral. El color de los especímenes era blanco o parduzco tras ser fijados y conservados en etanol de 70°.

Manto. Cutícula delgada (20 a 50 µm de grosor), con papilas epidérmicas en la base y los escleritos dispuestos en una capa. Presenta un tipo de escamas en forma de

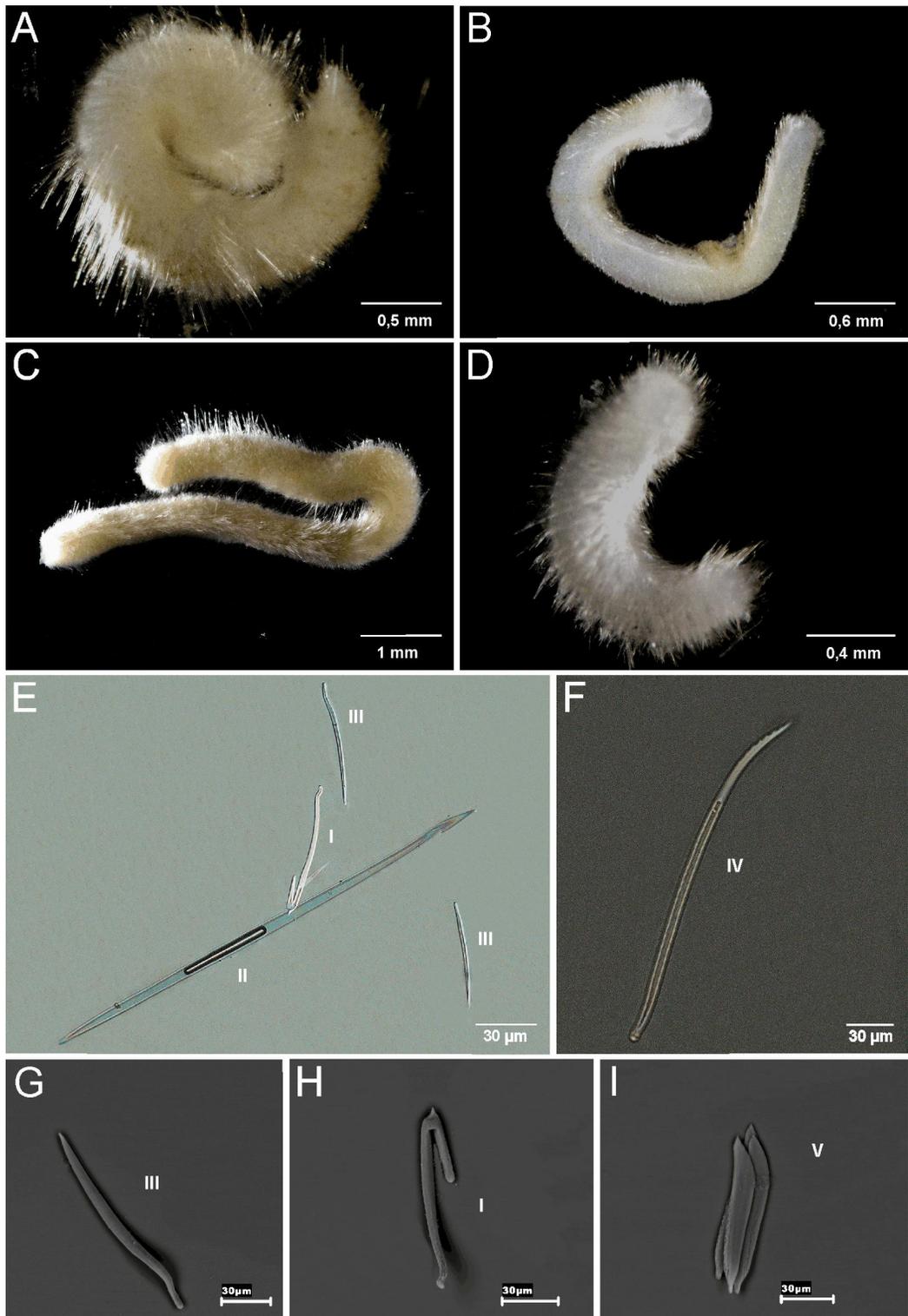


Figura 63. *Unciherpia hirsuta* García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgan, 2001. A-D. *Habitus*. E-I. Tipos de escleritos. E-F. Fotografías bajo la lupa binocular con cámara Nomarski. G-I. Fotografías al SEM. (I - esclerito hueco con el extremo distal en forma de gancho; II - esclerito acicular hueco largo, con la punta en forma de arpón; III - esclerito acicular hueco sigmoideo; IV - esclerito acicular hueco arqueado y con el borde distal aserrado; V - escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

hoja de cuchillo que se disponen en los laterales del surco pedio (75-90 μm de longitud, 12-14 μm de anchura) (Figura 63I) y cuatro tipos diferentes de escleritos huecos con inserción radial u oblicua, inclinados hacia la región corporal posterior:

- Escleritos con el extremo distal en forma de gancho, con una punta aguda sobre la curva del gancho y con el extremo proximal recurvado (110-180 μm de longitud, 7-9 μm de anchura) (Figura 63E, 63H).
- Escleritos aciculares rectilíneos, largos y con el extremo distal en forma de arpón (360 a 520 μm de longitud, 8-14 μm de anchura) (Figura 63E).
- Escleritos aciculares sigmoideos (120-160 μm de longitud, 5-7 μm de anchura) (Figura 63E, 63G).
- Escleritos aciculares ligeramente arqueados, con el extremo distal aplanado y aserrado en su borde convexo, con 6 a 9 dientes (230-300 μm de longitud, 8-10 μm de anchura) (Figura 63F); se disponen únicamente en la mitad corporal anterior.

Foseta pedia y surco pedio. El surco pedio comienza en una foseta pedia ciliada y tiene un único pliegue medio, ciliado, que termina en la abertura de la cavidad paleal (Figura 65D).

Cavidad paleal. La cavidad paleal presenta una abertura ventral estrecha (Figura 65D). En su región posterior se disponen 10 pliegues respiratorios; en la región anterior, desemboca frontodorsalmente el recto y ventralmente tiene una bolsa donde se abre dorsalmente un orificio genital estrecho rodeado por un esfínter (Figura 65C). En la mayoría de los ejemplares estudiados, se observó la presencia de glándulas suprapaleales alrededor de los pliegues respiratorios.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo lleva asociados dos pares de ganglios anteriores. De la región media del ganglio cerebroideo parten lateralmente un par de gruesos conectivos cerebro-ventrales; de la región posterior del ganglio cerebroideo, parten lateroventralmente los conectivos cerebro-laterales y ventrolateralmente los conectivos cerebro-bucales. Los ganglios bucales se disponen dorsolateralmente a la región media de la faringe. El primer par de ganglios ventrales se localizan lateralmente a la foseta pedia y están unidos entre sí

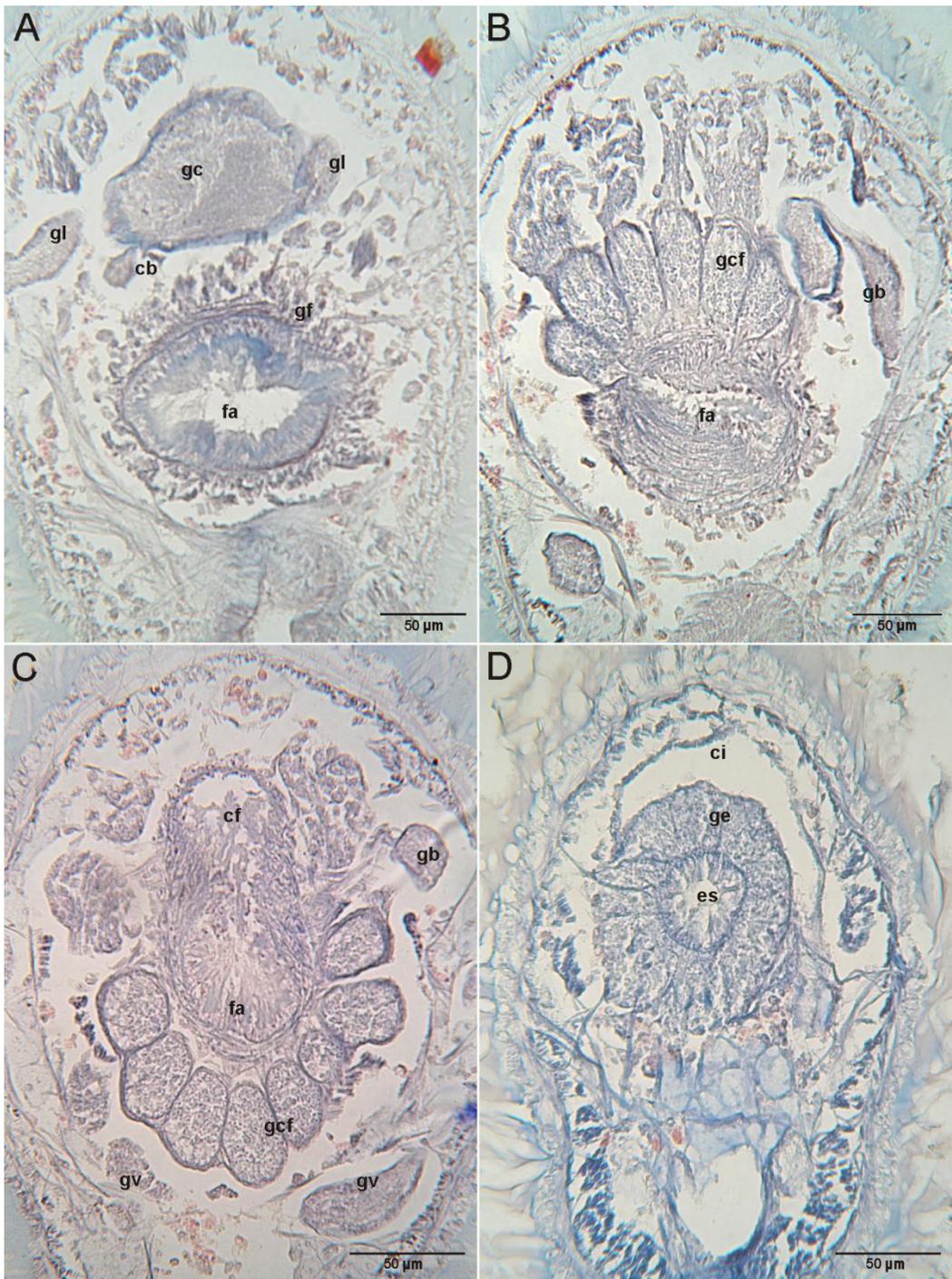


Figura 64. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Unciherpia hirsuta* García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001. A. Región anterior de la faringe con envuelta de células glandulares subepiteliales. B-C. Región media de la faringe con glándulas foliculares circunfaringeas; en la figura C se observa el inicio del ciego dorsal de la faringe. D. Esófago con una gruesa envuelta de células glandulares subepiteliales. (cb - conectivo cerebro-bucal; cf - ciego dorsal de la faringe; ci - ciego del intestino anterior; es - esófago; fa - faringe; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gcf - glándulas foliculares circunfaringeas; ge - células glandulares esofágicas; gf - células glandulares faringicas; gl - ganglio lateral; gv - ganglio ventral).

por una única comisura pedia. El último par de ganglios laterales se unen por una comisura suprarrectal delgada y anterior al ano.

Las papilas atriales son simples o están unidas en pares y el órgano sensitivo dorsoterminal se dispone sobre la cavidad paleal.

Aparato digestivo. La boca se abre al final de la cavidad atriobucal común. La región anterior de la faringe presenta una envuelta delgada de células glandulares faríngeas subepiteliales (Figura 64A); en la región media, estas glándulas son sustituidas por 16 glándulas circunfaríngeas foliculares de aspecto globoso: 6 dorsales, 6 ventrales, 4 laterales (Figura 64B-C). La región posterior de la faringe muestra un ciego dorsal y continúa en un esófago rodeado por una gruesa y densa envuelta de células glandulares subepiteliales (Figura 64D). El esófago desemboca ventralmente en un intestino anterior provisto de un ciego anterodorsal, par en su región rostral, que se dispone dorsalmente a la mitad posterior del esófago. La faringe y el esófago presentan un epitelio plegado revestido internamente por una capa cuticular y rodeado por una capa de fibras de musculatura circular.

El intestino presenta constricciones laterales seriadas y en su región posterior se estrecha originando un recto totalmente ciliado que desemboca, a través del ano, en la pared dorsofrontal de la región anterior de la cavidad paleal.

Aparato reproductor. Las gónadas hermafroditas se unen por un par de gonopericardioductos a la región anterior del pericardio. El corazón es una invaginación de la pared dorsal del pericardio y su región posterior es bilobulada.

Los pericardioductos se inician en la región posterior del pericardio y desembocan laterodorsalmente en la región anterior de los conductos de desove. En la región distal de cada pericardioducto se abre un voluminoso receptáculo seminal, cargado de espermatozoides, que se extienden posteriormente hasta la cavidad paleal (Figura 65A-B).

Los conductos de desove tienen sección transversal ovalada y están revestidos en toda su longitud por un epitelio columnar fuertemente glandular. En su mitad posterior, se fusionan dorsalmente originando un conducto único; los conductos de desove pares se extienden ventroposteriormente por debajo del conducto de desove

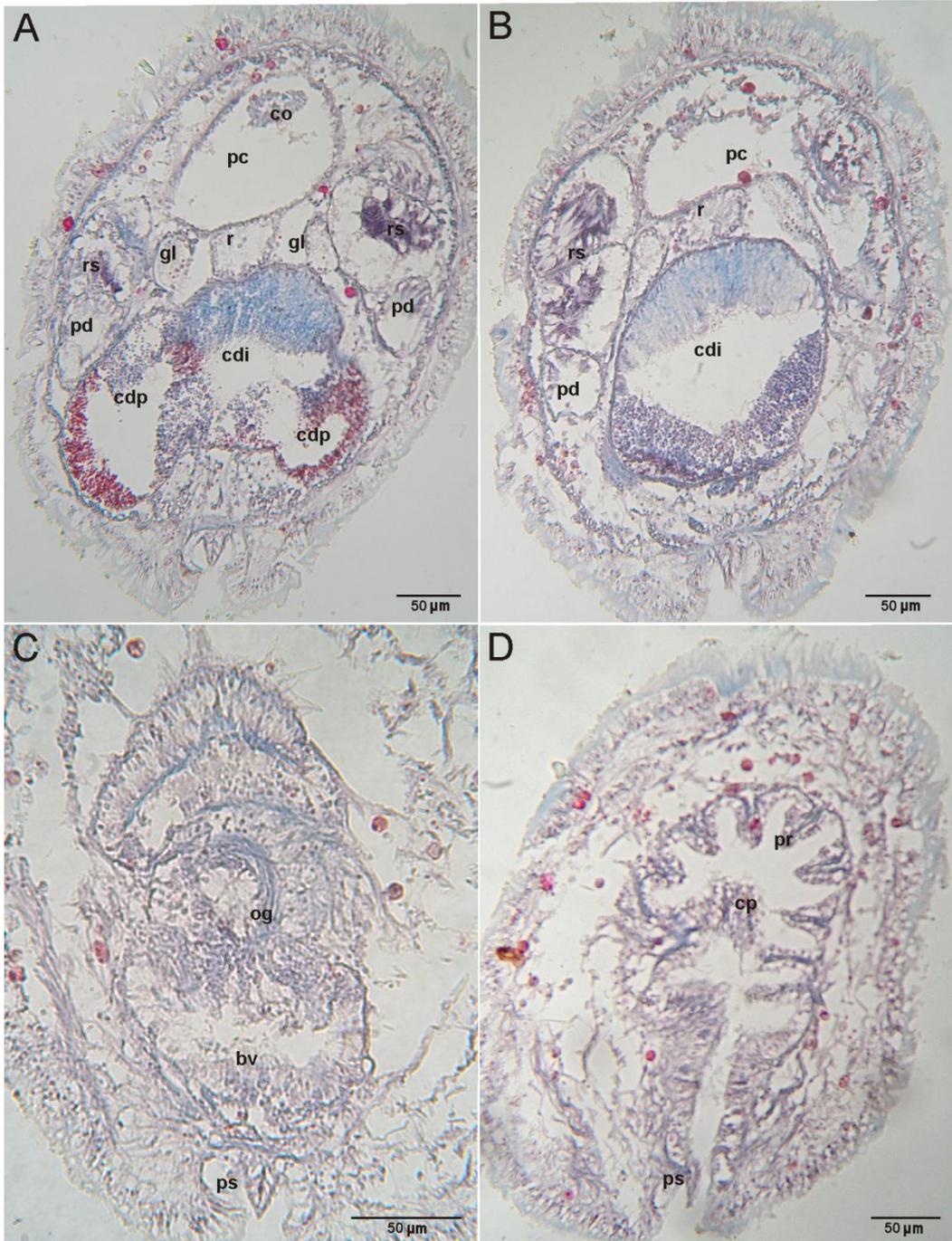


Figura 65. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Unciherpia hirsuta* García-Álvarez, Salvini-Plawen & Ugorri, 2001. A. Fusión dorsal de los conductos de desove. B. Región impar de los conductos de desove. C. Región anterior de la cavidad paleal donde se observa la abertura del orificio genital en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. D. Región posterior de la cavidad paleal. (bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; co - corazón; cp - cavidad paleal; gl - ganglio lateral; og - orificio genital; pc - pericardio; pd - pericardiucto; pr - pliegue respiratorio; ps - pliegue del surco pedio; r - recto; rs - receptáculo seminal).

único (Figura 65A). El conducto de desove único se abre dorsalmente en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal a través de un orificio genital provisto de un esfínter (Figura 65C).

DISCUSIÓN

Los ejemplares estudiados de *Unciberpia hirsuta* García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001, muestran una alta variabilidad en la forma y en las dimensiones corporales (Figura 63A-D, Tabla 19), pero la variabilidad corporal no se corresponde con ningún tipo de variabilidad anatómica. Presentan las características propias de la especie (GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001a) y fueron recogidos en la misma área biogeográfica que los ejemplares de la serie tipo, en estaciones próximas a la localidad tipo (Banco de Galicia, NW Península Ibérica). No obstante, se encuentran especímenes de mayor tamaño (hasta 12 mm de longitud) y con una serie de caracteres desconocidos que modifican la diagnosis de la especie: el orificio genital se abre en una bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; puede presentar glándulas suprapaleales; y el número de pliegues respiratorios varía de 8 a 10.

Con estos nuevos datos, se amplía el área de distribución geográfica de *U. hirsuta* en las aguas de los fondos atlánticos de Galicia y su distribución batimétrica entre 760 y 1191 m de profundidad.

Familia RHOPALOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Cutícula gruesa con papilas epidérmicas. Escleritos aciculares en varias capas; sin escleritos huecos en forma de gancho. Sin glándula papilar dorsofaríngea. Rádula dística o ausente. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A y/o de tipo C. Sin pliegues respiratorios.

Rhopalomenia Simroth, 1893.

Privotia Thiele, 1894 (posición incierta).

Dinomonia Nierstrasz, 1902.

Driomenia Heath, 1911.

Entonomonia Leloup, 1948.

Urgorria García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001.

Género *Rhopalomenia* Simroth, 1893

Diagnosis. Boca separada del atrio. Sin rádula, pero puede presentar vaina radular. Con dos pares de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe: tipo A y tipo C. Intestino con constricciones. Con un orificio genital. Sin estiletes copuladores. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Proneomenia aglaopheniae* Kowalevsky & Marion, 1887. Mar Mediterráneo a Islas Británicas (Atlántico Norte); 47-137 m.

Rhopalomenia glandulosa Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006. NW Escocia (Atlántico Norte); 1270 m. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 579-688 m. W Cabo de Peñas (N Península Ibérica, Atlántico Norte); 122-124 m.

Rhopalomenia glandulosa
Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006

DIAGNOSIS

Cuerpo de 21 mm de longitud por 1,6 mm de anchura. Surco pedio con un pliegue ciliado que termina en la abertura de la cavidad paleal, pero no entra en ella. Sin cavidad bucal. Dos pares de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (tipo A y C) con un conducto común de abertura a cada lado en la vaina radular y una envuelta muscular común que incluye a la vaina radular. Con un par de nervios atriales con ganglios precerebroideos. Pericardioductos con un par de vesículas seminales en la región proximal y un par de receptáculos seminales en la región distal. Con glándulas suprapaleales. Órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

MATERIAL EXAMINADO

Material examinado de las Campañas DIVA-ARTABRIA I. 1 ejemplar en cortes transversales seriados de 5 μm de grosor. NW Galicia (Península Ibérica), estación DIVA-ARTABRIA I (2002) DRN-600 (43°48,340'N; 08°51,485'W - 43°48,819'N; 08°51,602'W); en fondo de nódulos polimetálicos y piedras rico en hidrozooos y gorgonáceos, a 579-688 m de profundidad.

Otro material examinado. 1 ejemplar en cortes seriados transversales de 10 μm de grosor, del oeste del Cabo de Peñas (N Península Ibérica), identificado como *Rhopalomenia aglaopheniae* (Kowalevsky & Marion, 1887) en GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.* (2000a) (colección del Departamento de Zooloxía e A. F. de la Universidade de Santiago de Compostela).

DISTRIBUCIÓN

La especie fue descrita en la Cuenca de Hatton-Rockall (NW Escocia) a 1270 m de profundidad (EISENHUT & SALVINI-PLAWEN, 2006). También se encontró en

el W del Cabo de Peñas (N Península Ibérica) a 122-124 m de profundidad, citada por GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.* (2000a) como *R. aglaopheniae*.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animal vermiforme (21 mm de longitud, 1,66 mm de anchura) de sección circular, con sus extremos corporales redondeados y las aberturas retraídas. Se encontraba enrollado sobre un hidrozoo tecado (Figura 66). Carece de quilla y de abultamientos. Los escleritos muestran inserción tangencial (escleritos esqueléticos) formando pequeños ángulos con la superficie corporal y están entrecruzados, constituyendo una malla sobre la superficie corporal. Color blanco tras su fijación y conservación en etanol de 70°.

Manto. Cutícula gruesa (100 μm de grosor) con papilas epidérmicas dispuestas a diferentes alturas en la cutícula; las papilas epidérmicas tienen un pedúnculo



Figura 66. *Rhopalomenia glandulosa* Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006.

estrecho y un cuerpo distal redondeado o acopado (Figura 68D). Con cuatro tipos de escleritos que se disponen en 6-8 capas estrechamente entrelazadas (Figura 67D).

- Escleritos aciculares huecos de paredes anchas y ligeramente sigmoideos (100-200 μm de longitud, 10-15 μm de anchura) (Figura 67A-II, 67B).
- Escleritos aciculares huecos de paredes anchas y curvados en su zona media (100-200 μm de longitud, 12,4-15 μm de anchura) (Figura 67A-II, 67C).
- Pequeños escleritos aciculares huecos, aplanados en la zona media (45-65 μm de longitud, 3-5 μm de anchura máxima); son abundantes en la mitad corporal ventral (Figura 67A-II, 67D).
- Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo (60-80 μm de longitud, 12-15 μm de altura) (Figura 67A-IV, 67E).

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia está separada de la abertura bucal por una zona de tejido sin cutícula. El surco pedio presenta un pliegue medio que termina en la abertura de la cavidad paleal, pero no entra en ella.

Cavidad paleal. Pequeña cavidad paleal con abertura subterminal y estrecha; carece de pliegues respiratorios y está rodeada por glándulas suprapaleales que llenan el espacio entre la cavidad paleal y el extremo corporal posterior.

El orificio genital secundario se abre en la pared frontal de la cavidad paleal y el recto desemboca dorsalmente.

Sistema nervioso. El ganglio cerebroideo tiene una sección transversal ovalada. Asociados a su región anterior, presenta un par de ganglios anteriores (precerebroideos, según EISENHUT & SALVINI-PLAWEN, 2006) de los que parten sendos nervios que inervan el atrio.

El primer par de ganglios ventrales se disponen posteriormente a la foseta pedia y están unidos por dos comisuras.

Presenta una comisura suprarrectal delgada, de 100 μm de longitud, dispuesta dorsalmente al recto a la altura del inicio de los pericardioductos.

En el atrio se diferencian papilas atriales delgadas que se reúnen en pares o en tríadas. El órgano sensitivo dorsoterminal se dispone en el extremo posterior del cuerpo.

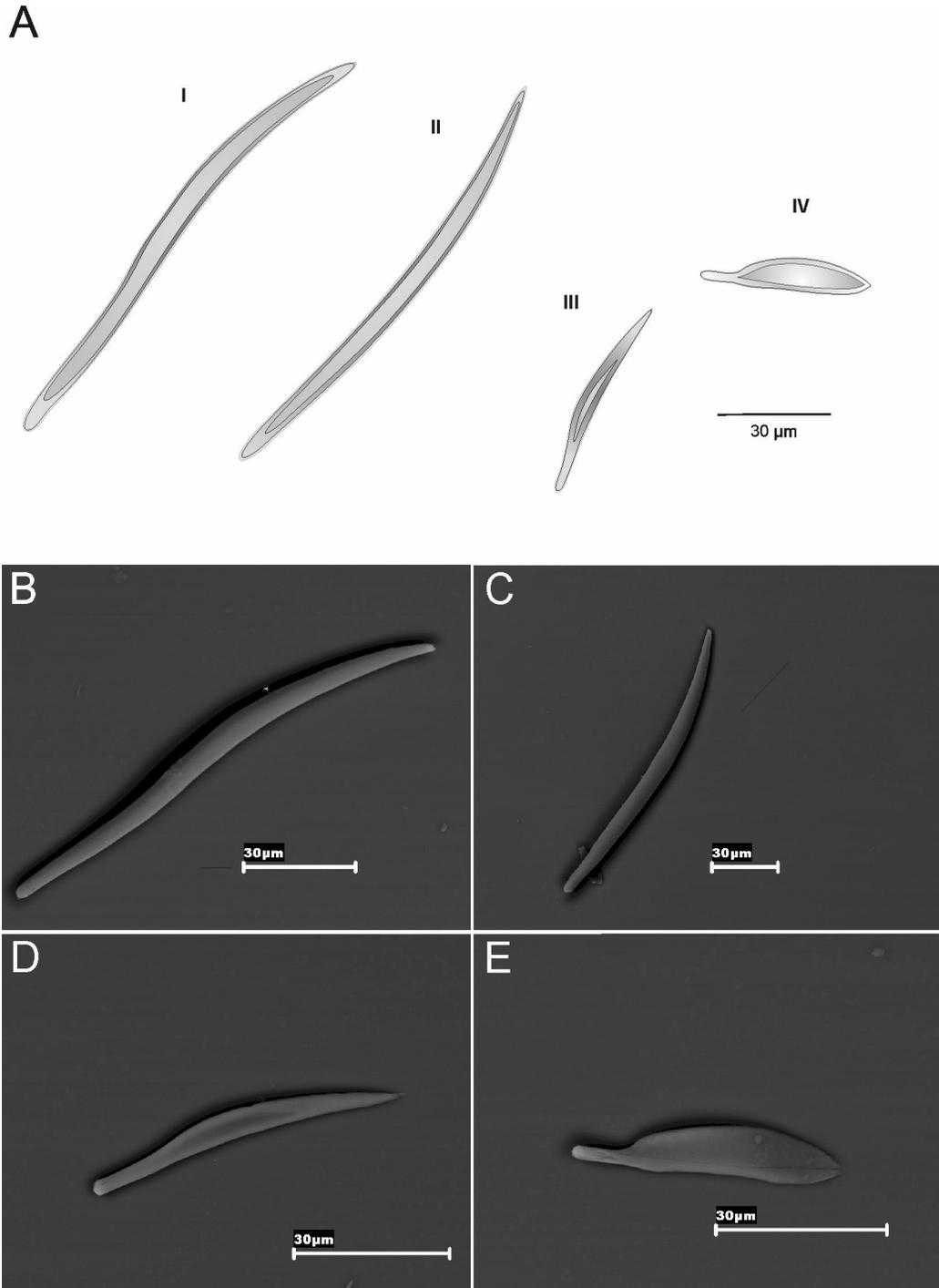


Figura 67. Escleritos de *Rhopalomenia glandulosa* Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006. A. Tipos de escleritos. B-E. Fotografías de los escleritos al SEM. B. Tipo I. C. Tipo II. D. Tipo III. E. Tipo IV. (I - esclerito acicular hueco ligeramente sigmoideo; II - esclerito acicular hueco curvado; III - pequeño esclerito acicular hueco aplanado en la zona media; IV - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

Aparato digestivo. La boca se abre independientemente al atrio, pero carece de cavidad bucal desarrollada. Continúa en una faringe larga y estrecha revestida interiormente por una capa cuticular delgada y rodeada por una débil envuelta de musculatura circular. En la región posterior de la faringe se distinguen algunas glándulas faríngeas subepiteliales y una vaina radular ventral sin placas radulares.

Presenta dos pares de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe: de tipo A y de tipo C (según SALVINI-PLAWEN, 1978a). Los órganos glandulares de tipo C están formados por un par de conductos en forma de ampolla, con un lumen amplio y un epitelio glandular fuertemente ciliado rodeado por musculatura (Figura 68B); estos órganos están dispuesto dorsolateralmente a la faringe y se extienden anteriormente desde la vaina radular hasta la zona inicial de la faringe. Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A están formados por un par de conductos largos y estrechos rodeados por glándulas subepiteliales (Figura 68C) y se disponen lateralmente al largo esófago. Los órganos glandulares de tipo A y de tipo C de cada lado desembocan a través de un conducto común en la región anterior de la vaina radular. El conjunto formado por la vaina radular y los dos conductos comunes por los que desembocan los órganos glandulares (A y C) de cada lado, está rodeado por una envuelta de musculatura circular común (Figura 68A-B).

La faringe continúa en un esófago largo, ciliado y desprovisto de células glandulares. Presenta un ciego anterodorsal del intestino ancho, que se prolonga anteriormente hasta la región de la cavidad atrial y es par en su región rostral. El intestino presenta constricciones laterales seriadas a intervalos de 50-70 μm . El recto, estrecho y ciliado, desemboca por el ano en la pared dorsal de la cavidad paleal.

Aparato reproductor. Presenta un par de gónadas hermafroditas y era sexualmente maduro, mostrando espermatozoides en las paredes laterales y ovocitos de hasta 100 μm de diámetro en las paredes medias.

Las gónadas conectan con el pericardio a través de un par de largos gonopericardioductos. No fue posible identificar las características del corazón debido la curvatura del animal.

De la región posterior del pericardio parten un par de pericardioductos completamente ciliados. Inmediatamente después de originarse, los pericardioductos

se curvan para dirigirse anteriormente y en su extremo proximal se abren un par de pequeñas vesículas seminales que mostraban espermatozoides en su interior. En el extremo distal de los pericardioductos desembocan un par de receptáculos seminales dispuestos anteriormente a los conductos de desove y cargados de espermatozoides.

Los conductos de desove están revestidos por un epitelio columnar glandular en toda su longitud y en su tramo posterior se fusionan para desembocar, a través de un orificio genital común, en la pared frontal de la cavidad paleal.

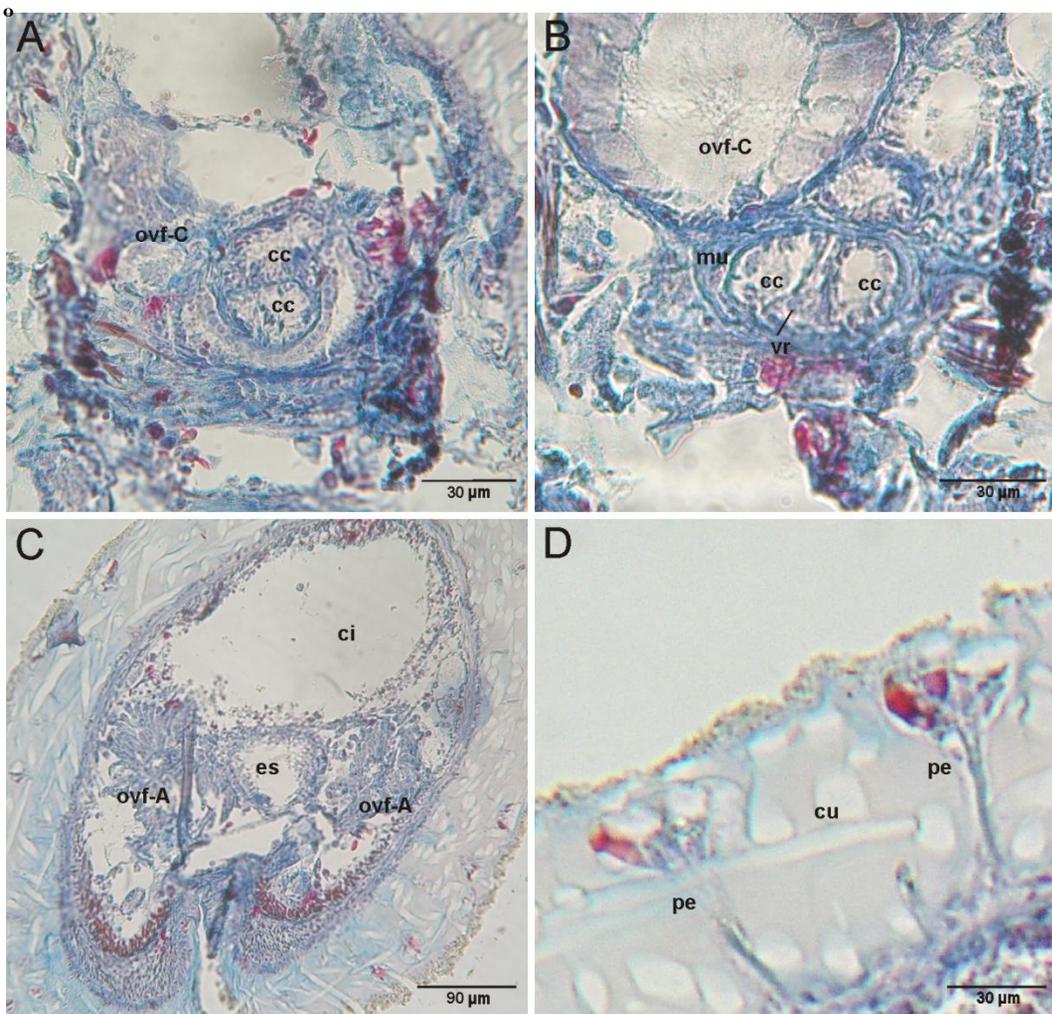


Figura 68. Fotografías de cortes transversales de *Rhopalomenia glandulosa* Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006. A. Conductos comunes a los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A y de tipo C de cada lado. B. Vaina radular y conductos comunes de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A y de tipo C rodeados por musculatura; conducto del órgano glandular ventrolateral de la faringe de tipo C. C. Esófago y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A. D. Cutícula con papilas epidérmicas y oquedades de los escleritos. (cc - conducto común de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A y C de un mismo lado; ci - ciego del intestino; cu - cutícula; es - esófago; mu - musculatura; ovf-A - órgano glandular ventrolateral de la faringe de tipo A; ovf-C - órgano glandular ventrolateral de la faringe de tipo C; pe - papilas epidérmicas; vr - vaina radular).

DISCUSIÓN

Actualmente, el género *Rhopalomenia* Simroth, 1893, incluye dos especies: *Rhopalomenia aglaopheniae* (Kowalevsky & Marion, 1887) conocida en varias localidades del Mar Mediterráneo y de las Islas Británicas (KOWALEVSKY & MARION, 1887; PRUVOT, 1891; MALUQUER, 1917; NIERSTRASZ & STORK, 1940; SALVINI-PLAWEN, 1972a, 1997; SEAWARD, 1982, 1990; JONES & BAXTER, 1987); y *Rhopalomenia glandulosa* Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006, descrita en el NW de Escocia (EISENHUT & SALVINI-PLAWEN, 2006). Sus diferencias específicas se muestran en la tabla 20.

El ejemplar aquí estudiado, identificado como *R. glandulosa* y recogido en la estación DRN 600-03 durante la campaña DIVA-ARTABRIA I (2003), presenta las características específicas bien definidas, si bien, se observó que la comisura suprarrectal es de tan sólo 100 µm de longitud, frente a los 500 µm indicados en la descripción original (EISENHUT & SALVINI-PLAWEN, 2006).

La revisión del ejemplar de *R. aglaopheniae*, recogido en el W Cabo de Peñas (GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2000a), puso de manifiesto que se trataba de *R. glandulosa* porque carece de cavidad bucal, por la estructura ciliada de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C y porque los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A y de tipo C de cada lado, desembocan a través de un conducto común en la vaina radular y estos conductos están rodeados por musculatura circular que también engloba a la vaina radular.

Con estas nuevas citas de *R. glandulosa* en las costas N y NW de la Península Ibérica a 122-124 m y 579-688 m de profundidad respectivamente, se amplía considerablemente tanto su distribución geográfica como batimétrica.

<i>Rhopalomenia</i>	<i>R. aglaopheniaca</i>	<i>R. glandulosa</i>
Distribución	Mar Mediterráneo, Roscoff (Francia) e Islas Británicas 47-137 m	NW Escocia 1270 m NW Galicia (Península Ibérica) 579-688 m Cabo de Peñas (N Península Ibérica) 122-124 m
Talla (mm)	11-35	9-21
Cavidad bucal	+	-
Conductos de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C ciliados	-	+
Vaina radular y conductos comunes de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe rodeados por una envuelta muscular común	-	+
Vesículas seminales	-	+
Receptáculos seminales	en la región anterior de los conductos de desove	en la región distal de los pericardioductos

Tabla 20. Esquema comparativo de las especies del género *Rhopalomenia* Simroth, 1893. (+. presente; -. ausente).

Género *Urgorria* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001

Diagnosis. Cavidad atriobucal común. Sin rádula. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C. Intestino con constricciones. Con un orificio genital. Sin estiletes copuladores. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Urgorria compostelana* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001. Banco de Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 760-769 m. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 993-1191 m. Golfo de Cádiz (Península Ibérica, Atlántico Norte); profundidad desconocida.

Urgorria monoplicata Salvini-Plawen, 2003. Costa Brava (Península Ibérica, Mar Mediterráneo); 35 m.

Urgorria compostelana
García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001

DIAGNOSIS

Cuerpo de 2,8-4,5 mm de longitud por 0,45-0,9 mm de anchura. Con una quilla mediodorsal cuticular y una cresta mediodorsal de escleritos. Surco pedio con dos pliegues iguales; en la parte posterior del cuerpo, se reducen a un único pliegue que entra en la cavidad paleal. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe pequeños. Sin esófago. Ciego anterodorsal del intestino largo, par en la región rostral. Ventrículo unido a la pared dorsal del pericardio. Receptáculos seminales en la región anterior de los conductos de desove. Sin vesículas seminales. Con un orificio genital provisto de un débil esfínter. Órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

MATERIAL EXAMINADO

Se estudiaron 8 ejemplares recogidos en dos estaciones de los fondos atlánticos batiales de NW Galicia (Península Ibérica) (Tabla 21):

5 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 (43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W); en un fondo de piedras y corales muertos, a 1132-1191 m de profundidad.

3 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 (43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W); en un fondo de corales vivos y fragmentos esqueléticos, a 993-1004 m de profundidad.

Estación	Profundidad (m)	Fondo	Nº ejemplares	Talla (mm)
DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W	1132-1191	piedras y corales muertos	5	2,8-4,3 x 0,45-0,9
DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W	993-1004	corales vivos y fragmentos esqueléticos	3	3,5-4,5 x 0,5-0,6

Tabla 21. Relación de ejemplares examinados de *Urgorria compostelana* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001, de las Campañas DIVA-ARTABRIA I.

DISTRIBUCIÓN

La especie fue descrita en el “Banco de Galicia” (W Galicia, Península Ibérica) en un fondo del coral de aguas frías *Madrepora oculata* (Linnaeus, 1758), a 760-769 m de profundidad (GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2001). También fue citada en el Golfo de Cádiz a una profundidad desconocida (GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animales vermiformes de sección ovalada. Cuerpo de 2,8-4,5 mm de longitud y 0,45-0,9 mm de anchura, con los extremos corporales ligeramente más estrechos. En la región dorsal destaca una característica cresta mediolongitudinal de escleritos (Figura 69B); el resto de la superficie corporal está revestida por escleritos esqueléticos entrecruzados formando una malla y sobresaliendo muy poco de la cutícula. La foseta pedia y el surco pedio están bien marcados externamente y la cavidad paleal se abre en posición ventral. Los ejemplares mostraban un color parduzco tras ser fijados y conservados en etanol de 70°.

Manto. La cutícula es gruesa (40-65 μm de grosor) y presenta papilas epidérmicas. Los escleritos muestran una inserción tangencial, se disponen entrelazados en 3-4 capas, salvo en la zona dorsal, donde se insertan radialmente para formar la cresta de escleritos; en algunos ejemplares, la cutícula de la región dorsal se eleva formando una pequeña quilla mediolongitudinal (40-70 μm de altura) donde se concentran estos escleritos.

El conjunto de escleritos del manto está formado por los siguientes tipos:

- El tipo más abundante son los escleritos aciculares huecos de paredes gruesas, anchos y rectilíneos o ligeramente curvados en su zona media. Son de dos tamaños: grandes (120-200 μm de longitud, 10-15 μm de anchura) y pequeños (50-80 μm de longitud, 5-6 μm de anchura) (Figura 69C-I, 69D-I).
- Escleritos aciculares huecos de paredes delgadas, pequeños y ensanchados en su región media (40-70 μm de longitud, 3,5-5 μm de anchura) (Figura 69C-II, 69D-II), más abundantes en la mitad ventral corporal.

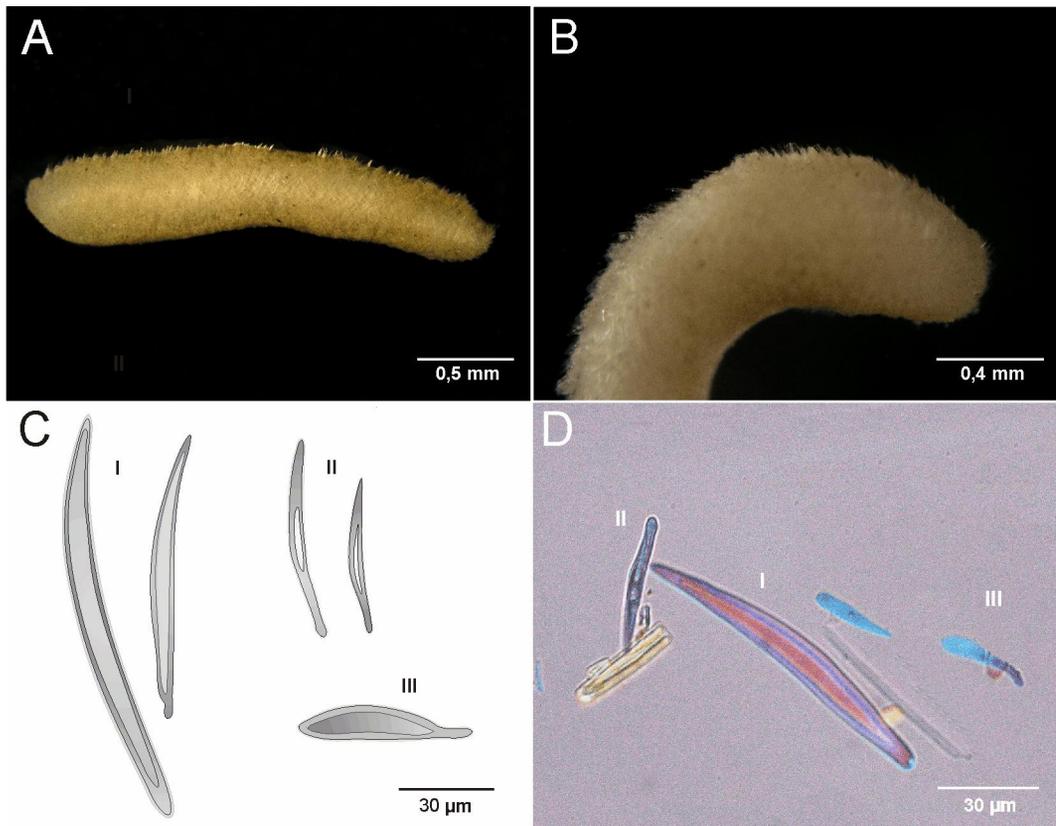


Figura 69. *Ugorria compostelana* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001. A. *Habitus*. B. Detalle de la región anterior, donde se observa la cresta mediodorsal de escleritos. C. Tipos de escleritos. D. Fotografía de escleritos bajo la lupa binocular con cámara Nomarski. (I - escleritos aciculares huecos grandes; II - pequeños escleritos aciculares huecos; III - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

- Escamas en forma de hoja de cuchillo dispuestas en los laterales del surco pedio (35-50 µm de longitud, 8-12 µm de anchura máxima) (Figura 69C-III; 69D-III).

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia se sitúa ventralmente a la zona anterior de la faringe. Es una foseta alta y ciliada, que en su región posterior forma dos pliegues ciliados que continúan en el surco pedio (Figura 71A). En la región corporal posterior, los dos pliegues del surco pedio se fusionan en un único pliegue que continúa en la cavidad paleal.

Cavidad paleal. La cavidad paleal es pequeña, presenta una abertura ventral estrecha y carece de pliegues respiratorios. En la pared frontal desemboca dorsalmente el ano y en la zona media el orificio genital secundario.

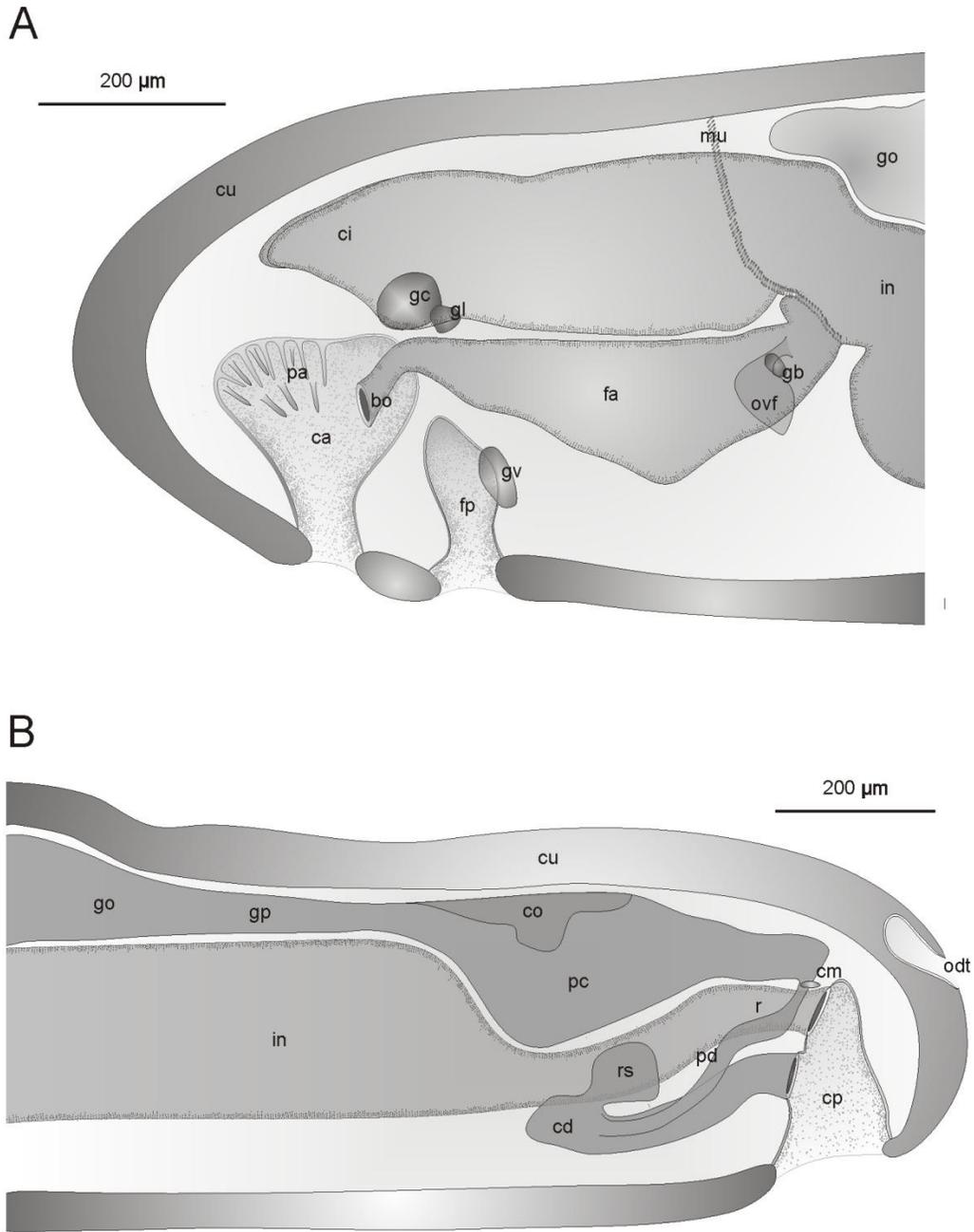


Figura 70. Reconstrucción de la anatomía interna de *Urgorria compostelana* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001. A. Región anterior. B. Región posterior. (bo - boca; ca - cavidad atrio-buccal; cd - conducto de desove; cm - comisura suprarrectal; ci - ciego del intestino; co - corazón; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; fa - faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gl - ganglio lateral; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gv - ganglio ventral; in - intestino; mu - musculatura; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; pc - pericardio; pd - pericardioducto; r - recto; rs - receptáculo seminal).

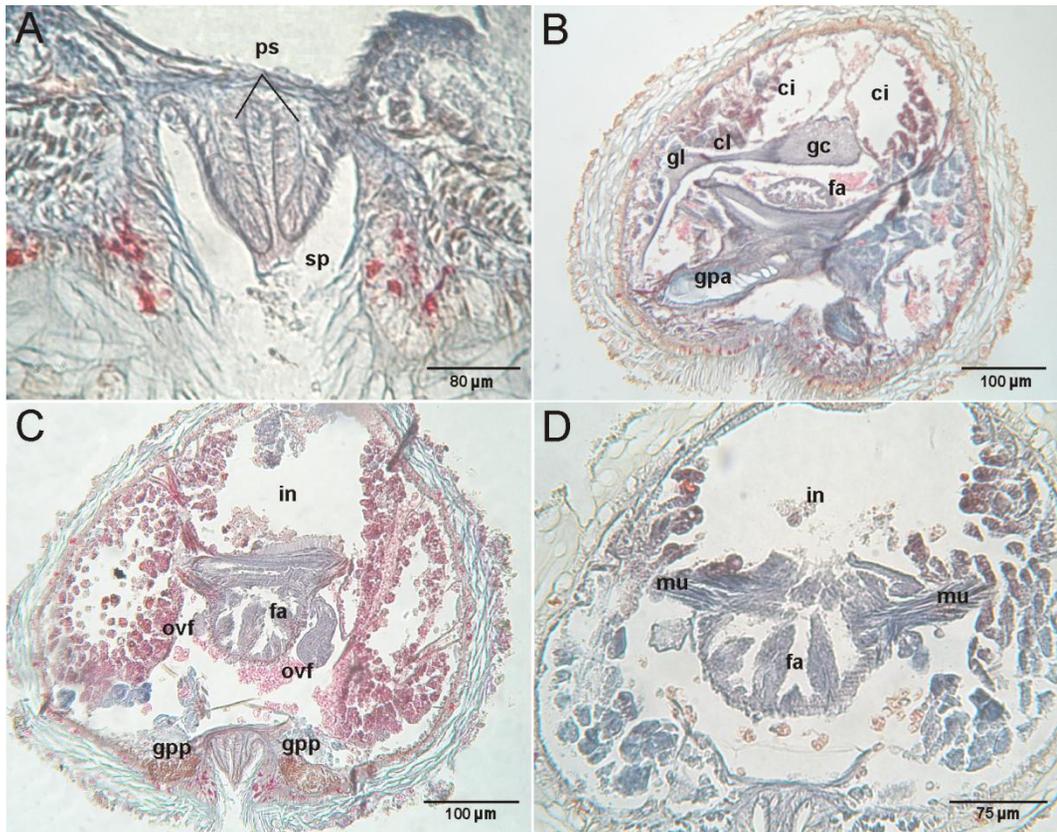


Figura 71. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de *Urgorgia compostelana* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001. A. Surco pedio con dos pliegues ciliados. B. Detalle del sistema nervioso, donde se observa la conexión del ganglio cerebroideo con el primer ganglio lateral. C. Desembocadura de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C (según SALVINI-PLAWEN, 1978a). D. Región posterior de la faringe unida a la pared corporal por fibras de musculatura dorsolateral. (ci - ciego del intestino; cl - conectivo cerebro-lateral; fa - faringe; gc - ganglio cerebroideo; gl - ganglio lateral; gpa - glándula pedia anterior; gpp - glándula pedia posterior; in - intestino; mu - musculatura; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; ps - pliegue ciliado del surco pedio; sp - surco pedio).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo se dispone dorsalmente a la región inicial de la faringe. Un par de nervios relacionados con la cavidad atriobucal parten de la región frontal del ganglio cerebroideo.

Los conectivos ventrales, laterales y bucales tienen raíces separadas pero muy próximas. En primer lugar, en posición lateroventral parten el par de conectivos cerebro-ventrales (5 μm de diámetro) e inmediatamente por detrás, los hacen los dos conectivos cerebro-bucales en posición ventrolateral (3 μm de diámetro); posteriormente, parten lateroventralmente el par de conectivos cerebro-laterales (20 μm de longitud, 5 μm de diámetro). De los dos primeros ganglios laterales (35 μm de longitud, 25 μm de altura, 50 μm de anchura) se originan un par de conectivos

lateroventrales que se dirigen al primer par de ganglios ventrales (Figura 71B) dispuestos dorsalmente a la región posterior de la foseta pedia y unidos entre sí por una comisura pedia delgada (2 μm de diámetro).

Los ganglios laterales posteriores se unen por una comisura suprarrectal corta y estrecha (60 μm de longitud, 3 μm de anchura).

El órgano sensitivo atrial está rodeado por un tracto ciliado en forma de herradura y presenta numerosas papilas atriales simples y largas situadas en sus paredes laterales y dorsal.

Presenta un único órgano sensitivo dorsoterminal situado en posición terminal.

Aparato digestivo. La boca se abre dorsalmente en la región posterior de la cavidad atriobucal común y continúa por una faringe que se ensancha posteriormente. El epitelio faringe está plegado, presenta una delgada capa cuticular interna y una envuelta débil de fibras de musculatura circular.

Carece de rádula y presenta un par de pequeños órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C (según SALVINI-PLAWEN, 1978a) que se abren lateralmente en la región posterior de la faringe (Figuras 70A, 71C). Los órganos están formados por un par de conductos con células glandulares epiteliales rodeados por musculatura. En su extremo posterior, la faringe se sustenta a la pared corporal a través de un par de fuertes paquetes de fibras de musculatura dorsolateral (Figura 70A, 71D).

El intestino presenta un ciego anterodorsal largo, par en su región frontal, que se prolonga anteriormente hasta la región sensorial de la cavidad atriobucal común (Figura 70A, 71B-D). El intestino muestra constricciones laterales muy marcadas originadas por la musculatura dorsoventral corporal (Figura 71C). El recto desemboca dorsalmente en la pared frontal de la pequeña cavidad paleal (Figura 70B).

Aparato reproductor. El par de gónadas se extienden dorsalmente a lo largo de todo el intestino y presenta únicamente ovocitos en desarrollo de hasta 40 μm de diámetro. Los gonopericardioductos son estrechos y se abren dorsalmente en la pared frontal del voluminoso pericardio. En el interior del pericardio se dispone un corazón bicameral, a modo de invaginación de la pared dorsal del pericardio. Los

pericardioductos se originan del extremo posterior del pericardio y desembocan lateralmente en la región anterior de los conductos de desove.

En el extremo anterior de los conductos de desove se abren dorsalmente un par de receptáculos seminales formados por un cuerpo globoso cargado de espermatozoides y un conducto estrecho. Los conductos de desove se fusionan en el tramo posterior en un conducto único que desemboca en el centro de la pared frontal de la cavidad paleal (Figura 70B).

DISCUSIÓN

Los ejemplares examinados de *Urgorria compostelana* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001, fueron recogidos en la misma área geográfica que los estudiados en la descripción original (Galicia, NW Península Ibérica), pero en estaciones situadas más al noreste y a mayor profundidad (993-1191 m, frente a los 760-769 m de profundidad en la descripción original).

Presentan los caracteres propios de la especie, aunque con algunas diferencias relevantes respecto a la diagnosis original (GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2001): la cutícula es más delgada y la quilla cuticular mediodorsal está o poco marcada (40-70 μm) o ausente, pero en todos ellos se mantiene la presencia de la característica cresta mediodorsal de escleritos.

El género *Urgorria* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001, incluye una segunda especie, *Urgorria monoplicata* Salvini-Plawen, 2003, descrita en la Costa Brava (NE de la Península Ibérica) a 35 m de profundidad (SALVINI-PLAWEN, 2003a). *U. compostelana* se diferencia de *U. monoplicata* (Tabla 22) porque presenta una cresta mediodorsal de escleritos, dos pliegues del surco pedio, el ventrículo unido a la pared dorsal del pericardio y el órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

<i>Urgorria</i>	<i>U. compostelana</i>	<i>U. monoplicata</i>
Distribución	Galicia (NW Península Ibérica); 760-1191 m Golfo de Cádiz (SW Península Ibérica); ? m	Costa Brava (NE Península Ibérica); 35 m
Talla (mm)	1-6,7	2,2
Cresta mediodorsal de escleritos	+	-
Pliegues del surco pedio	2	1
Ventrículo	unido a la pared dorsal del pericardio	libre
Posición del órgano sensitivo dorsoterminal	terminal	dorsal

Tabla 22. Esquema comparativo de las especies del género *Urgorria* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001. (+. presente; -. ausente; ?. desconocido).

Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Con escleritos aciculares huecos o escleritos macizos alargados o en forma de escama. Rádula biseriada (filas de pares de dientes en forma de placas denticuladas). Saco radular (cuando aparece) par anteroventral. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe con varias configuraciones, pero nunca de tipo A.

Simrothiella Pilsbry, 1898.

Cyclomenia Nierstrasz, 1902.

Kruppomenia Nierstrasz, 1903.

Biserramenia Salvini-Plawen, 1967.

Birasoberpia Salvini-Plawen, 1978.

Helicoradomenia Scheltema & Kuzirian, 1991.

Plawenia Scheltema & Schander, 2000.

Spiomenia Arnofsky, 2000.

Aploradoberpia Salvini-Plawen, 2004.

Díptyaloberpia Salvini-Plawen, 2008.

Sensilloberpia Salvini-Plawen, 2008.

Adoryberpia Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri, 2009.

Género *Simrothiella* Pilsbry, 1898

Diagnosis. Cutícula gruesa con papilas epidérmicas y escleritos aciculares huecos en dos o más capas entrecruzadas. Cavidad atriobucal común. Placas radulares con refuerzo lateral y con denticulación heterogénea, con un denticulo lateral alargado. Con dos sacos radulares anteroventrales. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C modificado. Intestino con constricciones moderadas. Con un orificio genital. Con estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Sinónimos. *Solenopus* Sars, 1869 (parte)

Especie tipo. *Solenopus margaritaceus* Koren & Danielssen, 1877. Boknfjord (Kvittingsog, Stavanger, Noruega, Atlántico Norte); 75-115. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte) (*Simrothiella* cf. *margaritacea*); 788-802 m.

Simrothiella comorensis Todt & Salvini-Plawen, 2003. Canal de Mozambique (Indico); 3716 m.

Simrothiella abysseuropacea Salvini-Plawen, 2004. SW Irlanda (Atlántico Norte); 2173 m.

Simrothiella digitoradulata Salvini-Plawen, 2004. Fosa de Atacama (N Chile, Pacífico Sur); 1927-1997 m.

Simrothiella vasconiensis Salvini-Plawen, 2008. Cap Bretón (SE Golfo de Vizcaya, Atlántico Norte); 164-170 m.

***Simrothiella cf. margaritacea* (Koren & Danielssen, 1877)**

DIAGNOSIS

Ejemplares juveniles de hasta 3,8 mm de longitud. Con un pliegue del surco pedio que no entra en la cavidad paleal. Placas radulares con morfología variable según el desarrollo; las más grandes con un denticulo lateral de 170 μm de altura. Sacos radulares con un enrollamiento en su extremo posterior de al menos 540°. Sin células de soporte radular. Ciego anterodorsal del intestino par en su región frontal. Comisura suprarrectal de 85-100 μm de longitud.

MATERIAL EXAMINADO

Se examinaron 6 ejemplares juveniles recogidos en el NW de Galicia (Península Ibérica), en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 (43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W); recogidos con la draga *Epibenthic sledge* en un fondo de piedras y arcilla rico en ofiuras y anfípodos, a 788-802 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN

Simrothiella margaritacea fue descrita en Boknfjord (Kvitingsog/Stavanger, Noruega) a 75-115 m de profundidad (ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 2004b). Su presencia en el NW de Galicia es citada por TODT (2006) como *Simrothiella cf. margaritacea*.

DESCRIPCIÓN

Especímenes inmaduros, con la mayor parte de los órganos de la región corporal posterior sin desarrollar.

Habitus. Animales de 2,8-3,8 mm de longitud, con un cuerpo cilíndrico que muestra el extremo anterior ligeramente abombado (0,45-0,6 mm de altura). Sin crestas ni quillas. Los escleritos se insertan tangencialmente y están entrecruzados,

formando una malla sobre la superficie corporal. En uno de los ejemplares examinados se observaron 4 pares de espículas paleales dispuestas a ambos lados de la abertura de la cavidad paleal (Figura 72C) que no se pudieron identificar en los cortes histológicos, debido al deterioro de las preparaciones. Los animales mostraban una coloración blanquecina tras ser fijados y conservados en etanol de 70°.

Manto. Cutícula moderadamente gruesa (50-65 μm de grosor) con papilas epidérmicas delgadas. Presenta cuatro tipos de escleritos con inserción tangencial en 3-4 capas:

- Escleritos aciculares huecos largos, de paredes anchas y ligeramente sigmoideos (100-200 μm de longitud, 5-7 μm de anchura máxima) (Figura 72D-I, 72E).
- Escleritos aciculares huecos de paredes delgadas y curvados en la zona media (120-200 μm de longitud, 5-6 μm de anchura máxima) (Figura 72D-II, 72F).
- Escleritos aciculares huecos pequeños, aplanados en la zona media (45-60 μm de longitud, 4-5 μm de anchura máxima) (Figura 72D-III, 72G).
- Escamas en forma de hoja de cuchillo (35-60 μm de longitud, 13-15 μm de anchura) (Figura 72D-IV).

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia es poco profunda y posteriormente está bilobulada. El surco pedio tiene un único pliegue ciliado que termina anteriormente a la abertura de la cavidad paleal.

Presenta un par de glándulas pedias anteriores foliculares que se abren frontal y lateralmente en la foseta pedia y pequeñas glándulas pedias posteriores que se abren dorsalmente en el surco pedio y que presentan el citoplasma cargado de gránulos de secreción.

Cavidad paleal. La cavidad paleal se abre en posición ventral, presenta un epitelio ciliado y un máximo de 4 pliegues respiratorios gruesos. El recto desemboca en la pared dorsofrontal de la cavidad paleal y se desconocen el resto de detalles de la cavidad paleal así como la organización del aparato reproductor debido a la inmadurez de los ejemplares; si bien, en uno de ellos, se encontraron un par de estiletes copuladores gruesos.

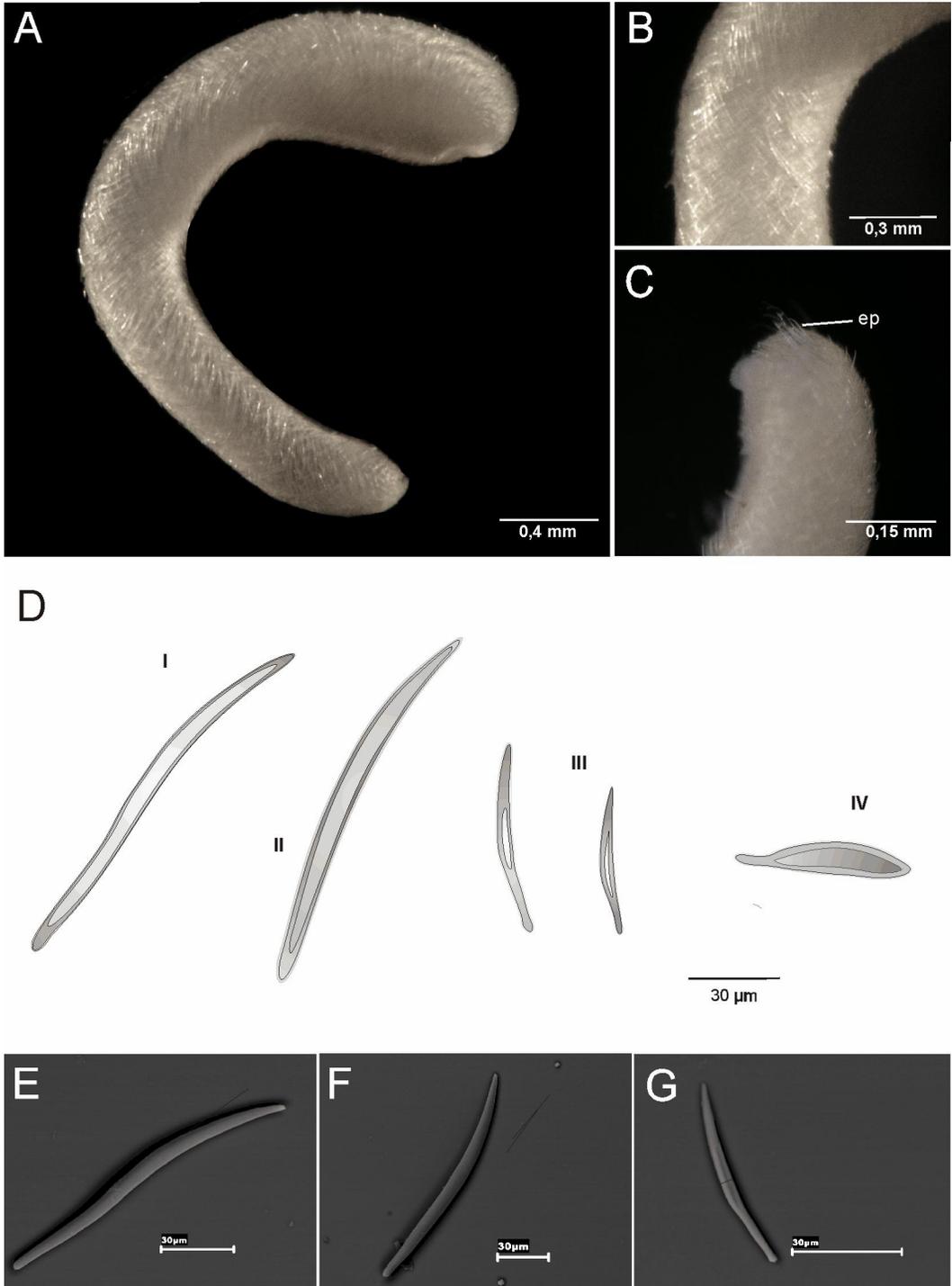


Figura 72. *Simrothiella cf. margaritacea* (Koren & Danielssen, 1877). A. *Habitus*. B. Disposición de los escleritos sobre la superficie corporal. C. Detalle del extremo corporal posterior con espículas prepaleales. D. Tipos de escleritos. E-F. Fotografías de los escleritos al SEM. E. Tipo I. F. Tipo II. G. Tipo III. (ep - espículas prepaleales; I - esclerito acicular hueco sigmoideo; II - esclerito acicular hueco curvado en su región media; III - pequeños escleritos aciculares huecos aplanados en la zona media; IV - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

Sistema nervioso y órganos sensoriales. El ganglio cerebroideo se sitúa dorsalmente a la región anterior de la faringe y está ligeramente bilobulado en su región posterior. En la parte anterior del ganglio cerebroideo se observan un par de pequeños ganglios de los que parten tres pares de nervios cerebroideos hacia la cavidad atriobucal. Los conectivos laterales, ventrales y bucales tienen raíces separadas.

El primer par de ganglios de los cordones nerviosos ventrales se disponen posteriormente a la foseta pedia y están unidos entre sí por dos comisuras delgadas.

Los ganglios bucales se disponen lateralmente a la faringe radular (Figura 73C) y no fue posible identificar las comisuras bucales.

El último par de ganglios de los cordones nerviosos laterales están unidos por una comisura suprarrectal de 85-110 μm de longitud anterior al ano.

El órgano sensitivo atrial presenta papilas atriales delgadas agrupadas basalmente en grupos hasta 10 papilas (Figura 73A). Presenta un órgano sensitivo dorsoterminal dispuesto dorsalmente al extremo posterior de la cavidad paleal.

Aparato digestivo. La boca se abre en la región posterior de la cavidad atriobucal común y continúa en una faringe provista de un revestimiento cuticular delgado. La región prerradular de la faringe tiene una envuelta delgada de musculatura circular y paquetes de musculatura longitudinal ventralmente. En esta zona también se observan glándulas faríngeas subepiteliales (Figura 73B) limitadas a la zona dorsolateral de la faringe o bien alrededor de toda la faringe; en ninguno de los ejemplares examinados se observaron células glandulares subepiteliales en la región posterior de la faringe.

El aparato radular ocupa la mitad posterior de la faringe y consiste en una rádula biseriada, una vaina radular y un par de sacos radulares anteroventrales, que exceden la vaina radular hasta 60 μm y que en su parte posterior se curvan ventralmente y se enrollan en al menos 540° (Figura 73E); extensión total de la rádula entre 400 y 450 μm de longitud. La rádula está acompañada por una potente musculatura, formada principalmente por fibras de musculatura circular, que también envuelve a los sacos radulares en gran parte de su extensión (Figura 73C-D) y carece

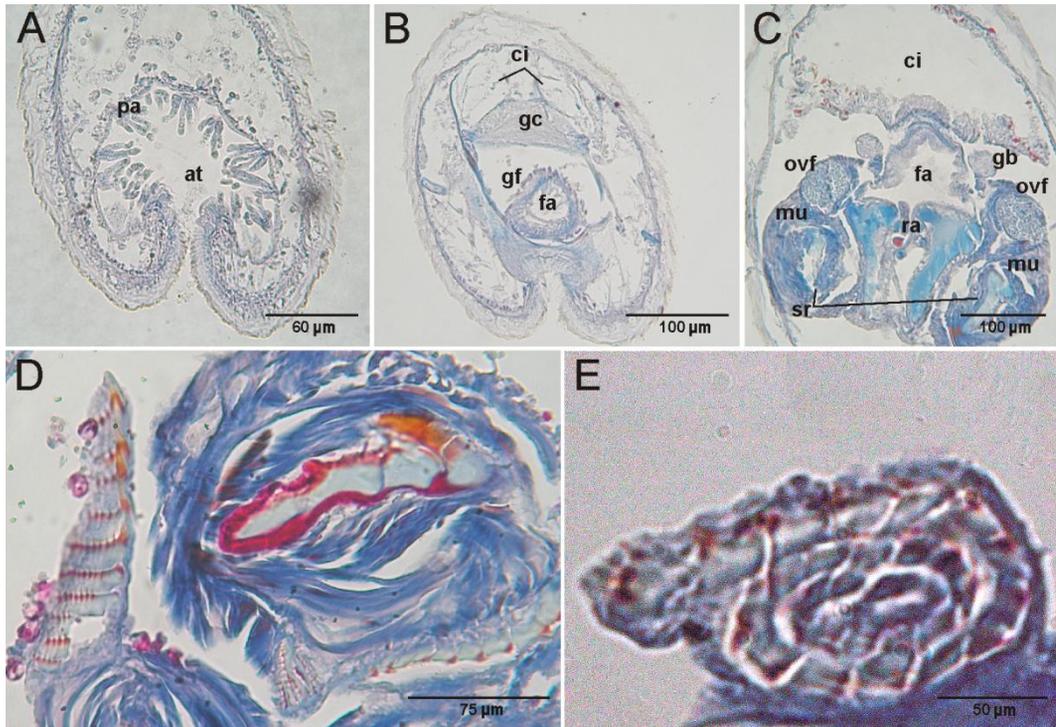


Figura 73. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Simrothiella* cf. *margaritacea* (Koren & Danielssen, 1877). A. Región anterior de la cavidad atrio-bucal con papilas atriales. B. Faringe prerradular. C. Corte a la altura de la faringe radular. D. Detalles del aparato radular donde se observa la variación del tamaño y de la forma de las placas radulares. E. Placas radulares más antiguas enrolladas en el extremo posterior de uno de los sacos radulares. (at - atrio; ci - ciego del intestino; fa - faringe; fp - foseta pedia; gc - ganglio cerebroideo; gf - células glandulares faríngeas subepiteliales; mu - musculatura; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papilas atriales; ra - rádula; sr - saco radular).

de células de soporte. La rádula biseriada está formada por un elevado número de placas radulares que aumentan de tamaño y cambian su morfología durante el desarrollo (SALVINI-PLAWEN, 2004b). Las placas más antiguas, en la región posterior de los sacos radulares, tienen un tamaño de 15 µm de longitud y presentan 4 pequeños dentículos iguales (Figura 73E). Después, las placas aumentan de tamaño y se hacen heterogéneas; en ellas se diferencia un potente dentículo lateral y un número variable de pequeños dentículos de diferentes tamaños dispuestos en el margen distal de las placas radulares. Las placas expuestas en la faringe (Figura 73C) tienen un tamaño máximo de 140 µm de longitud y 40 µm de altura; en algunas de estas placas se puede observar un gran dentículo lateral de hasta 170 µm de altura y un par de pequeños dentículos simétricos en una base común (véase SALVINI-PLAWEN, 2004b).

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (Figura 73C) están formados por un par de conductos bulbosos con células glandulares epiteliales alargadas, con el cuerpo de las células en disposición longitudinal (tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT, 2005; tipo C modificado, según GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007); los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están embebidos en la musculatura radular y se abren lateralmente en la faringe.

El intestino muestra un ciego anterodorsal par en su región frontal (Figura 73B) y débiles constricciones laterales seriadas. El recto se abre a través del ano en la pared dorsofrontal de la cavidad paleal.

DISCUSIÓN

Basado en la organización, los ejemplares examinados se incluye en la Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978. Dentro de los once géneros que integra esta familia, se clasifican en el género *Simrothiella* Pilsbry, 1898, por presentar los siguientes caracteres: escleritos aciculares huecos dispuestos en varias capas; papilas epidérmicas; cavidad atriobucal común; placas radulares heterodontas y un par de sacos radulares; órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C modificado; pliegues respiratorios; y por presentar un órgano sensitivo dorsoterminal, pero carecer de órgano sensitivo dorsoanterior (GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007; SCHELTEMA & KUZIRIAN, 1991; SALVINI-PLAWEN, 2004b; GIL-MANSILLA *et al.*, 2009).

La configuración del aparato radular de los ejemplares examinados, crucial para la diferenciación entre las especies del género *Simrothiella* Pilsbry, 1898, se corresponde con las características indicadas en la redescrición de *Simrothiella margaritacea* (Koren & Danielssen, 1877) realizada por SALVINI-PLAWEN (2004b). Según Salvini-Plawen (com. pers.), dos ejemplares de *S. margaritacea* del material de Kopervik (Sars/Odhner) tienen el ciego anterodorsal del intestino par en su región frontal y una comisura suprarrectal de tan sólo 80-95 μm , lo que se corresponde con la organización de los ejemplares aquí examinados. Además, se encuentra la presencia de espículas paleales así como de un par de estiletos copuladores. Sin embargo, ante

la falta de datos de la organización del aparato reproductor y de la cavidad paleal, derivado del estado juvenil de los ejemplares, su identificación específica permanece incierta.

Género *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903

Diagnosis. Cutícula gruesa, con o sin papilas epidérmicas. Escleritos aciculares huecos. Cavidad atriobucal común. Placas radulares homodenticuladas. Con saco radular par. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C con forma de ampolla o de tubo. Intestino con o sin constricciones. Con receptáculos seminales y/o vesículas seminales. Con un orificio genital. Con estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Kruppomenia minima* Nierstrasz, 1903. Golfo de Nápoles (Mar Mediterráneo); 250-1100 m.

Kruppomenia borealis Odhner, 1921. Costas noruegas (Atlántico Norte); 110-350 m. W y NW de Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 599-1191 m.

Kruppomenia rhynchota (Salvini-Plawen, 1978). Sur del Océano Pacífico; 3694 m.

Kruppomenia delta Scheltema & Schander, 2000. Golfo de Vizcaya (Atlántico Norte); 4307 m.

Kruppomenia levis Scheltema & Schander, 2000. Golfo de Vizcaya (Atlántico Norte); 4228-4327 m.

Kruppomenia macrodoryata Todt & Salvini-Plawen, 2003. Canal de Mozambique (Índico); 3716 m.

Kruppomenia nanodentata Todt & Salvini-Plawen, 2003. Canal de Mozambique (Índico); 520-830 m.

Kruppomenia bulla sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 788-802 m.

Kruppomenia vituoi sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 788-802 m.

Especies inéditas (publicación en preparación):

Kruppomenia angolensis Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri. Cuenca abisal de Angola (Atlántico Sur); 5415 m.

Kruppomenia glandulata Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri. Cuenca abisal de Angola (Atlántico Sur); 5390-5415 m.

Kruppomenia macrodenticulata Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri. Cuenca abisal de Angola (Atlántico Sur); 5127-5144 m.

***Kruppomenia borealis* Odhner, 1921**

DIAGNOSIS

Índice corporal 2,5-5,5. Cutícula gruesa con papilas epidérmicas. Pliegue del surco pedio terminando en la cavidad paleal. Papilas atriales en grupos. Rádula biseriada-pectinada con hasta 60 denticulos medios en cada placa radular. Sacos radulares ventrolaterales. Vaina radular no dividida. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe en forma de ampolla. Esófago con esfínter. Intestino con ciego anterodorsal y con constricciones seriadas. Vesículas seminales lobuladas en los conductos de desove. Receptáculos seminales en el conducto de desove impar. Aparato copulador con al menos un par de estiletes copuladores y con estiletes accesorios. Con pliegues respiratorios en número máximo de 13. Sin glándulas paleales. Sin espículas prepaleales. Órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

MATERIAL EXAMINADO

Se examinaron 27 ejemplares recogidos en el NW Galicia (Península Ibérica), en 4 estaciones de las Campañas DIVA-ARTABRIA I (Tabla 23):

20 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 (43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W); en un fondo de piedras y corales muertos, a 1132-1191 m de profundidad.

1 ejemplar fue recogido en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 (43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W); en un fondo de corales vivos y fragmentos esqueléticos, a 993-1004 m de profundidad.

4 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 (43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W); en un fondo de piedras y arcilla, a 788-802 m de profundidad.

2 ejemplares fueron recogidos en la estación DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-600 (43°38,421'N; 08°51,453'W - 43°49,160'N; 08°51,091'W); en un fondo de piedras, a 599-607 m de profundidad.

Estación	Profundidad (m)	Fondo	Nº ejemplares	Talla (mm)
DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W	1132-1191	pedras y corales muertos	20	1,4-4,6 x 0,3-1,1
DIVA-ARTABRIA I (2003) AT-1000 43°53,847'N; 08°57,324'W - 43°54,621'N; 08°57,261'W	993-1004	corales vivos y fragmentos esqueléticos	1	3,8 x 0,8
DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W	788-802	pedras y arcilla	4	1,3-2,6 x 0,3-0,5
DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-600 43°38,421'N; 08°51,453'W - 43°49,160'N; 08°51,091'W	599-607	pedras	2	1,5-2,2 x 0,3-0,4

Tabla 23. Relación de ejemplares examinados de *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921, de las Campañas DIVA-ARTABRIA I.

DISTRIBUCIÓN

Kruppomenia borealis Odhner, 1921, fue descrita en la costa de Noruega (Sunde, Hardangerfjord, Bukkenfjord). HANDL & SALVINI-PLAWEN (2002) ampliaron la distribución de *K. borealis* en seis nuevas estaciones de la costa de Noruega y GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.* (2001b) citaron a *K. borealis* en el banco pesquero A Quiniela (NW Península Ibérica).

Región	Localidad	Profundidad (m)	Referencias Bibliográficas
Costa de Noruega	Sunde, Hardangerfjord	-	ODHNER, 1921
	Bukkennfjord	-	
	Mangerfjord	350	HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002
	Fíllanfjord	-	
	Hjeltefjord	280	
		200	
	Herdlafjord	185	
	Bergen	-	
Namsenfjord	110-230		
Costa de Galicia (NW Península Ibérica)	Banco pesquero A Quiniela	835	GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 2001b

Tabla 24. Distribución conocida de *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921.

DESCRIPCIÓN

Habitus. Cuerpo de hasta 4,6 mm de longitud y 1,1 mm de anchura. Sin abultamientos ni quillas (Figura 74A-B). Con escleritos esqueléticos de inserción oblicua, más largos en la región corporal posterior. El surco pedio está bien marcado externamente y la cavidad paleal se abre en posición subterminal. Los ejemplares mostraban un color parduzco tras ser fijados y conservados en etanol de 70°.

Manto. Cutícula gruesa (40-100 μm de grosor) con papilas epidérmicas y con cuatro tipos de escleritos dispuestos en dos o tres capas:

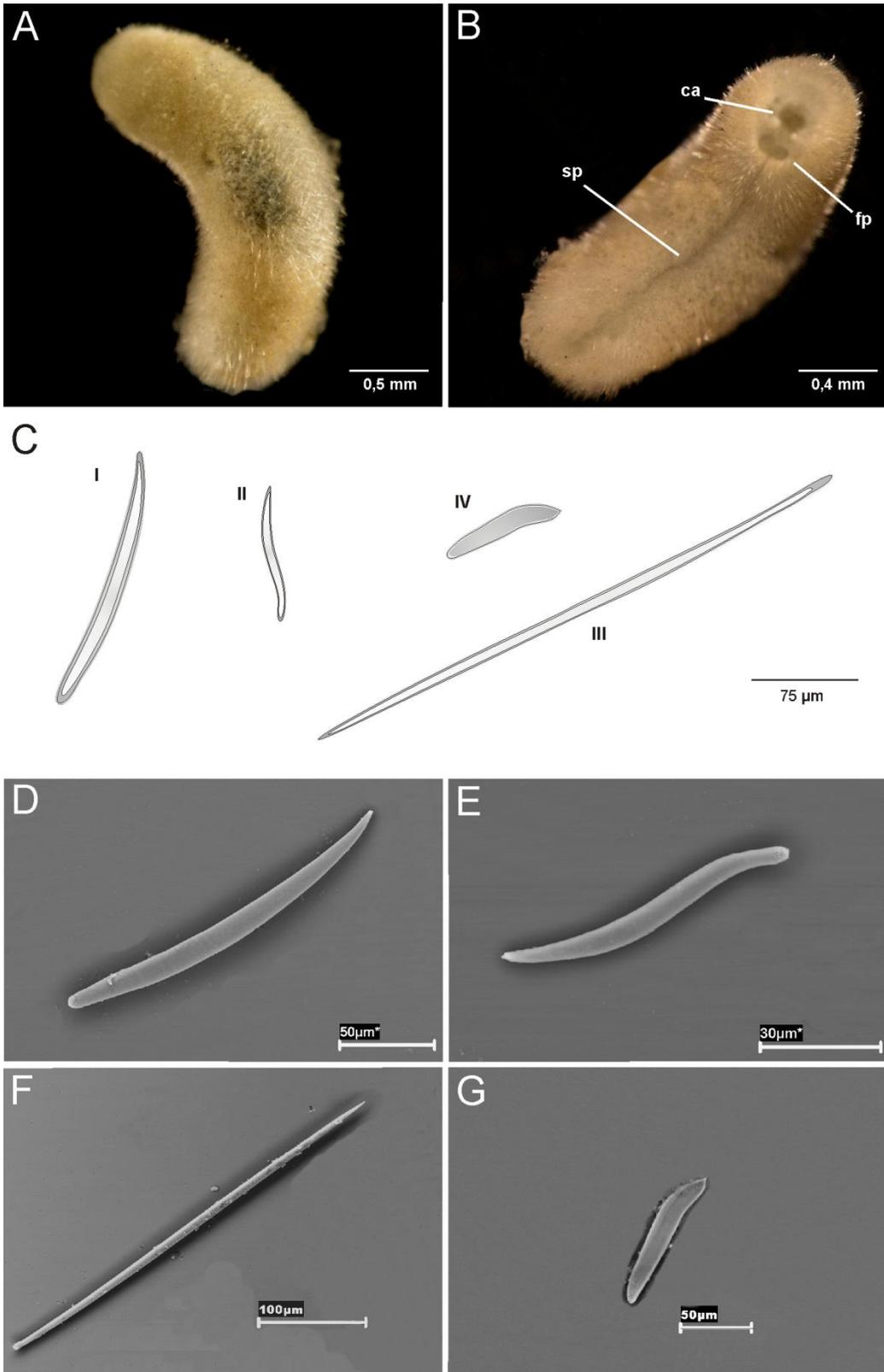
- Escleritos aciculares huecos de paredes anchas, ligeramente curvados y con el extremo proximal ancho y redondeado (130-250 μm de longitud, 12-15 μm de anchura máxima) (Figura 74C-I, 74D).
- Escleritos aciculares huecos sigmoideos y de paredes delgadas (60-150 μm de longitud, 5-6 μm de anchura máxima) (Figura 74C-II, 74E).
- Escleritos aciculares huecos largos, estrechos y rectilíneos (250-380 μm de longitud, 8-9 μm de anchura) (Figura 74C-III, 74F).
- Escamas alargadas en forma de hoja de cuchillo (90-105 μm de longitud, 13-15 μm de anchura) (Figura 74C-IV, 74G) dispuestas a los lados del surco pedio.

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia se sitúa a la altura de la región anterior de la faringe y está revestida por un epitelio fuertemente ciliado. El surco pedio presenta un único pliegue medio, ciliado, que entra en la cavidad paleal.

Las glándulas pedias anteriores son muy voluminosas, colmando el espacio entre la cutícula y la masa visceral y se extienden posteriormente hasta el inicio de la región radular de la faringe.

Cavidad paleal. La cavidad paleal muestra hasta un máximo de 13 pliegues respiratorios largos y delgados dispuestos radialmente en su región posterior (Figura 76G). La región anterior de la cavidad paleal es más baja que la posterior y está revestida por un epitelio plegado; en la zona frontal de la región anterior de

Figura 74. *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921. A-B. *Habitus*. A. Vista lateral. B. Vista ventral. C. Tipos de escleritos. D-G. Fotografías de los escleritos al SEM. D. Esclerito acicular hueco curvado (I). E. Esclerito acicular hueco sigmoideo (II). F. Esclerito acicular hueco estrecho y rectilíneo (III). G. Escama alargada en forma de hoja de cuchillo (IV). (ca - cavidad atriobucal; fp - foseta pedia; sp - surco pedio).



la cavidad paleal desemboca el orificio genital secundario y en la zona posterior lo hacen dorsalmente el ano y ventralmente los estiletes copuladores (Figura 76E-F). En algunos ejemplares, la zona ventral de la región anterior de la cavidad paleal forma un par de bolsas donde desembocan los estiletes copuladores. Carece de glándulas paleales y suprapaleales, así como de espículas prepaleales.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo es impar y se dispone dorsalmente a la región prerradular de la faringe. Del extremo anterior del ganglio cerebroideo parten tres pares de nervios anteriores que inervan el atrio y el extremo corporal anterior. Los conectivos dirigidos a los cordones nerviosos laterales, ventrales y al par de ganglios bucales se originan individualmente: los conectivos cerebro-ventrales parten lateroventralmente de la región anterior del ganglio cerebroideo; de la región posterior parten a la misma altura, pero con raíces separadas, los conectivos cerebro-laterales (lateralmente) y los cerebro-bucales (ventrolateralmente).

El par de ganglios bucales se disponen lateralmente al aparato radular y están unidos por una comisura que discurre por delante de la vaina radular.

Los dos primeros ganglios de los cordones nerviosos ventrales se sitúan posteriormente a la foseta pedía y están unidos entre sí por una única comisura pedía.

Como órganos sensoriales, presenta papilas en grupos de hasta 5 papilas en una misma base (Figura 75A) y un órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

Aparato digestivo. La boca se abre dorsalmente en la región posterior de una cavidad atriobucal común.

La región prerradular de la faringe presenta un epitelio plegado, una capa cuticular interna delgada (3 μm de grosor) y una débil envuelta de musculatura circular y de pequeñas células glandulares subepiteliales; en la mayoría de los ejemplares examinados, se diferencia un ciego dorsal en la zona media de la faringe prerradular.

En la zona radular, la faringe se comprime y pierde el revestimiento cuticular y la envuelta glandular. El aparato radular está formado por un par de sacos radulares

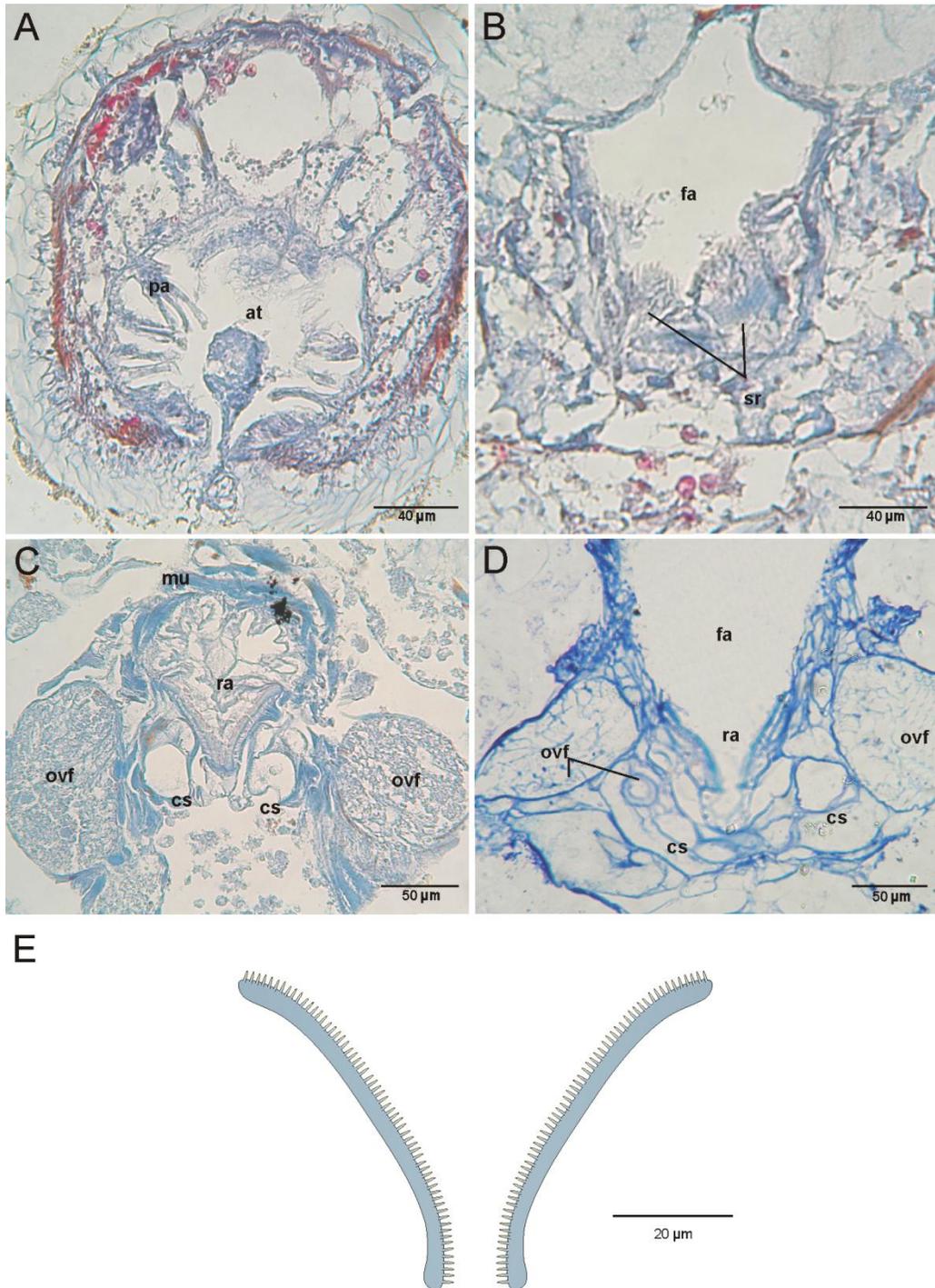


Figura 75. A-D. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921. A. Atrio con papilas. B. Sacos radulares. C-D. Región media del aparato radular, donde se observa un par de placas radulares y el sistema de soporte radular con células vacuoladas y una gruesa envuelta de musculatura circular: cortes a 5 y 2 µm de grosor. E. Placas radulares. (at - atrio; cs - célula de soporte radular; fa - faringe; mu - musculatura; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; ra - rádula; sr - saco radular).

ventrolaterales en los que se distinguen los restos de hasta 36 placas radulares, una rádula biseriada-pectinada, una vaina radular posterior y un sistema de soporte radular (Figura 75B-D). La rádula consta de un máximo de 28 placas radulares homodenticuladas (50-60 μm de longitud, 3 μm de anchura) con 50-60 pequeños denticulos no ganchudos (1,5 μm de altura) que se distribuyen uniformemente en su margen interno (Figura 75E). El soporte radular lo constituyen células vacuoladas dispuestas lateral y ventralmente a la rádula, en número variable de 3 a 6 pares, y una gruesa envuelta de musculatura circular que rodea a la faringe y a todo el aparato radular, excepto a la vaina radular (Figura 75C-D).

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (Figura 75C-D) desembocan lateralmente en la zona media de la rádula y están formados por un par de conductos en forma de ampolla con células glandulares epiteliales rodeadas por una fina capa de tejido muscular (tipo C, según SALVINI-PLAWEN, 1978a).

La faringe continúa por un esófago de longitud variable según el estado de contracción; en la mayor parte de los ejemplares estudiados, la gruesa envuelta de musculatura circular de la región radular de la faringe se continuaba a lo largo del esófago. El intestino presenta constricciones laterales seriadas y un ciego anterodorsal que se prolonga hasta el inicio del esófago. En la región posterior del cuerpo, el intestino se estrecha formando el recto que se abre a través del ano en la pared frontal de la región anterior de la cavidad paleal.

Aparato reproductor. Las gónadas (200 μm de altura, 125 μm de anchura máxima) presentan ovocitos en desarrollo en las paredes medias y se unen al pericardio por un par de cortos gonopericardioductos. En el pericardio se diferencia un corazón constituido por un ventrículo unido a la pared dorsal del pericardio y con sección transversal triangular y una aurícula tubular libre.

Los pericardioductos desembocan dorsalmente en la región anterior un par de conductos de desove que están provistos de vesículas seminales lobuladas en sus extremos anteriores. Los conductos de desove discurren por separado en su mitad anterior y posteriormente se fusionan en un conducto único que desemboca en la zona frontal de la región anterior de la cavidad paleal. Justo después de la fusión de

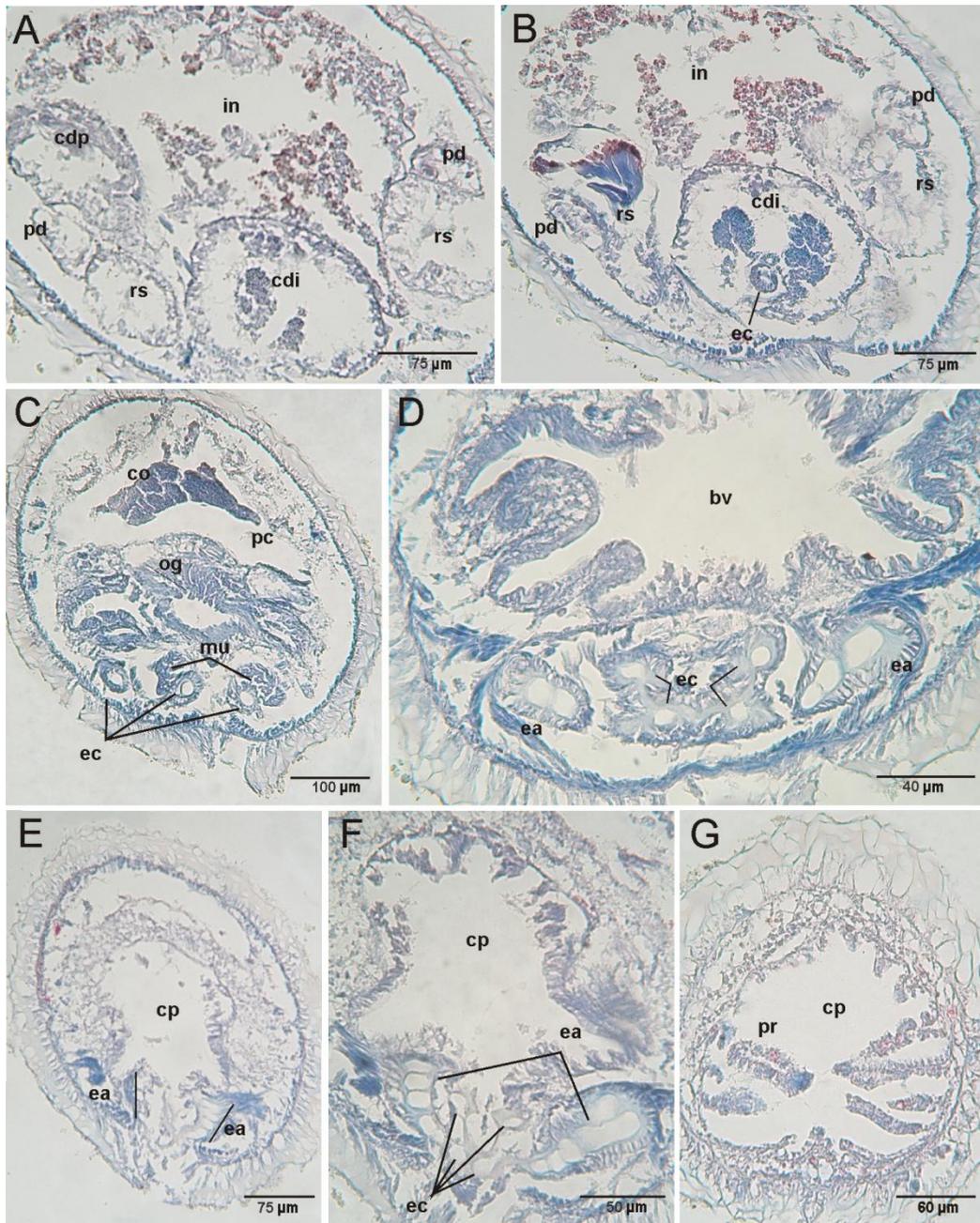


Figura 76. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921. A-B. Unión de los receptáculos seminales al conducto de desove impar. C. Abertura del orificio genital en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. D. Detalle del aparato copulador con dos pares de estiletos copuladores y estiletos accesorios. E-F. Abertura del aparato copulador en la región anterior de la cavidad paleal. G. Región posterior de la cavidad paleal con pliegues respiratorios. (bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; co - corazón; cp - cavidad paleal; ea - estiletos accesorios; ec - estilete copulador; in - intestino; mu - musculatura; og - orificio genital; pc - pericardio; pd - pericardióduto; pr - pliegue respiratorio; rs - receptáculo seminal).

los conductos de desove, el conducto único recibe lateralmente un par de receptáculos seminales que se extienden posteriormente hasta la cavidad paleal (Figura 76A-B). En todos los ejemplares estudiados, se encontraron espermatozoides en las vesículas y en los receptáculos seminales.

El aparato copulador presenta un número variable de estiletes copuladores y accesorios. En uno de los ejemplares estudiados, el aparato copulador está formado por dos grupos de dos estiletes copuladores y cada grupo está acompañado lateralmente por seis estiletes accesorios más cortos que los copuladores (Figura 76C-F). En el resto de los ejemplares, el aparato copulador está formado sólo por un par de estiletes copuladores de dimensiones variables, acompañados por un máximo de tres estiletes accesorios cada uno. Los estiletes copuladores presentan un gruesa envuelta de musculatura longitudinal en el extremo proximal y paquetes de musculatura circular en el extremo distal. Se disponen ventralmente a la porción impar del conducto de desove y se abren ventralmente en la zona posterior de la región anterior de la cavidad paleal; en algunos ejemplares, la pared ventral de la región anterior de la cavidad paleal forma un par de bolsas que sirven de vainas para los estiletes copuladores.

DISCUSIÓN

Todos los ejemplares de *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921 estudiados tienen bien definidos los caracteres que recogen las diagnosis extendidas de la especie (GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001b; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002). Como indican HANDL & SALVINI-PLAWEN (2002), la forma de las placas radulares junto con la posición inusual de los receptáculos seminales desembocando en el conducto de desove único, son caracteres diagnóstico concluyentes para diferenciar a *K. borealis* del resto de las especies publicadas del género *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903; solamente *Kruppomenia levis* Scheltema & Schander, 2000, presenta receptáculos seminales en el conducto de desove único, pero sus placas radulares incluyen un engrosamiento lateral ausente en *K. borealis* (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

ODHNER (1921) describió la especie de dos localidades de la costa de Noruega y estudios posteriores incrementaron su distribución en esta zona a un total de ocho estaciones a lo largo de la Península Escandinava (HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002). GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.* (2001b) citan la aparición de un ejemplar de *K. borealis* en la costa de Galicia (NW Península Ibérica), ampliando considerablemente su área de distribución. Con los nuevos datos que aporta el presente estudio, se confirma la presencia de *K. borealis* en los fondos atlánticos de Galicia y se extiende su distribución a cuatro nuevas estaciones comprendidas entre 599 y 1191 m de profundidad.

Kruppomenia bulla sp. nov.

DIAGNOSIS

Índice corporal 1,5: cuerpo ancho y esferoidal. Cutícula gruesa sin papilas epidérmicas. Pliegue del surco pedio terminando antes de la abertura de la cavidad paleal. Papilas atriales simples. Placas radulares flexibles con hasta 19 dentículos fuertemente esclerotizados. Sacos radulares laterales. Vaina radular dividida. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe en forma de ampolla. Con ciego anterodorsal del intestino. Sin constricciones intestinales. Vesículas seminales en los gonopericardioductos y en los conductos de desove. Receptáculos seminales en la zona de transición de los pericardioductos a los conductos de desove. Orificio genital en bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. Aparato copulador con 8 estiletes copuladores; sin glándulas ni estiletes accesorios. Con 8 pliegues respiratorios. Con glándulas paleales. Sin espículas prepaleales. Órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

Derivatio nominis. Latín: *bulla*, bola. En referencia a su característica forma esferoidal.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. 1 ejemplar (holotipo) seccionado en cortes seriados transversales de 5 µm de grosor

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica). Estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 (43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W); fondo de piedras y arcilla, a 788-802 m de profundidad.

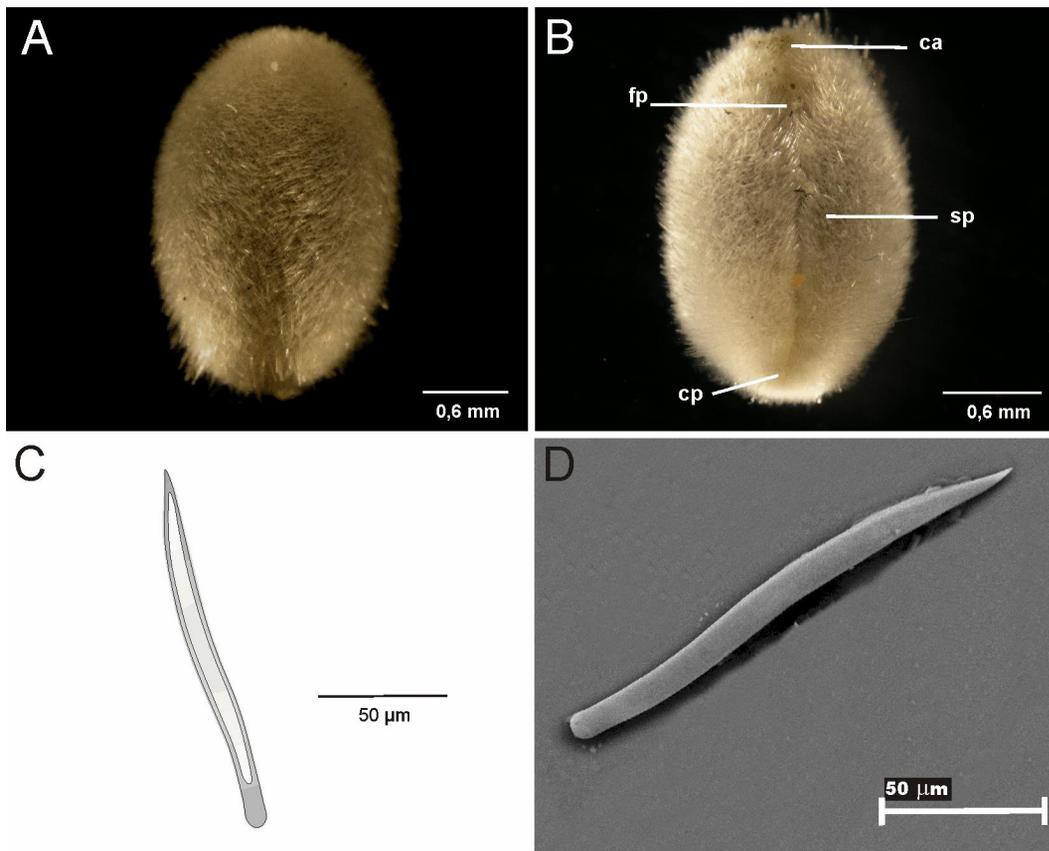


Figura 77. *Kruppomenia bulla* sp. nov. A-B. *Habitus*. A. Vista dorsal. B. Vista ventral. C. Dibujo de esclerito. D. Fotografía de esclerito al SEM. (ca - cavidad atriobucal; cp - cavidad paleal; fp - foseta pedia; sp - surco pedio).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animal de cuerpo oval, ligeramente aplanado dorsoventralmente. El espécimen tiene una longitud de 2,3 mm y una anchura de 1,6 mm en la zona media, con los extremos corporales redondeados y más estrechos (1 mm). No muestra ni quillas ni arrugas cuticulares y los escleritos, con inserción oblicua o radial, sobresalen ligeramente de la superficie corporal. La foseta pedia y el surco pedio están bien marcados externamente y la cavidad paleal se abre en posición ventral (Figura 77A-B). El espécimen conservado en etanol de 70° era blanco, con una coloración amarillenta alrededor del surco pedio y de las aberturas de la cavidad atriobucal y de la foseta pedia; por transparencia se observa que el interior del cuerpo está colmado de una masa de color negruzco.

Manto. Cutícula gruesa (50-65 μm de grosor) sin papilas epidérmicas, con escleritos en 1-2 capas; únicamente se encontró la presencia de un tipo de escleritos aciculares huecos de paredes gruesas, ligeramente curvados en su región media y con el extremo proximal redondeado (150-250 μm de longitud, 18-20 μm de anchura máxima) (Figura 77C-D).

Foseta pedia y surco pedia. La foseta pedia es ancha (110 μm de longitud, 100 μm de altura, 180 μm de anchura) y esta revestida por un epitelio fuertemente ciliado (Figura 78). El surco pedia tiene un pliegue medio y ciliado (45 μm de altura, 60 μm de anchura) que termina anteriormente a la abertura de la cavidad paleal. Presenta glándulas pedias anteriores voluminosas a modo de racimos foliculares (Figura 78) y glándulas pedias posteriores que aumentan de tamaño hacia la región corporal posterior.

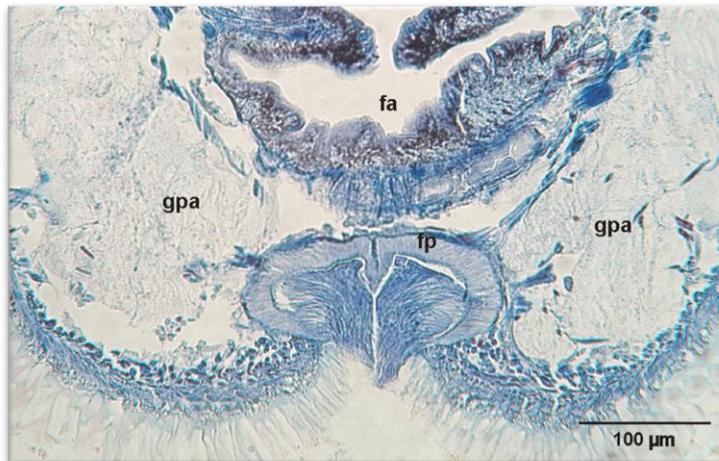


Figura 78. Fotografía al microscopio óptico de un corte transversal de 5 μm de grosor a la altura de la foseta pedia de *Kruppomenia bulla* sp. nov. (fa - faringe; fp - foseta pedia; gpa - glándula pedia anterior).

Cavidad paleal. La cavidad paleal es amplia, tiene una abertura ventral y estrecha y está dividida en dos regiones, anterior y posterior. La región anterior de la cavidad paleal forma una bolsa ventroanterior larga (225 μm de longitud) en cuya región media desemboca dorsalmente el orificio genital secundario. La bolsa ventroanterior muestra un epitelio fuertemente plegado, está rodeada por fibras de musculatura circular y presenta glándulas paleales, más abundantes dorsalmente (Figuras 79B, 82D-F). En la pared frontal de la región posterior de la cavidad

paleal desemboca dorsalmente el ano y en la pared dorsoposterior se disponen 8 pliegues respiratorios anchos (Figuras 79B, 82G-H).

La salida de los estiletes copuladores se sitúa lateralmente al surco pedio, anteriormente a la abertura de la cavidad paleal (Figura 79B).

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. Presenta un ganglio cerebroideo (60 μm de longitud, 90 μm de altura, 200 μm de anchura) bilobulado posteriormente y dispuesto dorsalmente a la cavidad atriobucal. De su región anterior parten ventrolateralmente un par de nervios que inervan el atrio. De la zona media del ganglio cerebroideo, parten el par de cortos conectivos cerebro-laterales que conectan con el primer par de ganglios laterales (15 μm de longitud, 50 μm de altura, 30 μm de anchura).

Presenta un par de ganglios bucales (100 μm de longitud, 80 μm de altura, 50 μm de anchura) dispuestos lateralmente a la rádula y embebidos en la envuelta de musculatura circular que la rodea; los dos ganglios bucales se unen entre sí por una comisura gruesa (10 μm de anchura).

Los dos primeros ganglios ventrales son grandes (75 μm de longitud, 40 μm de altura, 70 μm de anchura), se sitúan posteriormente a la foseta pedia, coincidiendo longitudinalmente con el inicio de la zona radular, y están unidos entre sí por una fina comisura (2 μm de anchura).

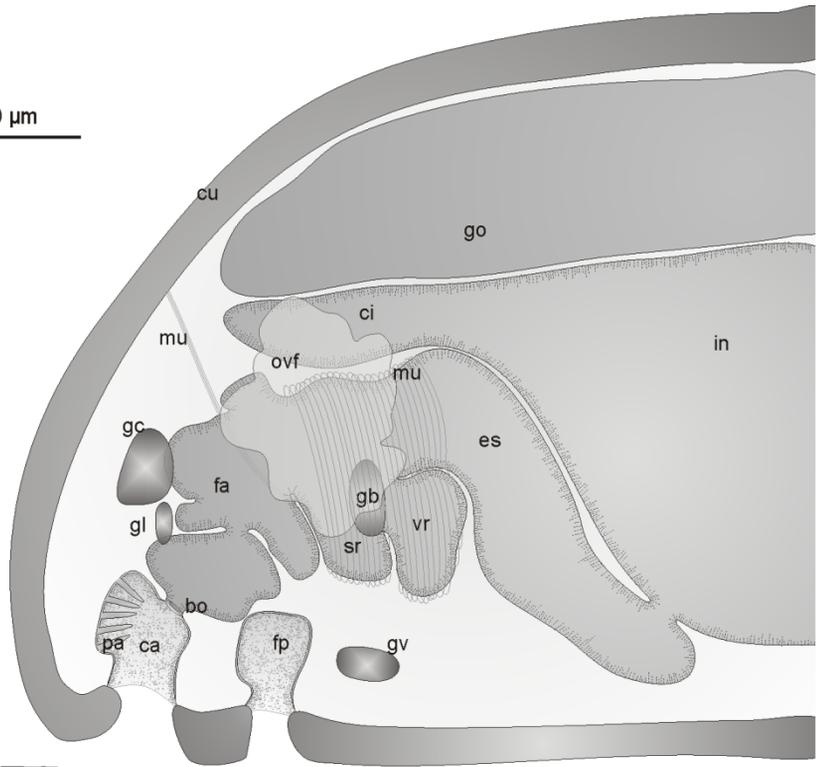
La comisura suprarrectal, dispuesta dorsalmente al ano, es muy larga (200 μm de longitud, 15 μm de anchura) y de ella parten cuatro nerviosos de los que sólo se pudo observar que dos se dirigen posterolateralmente y dos posteroventralmente.

Presenta una cavidad atriobucal común con papilas atriales simples, largas y estrechas (dimensiones máximas: 45 μm de altura, 8 μm de anchura) dispuestas en las paredes laterales y dorsal de su región anterior (Figuras 79A, 81A). El órgano sensitivo dorsoterminal ocupa una posición terminal.

Figura 79. Reconstrucción de la anatomía interna de *Kruppomenia bulla* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (bo - boca; ca - cavidad atriobucal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; ci - ciego del intestino; cm - comisura suprarrectal; co - corazón; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; ecl - estiletes copuladores laterales; ecv - estiletes copuladores ventrales; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gl - ganglio lateral; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gv - ganglio ventral; in - intestino; mu - musculatura; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; rs - receptáculo seminal; sr - saco radular; vr - vaina radular; vs - vesícula seminal).

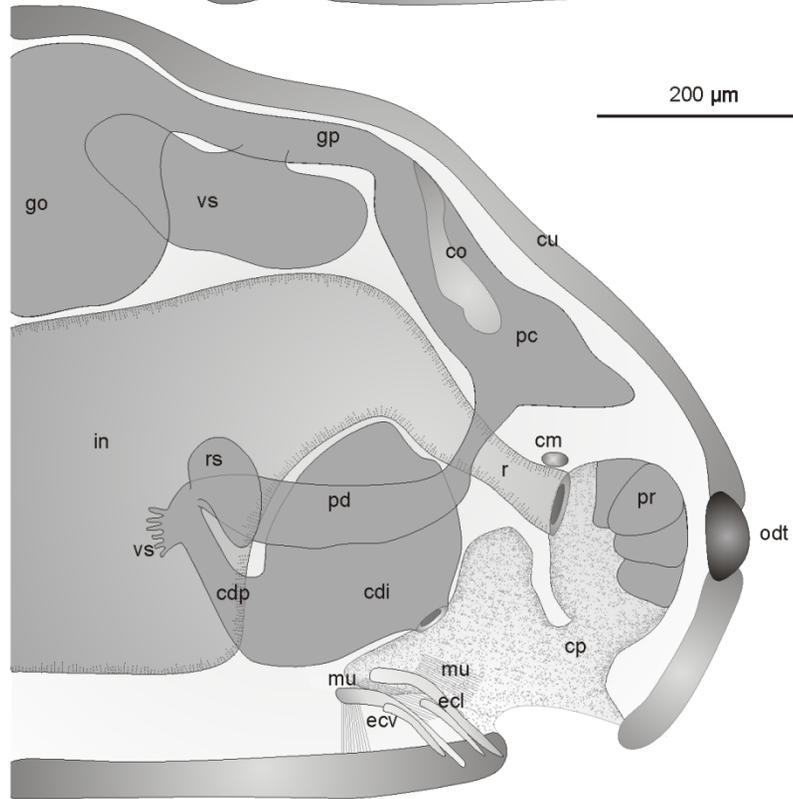
A

200 μ m



B

200 μ m



Aparato digestivo. Todo el tracto digestivo, excepto el recto, está revestido por un epitelio fuertemente plegado. La boca es estrecha, carece de esfínter y se abre dorsalmente en la región posterior de la cavidad atriobucal común (Figuras 79A, 81B). La región prerradular de la faringe muestra una serie de constricciones y ciegos dorsales y ventrales, probablemente debido al estado de contracción. El epitelio de esta región es de tipo columnar, está revestido internamente por una capa cuticular delgada y externamente presenta una débil envuelta de musculatura circular.

En el inicio de la región radular, la faringe se ancla en la pared corporal dorsal por unas bandas de fibras de musculatura dorsoventral (Figura 79A). El aparato radular incluye un par de sacos radulares laterales, una rádula biseriada homodenticulada, una vaina radular posterior y un sistema de soporte radular. Los sacos radulares se disponen totalmente laterales a la faringe y en ellos se diferencian los restos de varias placas radulares enrolladas en una vuelta de espira (Figura 81C-D). La rádula biseriada está formada por numerosos pares de placas radulares delgadas (máximo: 70 μm de longitud, 2 μm de anchura) y flexibles, que se adaptan al epitelio plegado del surco ventral de la faringe donde se asientan. En el margen interno de las placas radulares se disponen hasta 19 denticulos ganchudos fuertemente esclerotizados (2-3 μm de anchura, 9-10 μm de altura) a intervalos de 2 μm (Figuras 80, 81E).

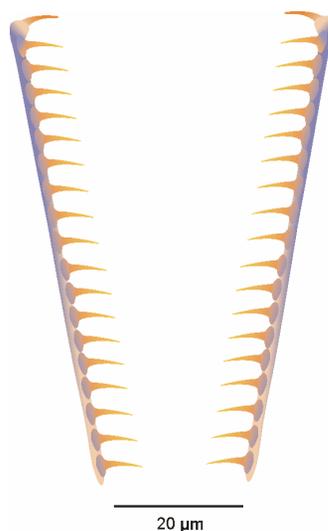


Figura 80. Placas radulares de *Kruppomenia bulla* sp. nov.

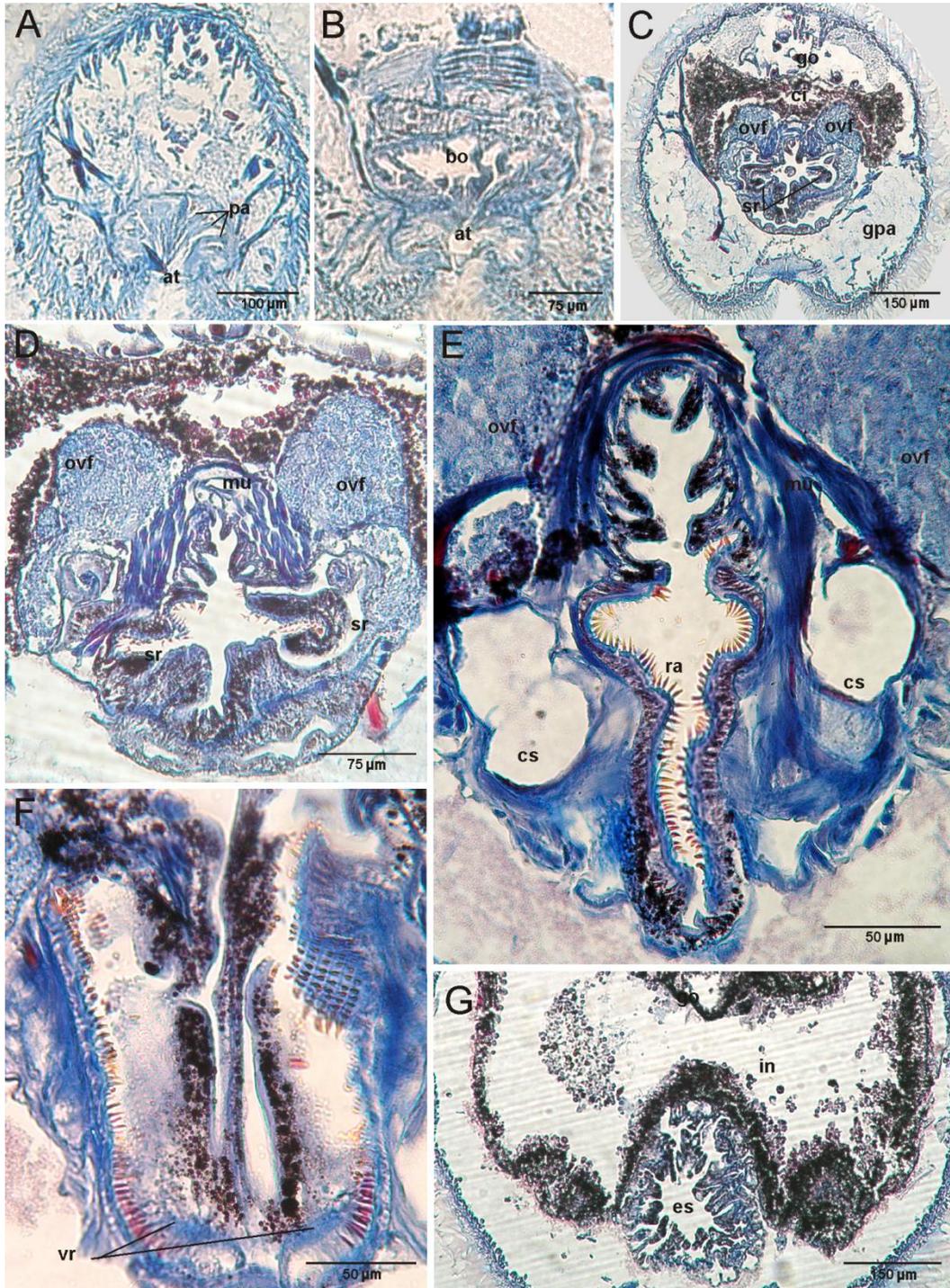


Figura 81. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Kruppomenia bulla* sp. nov. A. Región anterior de la cavidad atrio-bucal común con papilas atriales. B. Abertura de la boca en la región posterior de la cavidad atrio-bucal común. C-D. Sacos radulares. E. Placas radulares en un surco ventral de la faringe acompañadas por el sistema de soporte radular y los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. F. Vaina radular. G. Esófago. (at - atrio; bo - boca; ci - ciego del intestino; cs - célula de soporte radular; es - esófago; go - gónada; gpa - glándula pedia anterior; in - intestino; mu - musculatura; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; ra - rádula; sr - saco radular; vr - vaina radular).

La vaina radular es alta, corta y está dividida longitudinalmente por un tabique medio (Figura 81F); en su interior se diferencian numerosas placas radulares en formación, las más nuevas enrolladas en una vuelta de espira en el extremo posterior de la vaina radular. El aparato radular se completa con un par de grandes células vacuoladas dispuestas lateralmente a la rádula, que junto con una potente envuelta de musculatura circular (45 μm de anchura máxima), más delgada alrededor de los sacos y la vaina radular, constituyen el sistema de soporte radular (Figura 81E).

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están constituidos por dos conductos en forma de ampolla con células glandulares epiteliales rodeadas de musculatura (tipo C, según Salvini-Plawen, 1978a) y desembocan lateroventralmente en la faringe, en el inicio de la zona radular.

La faringe continúa por un largo esófago que se abre ventralmente en el intestino anterior (Figuras 79A, 81G). El esófago también presenta un epitelio plegado y aunque carece de esfínter, la envuelta muscular de la región radular de la faringe continúa en su región inicial.

El intestino presenta un ciego anterodorsal impar que se prolonga dorsalmente sobre toda la longitud del esófago (Figuras 79A, 81C). El intestino carece de constricciones laterales seriadas, pero al igual que la faringe y el esófago, presenta un epitelio muy plegado; el lumen del intestino está colmado por gotas de una emulsión de color negro de naturaleza desconocida y no se observaron nematocistos en su interior. El recto ciliado (130 μm de altura, 130 μm de anchura), se abre dorsofrontalmente en la región posterior de la cavidad paleal (Figuras 79B, 82G).

Aparato reproductor. Las gónadas son un par de largos conductos situados dorsalmente al tubo digestivo, que presentan ovocitos en las paredes medias y tejido formativo masculino en las paredes laterales. Los ovocitos presentan un nucleolo diferenciado y una gruesa envuelta (15 μm de grosor) con gránulos de secreción (Figura 82A); los ovocitos aumentan de tamaño hacia la zona ventral de las gónadas y posteriormente, alcanzando un tamaño máximo de 30 μm de diámetro.

Las gónadas terminan en un par de gonopericardioductos largos y estrechos (100 μm de longitud, 50 μm de altura, 35 μm de anchura) que se abren frontalmente en la región anterior del pericardio. Cada gonopericardioducto presenta

ventrolateralmente, una vesícula seminal grande y repleta de espermatozoides (Figuras 79B, 82B).

En el pericardio (320 μm de longitud, 200 μm de altura, 350 μm de anchura) se diferencia un corazón bicameral y bilobulado posteriormente. En el interior del pericardio se encuentran 6 óvulos maduros, sin membrana nuclear y sin nucleolos (Figura 82D). El seno dorsal (40 μm de altura, 70 μm de anchura) termina por delante de la región anterior del pericardio y el seno ventral (85 μm de altura, 100 μm de anchura) se dispone dorsalmente al surco pedio y está delimitado por una banda de tejido conectivo.

Los pericardioductos se inician lateralmente de la región media del pericardio y desembocan dorsalmente en los conductos de desove (Figura 79B). En la zona de transición de los pericardioductos a los conductos de desove, los pericardioductos forman un par de receptáculos seminales y anteriormente, en el extremo anterior de los conductos de desove, se forman un par de vesículas seminales lobuladas (Figura 82C); las dos estructuras mostraban espermatozoides en su interior.

Los conductos de desove se fusionan anteriormente en un conducto único alto, ancho y revestido por un epitelio columnar fuertemente glandular en su región posterior (Figuras 79B, 82D); el conducto único se estrecha posteriormente y desemboca, a través de un orificio genital sin esfínter, en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal (Figuras 79B, 82D-E).

En la región ventroposterior del animal se sitúa dos pares de estiletes copuladores ventrales y dos pares de estiletes copuladores laterales, que salen al exterior ventralmente a través de la cutícula, lateralmente al surco pedio, en posición anterior a la abertura de la cavidad paleal (Figuras 79B, 82D-E). En cada uno de los pares, el estilete dorsal (150 μm de longitud, 30 μm de diámetro) es el que se extiende más anteriormente y es más grande que el estilete ventral (75 μm de longitud, 15 μm de diámetro). Los pares de estiletes copuladores están asociados a paquetes de musculatura longitudinal en su región distal y además, los estiletes dorsales de los pares ventrales, tiene fibras de musculatura oblicua en su región proximal (Figuras 79B, 82D-E).

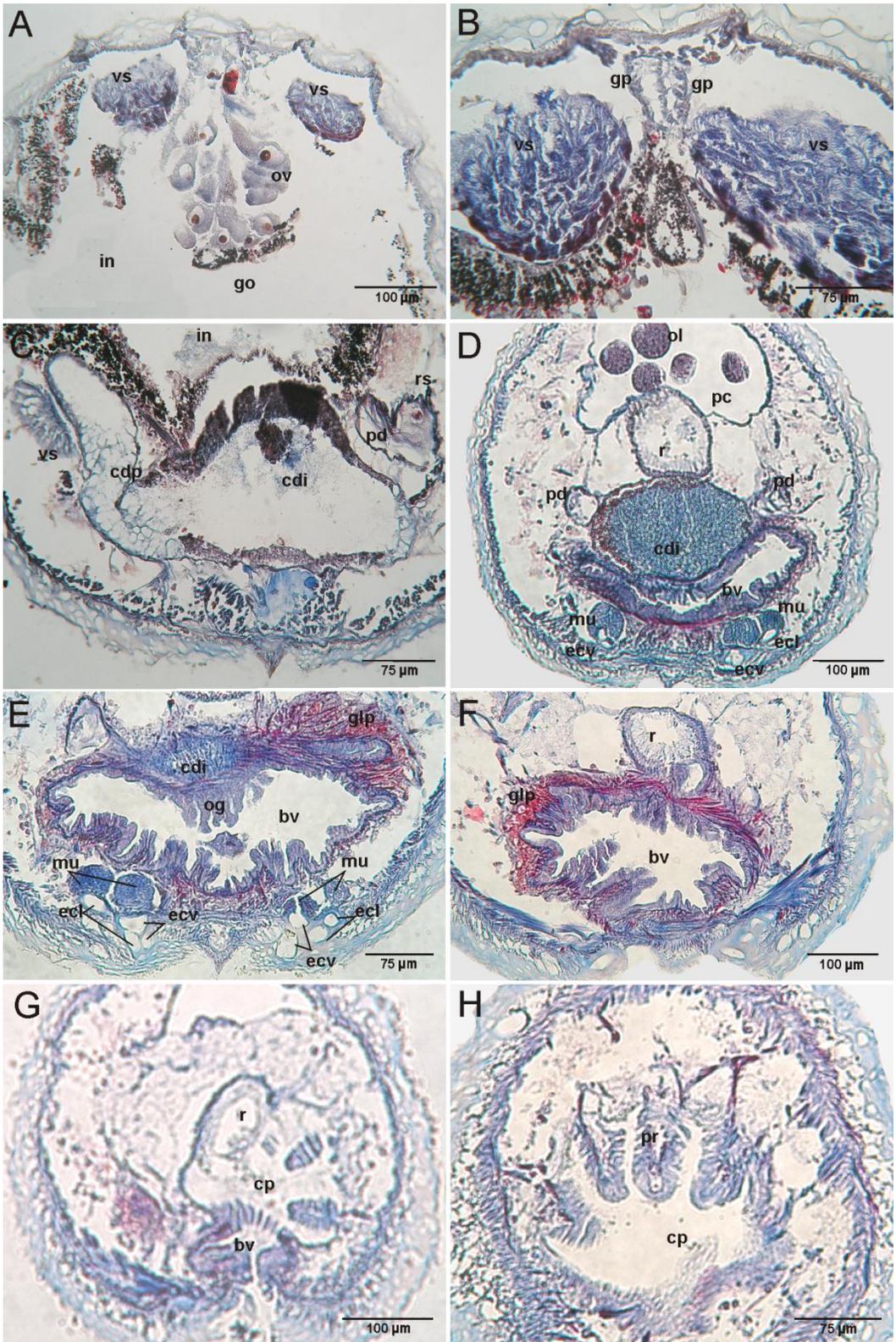
DISCUSIÓN

Kruppomenia bulla sp. nov. se clasifica en el Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978, porque presenta escleritos aciculares huecos y en la Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978, por presentar una rádula biseriada, un par de sacos radulares y porque sus órganos glandulares ventrolaterales de la faringe no son de tipo A.

Se incluye en el género *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903, por la combinación de los siguientes caracteres: cavidad atriobucal común; rádula con placas homodontas; órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C según SALVINI-PLAWEN (1978a); receptáculos seminales; conductos de desove que desembocan a través de un único orificio genital; estiletes copuladores; pliegues respiratorios; y un órgano sensitivo dorsoterminal (NIERSTRASZ, 1903; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

K. bulla sp. nov. se caracteriza por presentar un aspecto oval que la diferencia del resto de las especies conocidas del género *Kruppomenia*; este tipo de *habitus* recuerda al de las especies del género *Plawenia* Scheltema & Schander, 2000, especies de las que *K. bulla* sp. nov. se diferencia claramente porque sus placas radulares son homodenticuladas en lugar de heterodenticuladas (SALVINI-PLAWEN, 1978a; SCHELTEMA & SCHANDER, 2000). Además, la particular organización del aparato radular, compuesto por numerosas placas radulares que se adaptan al epitelio faríngeo fuertemente plegado, junto con la presencia de papilas atriales simples, glándulas paleales y una larga comisura suprarrectal, son caracteres específicos bien definidos.

Figura 82. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Kruppomenia bulla* sp. nov. A. Gónadas. B. Gonopericardioductos con vesículas seminales. C. Región anterior de los conductos de desove: en la parte derecha de la fotografía se observa la unión del receptáculo seminal con el pericardioducto; en la parte izquierda la vesícula seminal que se abren en el extremo anterior del conducto de desove par. D. Conducto de desove impar. E. Orificio genital en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal y estiletes copuladores con paquetes de musculatura longitudinal. F. Bolsa ventroanterior de la cavidad paleal rodeada por musculatura y glándulas paleales. G. Desembocadura del recto en la región posterior de la cavidad paleal e inicio de la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal. H. Región posterior de la cavidad paleal con pliegues respiratorios. (bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; cp - cavidad paleal; ecl - par de estiletes copuladores laterales; ecv - par de estiletes copuladores ventrales; go - gónada; glp - glándulas paleales; gp - gonopericardioducto; in - intestino; mu - musculatura; og - orificio genital; ol - óvulos; ov - ovocitos; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; rs - receptáculo seminal; vs - vesícula seminal).



Otros caracteres diferenciales entre *K. bulla* sp. nov. y el resto de las especies del género *Kruppomenia* son (Tabla 25):

Respecto a *Kruppomenia minima* Nierstrasz, 1903, se diferencia por el mayor tamaño de las placas y de los denticulos radulares, por el carácter par de la vaina radular y por presentar vesículas seminales en los gonopericardioductos y en los conductos de desove; además, *K. bulla* sp. nov. carece de las constricciones intestinales presentes en *K. minima* y su aparato copulador carece de glándulas, pero presenta más estiletos copuladores que el de *K. minima* (NIERSTRASZ, 1903, 1905; NIERSTRASZ & STORK, 1940; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

K. bulla sp. nov. también se distingue de *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921, por la mayor longitud y el menor número de denticulos de las placas radulares, así como por presentar una vaina radular dividida y por carecer de esfínter esofágico, constricciones intestinales y papilas epidérmicas. Respecto al aparato reproductor, las diferencias más destacables son que *K. bulla* sp. nov. tiene vesículas seminales en los gonopericardioductos de las que carece *K. borealis*, que presenta receptáculos seminales que se abren en la zona de transición pericardioductos-conductos de desove y no al conducto de desove impar como se encuentra en *K. borealis* y que el aparato copulador de *K. bulla* sp. nov. está formado por un número mayor de estiletos copuladores pero carece de los estiletos accesorios con los que cuenta *K. borealis* (ODHNER, 1921; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001b; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

Kruppomenia rhynchota (Salvini-Plawen, 1978) presenta placas radulares con numerosos denticulos y una vaina radular no dividida, mientras que en *K. bulla* sp. nov. hay menos denticulos por placa y la vaina radular está dividida longitudinalmente. Además, *K. bulla* sp. nov. difiere de *K. rhynchota* por carecer de papilas epidérmicas y de constricciones en el intestino y por presentar un ciego anterodorsal del intestino marcado ausente en *K. rhynchota* (SALVINI-PLAWEN, 1978a).

Las placas radulares de *K. bulla* sp. nov. carecen del engrosamiento lateral y tienen menos denticulos, pero de mayor tamaño, que en *Kruppomenia levis* Scheltema & Schander, 2000. Además, *K. bulla* sp. nov. difiere de *K. levis* en la posición de los receptáculos seminales, en la presencia de vesículas seminales en el extremo anterior de los conductos de desove, en el menor número de pliegues respiratorios y en la

ausencia de papilas epidérmicas y de espículas prepaleales (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

En relación a *Kruppomenia delta* Scheltema & Schander, 2000, *K. bulla* sp. nov. se diferencia por presentar una vaina radular dividida y placas radulares que carecen de un denticulo lateral de mayor tamaño y presentan menos denticulos por placa, pero de mayor tamaño que las placas radulares de *K. delta*. *K. bulla* sp. nov. tiene mayor número de estiletes copuladores que *K. delta*, pero carece de los estiletes accesorios presentes en *K. delta*. Por otro lado, *K. bulla* sp. nov. carece de espículas prepaleales, carácter que está presente en *K. delta* (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

K. bulla sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia macrodoryata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, porque carece de papilas epidérmicas y de espículas prepaleales, por el carácter par de la vaina radular, por presentar vesículas seminales y por la posición de los receptáculos seminales. Además, *K. bulla* sp. nov. tiene más estiletes copuladores, pero de menor longitud que *K. macrodoryata* y estos desembocan antes de la cavidad paleal, mientras que en *K. macrodoryata* salen al exterior a través de la región ventral de la cavidad paleal (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003). Finalmente, *K. bulla* sp. nov. presenta una cavidad paleal con dos regiones, mientras que en *K. macrodoryata* se distinguen tres regiones en la cavidad paleal (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

El aparato radular de *K. bulla* sp. nov. es de un tamaño superior al de *Kruppomenia nanodentata* Todt & Salvini-Plawen, 2003 y está formado por placas radulares más grandes y provistas de denticulos más grandes, pero en menor número que en *K. nanodentata*; además, la vaina radular está dividida en *K. bulla* sp. nov., carácter ausente en *K. nanodentata* (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003). Por otro lado, *K. bulla* sp. nov. presenta papilas atriales simples en lugar de formando grupos, un ciego anterodorsal del intestino ausente en *K. nanodentata* y seis estiletes copuladores más que *K. nanodentata*.

En relación a la especie *K. vituoi* sp. nov., descrita en la presente Memoria, la rádula de *K. bulla* sp. nov. está formada por placas radulares más grandes y con denticulos de mayor tamaño que en *K. vituoi* sp. nov. y el aparato copulador carece de glándulas y de estiletes accesorios, pero presenta mayor número de estiletes copuladores que en *K. vituoi* sp. nov. Además, en *K. bulla* sp. nov. la cavidad paleal

tiene sólo dos cámaras frente a las tres cámaras presentes en *K. vituoi* sp. nov. y *K. bulla* sp. nov. presenta esófago y dos pares de vesículas seminales, ambos caracteres ausentes en *K. vituoi* sp. nov.

Por último, indicar que en la Tesis Doctoral de GIL-MANSILLA (2008) se describen tres especies del género *Kruppomenia* en la Cuenca Abisal de Angola cuya publicación está en preparación: *Kruppomenia angolensis* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri (5415 m de profundidad), *Kruppomenia glandulata* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri (5390-5415 m de profundidad) y *Kruppomenia macrodenticulata* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri (5127-5144 m de profundidad). Las diferencias más significativas entre *K. bulla* sp. nov. y estas tres especies son, además de su diferente procedencia geográfica y batimétrica, las características del aparato radular de *K. bulla* sp. nov., destacando la presencia de un mayor número de placas radulares que se adaptan al epitelio plegado de la faringe y la división longitudinal de la vaina radular, en contra de la vaina radular totalmente impar presente en las tres especies de la Cuenca Abisal de Angola. Asimismo, el aparato copulador de *K. bulla* sp. nov. incluye cuatro estiletos copuladores más que los aparatos copuladores de *K. angolensis*, *K. glandulata* y *K. macrodenticulata*. Otras diferencias significativas son, que *K. glandulata*, *K. glandulosa* y *K. macrodenticulata* tienen espículas prepaleales de las que carece *K. bulla* sp. nov. y que *K. glandulata* y *K. macrodenticulata* tienen una cutícula delgada, frente a la cutícula gruesa presente en *K. bulla* sp. nov. Además, *K. glandulata* es la única especie del género *Kruppomenia* que carece de sacos radulares. El resto de las diferenciales se muestran en la tabla 25.

Los caracteres diferenciales entre *K. bulla* sp. nov. y el resto de las especies conocidas del género *Kruppomenia* son suficientemente identificativos para considerar que *K. bulla* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

<i>Kruppomenia</i>	<i>K. minima</i>	<i>K. bonalis</i>	<i>K. rhynchota</i>	<i>K. levis</i>	<i>K. delia</i>	<i>K. macrodoryta</i>	<i>K. mandentata</i>	<i>K. bulla</i> sp. nov.	<i>K. vitaei</i> sp. nov.	<i>K. agulensis</i>	<i>K. glandulata</i>	Especies inéditas
Distribución	Golfo de Nípoles (Mediterráneo) 250-1110 m	Norteña 110-350 m Galicia, NW Península Ibérica (Atlántico Norte) 399-1191 m	Pacífico Sur 3694 m	Golfo de Vizcaya (Atlántico Norte) 4228-4327 m	Golfo de Vizcaya (Atlántico Norte) 4307 m	Canal de Mozambique (Índico) 3716 m	Canal de Mozambique (Índico) 520-830 m	NW Galicia (Península Ibérica) 788-802 m	NW Galicia, Península Ibérica (Atlántico Sur) 788-802 m	Cuenta Abisal de Angola (Atlántico Sur) 5415 m	Cuenta Abisal de Angola (Atlántico Sur) 5390-5415 m	Cuenta Abisal de Angola (Atlántico Sur) 5127-5144 m
Talla máxima (mm)	2,5 x 0,4	4,5 x 1,7	3 x 0,6	3,9 x 1,3	2,7 x 0,9	2,5 x 0,5	3,5 x 0,6	2,3 x 1,6	3,5 x 0,4	2,5 x 0,6	2,9 x 0,5	2,1 x 0,5
Índice coporal	3-6	2,5-5,5	5	3	3	5	5,8	1,5	8,9	4,1	5,8	4,2
Papilas epilérmicas	-	+	+	+	?	+	-	-	-	-	-	-
Papilas ariales	en grupos	simples o en grupos	simples o en pares	?	?	en grupos	en grupos	simples	en grupos	simples	en grupos	en grupos
Placas radiales: longitud x anchura (µm)	pequeñas	50-60 x 3	60 x 8-10	74 x 2 con engrosamiento lateral	78 x 4 con dentículo lateral más grande	60 x 5	14 x 2	70 x 2	20 x 2	100 x 2,5	18-20 x 1,5	35 x 1
Nº denticulos medios	15-20	40-60	20-25	numerosos	numerosos	18-22	numerosos	17-19	13-15	26-30	15-18	8-11
Vaina radular dividida	-	-	-	+	?	-	-	+	-	-	-	-
Esófago	+	+	+	?	?	+	+	+	-	+	+	-
Ciego anterodorsal del intestino	+	+	-	+	?	+	pequeño lóbulo anterodorsal	+	+	pequeño lóbulo anterodorsal	+	-
Constricciones del intestino	+	+	+	-	?	+	?	-	-	-	-	-
Vesículas seminales	-	+ en cdp	?	+ en gp	?	-	?	+ en gp y en cdp	-	+ en gp	-	-
Receptáculos seminales	+ pd-cd	+ en edi	?	+ en edi	?	+ en pd	?	+ en pd-cd	+ en pd-cd	+ en cdp	+ en cdp	+ en pd-cd
Estiletos copuladores	1 par de grupos con 2 estiletos	1 par de grupos con 2 estiletos	?	1 par de grupos con 4 estiletos	1 par de grupos con 2 estiletos	1 par de estiletos	1 par de estiletos	2 pares de grupos con 2 estiletos	1 par de grupos con 1 estilete	1 par de grupos con 2 estiletos	1 par de grupos con 2 estiletos	1 par de grupos con 2 estiletos
Estiletos accesorios	-	+	?	-	+	-	-	-	+	-	-	-
Glándulas de los estiletos copuladores	+	-	?	-	-	-	-	-	+	-	+	+
Plegues respiratorios	6-12	10-13	4	46	?	11	5	8	6-9	6-10	5	2
Glándulas paleales	-	-	-	?	?	-	-	+	-	-	-	-
Esículas prepaletales	-	-	?	+	+	+	-	-	-	+	+	+

Tabla 25. Esquema comparativo de las especies del género *Kruppomenia* Odhner, 1921. (+, presente; -, ausente; ?, desconocido; cdi, conducto de desove impar; cdp, conducto de desove par; gp, gonopericardioductos; pd-cd, zona de transición de los pericardioductos al conducto o conductos de desove).

Kruppomenia vitucoi sp. nov.

DIAGNOSIS

Índice corporal 8,3-8,75. Cutícula gruesa sin papilas epidérmicas. Tres tipos de escleritos aciculares huecos. Pliegue del surco pedio terminando justo en la abertura de la cavidad paleal. Papilas atriales en grupos. Placas radulares de 20 μm de longitud y con 13-15 denticulos medios. Sacos radulares ventrales cortos. Vaina radular no dividida. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tubulares. Sin esófago. Ciego anterodorsal del intestino corto. Sin vesículas seminales. Receptáculos seminales en la zona de transición de los pericardioductos a los conductos de desove. Aparato copulador con dos estiletos copuladores acompañados de glándulas y de estiletos accesorios. Cavidad paleal dividida en tres cámaras. Hasta 9 pliegues respiratorios. Sin glándulas paleales. Sin espículas prepaleales. Órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

Derivatio nominis. La especie está dedicada al Prof. Dr. Victoriano Urgorri, codirector de esta Tesis Doctoral y conocido por sus amigos como Vituco.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. 3 ejemplares (holotipo y paratipos 1 y 2) en cortes seriados transversales de 5 μm de grosor.

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica). Estación DIVA-ARTABRIA I (2003) EBS-800 (43°51,873'N; 08°53,683'W - 43°53,120'N; 08°53,301'W), recogidos con la draga *Epibenthic sledge*, en un fondo de piedras y arcilla, a 788-802 m de profundidad.

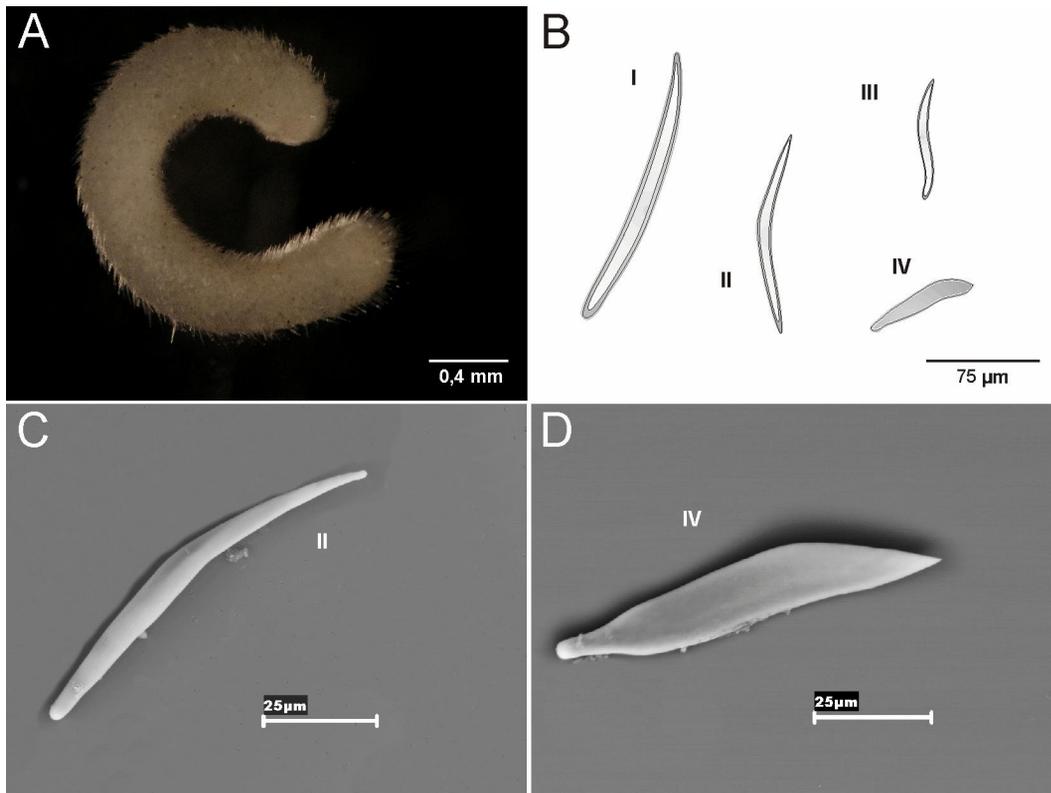


Figura 83. *Kruppomenia vitucoi* sp. nov. A. *Habitus*. B. Tipos de escleritos. C-D. Fotografías de escleritos al SEM. (I - esclerito acicular hueco largo y ligeramente curvado; II - esclerito acicular hueco con curva aguda en la zona media; III - esclerito acicular hueco sigmoideo; IV - escama alargada en forma de hoja de cuchillo).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animales de aspecto vermiforme de 2,5-3,5 mm de longitud por 0,3-0,4 µm de anchura (Figura 83A). Sin quillas ni abultamientos; los escleritos sobresalen de la superficie corporal, más prominentes en la región dorsal. La cavidad paleal se abre en posición subterminal y el surco pedio está bien marcado externamente. Los ejemplares mostraban un color blanco amarillento tras ser fijado y conservado en etanol de 70°.

Manto. Cutícula gruesa (50-65 µm de grosor) sin papilas epidérmicas y con escleritos de inserción oblicua en 3-4 capas. Presenta tres tipos de escleritos aciculares huecos y un tipo de escamas en forma de hoja de cuchillo:

- Escleritos aciculares huecos largos, de paredes anchas, ligeramente curvados y con el extremo proximal redondeado (100-200 μm de longitud, 5-7 μm de anchura máxima) (Figura 83B-I).
- Escleritos aciculares huecos de paredes delgadas, con una fuerte curva en la zona media y los extremos apuntados (80-120 μm de longitud, 5-6 μm de anchura máxima) (Figura 83B-II, 83C).
- Escleritos aciculares huecos pequeños y sigmoideos (75-80 μm de longitud, 4-5 μm de anchura máxima) (Figura 83B-III).
- Escamas alargadas en forma de hoja de cuchillo (35-80 μm de longitud, 13-15 μm de anchura) (Figura 83B-IV, 83D).

Foseta pedia y surco pedia. La foseta pedia se sitúa bajo la región faríngea prerradular; está revestida por un epitelio fuertemente ciliado y en ella desembocan dorsalmente un par de glándulas pedias anteriores a modo de racimos foliculares. La pared dorsal de la foseta pedia tiene un pliegue ciliado que continúa por el surco pedia y que finaliza justo en la abertura de la cavidad paleal.

Cavidad paleal. La cavidad paleal se abre en posición subterminal por una abertura corta, baja y estrecha. Está dividida en tres cámaras (Figura 84B): la porción posterodorsal presenta 9 pliegues respiratorios anchos y largos dispuestos radialmente (6 en el paratipo 1) y en ella desemboca dorsofrontalmente el ano; en la porción anteromedial de la cavidad paleal se abre ventralmente el orificio genital secundario; y la porción ventral de la cavidad paleal forma una bolsa ventroanterior, bilobulada posteriormente, en la que desembocan lateralmente el par de estiletes copuladores (Figuras 84B, 87F-G). Carece de glándulas paleales y suprapaleales, así como de espículas prepaleales.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo (50 μm de longitud, 60 μm de altura, 80 μm de anchura) se dispone dorsalmente a la región prerradular de la faringe (Figuras 84A, 86B). De la región posterior del ganglio cerebroideo parten ventrolateralmente los dos conectivos cerebro-laterales que conectan con el primer par de ganglios (60 μm de altura, 12 μm de anchura) de los

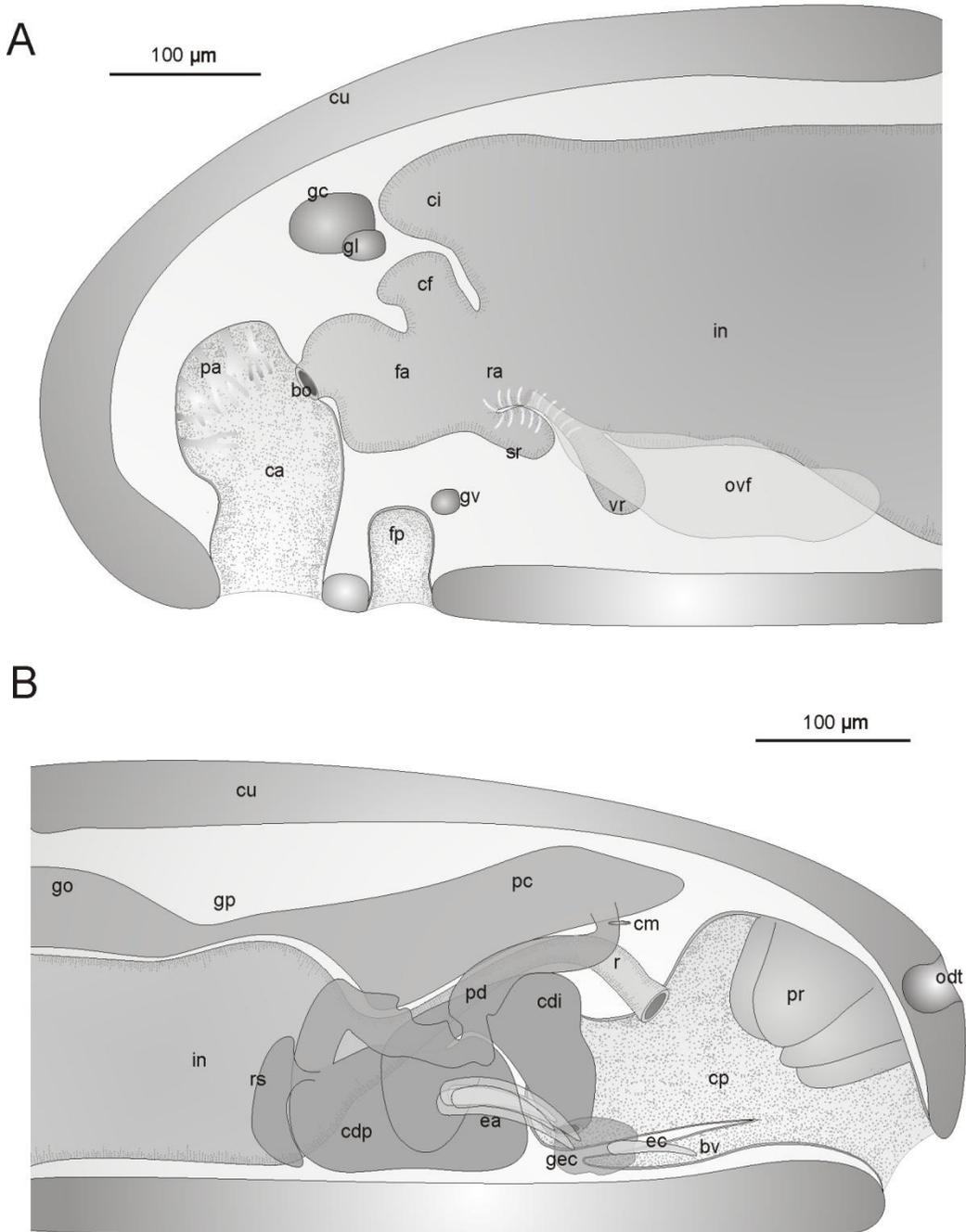


Figura 84. Reconstrucción de la anatomía interna de *Kruppomenia vitucoi* sp. nov. A. Región anterior. B. Región posterior. (bo - boca; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; ca - cavidad atriobucal; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; cf - ciego de la faringe; ci - ciego del intestino; cm - comisura suprarrectal; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; ea - estiletes accesorios; ec - estilete copulador; fa - faringe; fp - foseta pedía; gc - ganglio cerebroideo; gec - glándula del estilete copulador; gl - ganglio lateral; go - gónada; gp - gonopericardioducto; gv - ganglio ventral; in - intestino; odt - órgano sensitivo dorsoterminal; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papilas atriales; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; ra - rádula; sr - saco radular; rs - receptáculo seminal; vr - vaina radular).

cordones nerviosos laterales. Los dos primeros ganglios ventrales son pequeños (15 μm de longitud, 25 μm de altura, 30 μm de anchura), se sitúan posteriormente a la foseta pedia y están unidos entre sí por una gruesa comisura pedia.

La comisura suprarrectal es corta, estrecha (10 μm de longitud, 4 μm de anchura) y anterior al ano (Figura 84B).

Como órganos sensoriales presenta papilas atriales en grupos de 3-4 papilas en una misma base (Figuras 84A, 86A) y un órgano sensitivo dorsoterminal en posición terminal.

Aparato digestivo. La boca se abre en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común. El epitelio faríngeo es delgado y está revestido internamente por una fina capa cuticular; en toda su longitud, la faringe presenta una débil envuelta de musculatura circular. La faringe prerradular carece de células glandulares subepiteliales y en su mitad posterior presenta un ciego dorsal (Figuras 84A, 86C).

El aparato radular (100 μm de longitud) está formada por un par de sacos radulares anteroventrales cortos (25 μm de longitud, 30 μm de altura, 15 μm de anchura) con restos de 26 placas radulares; una rádula biseriada con 20 pares de placas radulares homodenticuladas de 20 μm de longitud y 2 μm de altura, con 13-15 denticulos ligeramente ganchudos (2 μm de altura) dispuestos regularmente a lo largo del margen interno de las placas (Figuras 85, 86D-F); y una vaina radular (40 μm de longitud, 30 μm de altura, 30 μm de anchura) ventroposterior con 7 pares de placas radulares en formación.

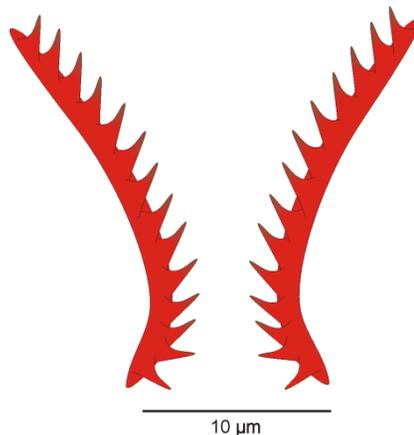


Figura 85. Placas radulares de *Kruppomenia vitucoi* sp. nov.

La rádula se dispone en un surco ventral poco profundo del extremo posterior de la faringe, careciendo de esófago postradular diferenciado (Figuras 84A, 86E). El sistema de soporte radular está formado por 5-7 células vacuoladas dispuestas lateralmente a la rádula, en el espacio generado entre los sacos radulares y la vaina radular (Figura 86E).

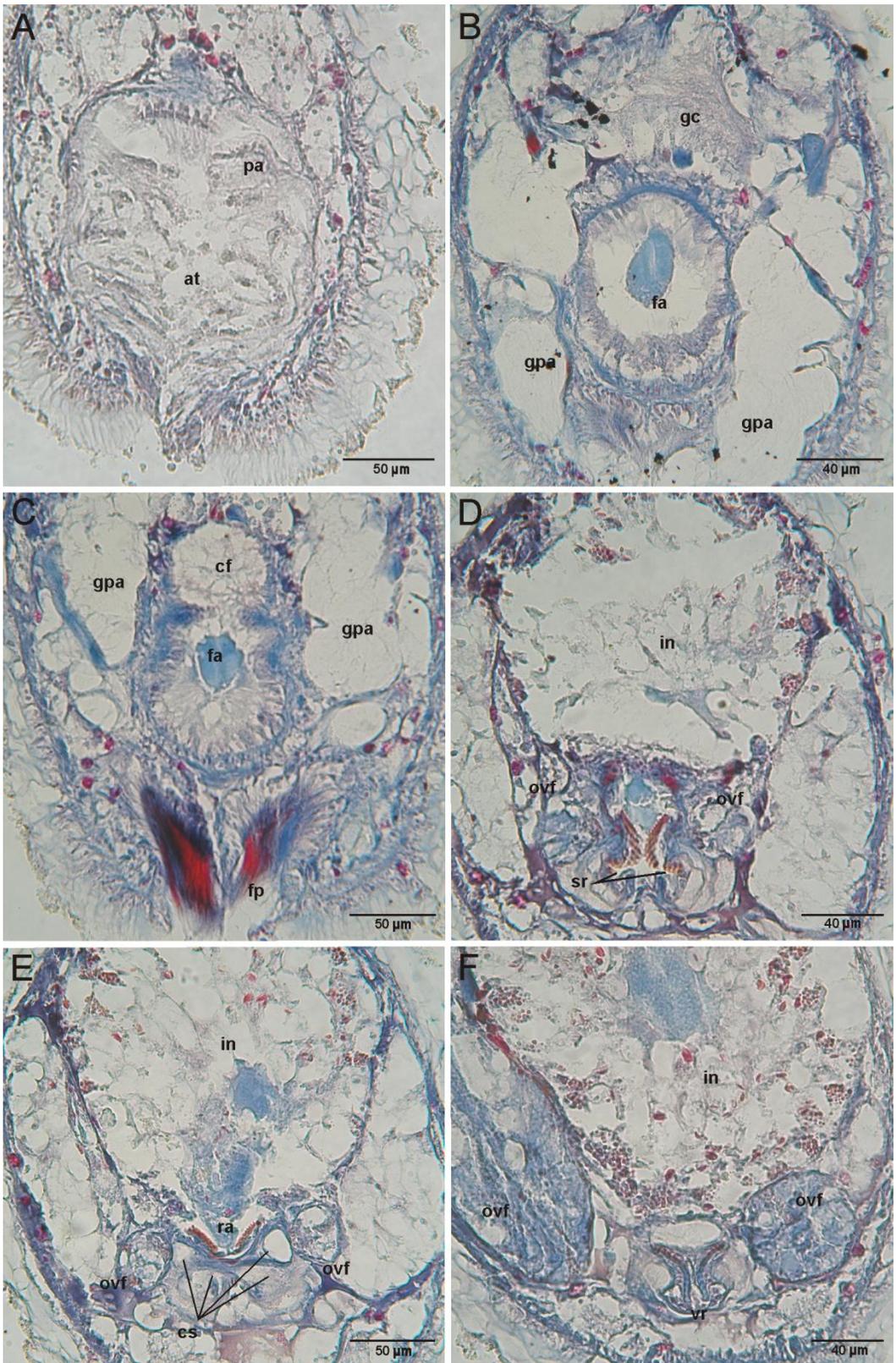
Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe son de tipo C (según SALVINI-PLAWEN 1978a) y están constituidos por un par de largos conductos (250 μm de longitud, 70 μm de altura, 65 μm de anchura) con células glandulares epiteliales rodeadas por una fina capa de musculatura circular; los conductos desembocan lateralmente en los sacos radulares y se prolongan posteriormente por debajo de la parte anterior del intestino.

El intestino presenta un ciego anterodorsal corto y carece de constricciones laterales seriadas. La parte posterior del intestino se estrecha y continúa en un recto totalmente ciliado que desemboca dorsofrontalmente en la cámara dorsoposterior de la cavidad paleal (Figura 84B).

Aparato reproductor. Las gónadas son largas, tubulares (75 μm de altura, 100 μm de anchura), se disponen dorsalmente al tracto digestivo y están unidas por sus paredes medias. En la región anterior de las gónadas se observaron gametocitos y la región posterior estaba llena de ovocitos con membrana nuclear y un nucleolo.

Los dos gonopericardioductos son cortos, estrechos y desembocan dorsofrontalmente en la región anterior del pericardio. El pericardio es muy voluminoso (170 μm de longitud, 75 μm de altura y 225 μm de anchura máxima) y en su interior se diferencia un corazón bicameral: el ventrículo es estrecho, muestra una sección transversal ovalada y pende de la pared dorsal del pericardio; la aurícula es ancha, bilobulada y discurre libre en el pericardio, excepto en su extremo posterior, donde se une a la pared dorsal del pericardio (Figura 87A-E). En la región posterior del pericardio se originan lateralmente los dos pericardioductos; después, el

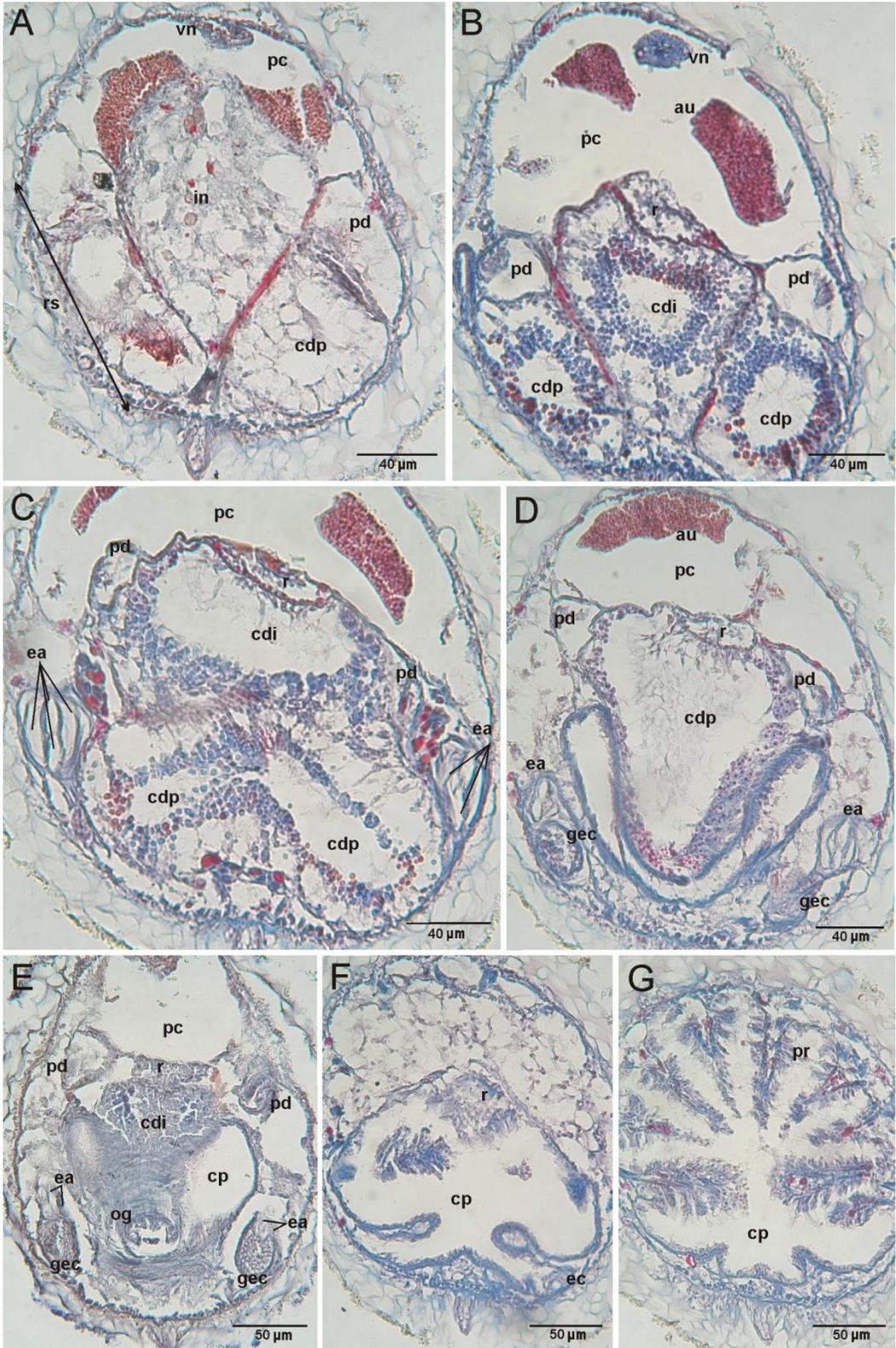
Figura 86. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Kruppomenia vitucoi* sp. nov. A. Región anterior de la cavidad atriobucal común con papilas atriales. B. Región anterior de la faringe. C. Faringe prerradular con ciego dorsal. D. Sacos radulares. E. Rádula en surco ventral del extremo posterior de la faringe. F. Vaina radular. (at - atrio; cf - ciego dorsal de la faringe; cs - célula de soporte radular; fa - faringe; fp - foseta pedia; gc - ganglio cerebroideo; gpa - glándulas pedias anteriores; in - intestino; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; ra - rádula; sr - saco radular; vr - vaina radular).



pericardio se comprime y se prolonga dorsalmente hasta la cámara dorsoposterior de la cavidad paleal (Figura 84B). Los pericardioductos desembocan dorsalmente en la región anterior de los conductos de desove y en la zona de transición de pericardioductos a conductos de desove, se abren un par de receptáculos seminales. Cada receptáculo seminal está formado por un conducto estrecho y un cuerpo globoso dispuesto anteriormente al conducto de desove y repleto de espermatozoides (Figuras 84B, 87A). Los conductos de desove están revestidos en toda su longitud por un epitelio columnar fuertemente glandular. En la mitad de su longitud, los conductos de desove se fusionan dorsalmente en un conducto único; la parte par se prolonga posteriormente por debajo de la parte impar, formando un par de sacos ciegos de función desconocida; así mismo, el conducto impar se extiende anteriormente a la fusión de los conductos de desove, formando una bolsa dispuesta dorsolateralmente a ellos (Figuras 84B, 87B-C). El conducto de desove único desemboca ventralmente en la zona frontal de la cámara anteromedial de la cavidad paleal, a través de un orificio genital provisto de esfínter (Figuras 84B, 87E).

Presenta un par de estiletes copuladores laterales (50 μm de longitud, 10 μm de diámetro) que se abren en la cámara ventral bilobulada de la cavidad paleal. Cada estilete copulador está acompañado en su región proximal por una pequeña glándula de sección transversal ovalada (70 μm de longitud, 40 μm de altura, 35 μm de anchura) y por dos pares de estiletes accesorios internos que no están en contacto con el estilete copulador: un par de estiletes accesorios largos que entran en la glándula y se extienden anteriormente hasta la zona de fusión de los conductos de desove (110 μm de longitud, 15 μm de altura, 5 μm de anchura); y un par de estiletes accesorios más cortos (65 μm de longitud, 15 μm de altura, 5 μm de anchura) que se disponen lateralmente a los estiletes accesorios largos y no entran en la glándula. Las glándulas y los estiletes están rodeados por una débil envuelta de musculatura circular.

Figura 87. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior de *Kruppomonia vituoi* sp. nov. A. Receptáculos seminales en la zona de unión de los pericardioductos y los conductos de desove. B. Bolsa del conducto de desove impar sobre el conducto de desove par. C. Fusión de los conductos de desove. D-E. Abertura del orificio genital en la cavidad paleal y detalle de las glándulas y de los estiletes accesorios a los estiletes copuladores. F. Desembocadura del recto y de los estiletes copuladores. G. Cavidad paleal con pliegues respiratorios. (au - aurícula; cdi - conducto de desove impar; cdp - conducto de desove par; cp - cavidad paleal; ea - estilete accesorio; ec - estilete copulador; gec - glándula del estilete copulador; in - intestino; og - orificio genital; pc - pericardio; pd - pericardioducto; pr - pliegue respiratorio; r - recto; rs - receptáculo seminal; vn - ventrículo).



DISCUSIÓN

Kruppomenia vitucai sp. nov. se clasifica en el Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978, debido a que posee escleritos aciculares huecos y en la Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978, porque presenta una rádula biseriada, un par de sacos radulares y porque sus órganos glandulares ventrolaterales de la faringe no son de tipo A (según SALVINI-PLAWEN, 1978a). La nueva especie se incluye en el género *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903, por presentar una cavidad atriobucal común, una rádula biseriada homodenticulada, órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C, un único orificio genital, estiletos copuladores, pliegues respiratorios y un órgano sensitivo dorsoterminal (NIERSTRASZ, 1903; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

En el género *Kruppomenia*, los caracteres específicos más significativos se corresponden con la estructura del aparato radular y del aparato copulador (Tabla 19). Atendiendo a estos caracteres *K. vitucai* sp. nov. es una especie muy próxima a *Kruppomenia minima* Nierstrasz, 1903, descrita en el Golfo de Nápoles, a 250 y 1100 m de profundidad. En las dos especies, las placas radulares son de pequeño tamaño y con pocos denticulos; sin embargo, el sistema de soporte radular de *K. vitucai* sp. nov. está formado sólo por células vacuoladas y paquetes musculares, careciendo del “cuerpo de forma oval” presente en *K. minima* (NIERSTRASZ, 1903, 1905). La organización del aparato reproductor y del aparato copulador de *K. vitucai* sp. nov., es muy similar al de *K. minima*, incluyendo la presencia de un par de glándulas asociadas a los estiletos copuladores que no se muestran el resto de las especies conocidas para la Ciencia del género *Kruppomenia*. Sin embargo, *K. vitucai* sp. nov. difiere de *K. minima* en que su aparato copulador incluye dos grupos de estiletos, cada grupo con un estilete copulador y 4 estiletos accesorios, mientras que en *K. minima* hay dos grupos de dos estiletos copuladores y no presenta estiletos accesorios. Además, *K. vitucai* sp. nov. tiene mayor índice corporal que *K. minima* y carece del esófago y de las constricciones intestinales presentes en *K. minima* (Tabla 25) (NIERSTRASZ, 1903, 1905; NIERSTRASZ & STORK, 1940; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

Respecto a *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921, *K. vituoi* sp. nov. se diferencia claramente en el aparato radular, contando con placas radulares de menor tamaño provistas de denticulos más grandes pero en menor número que *K. borealis*. Además, *K. vituoi* sp. nov. carece de esófago así como de constricciones en el intestino, caracteres presentes en *K. borealis* (Tabla 25). En relación al aparato copulador, difiere por la presencia de glándulas de los estiletos copuladores de las que carece *K. borealis*, por la ausencia de vesículas seminales y porque los receptáculos seminales se abren en la transición pericardioductos-conductos de desove y no en el conducto de desove único. Además, *K. vituoi* sp. nov. carece de papilas epidérmicas y presenta un índice corporal al menos dos veces superior al de *K. borealis* (ODHNER, 1921; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001b; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

Kruppomenia rhynchota (Salvini-Plawen, 1978), fue descrita a partir de un espécimen inmaduro y se desconoce la organización de su aparato reproductor, pero las características de los aparatos radulares de ambas especies permiten diferenciarlas con total certeza: las placas radulares de *K. vituoi* sp. nov. son más pequeñas y tienen menos denticulos que las placas radulares de *K. rhynchota*. Además, *K. vituoi* sp. nov. presenta un ciego anterodorsal del intestino ausente en *K. rhynchota*, pero carece de papilas epidérmicas, glándulas dorsales en la región anterior de la faringe, esófago y constricciones laterales, caracteres presentes en *K. rhynchota* (SALVINI-PLAWEN, 1978a).

Las diferencias del aparato radular entre *K. vituoi* sp. nov. y *Kruppomenia levis* Scheltema & Schander, 2000, se fundamenta en que las placas radulares de *K. vituoi* sp. nov. son cuatro veces más pequeñas, carecen del engrosamiento lateral distal y poseen menos denticulos que las placas radulares de *K. levis* (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000). Respecto al aparato copulador, *K. vituoi* sp. nov. difiere de *K. levis* en que tiene menor número de estiletos copuladores, pero presenta estiletos accesorios y un par de glándulas ausentes en *K. levis*. Otras diferencias son la ausencia de papilas epidérmicas y de vesículas seminales, la posición de los receptáculos seminales y el menor número de pliegues respiratorios en *K. vituoi* sp. nov.

K. vituoi sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia delta* Scheltema & Schander, 2000, por carecer del denticulo lateral grande en las placas radulares que presenta

K. delta, siendo a su vez las placas radulares de *K. vituoi* sp. nov. más pequeñas y con menos denticulos que en *K. delta*. Por otro lado, *K. vituoi* sp. nov. tiene menos estiletes copuladores que *K. delta*, pero presenta un par de glándulas asociadas a los estiletes copuladores de las que carece *K. delta* (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000). Finalmente, *K. vituoi* sp. nov. difiere de *K. delta* en el mayor índice corporal y en la ausencia de espículas prepaleales (Tabla 25).

K. vituoi sp. nov. se separa claramente de *Kruppomenia macrodoryata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, por el mayor índice corporal, el menor tamaño de las placas radulares y de los estiletes copuladores, así como por la presencia de glándulas y estiletes accesorios asociados a los estiletes copuladores (Tabla 25). En las dos especies, la cavidad paleal está dividida en tres cámaras, pero en *K. vituoi* sp. nov. las bolsas ventrolaterales donde se abren los estiletes copuladores son notablemente más cortas y el conducto de desove se abre en una posición más ventral en la cámara anteromedial. Además, *K. vituoi* sp. nov. carece de papilas epidérmicas, de esófago, de constricciones en el intestino y de espículas prepaleales, caracteres presentes en *K. macrodoryata* (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

K. vituoi sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia nanodentata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, porque presenta placas radulares con menos denticulos que las placas radulares de *K. nanodentata*, porque carece de esófago y porque presenta un ciego anterodorsal del intestino (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003). Además, *K. vituoi* sp. nov. presenta estiletes copuladores con glándulas y estiletes accesorios ausentes en *K. nanodentata*. Por último, *K. vituoi* sp. nov. tiene un índice corporal ligeramente superior al de *K. nanodentata* (Tabla 25).

El aparato radular de *K. vituoi* sp. nov. muestra claras diferencias con el de *K. bulla* sp. nov.: en *K. vituoi* sp. nov. los sacos radulares son ventrales, la vaina radular es impar y la radular está formada por pocas placas radulares de pequeño tamaño, mientras que en *K. bulla* sp. nov., los sacos radulares son laterales y con una vuelta de espira, la vaina radular está dividida longitudinalmente y la rádula está formada por numerosas placas radulares tres veces más largas que las placas radulares de *K. vituoi* sp. nov. El aparato copulador de *K. vituoi* sp. nov. tiene menos estiletes copuladores, pero cuenta con estiletes accesorios y un par de glándulas de las que carece *K. bulla*

sp. nov. Además, *K. vituoi* sp. nov. se diferencia de *K. bulla* sp. nov. por presentar una forma corporal alargada (con mayor índice corporal) en contraposición de la forma esferoidal de *K. bulla* sp. nov., por presentar una cavidad paleal con tres cámaras y por carecer del esófago y de las vesículas seminales presentes en *K. bulla* sp. nov. (Tabla 25).

Respecto a las tres especies inéditas del género *Kruppomenia* de la cuenca abisal de Angola descritas en la Tesis Doctoral de GIL-MANSILLA (2008) y cuya publicación está en preparación, *Kruppomenia angolensis* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri (5415 m de profundidad), *Kruppomenia glandulata* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri (5390-5415 m de profundidad) y *Kruppomenia macrodenticulata* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri (5127-5144 m de profundidad), las diferencias más significativas son las siguientes. El aparato radular de *K. vituoi* sp. nov. incluye placas radulares pequeñas y con pocos denticulos, similares a las de *K. glandulata*, pero *K. vituoi* sp. nov. presenta un par de sacos radulares ausentes en *K. glandulata*. Así mismo, las placas radulares de *K. vituoi* sp. nov. son ligeramente más cortas y tienen denticulos medios más pequeños que las de *K. macrodenticulata* y son cinco veces más cortas y con la mitad de denticulos que las placas radulares de *K. angolensis*. El aparato copulador de *K. vituoi* sp. nov. incluye dos estiletes copuladores, siendo cuatro en *K. angolensis*, *K. glandulata* y *K. macrodenticulata*, pero presenta estiletes accesorios de los que carecen éstas; además, *K. vituoi* sp. nov. tiene glándulas asociadas a los estiletes copuladores ausentes en *K. angolensis* (Tabla 25). Por otra parte, *K. vituoi* sp. nov. carece de las espículas prepaleales presentes en *K. angolensis*, *K. glandulata* y *K. macrodenticulata* y su cutícula es gruesa, mientras que en *K. glandulata* y *K. macrodenticulata* la cutícula es delgada.

Los caracteres diferenciales entre *K. vituoi* sp. nov. y el resto de las especies conocidas del género *Kruppomenia* son suficientemente identificativos para considerar que *K. vituoi* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

Género Adoryherpia
Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urganri, 2009

Diagnosis. Cutícula delgada con escleritos aciculares huecos en capas entrecruzadas. Cavidad atriobucal común. Rádula biseriada homodenticulada. Con sacos radulares pares anteriores. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C con forma de ampolla. Con receptáculos seminales. Con un orificio genital. Sin estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Sin órgano sensitivo dorsoterminal.

Especie tipo. *Adoryherpia serrata* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urganri, 2009. Cuenca abisal de Angola (Atlántico Sur); 5125-5144 m.

Adoryherpia (?) *megaradulata* sp. nov. NW Galicia (Península Ibérica, Atlántico Norte); 965-974 m.

Adoryherpia (?) *megaradulata* sp. nov.

DIAGNOSIS

Cuerpo de 1,2 mm de longitud por 0,4 mm de anchura. Cutícula gruesa con papilas epidérmicas. Con dos tipos de escleritos aciculares huecos. Pliegue del surco pedio terminando justo en la abertura de la cavidad paleal. Papilas atriales simples. Rádula biseriada con grandes placas radulares (100-130 μm de longitud) homodentículadas con 24-26 dentículos. Vaina radular dividida. Sin esfínter esofágico. Ciego anterodorsal del intestino corto. Con 4 pliegues respiratorios.

Derivatio nominis. Griego: *mega-*, grande; latín: *radula*, rádula, *-atus* provisto de. En relación al gran tamaño de las placas radulares.

MATERIAL EXAMINADO

Serie tipo. 1 ejemplar (holotipo) en cortes seriados transversales de 5 μm de grosor.

Localidad tipo. NW Galicia (Península Ibérica). Estación DIVA-ARTABRIA I (2003) DRN-1000 (43°53,575'N; 08°56,868'W - 43°54,015'N; 08°56,959'W); en un fondo de piedras, corales muertos y arena, a 965-974 m de profundidad.

DESCRIPCIÓN

Espécimen inmaduro, con la mayor parte de los órganos posteriores sin desarrollar.

Habitus. Animal de cuerpo ancho y corto, con índice corporal 3; 1,2 mm de longitud por 0,4 mm de anchura en la región corporal media, estrechándose a 0,3 mm en ambos extremos corporales (Figura 88A). Los escleritos, con inserción oblicua y radial, sobresalen un poco de la superficie corporal, confiriéndole un aspecto ligeramente hirsuto. Carece de quillas y de arrugas cuticulares. La foseta

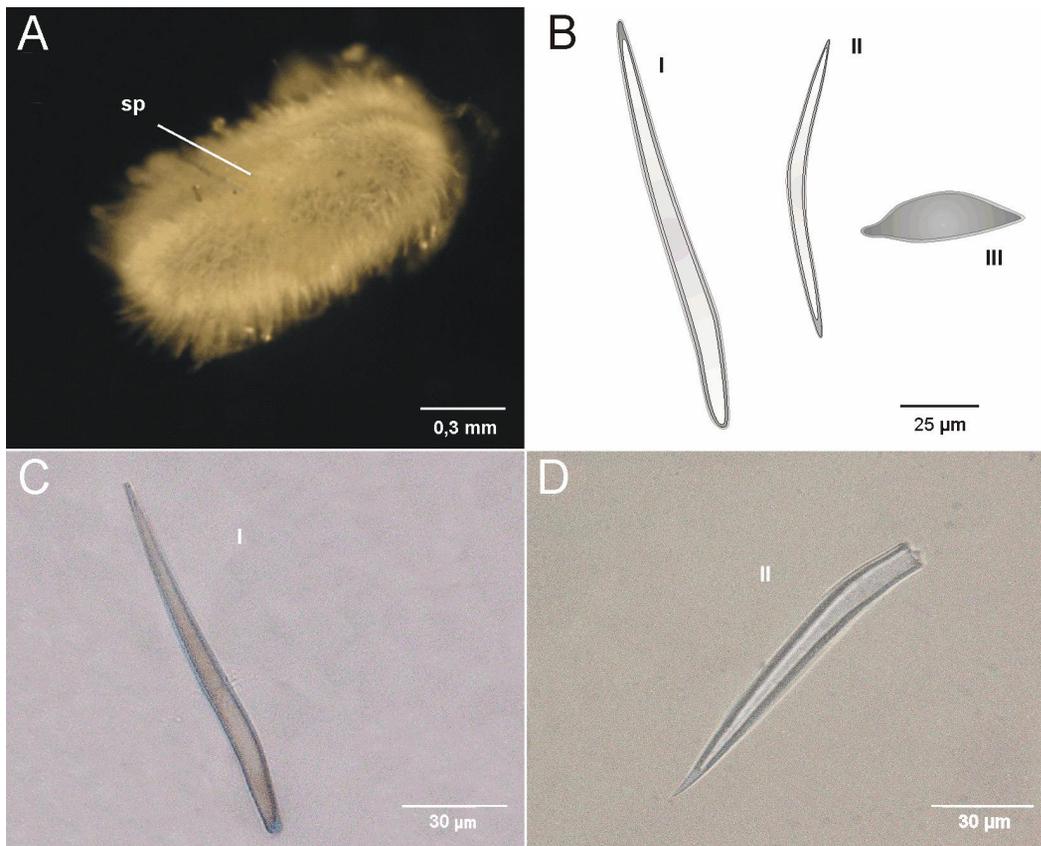


Figura 88. *Adoryherpia* (?) *megaradulata* sp. nov. A. *Habitus*. B. Tipos de escleritos. C-D. Fotografías de escleritos al microscopio óptico. (I - esclerito acicular hueco con el extremo proximal redondeado; II - esclerito acicular hueco curvado en la zona media; III - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo; sp - surco pedio).

pedia y el surco pedio están muy marcados externamente y la cavidad paleal se abre en posición ventral. Color blanco-amarillento en el espécimen fijado y conservado en etanol de 70°.

Manto. Cutícula gruesa (50-65 µm de grosor) con papilas epidérmicas esféricas, no pedunculadas y dispuestas en la parte basal de la epidermis y tres tipos de escleritos en dos o tres capas cuticulares entrecruzadas:

- Escleritos aciculares huecos largos, de paredes gruesas, ligeramente curvados y con el extremo proximal redondeado (100-150 µm de longitud, 15-18 µm de anchura) (Figura 88B-I, 88C).

- Escleritos aciculares huecos de paredes delgadas, con una fuerte curva en la zona media y con los extremos macizos y apuntados (65-90 μm de longitud, 7-8 μm de anchura) (Figura 88B-II, 88D).
- Escamas del surco pedio en forma de hoja de cuchillo (40-60 μm de longitud, 14-15 μm de anchura) (Figura 88B-III).

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia se sitúa ventralmente a la región faríngea preradular; está revestida por un epitelio fuertemente ciliado y en ella desembocan dorsalmente un par de glándulas pedias anteriores a modo de racimos foliculares. El surco pedio presenta un pliegue ciliado que finaliza justo en la abertura de la cavidad paleal, en la que no se prolonga.

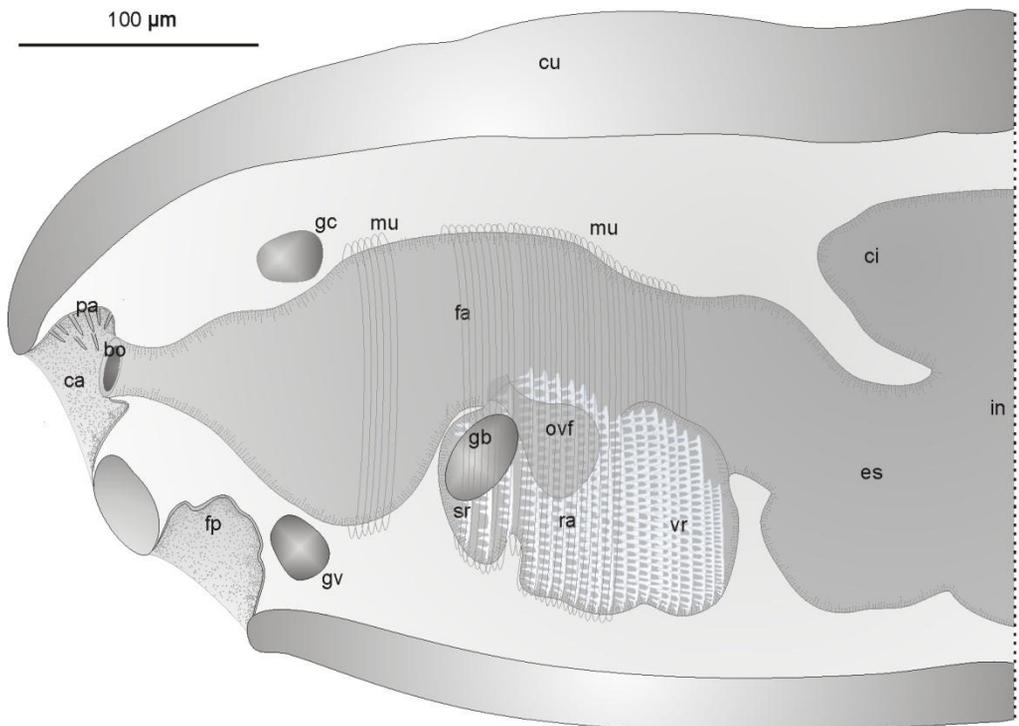


Figura 89. Reconstrucción de la organización de la región anterior de *Adoryherpia* (?) *megaradulata* sp. nov. (bo - boca; ca - cavidad atriobucal; ci - ciego del intestino; cu - cutícula; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; gv - ganglio ventral; in - intestino; mu - musculatura; pa - papila atrial; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; ra - rádula; sr - saco radular; vr - vaina radular).

Cavidad paleal. La cavidad paleal presenta una abertura ventral estrecha y en ella únicamente se distinguen 4 pliegues respiratorios anchos.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo (25 μm de longitud, 20 μm de altura, 25 μm de anchura) se dispone dorsalmente a la región prerradular de la faringe.

Presenta un par de ganglios bucales grandes (45 μm de longitud, 40 μm de altura, 20 μm de anchura máxima) dispuestos lateralmente a los sacos radulares, que están embebidos en la capa de musculatura circular que rodea al aparato radular y están unidos entre sí por una comisura de 4 μm de grosor (Figura 91C).

El atrio u órgano sensitivo atrial, ocupa la región anterior de la cavidad atriobucal común y posee 15 papilas atriales simples (Figuras 89, 91A).

No se observó órgano sensitivo dorsoterminal.

Aparato digestivo. La boca se abre dorsalmente de la región posterior de la cavidad atriobucal común y está provista de un débil esfínter. La región prerradular de la faringe tiene un epitelio delgado, una capa cuticular interna y en su zona media presenta un grueso esfínter que comprime lateralmente el lumen de la faringe.

En la región posterior de la faringe se dispone un voluminoso aparato radular (115 μm de longitud) constituido por un par de sacos radulares, una rádula biseriada de grandes dimensiones, una corta vaina radular posterior y un sistema de soporte radular. Los sacos radulares son cortos, ocupan una posición ventral y en su interior se distinguen los restos de varias placas radulares. La rádula está formada por 23 placas radulares homodenticuladas de grandes dimensiones (100-130 μm de longitud, 1,5-2 μm de altura), con 24-26 dentículos ligeramente ganchudos (7-8 μm de altura, 1-0,8 μm de anchura) dispuestos regularmente a intervalos de 3-4 μm (Figuras 90, 91C-F). La vaina radular está dividida longitudinalmente por un tabique medio (Figura 91E-F). El sistema de soporte radular está formado por un par de grandes células de soporte vacuoladas dispuestas lateralmente a la rádula y una fuerte envuelta de musculatura circular que rodea a la faringe y al conjunto del aparato radular, excepto a la vaina radular (Figuras 89, 91D-F).

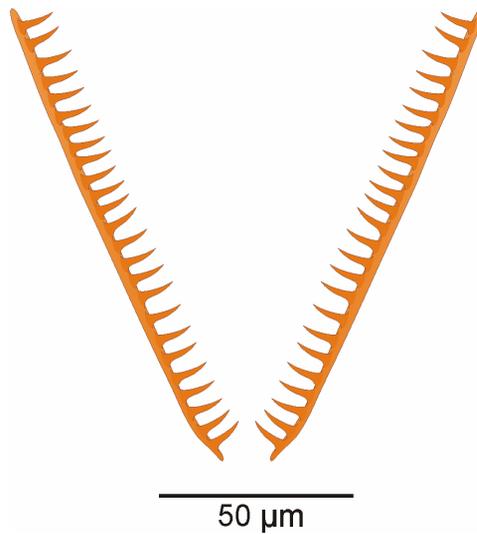


Figura 90. Placas radulares de *Adoryherpia* (?) *megaradulata* sp. nov.

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están formados por un par de pequeños conductos en forma de ampolla, con células glandulares epiteliales rodeadas por una envuelta de musculatura circular (tipo C, según SALVINI-Plawen, 1978a). Estos órganos se abren lateralmente en la faringe, dorsalmente a los sacos radulares.

La faringe continúa en un ancho esófago, desprovisto de glándulas y de esfínter, que desemboca ventralmente en el intestino.

El intestino presenta un corto ciego anterodorsal, carece de constricciones laterales y está colmado en toda su longitud por una masa negra de naturaleza desconocida. No se conocen los detalles de la organización del aparato digestivo posterior debido al deterioro del ejemplar.

DISCUSIÓN

Adoryherpia (?) *megaradulata* sp. nov. se clasifica dentro del Orden CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978, por presentar escleritos aciculares huecos y en la Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978, porque posee una rádula biseriada y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C según SALVINI- PLAWEN (SALVINI-PLAWEN, 1978a; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

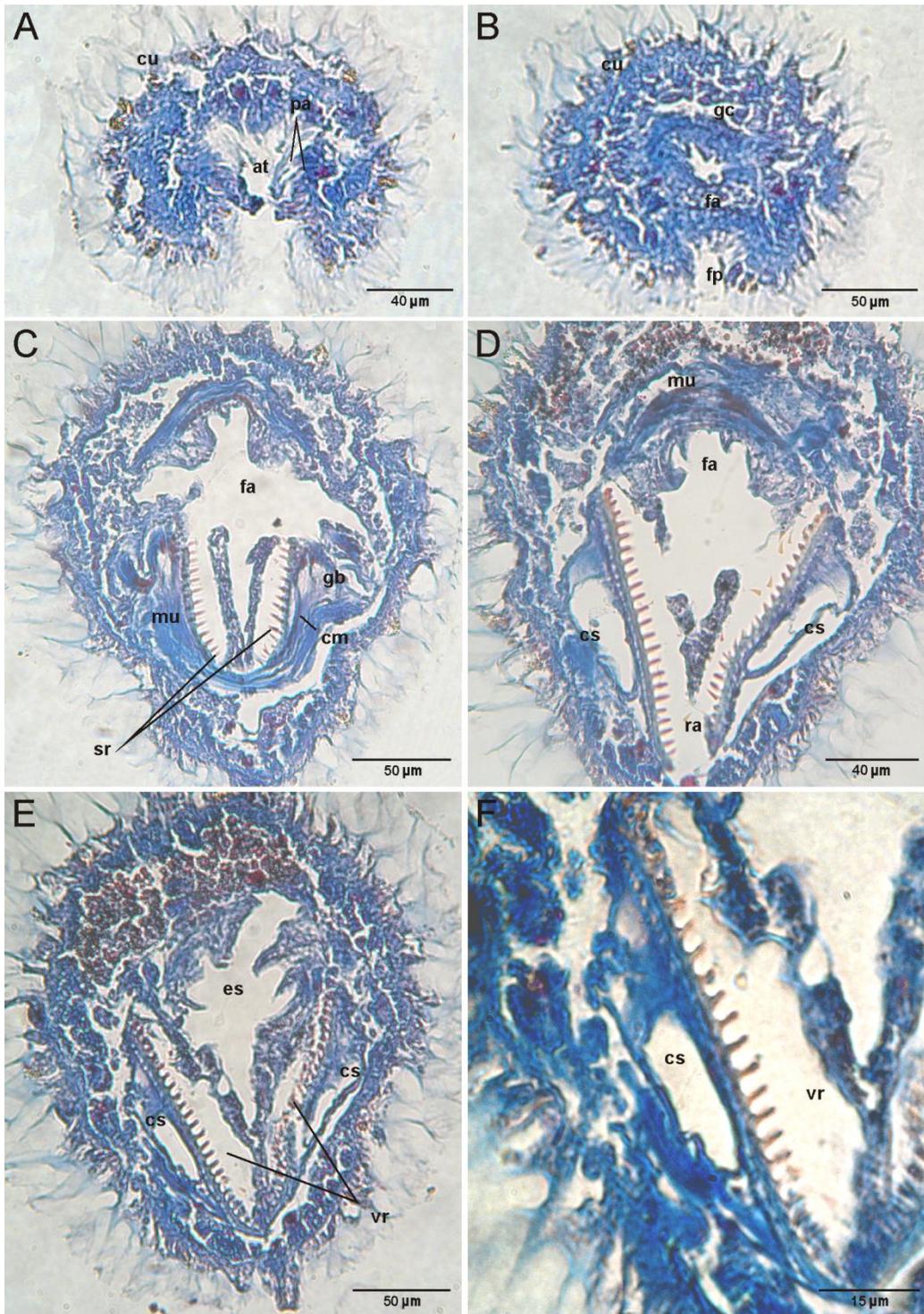


Figura 91. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de *Adoryherpia* (?) *megaradulata* sp. nov. A. Región anterior de la cavidad atriofaringea común con papilas atriales. B. Faringe prerradular. C. Sacos radulares. D-F. Vaina radular par y células de soporte radular. (at - atrio; cm - comisura bucal; cs - célula de soporte radular; cu - cutícula; es - esófago; fa - faringe; fp - foseta pedia; gb - ganglio bucal; gc - ganglio cerebroideo; mu - musculatura; pa - papila atrial; ra - rádula; sr - saco radular; vr - vaina radular).

La Familia SIMROTHIELLIDAE está representada por 11 géneros (Tabla 26). *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. presenta una cavidad atriobucal común, un par de sacos radulares, placas radulares homodeticuladas y pliegues respiratorios, pero no se observaron ni estiletes copuladores ni órgano sensitivo dorsoterminal. La combinación de estos caracteres sitúan a la nueva especie dentro del género *Adoryberpia* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri, 2009; sin embargo, la ausencia de estiletes copuladores podría corresponderse con el estadio juvenil del espécimen y se desconoce si presenta receptáculos seminales, por lo que su identificación genérica permanece incierta. Además, *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. difiere del género *Adoryberpia* por presentar una cutícula gruesa, aunque posiblemente, el grosor de la cutícula pueda mostrar variabilidad específica. Del género *Adoryberpia*, sólo se conoce la especie tipo *Adoryberpia serrata* Gil-Mansilla, García-Álvarez & Urgorri, 2009, descrita en la cuenca abisal de Angola, a 5125-5144 m de profundidad (GIL-MANSILLA *et al.*, 2009). *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. difiere claramente de *A. serrata*, además de por su procedencia geográfica, por presentar papilas epidérmicas. El aparato radular de *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. es de una longitud tres veces superior al de *A. serrata* y presenta placas radulares de mayor tamaño (4-5 veces superiores) y una vaina radular dividida. Por otro lado, *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. carecer del esfínter esofágico presente en *A. serrata* y presentar un ciego anterodorsal del intestino del que carece *A. serrata*.

Adoryberpia (?) *megaradulata* sp. nov. es muy próxima al género *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903, pero se diferencia de este por carecer de órgano sensitivo dorsoterminal. El género *Kruppomenia* incluye 12 especies, 2 de las cuales se describen en la presente Memoria y 3 de ellas inéditas (GIL-MANSILLA, 2008). *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. presenta placas radulares homodenticuladas de un tamaño notablemente superior al de las placas radulares de todas las especies del género *Kruppomenia* (véase Tabla 25) (NIERSTRASZ, 1903, 1905; ODHNER, 1921; SALVINI-PLAWEN, 1978a; SCHELTEMA & SCHANDER, 2000; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001b; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003; GIL-MANSILLA, 2008).

Adoryberpia (?) *megaradulata* sp. nov. se diferencia de los géneros *Simrothiella* Pilsbry, 1898, *Bisaroberpia* Salvini-Plawen, 1978, *Helicoradomenia* Scheltema & Kuzirian, 1991, *Plawenia* Scheltema & Schander, 2000, *Spiomenia* Arnofsky, 2000, *Diptyaloberpia* Salvini-Plawen, 2008 y *Sensilloberpia* Salvini-Plawen, 2008, por carecer de placas radulares heterodontas y de órgano sensitivo dorsoterminal (PILSBRY, 1898; SALVINI-PLAWEN, 1978a; SCHELTEMA & KUZIRIAN, 1991; SCHELTEMA & SCHANDER, 2000; ARNOFSKY, 2000; SALVINI-PLAWEN, 2008b). Además, *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. se diferencia de *Simrothiella* por no presentar constricciones laterales en el intestino (PILSBRY, 1898), de *Bisaroberpia* por carecer de las glándulas tubulares que desembocan en la cavidad atriobucal (SALVINI-PLAWEN, 1978a) y de *Spiomenia* por no presentar escleritos aciculares huecos con una lengüeta asimétrica en su extremo distal, tipo “captate” (ARNOFSKY, 2000). *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. también difiere de *Helicoradomenia*, *Diptyaloberpia* y *Sensilloberpia*, por carecer de escleritos macizos y de órgano sensitivo dorsoanterior o dorsofrontal y por presentar órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C (según SALVINI-PLAWEN, 1978b), en lugar de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo *clustered* (según HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007) con musculatura proximal y de *Diptyaloberpia* y *Sensilloberpia* por presentar una cavidad atriobucal común.

Adoryberpia (?) *megaradulata* sp. nov. se distingue de *Cyclomenia* Nierstrasz, 1902 y de *Aploradoberpia* Salvini-Plawen, 2004, por presentar un par de sacos radulares y carecer de órgano sensitivo dorsoterminal (NIERSTRASZ, 1902; SALVINI-PLAWEN, 2004b). Además, se diferencia de *Cyclomenia* por presentar una cavidad atriobucal común (NIERSTRASZ, 1902). Finalmente, *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov. se diferencia de *Biserramenia* Salvini-Plawen, 1967, por presentar una cavidad atriobucal común, un par de sacos radulares y pliegues respiratorios (SALVINI-PLAWEN, 1967b).

Género	Escleritos tipos	disposición	Papilas epidérmicas	Órgano sensitivo dorsoanterior o dorsofrontal	Cavidad atriobucal	Placas radulares	Sacos radulares pares	OVF	Receptáculos seminales	Estiletes copuladores	Plicques respiratorios	Órgano sensitivo dorsoterminal
<i>Simrothiella</i>	aciculares huecos	varias capas	+/-	-	+	heterodontas	+	tipo C. (modificado)	+	+	+	+
<i>Cyclomenia</i>	aciculares huecos	varias capas	-	-	-	simples* (homodontas)	-	tipo C	-	+	+	+
<i>Krupponenia</i>	aciculares huecos	varias capas	+/-	-	+	homodontas	+	tipo C.	+	+	+	+
<i>Bisacramenia</i>	aciculares huecos	1 capa	-	-	-	homodontas	-	tipo C	+	-	-	-
<i>Birsotherpia</i>	aciculares huecos	varias capas	+	-	+	heterodontas	+	(?)	+	+	+	+
<i>Helicoradomenia</i>	macizos	1 capa	+	+	+	heterodontas	+	cluster	+	+	+	+
<i>Plawenia</i>	aciculares huecos	1 capa	-	-	+	heterodontas	+	tipo C	+	+	+	+
<i>Spionenia</i>	aciculares huecos y capiates	1 capa	-	-	+	heterodontas	+	tipo C.	+	+	+	+
<i>Aploradotherpia</i>	aciculares huecos	1 capa	-	-	+	simples* (homodontas)	-	tipo C	?	-	+	+
<i>Diphylotherpia</i>	escamas	1 capa	+	+	-	heterodontas	+	cluster	+	+	+	+
<i>Sensillotherpia</i>	escamas	1 capa	-	+	-	heterodontas	+	cluster	+	+	+	+
<i>Adortherpia</i>	aciculares huecos	varias capas	-	-	+	homodontas	+	tipo C	+	-	+	-

Tabla 26. Esquema comparativo de los géneros de la Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978 (modificado de SALVINI-PLAWEN 2004b y GIL-MANSILLA *et al.*, 2009). (+, presente; -, ausente; ?, desconocido; *, descripción original del autor (véase NIERSTRASZ 1902; SALVINI-PLAWEN, 1978a)).

Familia STROPHOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978

Diagnosis. Cutícula gruesa con escleritos aciculares huecos dispuestos en varias capas. Rádula pectinada (monoseriada o biseriada dividida) o ausente. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo B. Receptáculos seminales en haces. Sin pliegues respiratorios.

Strophomenia Pruvot, 1899.

Anamenia Nierstrasz, 1908.

Género *Anamenia* Nierstrasz, 1908

Diagnosis. Con papilas epidérmicas generalmente en disposición pseudoepitelial. Cavidad atriobucal común. Rádula biseriada-pectinada. Intestino con constricciones. Generalmente con dos orificios genitales. Sin estiletes copuladores. Con uno o varios órganos sensitivos dorsotermiales.

Sinónimos. *Solenopus* Sars, 1868 (parte).

Especie tipo. *Proneomenia amboinensis* Thiele, 1902. Isla Ambon (Mar de las Molucas, NW Pacífico); profundidad desconocida.

Anamenia agassizi (Heath, 1918). Cabo Cod (NE Estados Unidos, NW Atlántico); 745-1240 m.

Anamenia borealis (Koren & Danielssen, 1877). Vadsø (Noruega, NE Atlántico), Bahía de Baffin (W-Groenlandia, NW Atlántico), Mar Del Norte (NW Atlántico); 70-1200 m.

Anamenia farcimen (Heath, 1911). Isla Honshū (Japón, NW Pacífico); 130-365 m.

Anamenia gorgonophila (Kowalevsky, 1880). W Mar Mediterráneo a las Islas Azores y a Galicia (NE Atlántico); 65-1191 m.

Anamenia spinosa (Heath, 1911). Misaki, Isla Honshū (Japón, NW Pacífico); 130-365 m.

Anamenia triangularis (Heath, 1911). Isla Honshū (Japón, NW Pacífico); 120-230 m.

Anamenia gorgonophila (Kowalevsky, 1880)

DIAGNOSIS

Cuerpo de 2,2 cm de longitud por 1,2 mm de anchura. Cutícula de hasta 200 μm de grosor, sin quilla ni abultamientos. Surco pedio con un pliegue medio, ciliado, que no entra en la cavidad paleal. Papilas atriales en grupos de hasta 5 en una misma base. Con células glandulares subepiteliales faríngeas y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe largos. Pequeña rádula biseriada-pectinada. Intestino con ciego anterodorsal largo. Con dos orificios genitales. Sin vesículas seminales. Receptáculos seminales en haces de 7. Cavidad paleal con divertículos glandulares y con una bolsa ventroanterior corta. Con espículas prepaleales. Con un órgano sensitivo dorsoterminal.

Sinónimos. *Neomenia gorgonophila* Kowalevsky, 1880; *Proneomenia nierstraszi* Stork, 1940; *Anamenia beathi*, Leloup, 1947.

MATERIAL EXAMINADO

1 ejemplar recogido en el NW de Galicia (Península Ibérica), estación DIVA-ARTABRIA I (2002) AT-1000 (43°57,030'N; 08°54,795'W - 43°57,248'N; 08°54,133'W); en un fondo de piedras y corales muertos, a 1132-1191 m de profundidad.

DISTRIBUCIÓN

La especie aparece generalmente sobre gorgonias y fue descrita en varias localidades del este del Mar Mediterráneo, conociéndose también su presencia en el Atlántico europeo próximo a la costa oeste de la Península Ibérica y en las Islas Azores (Tabla 27).

	Localidad	Profundidad (m)	Sobre Gorgonáceo	Referencias Bibliográficas
W Mediterráneo	La Calle (W Argelia)	-	genérico	KOWALEVSKY, 1880; SALVINI-PLAWEN, 1972a, 1997
	Golfo de Nápoles	100-150	<i>Paramuricea clavata</i> (Risso, 1826)	NIERSTRASZ & STORK, 1940; SALVINI-PLAWEN, 1972a, 1997
	Golfo de Salerno	200	<i>Muricea</i> sp.	NIERSTRASZ & STORK, 1940; SALVINI-PLAWEN, 1972a, 1997
	Marsella y Golfo de León	260	genérico	PRUVOT, 1891; MARS, 1965; SALVINI-PLAWEN, 1972a, 1997
	Mar de Alborán	-	<i>Eunicella</i> spp.	SALVINI-PLAWEN, 1986, 1997
		80-84	genérico	SALVINI-PLAWEN, 1972a
	Isla de Alborán	-	-	TEMPLADO <i>et al.</i> , 1986
90-240		<i>Eunicella filiformis</i> (Studer, 1879)	GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 1999	
NE Atlántico	Banco de Gorringe	65-90	octocoralario	LELOUP, 1947; SALVINI-PLAWEN, 1972a, 1997
	Islas Azores	845	genérico	LELOUP, 1947; SALVINI-PLAWEN, 1972a, 1997
	Banco Pesquero A Quíniela	507 y 650	<i>Acanthogorgia granulata</i> Grasshoff, 1973	GARCÍA-ÁLVAREZ <i>et al.</i> , 1999

Tabla 27. Distribución conocida de *Anamenia gorgonophila* (Kowalevsky, 1880).

DESCRIPCIÓN

Habitus. Animal vermiforme, enrollado sobre sí mismo, de 2,2 cm de longitud por 1,2 mm de anchura y extremos redondeados (Figura 92A). Carece de quillas y de abultamientos y los escleritos se disponen entrelazados y formando pequeños ángulos respecto a la superficie corporal. Cavidad paleal con abertura ventral y surco pedio muy marcado externamente. Color blanco en etanol de 70°.

Manto. La cutícula es gruesa (hasta 200 µm de grosor), tiene papilas epidérmicas pedunculadas con cuerpo esférico y escleritos dispuestos en 6-7 capas estrechamente entrelazadas. Presenta escleritos aciculares huecos de paredes anchas y ligeramente curvados en la zona media (125-325 µm de longitud, 15-20 µm de anchura) y un tipo de escleritos de tipo escamas en forma de hoja de cuchillo (50-75 µm de longitud, 13-14 µm de anchura) en los laterales del surco pedio (Figura 92B-D).

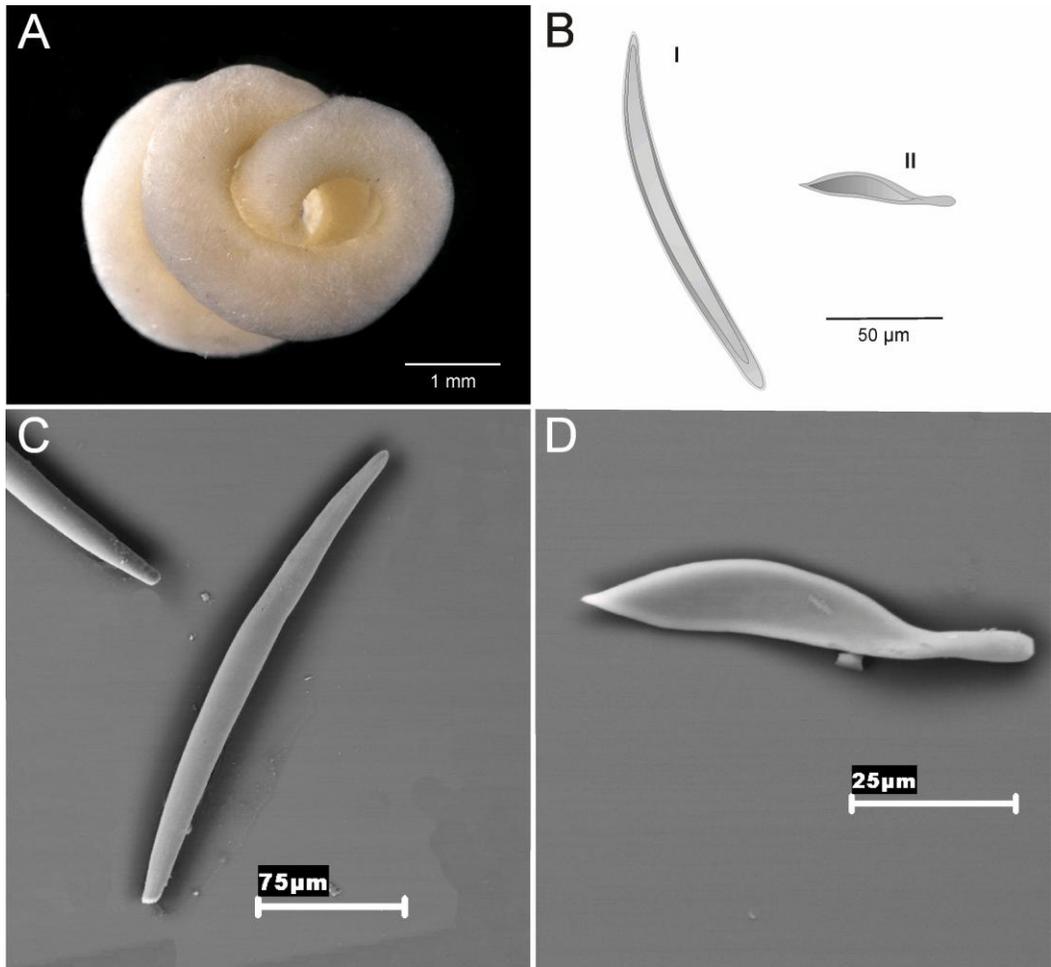


Figura 92. *Anamenia gorgonophila* (Kowalevsky, 1880). A. *Habitus*. B. Tipos de escleritos. C-D. Fotografías de los escleritos al SEM. (I - esclerito acicular hueco; II - escama del surco pedio en forma de hoja de cuchillo).

Foseta pedia y surco pedio. La foseta pedia presenta largos cilios en todo su epitelio y en su región anterior desembocan dorsalmente un par de glándulas pedias anteriores que se extienden desde la región anterior del cuerpo hasta la región posterior de la foseta pedia.

El surco pedio presenta un único pliegue ciliado que termina antes de la abertura de la cavidad paleal, con la que no tiene conexión.

Cavidad paleal. La cavidad paleal tiene una abertura ventral estrecha y carece de pliegues respiratorios. La región posterior de la cavidad paleal está revestida por un epitelio plegado y ciliado (Figura 93H). En la región anterior de la cavidad paleal, la parte ventral origina una bolsa ventroanterior corta y estrecha revestida por un

epitelio sin cilios; la parte media muestra pequeños divertículos glandulares y en ella desembocan los dos orificios genitales; y en la parte dorsal de la región anterior de la cavidad paleal se abre el recto (Figura 93G). Además, presenta espículas prepaleales dispuestas en la cutícula de las paredes de la abertura de la cavidad paleal.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos. El ganglio cerebroideo se localiza dorsalmente a la cavidad atriobucal, tiene sección transversal trapezoidal en su región anterior y mantiene el carácter bilobulado posteriormente. Frontalmente al ganglio cerebroideo se disponen un par de ganglios anteriores de los que parten sendos nervios hacia la cavidad atriobucal. Los conectivos cerebro-laterales parten laterodorsalmente de la región posterior del ganglio cerebroideo, son cortos y conectan con el primer par de ganglios de los cordones nerviosos laterales.

Los conectivos cerebro-bucales se inician ventrolateralmente, por delante de los conectivos cerebro-laterales. Los ganglios bucales se sitúan a ambos lados de la faringe, en la región radular y se unen entre sí por una comisura delgada.

El primer par de ganglios ventrales se sitúan dorsalmente a la zona posterior de la foseta pedia y están unidos por una única comisura pedia.

El último par de ganglios de los cordones nerviosos laterales se disponen ventrolateralmente al recto, están unidos por una larga comisura suprarrectal (250 μm de longitud) y de cada uno de los ganglios parte un nervio del que únicamente se pudo observar que se dirige ventralmente.

Como órganos sensoriales presenta papilas atriales en grupos de hasta 5 en una misma base y un único órgano sensitivo dorsoterminal en el extremo posterior del cuerpo.

Aparato digestivo. La boca se abre en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común. La faringe es larga, tiene un epitelio grueso y plegado, una delgada capa cuticular interna y está rodeada por una envuelta de musculatura circular en toda su longitud. En su zona media presenta una delgada envuelta de células glandulares subepiteliales. En la zona posterior de la faringe se dispone un pequeño aparato radular constituido por un saco radular corto y una pequeña rádula biseriada-pectinada, de la que no se pudo precisar el número de dentículos de cada placa radular.

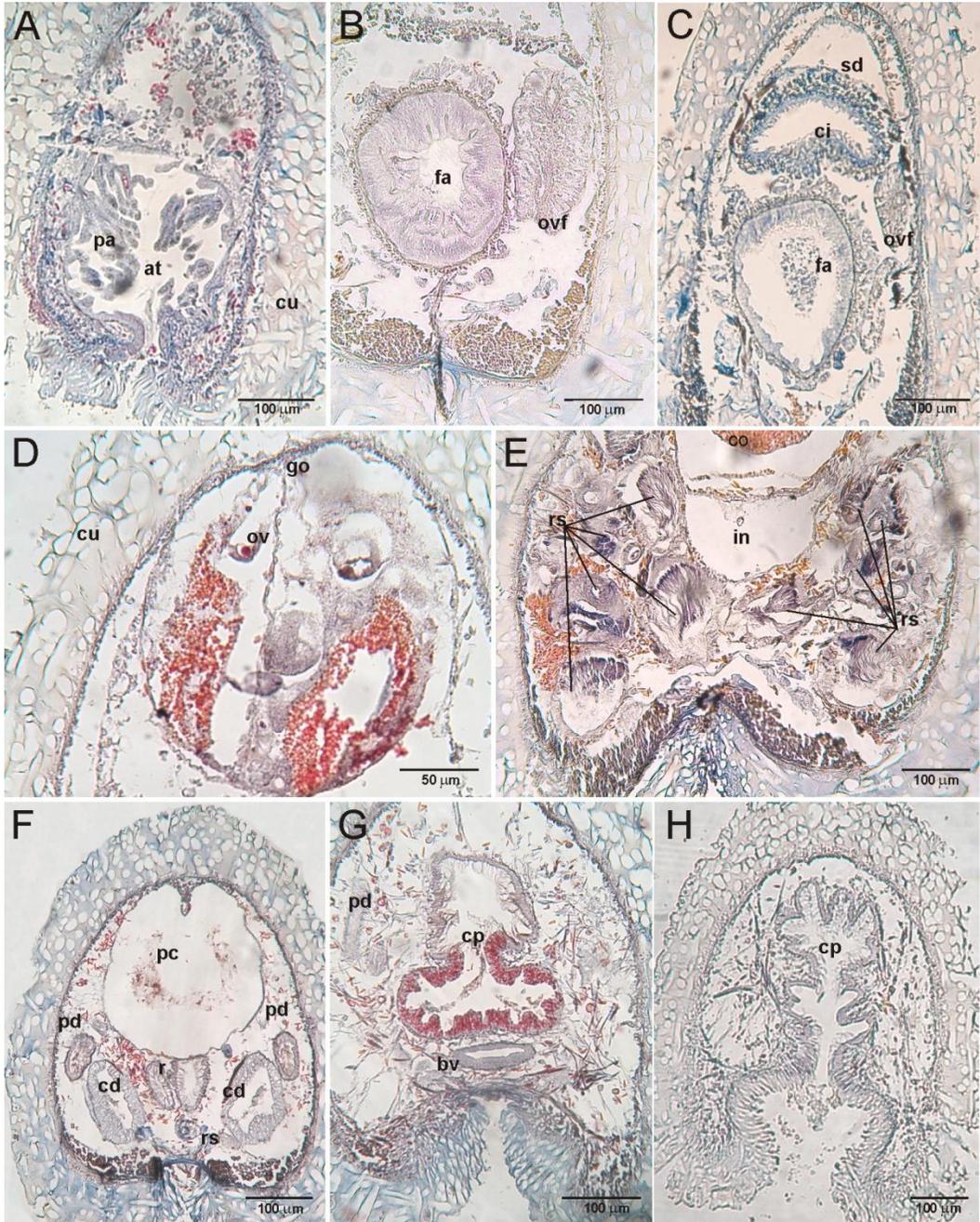


Figura 93. Fotografías de cortes transversales de *Anamenia gorgonophila* (Kowalevsky, 1880). A. Atrio con papilas. B-C. Faringe musculosa, órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo B (según SALVINI-PLAWEN, 1978a) y ciego anterodorsal del intestino. D. Gónadas con ovocitos. E. Haces de receptáculos seminales. F. Región anterior de los conductos de desove. G. Región anterior de la cavidad paleal. H. Región posterior de la cavidad paleal. (at - atrio; bv - bolsa ventroanterior de la cavidad paleal; cd - conducto de desove; ci - ciego del intestino; cp - cavidad paleal; cu - cutícula; fa - faringe; go - gónada; in - intestino; ov - ovocito; ovf - órgano glandular ventrolateral de la faringe; pa - papila atrial; pc - pericardio; pd - pericardioducto; r - recto; rs - receptáculo seminal; sd - seno dorsal).

Presenta un par de largos órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo B (SALVINI-PLAWEN, 1978a) que desembocan lateralmente en la faringe al inicio de la zona radular (Figura 93B-C).

El intestino forma un largo ciego anterodorsal que se prolonga hasta la región de la parte posterior de la foseta pedia y presenta constricciones laterales seriadas generadas por los paquetes de musculatura corporal dorsoventral. El recto, totalmente ciliado, desemboca dorsalmente en la pared frontal de la cavidad paleal, en posición anterior a la abertura de los conductos de desove.

Aparato reproductor. Las gónadas son muy largas y se sitúan dorsalmente al intestino; en su interior se observaron ovocitos de hasta 45 μm de diámetro en las paredes medias y tejido formativo masculino en las paredes laterales.

Los gonopericardioductos son anchos y desembocan frontalmente en un voluminoso pericardio en cuyo interior se dispone un gran corazón bicameral unido a su pared dorsal.

Los pericardioductos parten lateralmente de la región posterior del pericardio, están revestidos por un epitelio completamente ciliado, carecen de vesículas seminales y desembocan lateralmente en la región anterior de los conductos de desove.

Presenta siete pares de receptáculos seminales distribuidos en dos haces; cada uno de los pequeños receptáculos está formado por un cuerpo globoso lleno de espermatozoides y un conducto estrecho que desemboca independientemente en el extremo anterior del conducto de desove correspondiente.

Los conductos de desove, en su región anterior presentan un epitelio ciliado y una sección transversal ovalada, mientras que en la región posterior muestran un epitelio fuertemente glandular y sección circular. Los conductos de desove permanecen separados en toda su longitud y desembocan independientemente en la zona media de la pared rostral de la cavidad paleal.

DISCUSIÓN

A pesar de que no fue posible determinar el número exacto de denticulos de las placas radulares, las características morfológica y anatómicas identifican sin duda al ejemplar estudiado como *Anamenia gorgonophila* (Kowalevsky, 1880). Presenta una cutícula gruesa (200 μm) sin quilla mediodorsal. El surco pedio tiene un único pliegue que no entra en la cavidad paleal, aunque LELOUP (1947) indica que llega hasta el fondo de la cavidad paleal. La cavidad paleal presenta divertículos glandulares y una bolsa ventroanterior corta. La faringe es larga, musculosa y con glándulas subepiteliales. El intestino presenta un largo ciego anterodorsal. Los receptáculos seminales forman dos haces de 7, si bien en las distintas descripciones de *A. gorgonophila* se indica un rango de variación de 6 a 15 receptáculos por haz (NIERSTRASZ & STORK, 1940; LELOUP, 1947; SALVINI-PLAWEN, 1972a; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 1999). Los conductos de desove desembocan por separado. Tiene espículas prepaleales, sin embargo estas no siempre están presentes (NIERSTRASZ & STORK, 1940). En el ejemplar examinado se encuentra un único órgano sensitivo dorsoterminal, aunque algunos autores indican la aparición de un segundo órgano (NIERSTRASZ & STORK, 1940; SALVINI-PLAWEN, 1972a).

A. gorgonophila es común en el este del Mediterráneo y en el Atlántico sudoccidental peninsular y su presencia en aguas de la costa de Galicia ya había sido registrada anteriormente, pero en localidades situadas más al sureste (GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 1999). Con esta nueva cita se confirma la presencia de *A. gorgonophila* en los fondos de Galicia, límite norte de su área de distribución, y se amplía hasta los 1191 m de profundidad el rango de distribución batimétrica conocido de la especie.

Capítulo 5

CONCLUSIONES



5.1. CONCLUSIONES METODOLÓGICAS

1. El empleo de una metodología adecuada de recolección y separación de muestras de bentos, incrementa notablemente la abundancia de solenogastos en las mismas. La draga *Epibenthic sledge* es una herramienta idónea para la recolección de solenogastos en fondos blandos y con ella se consiguen elevadas concentraciones de individuos.
2. Para evitar el deterioro de los especímenes, especialmente de aquellos que presentan una cutícula delgada, es esencial no retrasar la fijación de las muestras tras su recolección.
3. El estudio de los escleritos no es suficiente para la identificación de los solenogastos a nivel de especie y habitualmente tampoco a nivel genérico o de familia, siendo ineludible realizar un estudio detallado de su anatomía interna.
4. La técnica de cortes semifinos proporciona mayor detalle de la anatomía interna, siendo especialmente interesante su utilización para conocer la organización del sistema nervioso y de las estructuras glandulares.
5. El análisis filogenético realizado sobre las especies del género *Hemimenia* empleando únicamente datos anatómicos, proporcionan bajos índices de consistencia, por lo que sería conveniente combinarlos con datos moleculares e incluir más características del sistema nervioso. No obstante, este análisis aporta una buena información sobre la sistemática de los taxones.

5.2. CONCLUSIONES SISTEMÁTICAS

1. La clasificación supragenérica de los solenogastos se fundamenta en los tipos de escleritos, de rádula y de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe; y la clasificación genérica atiende a las particularidades del aparato digestivo y del

aparato reproductor, cobrando también importancia la organización de la cavidad paleal y los órganos sensoriales.

2. En las especies que carecen de rádula, como en el género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902, además de la organización del aparato reproductor y de las estructuras anexas, la diferenciación longitudinal de la faringe en regiones anatómica e histológicamente diferentes, debe considerarse como un carácter muy valioso.

3. Los detalles sobre la organización del sistema nervioso y de los órganos sensoriales deben ser más utilizados para la discriminación entre especies, si bien, esto se ve dificultado en muchas ocasiones por el deterioro de los especímenes o por las tinciones y técnicas específicas que se deben emplear.

4. Para el género *Privotina* Cockerell, 1903, se concluye que el carácter “la boca se abre (en parte separada del atrio) en una cavidad atriobucal común” debe ser excluido de la diagnosis del género por su ambigüedad.

5. La presencia de un saco copulador en *Lyratoberpia incali* Scheltema, 1999 y *Lyratoberpia plaweni* sp. nov. modifica ampliamente la diagnosis del género *Lyratoberpia* Salvini-Plawen, 1978, por lo que es preciso realizar una revisión de la posición taxonómica de estas especies.

5.3. CONCLUSIONES TAXONÓMICAS Y BIOGEOGRÁFICAS

1. En la Familia DONDESIIDAE Simroth, 1893, se describe una nueva especie para la Ciencia, *Lyratoberpia plaweni* sp. nov., que se caracteriza por presentar una rádula monoseriada formada por placas radulares estrechas con cuatro denticulos, los dos medios gruesos y curvados hacia el exterior de la placa radular, un saco copulador impar con un único estilete copulador y por carecer de órgano sensitivo dorsoterminal y de constricciones intestinales.

2. De la Familia GYMNOMENIIDAE Odhner, 1921:

2.1. Se describen dos nuevas especies del género *Wirenia* Odhner, 1921: *Wirenia alvarezji* sp. nov. y *Wirenia ovalis* sp. nov.

2.1.1. *Wirenia alvarezji* sp. nov., que se caracteriza por presentar una bolsa copulatriz donde desembocan los conductos de desove y las vainas de los estiletes copuladores.

2.1.2. *Wirenia ovalis* sp. nov., que presenta escamas ovaladas con una quilla media que no se fusiona con la base y una desembocadura dorsofrontal del esófago en el intestino.

2.2. Se confirma la presencia de *Wirenia argentea* Odhner, 1921, en los fondos del NW de Galicia, citándola a 200 y 400 m de profundidad.

3. Dentro de la Familia HEMIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978:

3.1. Se describen 3 nuevas especies del género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902: *Hemimenia rugosa* sp. nov., *Hemimenia nanodoryata* sp. nov. y *Hemimenia tripla* sp. nov.

3.1.1. *Hemimenia rugosa* sp. nov., donde destacan la presencia de fuertes arrugas cuticulares, papilas atriales simples y un par de largos sacos ventrales del intestino posterior que envuelven parcialmente a los estiletes copuladores.

3.1.2. *Hemimenia nanodoryata* sp. nov., que se caracteriza por carecer de receptáculos y de vesículas seminales y por presentar un aparato copulador de pequeñas dimensiones y un par de cortos sacos ventrales del intestino posterior.

3.1.3. *Hemimenia tripla* sp. nov., definida por la presencia de glándulas de los estiletes copuladores con triple conexión y la ausencia de esófago.

3.2. Se aporta nueva información sobre la distribución de *Hemimenia cyclomyata* Salvini-Plawen, 2006, en los fondos batiales del Galicia y se modifica su diagnosis con los siguientes caracteres: presencia de un tipo de escamas escavadas con la parte distal apuntada y un par de expansiones laminares laterales, la posición de los estiletes copuladores acanalados, respecto a los aciculares, puede variar de lateral a ventral y puede presentar hasta 24 pliegues respiratorios.

4. De la Familia PRUVOTINIDAE Heath, 1911:

4.1. Se describen dos nuevas especies: *Pruvotina artabra* sp. nov. y *Gephyroberpia impar* sp. nov.

4.1.1. *Pruvotina artabra* sp. nov. (Subfamilia PARARRHOPALIINAE Salvini-Plawen, 1978) caracterizada por tener la boca y el atrio separados funcionalmente, pero comunicados por un surco, presentar papilas atriales simples y contar con un largo ciego anterodorsal del intestino, par en gran parte de su extensión.

4.1.2. *Gephyroberpia impar* sp. nov. (Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE Salvini-Plawen, 1978) definida por el carácter impar del ciego anterodorsal del intestino, además de por la presencia de una quilla mediodorsal, la ausencia de constricciones intestinales y la presencia de dientes radulares con un gancho distal y sin denticulos medios.

4.2. Se aportan nuevos datos sobre la distribución de *Luitfriedia minuta* García-Álvarez & Urgorri, 2001 (Subfamilia ELEUTHEROMENIINAE) y *Unciberpia hirsuta* García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001 (Subfamilia UNCIHERPIINAE García-Álvarez, Salvini-Plawen & Urgorri, 2001) en los fondos batiales de Galicia. En *L. minuta* se señala que la abertura del orificio genital se encuentra en una bolsa ventroanterior de la cavidad paleal, la presencia de vesículas seminales en los gonopericardioductos y la ausencia de glándulas pedias posteriores voluminosas en los ejemplares examinados. En *U. hirsuta*, se indica que la abertura del orificio genital se encuentra en la bolsa ventroanterior de la cavidad paleal, la presencia de glándulas suprapaleales y se incrementa hasta 10 el número de pliegues respiratorios que puede presentar.

5. En la Familia RHOPALOMENIIDAE Salvini-Plawen, 1978, se señala la presencia *Rhopalomenia glandulosa* Eisenhut & Salvini-Plawen, 2006 en las costas atlánticas ibéricas al NW de Galicia (579-688 m) y en el Cabo de Peñas (122-124 m) que sólo se conocía previamente para el NW de Escocia; y se amplía el área la distribución geográfica y batimétrica de *Urgorria compostelana* García-Álvarez & Salvini-Plawen, 2001.

6. En la Familia SIMROTHIELLIDAE Salvini-Plawen, 1978:

6.1. Se describen tres nuevas especies: *Kruppomenia bulla* sp. nov., *Kruppomenia vituoi* sp. nov. y *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov.

6.1.1. *Kruppomenia bulla* sp. nov., que presenta un cuerpo oval, una rádula formada por numerosas placas flexibles con hasta 19 dentículos por placa, un par de sacos radulares laterales, una vaina radular dividida y cuatro pares de estiletos copuladores.

6.1.2. *Kruppomenia vituoi* sp. nov., con placas radulares homodenticuladas de pequeño tamaño con 13-15 dentículos y un aparato copulador formado por un par de estiletos copuladores acompañados de un par de glándulas y de estiletos accesorios.

6.1.3. *Adoryberpia* (?) *megaradulata* sp. nov., que se caracteriza por presentar grandes placas radulares homodenticuladas con 24-26 dentículos y una vaina radular dividida longitudinalmente.

6.2. Se amplía el área distribución de *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921 a cuatro nuevas estaciones entre 599 y 1191 m de profundidad y se encuentran 6 ejemplares a 789-802 m identificados como *Simrothiella* cf. *margaritacea* (Koren & Danielssen, 1877).

7. El inventario de solenogastros de las aguas de la Península Ibérica se incrementa de 36 a 48 especies que se incluyen en los Ordenes CAVIBELONIA Salvini-Plawen, 1978 (27 especies, 56%), PHOLIDOSKEPIA Salvini-Plawen, 1978 (11 especies, 23%), NEOMENIAMORPHA Salvini-Plawen, 1978 (9 especies, 19%) y STERROFUSTIA Salvini-Plawen, 1978 (1 especie, 2%).

8. Se amplía de 15 a 27 las especies de moluscos solenogastros con presencia en los fondos de Galicia, siendo el área peninsular mejor estudiada.

9. La continua aparición de nuevas especies de solenogastros indica que su diversidad está subestimada. No obstante, en los fondos de Galicia, los nuevos hallazgos de

especies ya citadas, puede indicarnos que se está aproximando al conocimiento de la diversidad de estos fondos.

10. Se encuentra una alta riqueza específica del género *Hemimenia* Nierstrasz, 1902 en los fondos batiales del NW de Galicia, y en menor medida, de *Kruppomonia* Nierstrasz, 1903 y *Wirenia* Odhner, 1921; probablemente, estas especies cogenéricas presentan áreas de distribución con diferentes centros de evolución, pero con márgenes que se solapan.

11. El examen preliminar del total de la colección de solenogastros de las Campañas DIVA-ARTABRIA I, indica, que las estaciones de la plataforma continental están dominadas por ejemplares del género *Wirenia* Odhner, 1921.

Capítulo 6

BIBLIOGRAFÍA



- ARNOFSKY, P. (2000). *Spiomenia spiculata*, gen. et sp. nov. (Aplacophora: Neomeniamorpha) collected from the deep waters of West European Basin. *The Veliger*, 43 (2): 110-117.
- BABA, K. (1938). The later development of a Solenogastre, *Epimenia verrucosa* (Nierstrasz). *Journal of the Department of Agriculture, Kyüsyü Imperial University*, 6 (1): 21-40.
- BABA, K. (1940a). The mechanisms of absorption and excretion in a Solenogastre, *Epimenia verrucosa* (Nierstrasz), studied by means of injection methods. *Journal of the Department of Agriculture, Kyüsyü Imperial University*, 6 (4): 119-166.
- BABA, K. (1940b). The early development of a Solenogastre, *Epimenia verrucosa* (Nierstrasz). *Annotationes Zoologicae Japonenses*, 19 (2): 107-113.
- BABA, K. (1951). General sketch of the development in a Solenogastre, *Epimenia verrucosa* (Nierstrasz). *Miscellaneous Reports of the Research Institute for Natural Resources*, 19-21: 38-46.
- BLUMER, M. J. F., GAHLEITNER, P., NARZT, T., HANDL, C. & RUTHENSTEINER, B. (2002). Ribbons of semithin sections; an advanced method with a new type of diamond knife. *Journal of Neuroscience Methods*, 120 (1): 11-16.
- BREMER, K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- BRENKE, N. (2005). An epibenthic sledge for operations on marine soft bottom and bedrock. *Marine Technology Society Journal*, 39: 10-19.
- EISENHUT, A. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (2006). *Rhopalomenia glandulosa* spec. nov., and the restoration of *Entonomenia* Leloup (Mollusca: Solenogastres). *Zootaxa*, 1184: 43-55.
- ELLINGSEN, K. E., BRANDT, A., EBBE, B. & LINSE, K. (2007). Diversity and species distribution of polychaetes, isopods and bivalves in the Atlantic sector of the deep Southern Ocean. *Polar Biology*, 30: 1265-1273.
- FARRIS, J. (1983). *The logical basis of phylogenetic analysis*. In: N. PLATNICK & V. FUNK (eds.). *Advances in Cladistics*, Volume 2. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society. Columbia University Press. New York: 1-47.
- FRANZÉN, A. (1955a). Comparative morphological investigation into the spermiogenesis among Mollusca. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 30: 399-456.

- FRANZÉN, A. (1955b). On the Spermiogenesis in solenogastres. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 30: 485-491.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O. & SALVINI-PLAWEN, L. v. (2001). *Urgorria compostelana* gen. et sp. nov. (Mollusca, Solenogastres, Rhopalomeniidae), a new species from off Galicia, Northwest of Spain. *Sarsia*, 86: 183-189.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O. & SALVINI-PLAWEN, L. v. (2007). Species and diagnosis of the Families and Genera of Solenogastres (Mollusca). *Iberus*, 25 (2): 73-143.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., SALVINI-PLAWEN, L. v. & URGORRI, V. (2001a). *Unciberpia hirsuta* a new genus and species of Aplacophoran (Mollusca Solenogastres: Pararrhopaliidae) from Galicia, Northwest Spain. *Journal of Molluscan Studies*, 67: 113-119.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., SALVINI-PLAWEN, L. v. & URGORRI, V. (2001b). The presence of *Simrothiella borealis* (Odhner, 1921) (Mollusca, Solenogastres: Simrothiellidae) in waters off the Iberian Peninsula. *Iberus*, 19 (2): 23-30.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O. & URGORRI, V. (2001). *Luitfriedia minuta* gen. et sp. nov. (Mollusca: Solenogastres), a new species from Galicia, North-West Spain. *Cahiers de Biologie Marine*, 42: 197-202.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., URGORRI, V. & CRISTOBO, F. J. (1999). Sobre la presencia de *Anamenia gorgonophila* (Kowalevsky, 1880) (Mollusca, Solenogastres: Cavibelonia) en las costas de la Península Ibérica. *Nova Acta Científica Compostelana. Biología*, 9: 249-258.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., URGORRI, V. & CRISTOBO, F. J. (2000a). *Rhopalomenia aglaopheniae* (Kowalevsky y Marion, 1887) (Mollusca, Solenogastres, Rhopalomeniidae), presente en la costa norte de la Península Ibérica. *Iberus*, 18 (1): 125-131.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., URGORRI, V. & SALVINI-PLAWEN, L. v. (2000b). *Sputoberpia galliciensis*, a new species from off Galicia (Mollusca, Solenogastres: Amphimeniidae). *Ophelia*, 53 (3): 181-188.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., URGORRI, V. & CRISTOBO, F. J. (2000c). Synopsis of the interstitial Solenogastres (Mollusca). *Argonauta*, 14 (2): 27-37.

- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., URGORRI, V. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (1998). *Dorymenia troncosoi* sp. nov. (Mollusca Solenogastres: Proneomeniidae), a new species from the South Shetland Islands (Antartica). *Polar Biology*, 20: 382-387.
- GENESER, F. (2000). *Histología*. Editorial Médica Panamericana. 3ª Ed. Buenos Aires: 813 pp.
- GIL-MANSILLA, E. (2008). *Los Moluscos Solenogastros de la Campaña DIVA 1 en la cuenca abisal de Angola*. Tese de Doutoramento (Ph. D. Thesis). Universidade de Santiago de Compostela: 160 pp. Inédita.
- GIL-MANSILLA, E., GARCÍA-ÁLVAREZ, O. & URGORRI, V. (2008). *Metodología para la recolección, conservación y estudio de los Moluscos Solenogastros*. Reseñas Malacológicas XIII. Sociedad Española de Malacología. Madrid: 31 pp.
- GIL-MANSILLA, E., GARCÍA-ÁLVAREZ, O. & URGORRI, V. (2009). A new genus and two new species of Simrothiellidae (Solenogastres: Cavibelonia) from the Abyssal Angola Basin. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89: 1507-1515.
- GRAHAM, A. (1955). Molluscan diets. *Proceeding of the Malacological Society of London*, 31: 144-159.
- HANDL, C. (2002). *Imeroberpia laubieri*, a new Solenogaster from the Bay of Biscaya. *Journal of Molluscan Studies*, 68: 329-335.
- HANDL, C. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (2001). New records of Solenogastres-Pholidoskepia (Mollusca) from Norwegian fjords and shelf waters including two new species. *Sarsia*, 86: 367-381.
- HANDL, C. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (2002). New records of Solenogastres-Cavibelonia (Mollusca) from Norwegian fjords and shelf waters including three new species. *Sarsia*, 87: 423-450.
- HANDL, C. & TODT, C. (2005). Foregut glands of Solenogastres (Mollusca): anatomy and revised terminology. *Journal of Morphology*, 265: 28-42.
- HARTLEY, J. P. (1984). The benthic ecology of the Forties Oilfield (North Sea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 80: 161-195.
- HASS, W. (1981). Evolution of calcareous hardparts in primitive molluscs. *Malacologia*, 21 (1-2): 403-418.

- HASZPRUNAR, G. (1986). Feinmorphologische Untersuchungen an Sinnesstrukturen ursprünglicher Solenogastres (Mollusca). *Zoologischer Anzeiger*, 217 (5/6): 345-362.
- HASZPRUNAR, G. (1987). The fine morphology of the osphradial sense organs of the Mollusca. IV. Caudofoveata and Solenogastres. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 315: 63-73.
- HEATH, H. (1911). Reports on the scientific results of the expedition to the tropical Pacific, XIV. The Solenogastres. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 45 (1): 1-179.
- HEATH, H. (1918). Solenogastres from the Eastren Coast of North America. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 45 (2): 183-263.
- HENNING, W. (1966). *Phylogenetic systematic*. University of Illinois Press. Urbana: 263 pp.
- HOFFMAN, S. (1949). Studien über das Integument der Solenogastren, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft zwischen den Solenogastren und Placophoren. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 27: 293-427.
- HUBRECHT, A. W. (1888). *Dondersia festiva* gen. et spec. nov. *Feestbundel aan Franciscus Cornelis Donders op den 27sten. Mei 1888, aangeboden door het Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde*. F. van Rossen, Amsterdam, 324-339.
- JONES, A. M. & BAXTER, J. M. (1987). Molluscs: Caudofoveata, Solenogastres, Polyplacophora and Scaphopoda: keys and notes for the identification of species. *Synopses of the British Fauna*, 37: 1-37.
- KITCHING, I. J., FOREY, P. L., HUMPHRIES, C. J. & WILLIAMS, D. M. (1998). *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2nd edition. Ed. The systematics Association Publication n° 11. Oxford University Press. Nueva York: 228 pp.
- KOWALEVSKY, A. (1880). Ueber die Bau und die Lebeusergeinungen von *Neomenia gorgonophilus*. *Zoologischer Anzeiger*, 3: 190-191.
- KOWALEVSKY, A. & MARION, A. F. (1887). Contributions à l'histoire des Solenogastres ou Aplacophores. *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille, Zoologie*, 3 (1): 1-77.
- LELOUP, E. (1947). *Anamenia beathi* sp. nov., Solenogastre de l'Océan Atlantique. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 23 (26): 1-11.

- LELOUP E. (1949). *Meromenia hirondellei* g. nov., sp. nov., Solenogastre du Golfe de Gascogne. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 25 (1): 1-6.
- LELOUP, E. (1950). Solenogastres provenant des Campagnes du Prince Albert 1er de Monaco. *Résultats des Campagnes Scientifiques accomplies sur son yacht par Prince Albert I*, 110: 1-37.
- LIEB, B. & TODT, C. (2008). Hemocyanin in molluscs - A molecular survey and new data on hemocyanin genes in Solenogastres and Caudofoveata. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49: 382-385.
- LILLIE, R. D. (1977). *H. J. Conn's biological stains: a handbook on the nature and uses of the dyes employed in the biological laboratory*. WILLIAMS & WILKINS (eds.). 9^o edition. Baltimore. Maryland: 692 pp.
- LOCQUIN, M. & LANGERON, M. (1985). *Manual de microscòpia*. Editorial Labor. Barcelona: 373 pp.
- MADDISON, W., DONOGUE, M. & MADDISON, D. (1984). Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology*, 33 (1): 83-103.
- MALUQUER, J. (1916). Treballs oceanogràfics en la costa del Empurdà. *Junta de Ciències Naturals de Barcelona*, Anuari: 221-261.
- MALUQUER, J. (1917). Notes per a l'estudi dels Solenogastres (Molluscos Amfineures) de Catalunya. *Treballs de la Institució Catalana d'Història Natural (Barcelona)*, 3: 9-53.
- MARS, P. (1965). Faune marine des Pyrénées-Orientales. Fascicule 5. Mollusques Aplacophores, Polyplacophores, Scaphopodes et Bivalves. *Vie et Milieu*, 15 (Supplément 4): 1-156.
- MEYER, A., TODT, C., MIKKELSEN, N. T. & LIEB, B. (2010). Fast evolving 18S rRNA sequences from Solenogastres (Mollusca) resist standard PCR amplification and give new insights into mollusk substitution rate heterogeneity. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 70.
- MILLER, R. G. JR. (1964). A trustworthy jackknife. *The Annals of Mathematical Statistics*, 35 (4): 1594-1605.
- MORSE, M. P. (1979). *Meiomenia swedmarki* gen. et sp. n., a New Interstitial Solenogaster from Washington, USA. *Zoologica Scripta*, 8: 249-253.

- MORSE, M. P. & NORENBURG, J. L. (1992). Observations on and redescription of *Meiomenia arenicola* Salvini-Plawen, 1985 (Mollusca: Aplacophora), an interstitial Solenogaster from Fort Pierce, Florida. *Proceedings of the Royal Society of Washington*, 105 (4): 674-682.
- MORSE, M. P. & SCHELTEMA, A. H. (1988). *Aplacophora*. In: R. P. HIGGINS & H. THIEL (eds.). *Introduction to the study of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press. Washington: 447-450.
- NIERSTRASZ, H. (1902). The Solenogastres of the Siboga-Expedition. *Siboga-Expeditie Monograph*, 47: 1-46.
- NIERSTRASZ, H. (1903). *Kruppomienia minima* n. g. n. sp. In: LO BIANCO, S. (1903). Le pescje abissali eseguite da F. A. Krupp col Yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 16: 109-279.
- NIERSTRASZ, H. (1905). *Kruppomienia minima* und die Radula der Solenogastren. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 21: 665-702.
- NIERSTRASZ, H. & STORK, H. (1940). Monographie der Solenogastren des Golfes von Neapel. *Zoologica (Stuttgart)*, 99: 1-92.
- ODHNER, N. H. (1921). Norwegian Solenogastres. *Bergens Museum Aarbock 1918-1919, Naturvidenskabelig række*, 3: 1-86.
- OKUSU, A. (2002). Embryogenesis and Development of *Epimienia babai* (Mollusca Neomeniomorpha), *Biological Bulletin*, 203: 87-103.
- PARAPAR, J. & MOREIRA, J. (2009). Polychaeta of the 'DIVA-Artabria I' project (cruise 2002) in the continental shelf and upper slope off Galicia (NW Spain). *Cahiers de Biologie Marine*, 50: 57-78.
- PELSENEER, P. (1901). Les Néoméniens de l'Expédition antarctique belge et la distribución géographique des Aplacophora. *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-arts de Belgique*, 9-10: 528-534.
- PILSBRY, H. A. (1898). *Manual of Conchology; structural and systematic. Vol. XVII. Scaphopoda. Aplacophora. Index to genera and subgenera, volumes II to XVII*. Philadelphia: 348 pp.

- PRUVOT, G. (1890a). Sur quelques Néoméniées nouvelles de la Méditerranée. *Archives de Zoologie Expérimentale et générale, série 2*, 8: 21-24.
- PRUVOT, G. (1890b). Sur le développement d'un Solénogastre. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, 111: 689-692.
- PRUVOT, G. (1891). Sur l'organisation de quelques néomeniens des côtes de France. *Archives de Zoologie Expérimentale et générale, série 2*, 9: 699-810.
- PRUVOT, G. (1892). Sur l'embryogénie d'une Proneomenia. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, 114: 1211-1214.
- RICHARDSON K. C., JARRETT, L. & FINKE, E. H. (1960). Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. *Stain Technology*, 35: 313-325.
- RIEGER, R. M. & STERRER, W. (1975). New spicular skeletons in Turbellaria, and the occurrence of spicules in marine meiofauna, Part I. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 13: 207-248.
- RUSSEL, H. D. (1942). Observations on the feeding of *Aeolidia papillosa* L., with notes on the hatching of the veligers of *Cuthona amoena* A. and H. *Nautilus*, 55: 80-82.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1967a). Neue Scandinavische Aplacophora (Mollusca, Aculifera). *Sarsia*, 27: 1-63.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1967b). Über die Beziehungen zwischen den Merkmalen von Standort, Nahrung und Verdauungstrakt von Solenogastres (Aculifera: Aplacophora). *Zeitschrift zur Morphologie und Ökologie der Tiere*, 59: 318-340.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1968a). Über einige Beobachtungen an Solenogastres (Mollusca, Aculifera). *Sarsia*, 31: 131-142.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1968b). Neue Formen im marinen Mesopsammon: Kamptozoa und Aculifera (nebst der für die Adria neuen Sandfauna). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 72: 231-272.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1970). *Phyllomenia austrina*, ein phylogenetisch bedeutsamer Solenogaster (Mollusca, Aculifera). *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 8 (4): 297-309.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1971). Schild- und Furchenfüßer (Caudofoveata und Solenogastres). *Die Neue Brehm-Bucherei*, 441: 1-95.

- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1972a). Revision der monegassischen Solenogastres (Mollusca, Aculifera). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 10 (3): 215-240.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1972b). Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken: Die Beziehungen der Caudofoveata und der Solenogastres als Aculifera, als Mollusca und als Spiralia. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 184 (3/4): 205-394.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1972c). Cnidaria as food-source for marine invertebrates. *Cahiers de Biologie Marine*, 13: 385-400.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1977). Caudofoveata (Mollusca), Priapulida und apode Holothurien (*Labidoplax*, *Myriotrochus*) bei Banyuls und im Mittelmeer allgemein. *Vie et Milieu* 27 (A): 55-81.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1978a). Antarktische und subantarktische Solenogastres Eine Monographie: 1898-1974. *Zoologica (Stuttgart)*, 128: 1-315.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1978b). Different blood cells in species-pairs of Solenogastres (Mollusca). *Zoologischer Anzeiger*, 200: 27-30.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1980). A reconsideration of systematics in the Mollusca (Phylogeny and higher classification). *Malacologia*, 19 (2): 249-278.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1981a). The Molluscan digestive system in evolution. *Malacologia*, 21 (1-2): 371-401.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1981b). On the origin and evolution of the Mollusca. *Atti dei Convegni Lincei (Roma)*, 49: 235-293.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1985a). *Early evolution and the primitive groups*. In: E. R. TRUEMAN & M. R. CLARK (eds.). *The Mollusca*. Vol. 10 (*Evolution*). Academic Press. Orlando. Florida: 59-150.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1985b). New interstitial Solenogastres (Mollusca). *Stygologia*, 1 (1): 101-108.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1986). Caudofoveata e Solenogastres del Mediterraneo. *Bollettino Malacologico*, 22 (9-12): 189-196.
- SALVINI-PLAWEN, L. v. (1988a). Einige Slenogastres (Mollusca) den europäischen Meiofauna. *Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien*, 90 (B): 373-385.

- SALVINI-PLAWEN, L. V. (1988b). *The structure and function of molluscan digestive systems*. In: E. R. TRUEMAN & M. R. CLARKE (eds.). *The Mollusca*. Vol. 11. *Form and Function*. Academic Press. London: 301-379.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (1997). Fragmented knowledge on West-European and Iberian Caudofoveata and Solenogastres. *Iberus*, 15 (2): 35-50.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2003a). Contributions to West-Mediterranean Solenogastres (Mollusca) with three new species. *Iberus*, 21 (2): 37-60.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2003b). On the phylogenetic significance of the aplacophoran Mollusca. *Iberus*, 21 (1): 67-97.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2004a). Three new species of *Neomenia* (Mollusca, Solenogastres) from the Southern Hemisphere. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 38: 137-162.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2004b). Contributions to the morphological diversity and classification of the order Cavibelonia (Mollusca: Solenogastres). *Journal of Molluscan Studies*, 70: 73-93.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2006). Five new Iberian Neomeniamorpha (Mollusca, Solenogastres). *Iberus*, 24 (2): 1-26.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2008a). Contributions to West European Cavibelonia (Mollusca, Solenogastres) with two new species. *Zoosystema*, 30 (4): 873-897.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2008b). Three new species of Simrothiellidae (Solenogastres) associated with the hot-vent biotope. *Journal of Molluscan Studies*, 74 (3): 223-238.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2009). Two immature pruvotinids from the Irish Sea (Mollusca: Solenogastres). *Marine Biodiversity Records*, 2: 1-6.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. & BENAYAHU, Y. (1991). *Epimenia arabica* spec. nov., a Solenogastre (Mollusca) feeding on the Alcyonacean *Scleronephthya corymbosa* (Cnidaria) from shallow waters of the red Sea. *Marine Ecology*, 12 (2): 139-152.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. & STEINER, G. (1996). *Synapomorphies and plesiomorphies in higher classification of Mollusca*. In: J. D. TAYLOR (ed.). *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press. Oxford: 29-51.
- SCHELTEMA, A. H. (1981). Comparative morphology of the radulae and alimentary tracts in the Aplacophora. *Malacologia*, 20 (2): 361-383.

- SHELTEMA, A. H. (1985). The aplacophoran family Prochaetodermatidae in the North American Basin, including *Chevroderma* n. g. and *Spathoderma* n. g. (Mollusca; Chaetodermomorpha). *Biological Bulletin*, 169: 484-529.
- SHELTEMA, A. H. (1999). New eastern Atlantic neomenioid aplacophoran molluscs (Neomeniomorpha, Aplacophora). *Ophelia*, 51 (1): 1-28.
- SHELTEMA, A. H. (2000). Two new hydrothermal vent species, *Helicoradomenia bisquama* and *Helicoradomenia acredema*, from the Eastern Pacific Ocean (Mollusca, Aplacophora). *Argonauta*, 14 (2): 15-25.
- SHELTEMA, A. H. & JEBB, M. (1994). Natural history of a solenogaster mollusc from Papua New Guinea, *Epimения australis* (Thiele) (Aplacophora, Neomeniamorpha). *Journal of Natural History*, 28: 1297-1318.
- SHELTEMA, A. H. & KUZIRIAN, A. M. (1991). *Helicoradomenia juani* gen. et. sp. nov., a Pacific hydrothermal vent Aplacophora (Mollusca: Neomeniomorpha). *The Veliger*, 34 (2): 195-203.
- SHELTEMA, A. H. & SCHANDER, CH. (2000). Discrimination and Phylogeny of Solenogastres Species Through the Morphology of Hard Parts (Mollusca, Aplacophora, Neomeniamorpha). *Biological Bulletin*, 198: 121-151.
- SHELTEMA, A. H., TSCHERKASSKY, M. & KUZIRIAN, A. M. (1994). *Aplacophora*. In: F. W. HARRISON & A. J. KOHN (eds.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, Vol. 5. *Mollusca I*. Wiley-Liss, Inc. New York: 13-54.
- SCHWABL, M. (1961). *Plathymenia branchiosa* nov. gen., nov. spec., ein neuerer Vertreter der Neomeniidae aus dem Ostpazifik. *Zoologischer Anzeiger*, 167 (3/4): 100-115.
- SEAWARD, D. R. (1982). *Sea Area Atlas of the Marine Molluscs of Britain and Ireland*. Nature Conservancy Council for the Conchological Society of Great Britain and Ireland. Shrewsbury: 215 pp.
- SEAWARD, D. R. (1990). *Distribution of the marine molluscs of north west Europe*. Nature Conservancy Council for the Conchological Society of Great Britain and Ireland. Peterborough: 114 pp.
- SWEDMARK, B. (1956). Étude de la microfaune des sables marins de la région de Marseille. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, série 2*, 93: 70-95.

- SWEDMARK, B. (1968). The biology of interstitial Mollusca. *Symposium of the Zoological Society of London*, 22: 135-149.
- SWOFFORD, D. L. (2003). *PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4.0 Beta. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- TEMPLADO, J., GARCÍA-CARRASCOSA, M., BARATECH, L., CAPACCIONI, R., JUAN, A., LÓPEZ-IBOR, A., SILVESTRE, R. & MASSÓ, C. (1986). Estudio preliminar de la fauna asociada a los fondos coralíferos del mar de Alborán (SE de España). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, 3 (4): 93-104.
- THIELE, J. (1906). *Archaeomenia prisca* n. g., n. sp. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer. Valdivia*, 1898/1899, 9: 317-324.
- THIELE, J. (1913). Antarktische Solenogastren. *Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903*, 14, *Zoologie*, 6 (1): 35-65.
- THOMPSON, T. E. (1960). The development of *Neomenia carinata* Tullberg (Mollusca Aplacophora). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B (Biological Sciences)*, 153: 263-278.
- TODT, C. (2006). Ultrastructure of multicellular foregut glands in selected Solenogastres (Mollusca). *Zoomorphology*, 125: 119-134.
- TODT, C., BÜCHINGER, T. & WANNINGER, A. (2008). The nervous system of the basal mollusk *Wirenia argentea* (Solenogastres): a study employing immunocytochemical and 3D reconstruction techniques. *Marine Biology Research*, 4 (4): 290-303.
- TODT, C. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (2003). New Simrothiellidae (Mollusca: Solenogastres) from the Mozambique Channel, Western Indian Ocean. *The Veliger*, 46 (3): 252-266.
- TODT, C. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (2004a). Ultrastructure and Histochemistry of the foregut in *Wirenia argentea* and *Genitoconia rosea* (Mollusca, Solenogastres). *Zoomorphology*, 123: 65-80.
- TODT, C. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (2004b). Ultrastructure of the midgut epithelium in *Wirenia argentea* (Mollusca: Solenogastres). *Journal of Molluscan Studies*, 70: 213-224.

- TODT, C. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (2005). The digestive tract of *Helicoradomenia* (Solenogastres, Mollusca), aplacophoran molluscs from the hydrothermal vents of the East Pacific Rise. *Invertebrate Biology*, 124 (3): 230-253.
- TODT, C. & WANNINGER, A. (2010). Of tests, trochs, shells, and spicules: Development of the basal mollusk *Wirenia argentea* (Solenogastres) and its bearing on the evolution of trochozoan larval key features. *Frontiers in Zoology*, 7: 6.
- WIREN, A. (1892). Studien über solenogastres II (*Chaetoderma productum*, *Neomenia*, *Proneomenia acuminata*). *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, 25 (6): 1-100.
- WOLTER, K. (1992). Ultrastructure of the radula apparatus in some species of Aplacophoran Molluscs. *Journal of Molluscan Studies*, 58: 245-256.



UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Departamento de Zooloxía e A. F., Facultade de Bioloxía

Estación de Bioloxía Mariña da Graña

