

**UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA**

Unidade de Biodiversidade e Recursos Mariños  
Instituto de Acuicultura  
Departamento de Zooloxía e Antropoloxía Física  
Facultade de Bioloxía  
Estación de Bioloxía Mariña da Graña

**LOS MOLUSCOS SOLENOGASTROS  
DE LA CAMPAÑA DIVA 1  
EN LA CUENCA ABISAL DE ANGOLA**



TESIS DOCTORAL

**ESTHER GIL MANSILLA**





UNIDADE DE BIODIVERSIDADE E RECURSOS MARIÑOS  
INSTITUTO DE ACUICULTURA  
DPTO. DE ZOOLOXÍA E ANTROPOLOXÍA FÍSICA,  
FACULTADE DE BIOLOXÍA  
E  
ESTACIÓN DE BIOLOXÍA MARIÑA DA GRAÑA

LOS MOLUSCOS SOLENOGASTROS  
DE LA CAMPAÑA DIVA 1  
EN LA CUENCA ABISAL DE ANGOLA



Memoria que presenta para optar al Grado de Doctora en Biología  
ESTHER GIL MANSILLA

Santiago de Compostela  
Junio de 2008

FIGURA CUBIERTA ANTERIOR: Área de estudio de la campaña DIVA 1 con las especies de solenogastros recolectadas. Siguiendo el sentido de las agujas del reloj, empezando por las 12 en punto, aparecen *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov., *Amboherpia dolicopharyngeata* sp. nov., *Veromenia singula* sp. nov. *Kruppomenia angolensis* sp. nov., *Kruppomenia glandulata* sp. nov. *Kruppomenia macrodenticulata* sp. nov., *Spionomenia pusilla* sp. nov., *Adoryherpia serrata* sp. nov. y *Abyssosherpia ctenata* sp. nov.

FIGURA CUBIERTA POSTERIOR: Corte transversal a nivel del aparato rádular de *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov.

FIGURAS GUARDA PRINCIPIO Y FINAL: Esquemas empleados para la descripción de los moluscos de esta memoria.

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

*Latitudinal gradients of biodiversity in the deep sea of the Atlantic Ocean* (DIVA).

*Diversidade latitudinal nos fundos profundos do Oceano Atlântico* (DIVA): *Biodiversidade de Poríferos, Caudofoveados, Solenogastros Sipuncúlidos e Equiúridos* (DIVA-Artabria I 02-03). DXIDI, Xunta de Galicia. Referencia 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. Referencia: CTM2004-00740.

Biodiversidade dos fondos profundos batiais de Galicia (DIVA- Artabria II-2009). DXIDI, Xunta de Galicia. Referencia: PGIDIT07PXB000120PR.

Nuestro agradecimiento al Dr. M. Türkay, al Prof. Dr. W. Wägele y al Prof. Dr. P. Martínez-Arbizu por invitar a Victoriano Urgorri a participar en las campañas M48/1 (DIVA-1) y M63/2 (DIVA-2) que fueron financiadas por *the German Science Foundation* (DFG) y por proporcionar los animales que son objeto de estudio en este trabajo. Esta memoria es una contribución al *Census of Marine Life project Census of Abyssal Marine Life* (CeDAMAR).

Our gratitude to Dr. M. Türkay, Prof. Dr. W. Wägele and Prof. Dr. P. Martínez-Arbizu for inviting one of us (VU) to participate in the cruises M48/1 (DIVA-1) and M63/2 (DIVA-2) (financed by the German Science Foundation (DFG)) and for give us the solenogastres studied in this work. This work is 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 ANTROPOLOXÍA FÍSICA DA FACULDADE 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 DE BIODIVERSIDADE E CONSERVACIÓN DO MEDIO NATURAL DA UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA,

**CERTIFICAN:**

Que a presente Memoria titulada **LOS MOLUSCOS SOLENOGASTROS DE LA CAMPAÑA DIVA 1 EN LA CUENCA ABISAL DE ANGOLA**, foi realizada por Dna. Esther Gil Mansilla baixo a nosa dirección na Unidade de Biodiversidade e Recursos Mariños do Instituto de Acuicultura, no Departamento de Zooloxía e Antropoloxía Física e na Estación de BioloXía Mariña da Graña da Universidade de Santiago de Compostela. E considerando que representa 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 a 21 de abril do 2008.

Vº e Pr. Tutor e Codirector  
Prof. Dr. Victoriano Urgorri Carrasco

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

A Doutoranda  
Esther Gil Mansilla



**A Nina y Juanjo,  
Javier y Eva**

**A Óscar  
*/Ójcar/***



## AGRADECIMIENTOS

En la realización de esta tesis doctoral han colaborado de una manera u otra muchas personas. A todos ellos quiero agradecerles la parte que les corresponde de este trabajo.

A mi familia, especialmente a mis padres, Nina y Juanjo, y mis hermanos, Javier y Eva. A vosotros, que sois tanto de mí, va dedicada esta memoria. Gracias familia.

A mis amigos madrileños: gracias Rubén, Silvi, Iván, Eva, Miri, Esther, Sam, Chus, Vir, Peri, Carlos G., Miguel, Nacho y Carlos B. Especialmente gracias a ti, Vero.

A mis amigos "de Santiago". Danke für eure Hilfe: Blanch, Marga, Ana, Bego, Javi y Victor. Muchas gracias por vuestro espíritu científico, Javi y María. Andrea and Elena, thanks for our interesting evenings. Marcos, Alba, Eva, Irene, Ana, Cris, Óscar, Vane, Roi, Placeres, Crim y Luis, gracias por los buenos momentos que hemos pasado y, especialmente a María.

Un agradecimiento muy especial a los Pachudos: gracias Mónica, Santi, Miguel, Rubén, Jose, Teresa, Trina, Trini y Rubén y, especialmente, a Pepa.

Gracias a ti también, Ismael.

A mis vecinas: gracias María José, Fina, Raúl, Carolina, Ana, Javier y Yolanda por cuidarme tanto.

A Rogelio García, mi profe de EGB y Ricardo Martínez Ibáñez, profesor de mi instituto.

A Óscar L. García Álvarez y a Victoriano Urgorri Carrasco, por la dirección de esta tesis doctoral. Ha sido muy interesante y lo que he aprendido aquí espero no olvidarlo nunca.

Gracias también a mis compañeros del grupo de investigación: Alba, Eva, María, Marcos, Irene, María, Guillermo, Ramiro, Lucía, Catarina, Alexandre y Juan.

Agradecerle a Luitfried Salvini Plawen su ayuda en la descripción final de los animales und Danke auch für die Kaffee, die Oper und die Sonne in Wien.

También agradecerle a Christoffer Schander el material que me prestó en Noruega para el aprendizaje de las técnicas de estudio de la rádula y los escleritos de los solenogastros.

A Gustavo Hernández Córdoba por los trucos que me dio para realizar los cortes seriados ( me ahorraron mucho tiempo), a Juan Moreira por los análisis de similitud que aparecen en esta memoria y a Luis Míguez por hacerme el favor de cederme su turno de corrección de tesis.

---

# Índice

<b>1. Introducción</b>	1
1.1. Antecedentes	3
1.1.1. Justificación	3
1.1.2. El proyecto DIVA	4
1.1.3. Caracteres de interés taxonómico	5
1.1.4. Biología	16
1.1.5. Sistemática	17
1.2. Objetivos	19
<b>2. Área y Material de estudio</b>	21
2.1. Área de estudio	23
2.2. Estaciones de muestreo y material estudiado	24
<b>3. Metodología</b>	27
3.1. Método de recolección	29
3.2. Métodos de fijación, separación y conservación	30
3.3. Métodos de estudio de la anatomía externa	31
3.3.1. Estudio <i>in toto</i>	31
3.3.2. Estudio de los escleritos al microscopio	32
3.4. Metodología de estudio de la anatomía interna	32
3.4.1. Cortes seriados	32
3.4.2. Reconstrucción anatómica	36
<b>4. Resultados</b>	39
4.1. Introducción	41
4.2. Especies de solenogastros de la Cuenca abisal de Angola	43

Orden Cavibelonia Salvini-Plawen, 1978	43
Familia Pruvotinidae Heath, 1911	43
<i>Lophomenia dorsocaeca</i> sp. nov.	44
Familia Acanthomeniidae Salvini-Plawen, 1978	55
<i>Amboherpia dolichopharyngeata</i> sp. nov.	55
<i>Veromenia singula</i> gen. et sp. nov.	65
Familia Simrothiellidae Salvini-Plawen, 1978	73
<i>Kruppomenia angolensis</i> sp. nov.	74
<i>Kruppomenia glandulata</i> sp. nov.	85
<i>Kruppomenia macrodenticulata</i> sp. nov.	95
<i>Spiomenia pusilla</i> sp. nov.	105
<i>Adoryherpia serrata</i> gen. et sp. nov.	117
Familia Drepanomeniidae Salvini-Plawen, 1978	127
<i>Abyssoherpia ctenata</i> gen. et sp. nov.	127
<b>5. Datos zoogeográficos de los solenogastros de las cuencas abisales</b>	137
5.1. Datos zoogeográficos	139
5.2. Listado sistemático de las especies de Solenogastros de las cuencas abisales	141
<b>6. Resumen y Conclusiones</b>	147
<b>7. Bibliografía</b>	155

# **1. INTRODUCCIÓN**



# 1. Introducción

## 1.1. Antecedentes

### 1.1.1. Justificación

La clase solenogastros comprende moluscos marinos vermiformes de pequeño tamaño, de la que se han descrito 254 especies. Estos animales se reconocen porque su cuerpo está recubierto en casi su totalidad de escleritos calcáreos y porque presentan un surco pedio ventral longitudinal.

A pesar de no ser un grupo zoológico raro, ya que están presentes en todos los fondos marinos desde la costa hasta las grandes profundidades, el conocimiento que existe sobre su distribución y biología es muy escaso. Muchas especies se conocen por un único espécimen y en numerosas ocasiones su distribución geográfica se limita a una zona restringida, debido a los pocos estudios realizados sobre estos animales. Este pobre conocimiento se debe tanto a los escasos estudios sobre la biodiversidad de las cuencas oceánicas, ya que suponen un alto coste económico, como al empleo de unos métodos de recolección poco efectivos para la recogida de estos pequeños bentos. Todo esto, unido a la dificultad inherente del estudio de los solenogastros, cuya identificación requiere información sobre caracteres anatómicos externos e internos, no propicia el conocimiento de la biodiversidad de estos moluscos.

En particular, cuando se trata de solenogastros abisales, la información es aún menor. Así, el número de especies de solenogastros descritos en este ambiente profundo representa tan solo el 8 % de las especies conocidas, a pesar de que las cuencas oceánicas suponen aproximadamente un 40% del fondo oceánico.

Hasta el momento no se había realizado ningún estudio de los solenogastros de la cuenca abisal de Angola, por lo que no existe información previa sobre el grupo en esta región del océano Atlántico. Este desconocimiento y los pocos datos que se tienen sobre la biodiversidad de los moluscos solenogastros en las grandes profundidades marinas hace muy

interesante el estudio de la colección de solenogastros recogida durante la campaña DIVA 1 en la cuenca abisal de Angola.

### **1.1.2. El proyecto DIVA**

El proyecto alemán 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*), cuyo objetivo es trabajar a lo largo de un transecto latitudinal Atlántico, desde el Ártico hasta el Antártico, en profundidades abisales comparables para el estudio de la biodiversidad marina. En el proyecto cooperan un amplio número de instituciones científicas y reúne a numerosos especialistas en el estudio de la fauna abisal.

Actualmente, se desconoce la información fundamental para tener una estimación fidedigna del número de especies de los fondos profundos debido a los pocos datos existentes sobre la mayor parte de los grupos taxonómicos en estos ambientes. Por ello, con el proyecto DIVA se quiere saber cuál es el tamaño del área colonizada por una sola especie, cómo son de grandes y desiguales las áreas de alta o baja biodiversidad y qué tendencias existen de diferenciación regional.

En consecuencia, estudios a lo largo de amplios transectos son necesarios para poder estimar la diversidad estructural del hábitat, la riqueza específica, la distribución de las especies y de las comunidades e, incluso, la presencia de endemismos. El análisis a gran escala de la variabilidad espacial de estas comunidades bentónicas conducirá a conclusiones acerca del área de distribución de cada especie y contribuirá a dar una visión real de la magnitud de la biodiversidad en los océanos y al conocimiento básico sobre el funcionamiento de las comunidades bentónicas profundas.

Para alcanzar estos objetivos se han realizado, hasta el momento, dos campañas a bordo del buque alemán de investigación oceanográfica RV METEOR (figura 1): la expedición DIVA 1 (Me 48/1) del 6 de julio al 2 de agosto de 2000 en la cuenca abisal de Angola, entre 5100 y 5450 m de profundidad y la expedición DIVA 2 (Me 63/2 AFRIDEEP) del 25 de febrero al 30 de marzo de 2005, muestreándose tres cuencas abisales suratlánticas (Cabo, Angola y Guinea) a profundidades superiores a 5000 m.

El proyecto está liderado por el Prof. J. W. Wägele (Universität Bonn), el Prof. P. Martínez Arbizu (Universität Oldenburg), la Prof. A. Brandt (Universität Hamburg), el Prof. G. Haszprunar (Universität München) y el Dr. M. Türkay (Forschungsinstitut Senckenberg), quien fue jefe de campaña en las dos expediciones. Además en el proyecto se integran más de una cincuenta de investigadores de Alemania, Austria, España, Francia, Canadá, Luxemburgo, EEUU y Brasil.

En estas expediciones se realizaron muestreos con varias dragas en cada estación: *epibenthic sledge*, *Agassiz trawl*, *multicorer* y *box-corer*. Con la primera de ellas se recolectaron ejemplares de solenogastros que vivían a más de 5000 m de profundidad.



Figura 1. Buque oceanográfico RV METEOR.

### 1.1.3. Caracteres de interés taxonómico

**Características generales.-** Los solenogastros son moluscos vermiformes de simetría bilateral con el cuerpo recubierto de escleritos calcáreos (figura 2) que carecen de cabeza diferenciada y regionalización definida y que pueden presentar crestas longitudinales mediodorsales y laterales. Algunas especies aparecen enrolladas en las ramas de cnidarios coloniales y, en general, cuando se recogen del sustrato se curvan o enroscan

sobre sí mismas. La mayoría de los solenogastros miden de 3 a 30 mm de longitud; no obstante, algunas especies tienen mayor tamaño, como *Neomenia herwigi* o *Epimenia babai* que alcanzan 20 cm y 30 cm respectivamente.

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* es marrón con anillos blancos abiertos en la parte ventral y dispuestos muy regularmente, *Nematomenia banyulensis* y *Micromenia subrubra* son rojizas y *Epimenia australis* es marrón rojiza con grandes manchas azules o verdes, brillantes e iridiscentes.

Los solenogastros presentan un surco pedio ventral longitudinal (figura 2B) homólogo al pie de Placophora y Conchifera (SALVINI-PLAWEN, 1985). El surco pedio comienza en la foseta pedia, que está separada de la región oral por una porción del manto, y termina posteriormente antes de la cavidad paleal, con la que en muchas ocasiones se comunica. La foseta y el surco pedio carecen de escleritos y de papilas epidérmicas y reciben secreciones mucosas de diversas glándulas pedias. Muchas veces se pueden distinguir glándulas pedias anteriores, formando paquetes voluminosos que se abren en la foseta pedia, y glándulas singulares que desembocan en serie a lo largo del surco. En el surco pedio se encuentran uno o más pliegues ciliados longitudinales que se originan en los pliegues de la foseta, aunque en algunas especies estos pliegues pueden faltar o estar representados sólo por una pequeña protuberancia.

La cavidad paleal es pequeña y se encuentra en el extremo posterior del cuerpo, en posición ventral o subterminal (figura 3). La pared de la cavidad paleal puede ser lisa, presentar divertículos, poseer pliegues longitudinales en disposición radial y, en ocasiones, presentar un epitelio glandular. También puede tener en la región dorsoposterior glándulas suprapaleales, cuya función podría ser respiratoria y excretora (SALVINI-PLAWEN, 1978, 1985). Los solenogastros no poseen ctenidios y utilizan la pared dorsoposterior de la cavidad paleal para la respiración. En las especies con pliegues longitudinales en la cavidad paleal, estos funcionan como órganos respiratorios secundarios que se diferencian en la madurez sexual; el número de pliegues puede variar

desde pocos hasta 100 y el animal puede protaerlos de la cavidad y crear corrientes de agua con sus cilios para mejorar la ventilación.

En la pared dorsoanterior de la cavidad paleal se abre el ano, que se caracteriza por la presencia de largos cilios. En la pared anterior desembocan los conductos de desove a través de uno o dos orificios genitales. Muchas especies, tienen uno o varios pares de estiletes copuladores, de naturaleza generalmente calcárea, que desembocan ventralmente en la cavidad paleal, así como espículas prepaleales, también calcáreas, situadas en el borde ventrolateral del manto previo a la cavidad paleal, que se suponen asociadas a los procesos de apareamiento (SALVINI-PLAWEN, 1985).

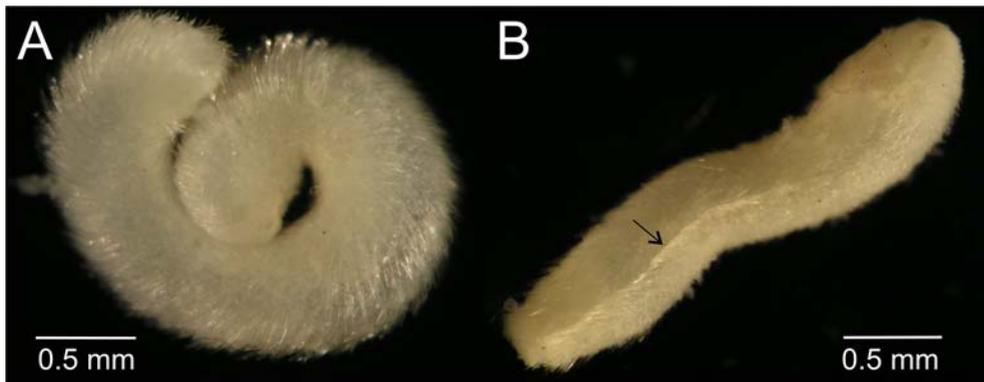
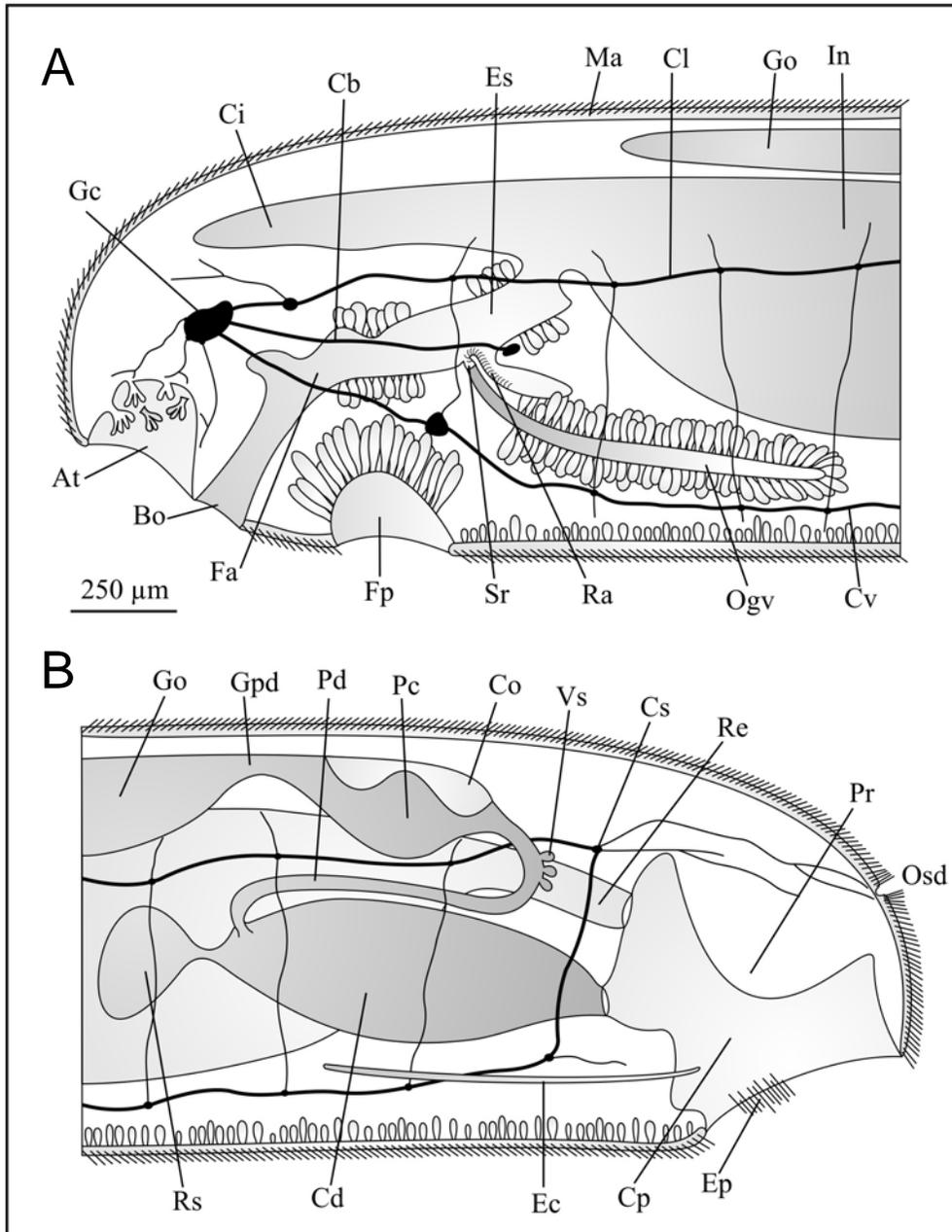


Figura 2. *Habitus*. A. Visión lateral de *Amboherpia dollicopharyngeata* sp. nov. B. Visión ventral de *Kruppomenia glandulata* sp. nov. La flecha indica la posición del surco pedio.

Los principales órganos de los sentidos son el atrio o vestíbulo y el órgano sensitivo dorsoterminal. El atrio, que está innervado directamente por el ganglio cerebroideo, se localiza anteriormente a la boca y se puede evaginar. Está rodeado de esterocilios mecanorreceptores y su área sensorial está delimitada por un repliegue o ribete ciliado que tiene forma de herradura. Además, puede presentar papilas simples o en grupos (figura 3A; 4A).

El órgano sensitivo dorsoterminal se halla situado dorsalmente a la altura de la cavidad paleal, en una depresión circular desprovista de cutícula y escleritos; es evaginable y está rodeado por pequeñas escamas (figura 3B; 4B). Algunas especies poseen varios órganos sensitivos dorsoterminales, mientras que en otras es regresivo o muy difícil de localizar (HASZPRUNAR, 1987).



**Figura 3.** Organización anatómica anterior (A) y posterior (B) de un solenogastro. (At) atrio, (Bo) boca, (Cb) cordón nervioso bucal, (Cd) conducto de desove, (Ci) ciego intestinal, (Cl) cordón nervioso lateral, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Cs) comisura suprarrectal, (Cv) cordón nervioso ventral, (Ec) estilete copulador, (Ep) espículas prepaleales, (Es) esófago, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedía, (Gc) ganglio cerebroideo, (Go) gónada, (Gpd) gonopericarducto, (In) intestino, (Ma) manto con escleritos, (Ogv) órgano glandular ventrolateral de la faringe, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericarducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Ra) rádula, (Re) recto, (Rs) receptáculo seminal, (Sr) saco radular, (Vs) vesícula seminal.

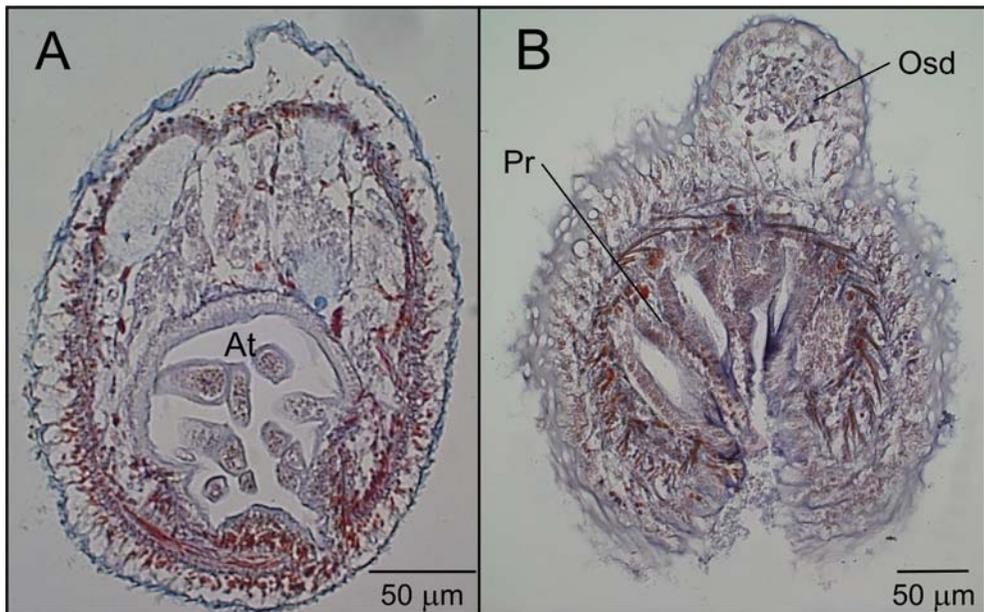
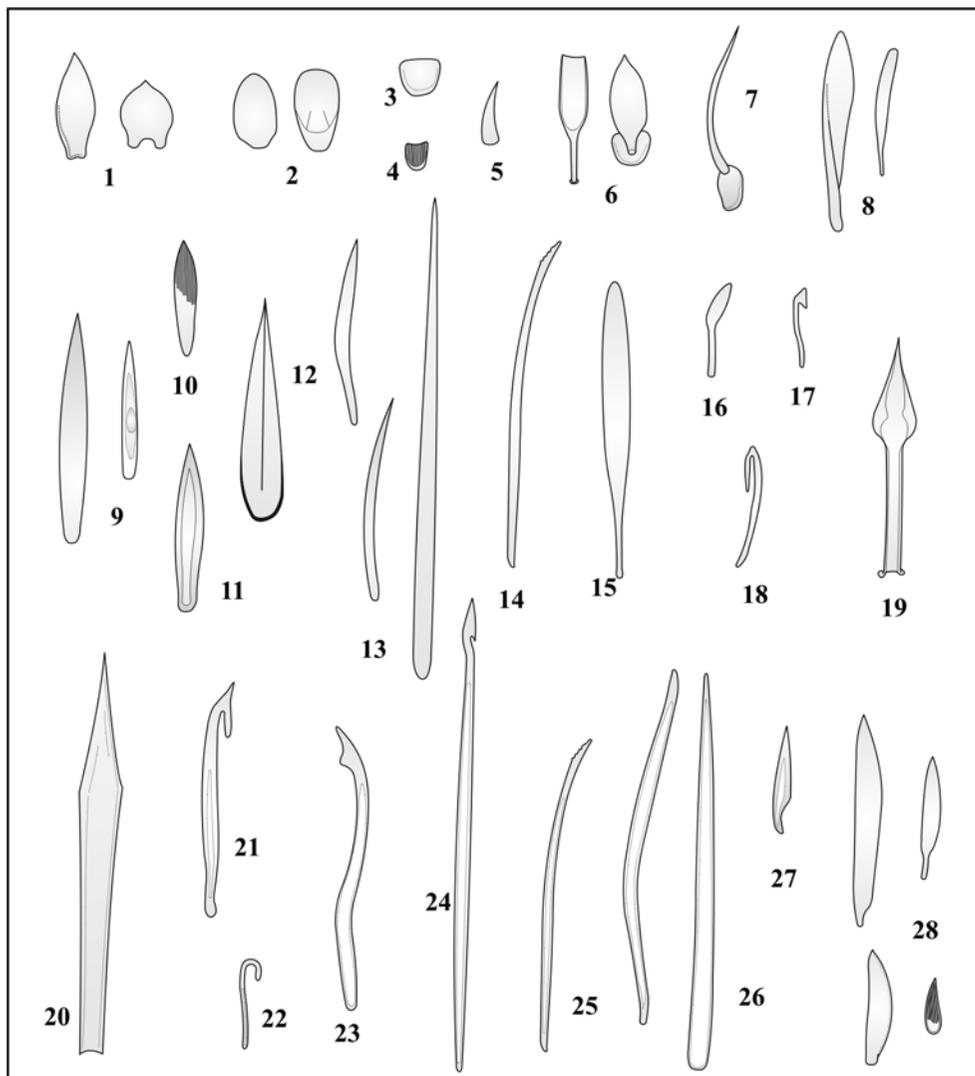


Figura 4. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales con los órganos de los sentidos A. Atrio de *Amboherpia dollicopharyngeata* sp. nov. B. Órgano sensitivo dorsoterminal y cavidad paleal con pliegues respiratorios de *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov. (At) atrio, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pr) pliegue respiratorio.

**El manto y los escleritos.-** El manto recubre todo el cuerpo de los solenogastros, con excepción del surco pedio ventral longitudinal. Está formado por cutícula, epidermis con membrana basal, papilas epidérmicas y escleritos. La cutícula, de naturaleza quitinosa, alcanza hasta 600 µm de grosor y está segregada por la epidermis subyacente monoestratificada. La epidermis está compuesta por células productoras de la cutícula, intercaladas con células formadoras de escleritos y células glandulares gruesas y esféricas, de contenido granuloso. Las papilas epidérmicas, situadas en la epidermis, están constituidas por células epidérmicas aisladas o en grupos que atraviesan la epidermis. Presentan pedúnculos que terminan en la superficie cuticular, donde liberan vesículas esféricas que contienen materiales de excreción del líquido corporal, actuando, por tanto, como órganos excretores. No están presentes en todas las especies.

Los escleritos pueden estar totalmente inmersos en la cutícula o sobresalir de ella y están compuestos de carbonato cálcico cristalizado en forma de aragonito. El tamaño de los escleritos fluctúa entre pocos micrómetros y 3 ó 4 mm de largo; existen dos tipos básicos (figura 5; 6) que



**Figura 5.** Formas de los escleritos del manto: 1. Escamas en forma de hoja; 2. Escamas ovaladas; 3. Escamas discoidales lisas; 4. Escamas discoidales estriadas; 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. Escama excavada; 12. Escama lanceolada con quilla; 13. Escleritos macizos aciculares; 14. Esclerito macizo con el extremo aserrado; 15. Esclerito macizo en forma de remo; 16. Esclerito macizo en forma de paleta; 17. Esclerito macizo en forma de hacha; 18. Esclerito macizo ganchudos; 19. Esclerito macizo en punta de flecha; 20. Esclerito macizo lanceolado; 21. Esclerito hueco ganchudo apuntados en la curvatura; 22. Esclerito hueco ganchudo romo; 23. Esclerito hueco en forma de hacha; 24. Esclerito hueco en forma de arpón; 25. Esclerito hueco acicular con el extremo aserrado; 26. Escleritos huecos aciculares; 27. Esclerito hueco en forma de cuchillo; 28. Escamas del surco pedio.

están relacionados con el grosor de la cutícula. En general, en las cutículas delgadas ( $< 20 \mu\text{m}$  de grosor) se encuentran escamas lisas, estriadas o acanaladas dispuestas en una capa, mientras que en el caso de 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.

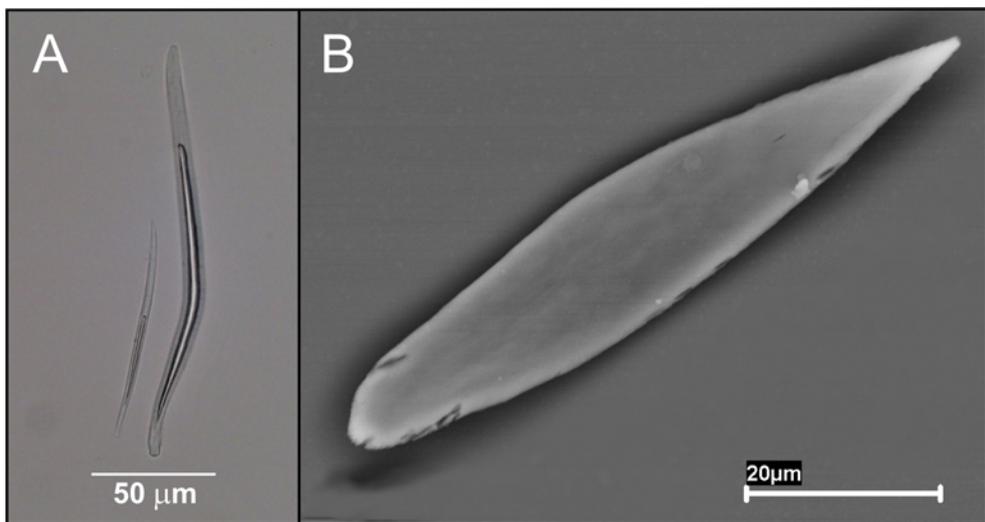


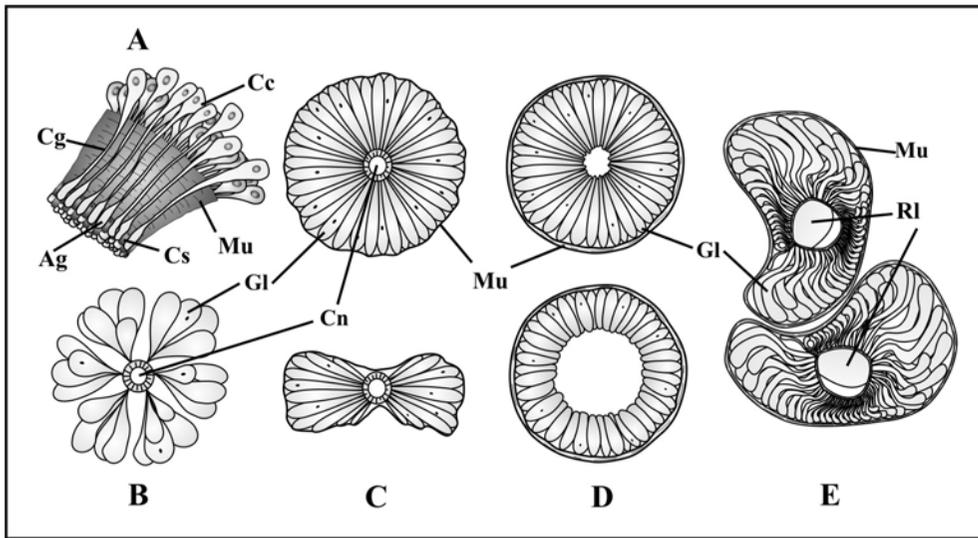
Figura 6. Fotografías de escleritos de *Amboherpia dolichopharyngeata* sp. nov. A. Escleritos aciculares huecos al microscopio óptico. B. Esclerito tipo escama al microscopio electrónico de barrido.

**Aparato digestivo.-** La boca se abre ventroanteriormente y puede estar separada del atrio o situarse con él en una cavidad atriobucal común (figura 3A). Continúa por la faringe que está recubierta por cutícula y, debido a la musculatura subyacente, puede presentar pliegues longitudinales; en ocasiones forma una probóscide protraíble que a menudo está provista de un esfínter inicial.

En la faringe pueden existir varios tipos de glándulas: glándulas faríngeas, una glándula folicular dorsal y un par de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. La mayoría de las especies poseen tanto glándulas faríngeas, que se sitúan a lo largo de toda la faringe, como órganos

glandulares ventrolaterales de la faringe, que se abren ventrolateralmente al aparato radular; en ocasiones éstos órganos glandulares están sustituidos por glándulas foliculares circunfaríngeas y sólo algunos grupos carecen de ellos.

Se pueden diferenciar varios tipos de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (SALVINI-PLAWEN, 1978; HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007) (figura 7):



**Figura 7.** Esquema de los tipos de órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. **A.** Grupo que se abre directamente en la faringe (tipo *clustered* o agrupado). **B.** Conducto en el que desembocan las células glandulares (tipo A). **C.** Conducto en el que desembocan intercelularmente células glandulares subepiteliales envueltas por tejido conectivo o fibras musculares (tipo B). **D.** Conducto o ampolla llena de células glandulares epiteliales y recubierta por una envoltura muscular (tipo C; tipo *Simrothiella*). **E.** Tubos laterales ramificados con folículos subepiteliales de células glandulares empaquetadas (tipo D de *Amphimeniidae*). (Ag) ápice de la célula glandular, (Cc) cuerpo de la célula glandular, (Cg) cuello de la célula glandular, (Cn) conducto, (Cs) célula de soporte, (Gl) glándula, (Mu) musculatura, (RI) ramificación del conducto lateral. Redibujado de: (A) HANDL & TODT, 2005; (B, C, D); SALVINI-PLAWEN, 1978.

- Tipo agrupado o *clustered*: formados por dos grupos de células glandulares subepiteliales que se abren intercelularmente directamente en la faringe (figura 7A).

- Tipo A: constituidos por dos conductos que se abren en la faringe en los que desembocan intercelularmente células glandulares subepiteliales (figura 7B).

- Tipo B: formados por 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 (figura 7C).

- Tipo C: constituidos por un par de conductos recubiertos por una envoltura muscular que se abren en la faringe; dentro de los conductos se sitúan células glandulares epiteliales (figura 7D).

- Tipo *Simrothiella* o tipo C modificado: formados por un par de ampollas (conductos cortos y anchos), recubiertas por una envoltura muscular, que se abren en la faringe; dentro de las ampollas se sitúan células glandulares epiteliales (figura 7D).

- Tipo D de Amphimeniidae: constituidos por un par de conductos ramificados que se abren en la faringe, en cuyos extremos terminales lleva un paquete de células glandulares (figura 7E).

Los solenogastos están provistos de rádula, aunque en muchas especies es regresiva o está ausente, lo que se asocia a una alimentación por absorción o aspiración. El aparato radular, situado en la parte posterior de la faringe, consiste en una rádula con un número variable de filas de dientes de formas diferentes, un pequeño soporte radular celular (a veces con células vacuoladas de soporte) y una musculatura operativa. La base de la rádula consiste en una membrana proximal de material idéntico al de los dientes (WOLTER, 1992).

Según la forma de los dientes se pueden diferenciar varios tipos de rádulas (GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007) (figura 8):

- Tipo monoseriado: formado por una hilera de dientes o placas más o menos anchas y con denticulación variable (figura 8A-C).

- Tipo biseriado: constituido por dos hileras de dientes o placas denticuladas. Dentro de este grupo se puede incluir también la rádula pectinada (figura 8D-F).

- Tipo dístico: formado por un par de dientes ganchudos por fila. Se trata de un aparato radular desarrollado para el agarre (figura 8G).

- Tipo tetraseriado: compuesto por filas con cuatro dientes (figura 8H).

- Tipo polístico/poliseriado: formado por muchos dientes por fila (figura 8I).

Tras la rádula puede aparecer un esófago, en muchas ocasiones provisto de glándulas, que conecta la faringe con el intestino. En general, el esófago se

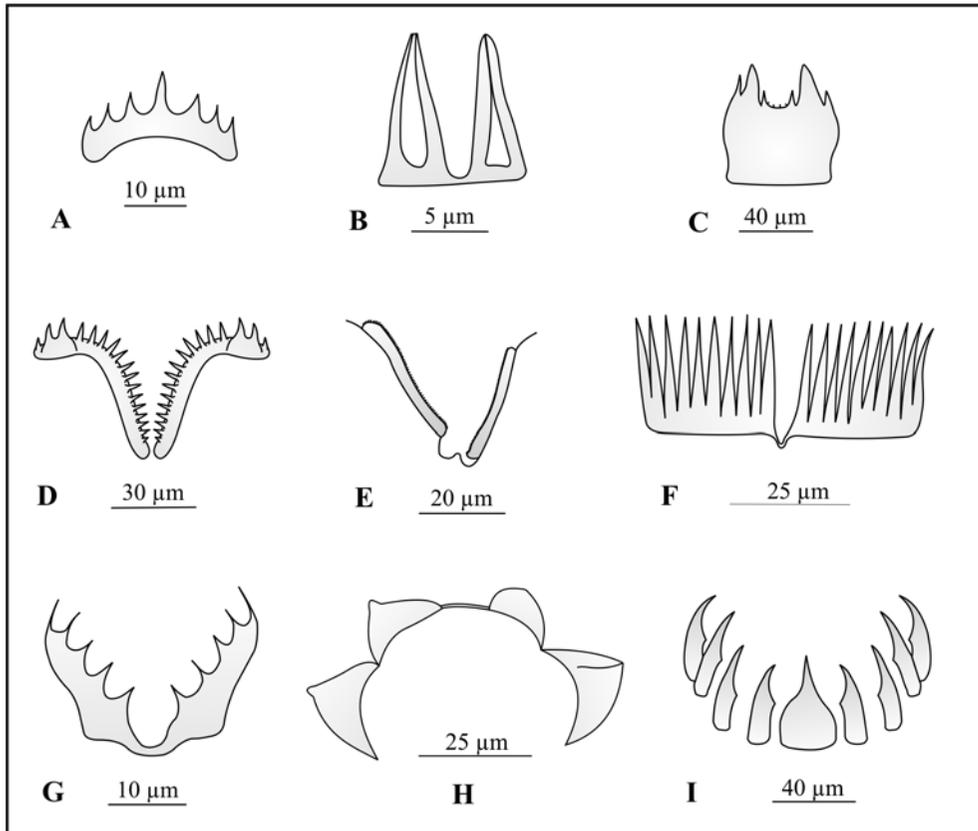


Figura 8. Tipos de rádulas de solenogastos. Monoseriada: A. *Macellomenia adenota*; B. *Nematomenia flavens*; C. *Sputoherpia galliciensis*. Biseriada: D. *Spiomenia praematura*; E. *Kruppomenia borealis*. Pectinada: F. *Anamenia gorgonophila*. Dística: G. *Tegulaherpia myodoryata*. Tetraseriada: H. *Imeroherpia laubieri*. Polística: I. *Dorymenia troncosoi*. Redibujado de: (A) SALVINI-PLAWEN, 2003; (B) SALVINI-PLAWEN, 1978; (C) GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2000; (D) TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003; (E) GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001; (F) SALVINI-PLAWEN, 1972; (G) HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2001; (H) HANDL, 2002; (I) GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 1998.

abre ventralmente en el intestino, aunque en algunos casos lo hace frontalmente a través de un esfínter.

El intestino (figura 3) ocupa la mayor parte de la cavidad visceral y a menudo se prolonga dorsoanteriormente en un ciego. Suele presentar pliegues lateroventrales debido a la acción de la musculatura dorsoventral, salvo en las especies más pequeñas. El recto, estrecho y ciliado, desemboca por el ano en la pared dorsal o dorsoanterior de la cavidad paleal.

**Aparato reproductor.**- Los solenogastos son animales hermafroditas. El aparato reproductor consta de un par de gónadas largas y tubulares, generalmente unidas por las paredes lateromediales, que se encuentran

situadas dorsalmente al intestino. Los óvulos se producen en las paredes lateromediales de las gónadas, mientras que los espermatozoides se desarrollan en las paredes laterodistales. La región posterior de cada gónada se estrecha formando un gonopericardioducto. Cada gonopericardioducto se abre en la parte anterior del pericardio, aunque en ocasiones los gonopericardioductos se unen formando un único conducto que finalmente termina en el pericardio. De la región posterior del pericardio surgen dos pericardioductos que se curvan y se continúan hacia delante hasta abrirse en la región dorsoanterior de los conductos de desove (figura 3B). Algunas especies poseen vesículas seminales, donde se almacena el autoesperma, que se sitúan en los pericardioductos o, más raramente, en los gonopericardioductos. Los dos conductos de desove discurren ventrolateralmente al tubo digestivo (figura 3B). En general, los conductos de desove se fusionan por la región terminal formando un conducto ancho que se abre en la pared anterior de la cavidad paleal a través de un único orificio genital; también pueden permanecer separados en toda su longitud y desembocar en la cavidad paleal por dos orificios genitales independientes; en ocasiones, los conductos de desove están fusionados en toda la longitud, formando un conducto de desove único. El orificio genital puede estar provisto de un esfínter muscular o situarse en una ancha papila que casi llena la cavidad paleal (SALVINI-PLAWEN, 1985). En la región anterior de los conductos de desove se sitúan los receptáculos seminales (figura 3B) que almacenan el aloesperma; pueden ser únicos, en forma de saco o de ampolla pedunculada, o numerosos, formando grupos o haces.

Relacionadas funcionalmente con el aparato reproductor existen espículas prepaleales y estiletes copuladores (figura 3B). Las espículas prepaleales comprenden tanto los ganchos que se encuentran en el borde de la cavidad paleal, como los haces de púas situados dentro de bolsas con musculatura propia que aparecen previamente a la abertura de la cavidad paleal. Los estiletes copuladores están provistos de musculatura retractora y protractora; en algunos casos están incluidos en un cono genital protraíble y en diversas especies están asociados a glándulas.

#### 1.1.4. Biología

Los solenogastros son animales marinos, bentónicos y eurihalinos, que viven desde la costa hasta 7000 metros de profundidad. Aproximadamente el 15% de las especies conocidas son epizooicas de cnidarios con los que muestran asociaciones específicas. Así, *Nematomenia banyulensis* vive sobre los hidroideos *Lafoea dumosa*, *Lytocarpia myriophyllum* y *Grammaria abietina*; *Rhopalomenia aglaopheniae* sobre el hidroideo *Lytocarpia myriophyllum*; y *Anamenia gorgonophila* sobre los gorgonáceos *Paremuricea chamaeleon*, *Eunicella filiformis* y *Acanthogorgia granulata*. También se conocen especies mesopsámicas (GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2000), pero la mayoría de los solenogastros viven en sustratos duros y blandos consistentes sobre los que se deslizan con el surco pedio mediante un movimiento mucociliar.

El contenido intestinal indica que los cnidarios son la principal fuente alimenticia de los solenogastros; evitan que los cnidocistos se descarguen al embeberlos en secreciones mucosas, por lo que quedan intactos, conservando su capacidad funcional. También se han observado restos de poliquetos en el contenido intestinal. Los solenogastros detectan el alimento con el órgano sensitivo atrial y lo ingieren utilizando la rádula, con la que rasgan y cortan a sus presas. Sobre el 25% de las especies descritas carecen de rádula o la presentan muy reducida. En estas especies el alimento se toma por succión con ayuda de la faringe, que se protrae formando una probóscide; una vez ingerido, el alimento se digiere gracias a las secreciones que producen las glándulas de la faringe (SALVINI-PLAWEN, 1981).

El órgano sensitivo dorsoterminal parece jugar un papel importante en la detección de la pareja sexual (HASZPRUNAR, 1987). Aunque existen muy pocas observaciones directas sobre el comportamiento sexual, parecen copular enfrentando las respectivas cavidades paleales y ayudándose de los estiletes copuladores.

Los huevos son homolecíticos y la larva de tipo pericalima. La segmentación es espiral y tras la gastrulación se desarrolla una larva bentopelágica provista de un penacho apical, una prototroca y una telotroca (PRUVOT, 1890; BABA, 1940; THOMPSON, 1960; OKUSU, 2002). Al terminar la metamorfosis, los juveniles quedan libres para iniciar la vida bentónica.

Algunas especies presentan incubación y tienen desarrollo directo; en éstas hay cámaras incubatrices situadas en la cavidad paleal. Dependiendo de la especie, los juveniles alcanzan distinto grado de desarrollo dentro de las cámaras incubatrices antes de comenzar la vida libre (PRUVOT, 1890; THIELE, 1913; HEATH, 1918; BABA, 1940; SALVINI-PLAWEN, 1978).

### **1.1.5. Sistemática**

Hasta el momento se han descrito 254 especies cuya clasificación (SALVINI-PLAWEN, 1978; HANDL & TODT, 2005; GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007) 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.

La clase está dividida en cuatro órdenes agrupados en dos supraórdenes:

El supraorden Aplotegmentaria incluye al orden Pholidoskepia (6 familias) que se caracteriza por tener solo 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 supraorden Pachytegumentaria incluye al orden Sterrofustia (3 familias) que presenta escleritos aciculares macizos y al orden Cavibelonia (12 familias) que posee escleritos aciculares huecos.

Evolutivamente, Pholidoskepia representa el grupo basal que dio origen por un lado a Neomeniamorpha, y por otro a Sterrofustia; en este último está, posiblemente, el origen de Cavibelonia.

- 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

Los objetivos propuestos al inicio de la presente Memoria fueron:

- Revisión bibliográfica de las características morfológicas y taxonómicas en las que se fundamenta el estudio de las especies de solenogastros.

- Revisión de los métodos para la recolección de estos moluscos, el estudio de las partes duras (escleritos del manto, rádula y estiletes copuladores) y la reconstrucción anatómica de su organización interna, imprescindibles para la identificación de estos animales.

- Contribución al conocimiento de la biodiversidad y distribución de los solenogastros, con el estudio de los ejemplares recogidos en la campaña DIVA 1, realizando una diagnosis de cada taxón, una descripción pormenorizada de cada especie, tanto de la anatomía externa como de la interna, una revisión de su posición taxonómica y un estudio completo de su distribución.

- Estudio de los datos zoogeográficos de las especies de la cuenca abisal de Angola y de los moluscos solenogastros conocidos de las profundidades abisales.



## **2. ÁREA Y MATERIAL DE ESTUDIO**



## 2. Área y material de estudio

### 2.1. Área de estudio

Los solenogastos estudiados en la presente Memoria proceden de la Expedición Me48/1 DIVA 1 del Proyecto alemán DIVA, realizada desde el 6 de julio hasta 2 de agosto de 2000 a bordo del buque oceanográfico alemán RV METEOR en la cuenca abisal de Angola, entre 5100 y 5450 m de profundidad.

El área de estudio comprendió 6 áreas de muestreo en un transecto no lineal situado entre las coordenadas 16°14'18"S; 02°53'36"E y 22°20'18"S; 05°26'42"E (figura 9). Los fondos en los que se llevaron a cabo los muestreos eran fangos biogénicos que presentaban un color de blanco a marrón claro (figura 10). El análisis sedimentario, realizado para cuatro de las áreas de muestreo (2, 3, 5, 6), puso de manifiesto que la fracción pelítica suponía entre 95-99% del total del sedimento (KRÖNCKE & TÜRKAY, 2003). Aunque no se obtuvieron datos sedimentarios de las áreas 1 y 4, parece existir un gradiente latitudinal con respecto al porcentaje de pelitas, siendo las áreas 2 y 3 las más

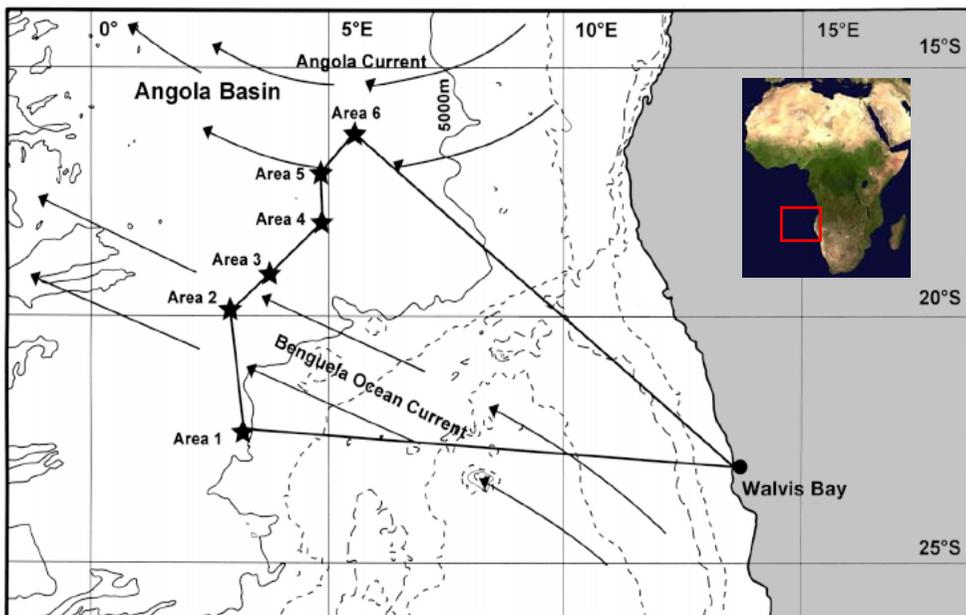


Figura 9. Área de estudio de la expedición Me48/1 DIVA 1. Tomado de KRÖNCKE & TÜRKAY (2003).

ricas en este sedimento (99%), mientras que las áreas 5 y 6 presentaron un menor porcentaje (95%). Además, y especialmente en las áreas 2 y 3, el sedimento tenía una gran cantidad de foraminíferos globulares (KRÖNCKE & TÜRKAY, 2003). La temperatura medida en el fondo fue de 2'48° C y la salinidad del 34'8‰ (KRÖNCKE & TÜRKAY, 2003).



Figura 10. Sedimento recolectado en la campaña DIVA 1.

## 2.2. Estaciones de muestreo y material estudiado

El área de estudio se dividió en 6 áreas de muestreo (figura 9), donde se recogieron muestras con una draga *epibenthic sledge* en un total de 12 estaciones de muestreo. En 7 de las estaciones (tabla 1), pertenecientes a las áreas 1, 4, 5 y 6, se recolectaron 64 especímenes de solenogastos, de los cuales se pudieron estudiar 37 debido al mal estado del resto de los ejemplares. El deterioro de los animales se debió posiblemente a que el área de estudio se encontraba a gran profundidad y las diferencias de temperatura entre la superficie y en fondo eran mayores a 20°C, por lo que los tejidos de los especímenes se degradaron durante el tiempo de izado de la draga. En la tabla 1 se recopilan los datos concernientes a las 7 estaciones.

En el área 1 se recolectaron 12 solenogastos en la estación 318, localizada desde 22°20'00"S; 03°18'18"E, a 5125 m de profundidad, hasta 22°20'12"S; 03°18'24"E, a 5144 m de profundidad; y 1 ejemplar en la

estación 320 situada desde 22°19'54"S; 03°17'48"E, a 5126 m de profundidad, hasta 22°20'00"S; 03°17'54"E, a 5126 m de profundidad.

En el área 4 se recogió 1 espécimen en la estación 338, que se encontraba desde 18°19'24"S; 04°39'42"E, a 5397 m de profundidad hasta 18°20'48"S; 04°38'36"E, a 5398 m de profundidad; y 10 ejemplares en la estación 340, situada desde 18°18'18"S; 04°41'18"E, a 5395 m de profundidad, hasta 18°19'24"S; 04°41'54"E, a 5395 m de profundidad.

En el área 5 se recolectaron 23 especímenes en la estación 344, ubicada entre 17°06'12"S; 04°41'42"E, a 5415 m de profundidad, y 17°07'30"S; 04°42'18"E, a 5415 m de profundidad.

En el área 6 se obtuvieron 16 animales en la estación 348, que se extendía desde 16°18'06"S; 05°27'12"E, a 5390 m de profundidad, hasta 16°19'18"S; 05°27'12"E, a 5387 m de profundidad, y 1 ejemplar en la estación 350, situada desde 16°14'18"S; 05°26'48"E a 5389 m de profundidad, hasta 16°14'54"S; 05°26'42"E a 5389 m de profundidad.

Estaciones de muestreo	Área	Fecha	Posición inicial	Profundidad en la posición inicial (metros)	Posición final	Profundidad en la posición final (metros)	Tiempo de arrastre (minutos)	Distancia recorrida (metros)	Individuos recolectados	Individuos estudiados	Especies
318	1	9.07.2000	22°20'00"S; 3°18'18"E	5125	22°20'12"S; 3°18'24"E	5144	79	2438'47	12	2	<i>Adoryherpia serrata</i> sp. nov.
320	1	10.07.2000	22°19'54"S; 3°17'48"E	5127	22°20'00"S; 3°17'54"E	5126	88	2716'27	1	1	<i>Kruppomenia macrodenticulata</i> sp. nov.
338	4	22.07.2000	18°19'24"S; 4°39'42"E	5397	18°20'48"S; 4°38'36"E	5398	114	3518'80	1	1	<i>Kruppomenia macrodenticulata</i> sp. nov.
340	4	22.07.2000	18°18'18"S; 4°41'18"E	5395	18°19'24"S; 4°41'54"E	5395	140	4321'33	10	4	<i>Amboherpia dollicopharyngeata</i> sp. nov. <i>Veromenia singula</i> sp. nov. <i>Kruppomenia glandulata</i> sp. nov. <i>Abyssosherpia ctenata</i> sp. nov.
344	5	25.07.2000	17°06'12"S; 4°41'42"E	5415	17°07'30"S; 4°42'18"E	5415	145	4475'66	23	16	<i>Lophomenia dorsocaeca</i> sp. nov. <i>Amboherpia dollicopharyngeata</i> sp. nov. <i>Veromenia singula</i> sp. nov. <i>Kruppomenia angolensis</i> sp. nov. <i>Kruppomenia glandulata</i> sp. nov. <i>Spiomenia pusilla</i> sp. nov. <i>Abyssosherpia ctenata</i> sp. nov.
348	6	28.07.2000	16°18'06"S; 5°27'12"E	5390	16°19'18"S; 5°27'12"E	5387	145	4475'66	16	12	<i>Amboherpia dollicopharyngeata</i> sp. nov. <i>Veromenia singula</i> sp. nov. <i>Kruppomenia glandulata</i> sp. nov. <i>Abyssosherpia ctenata</i> sp. nov.
350	6	29.07.2000	16°14'18"S; 5°26'48"E	5389	16°14'54"S; 5°26'42"E	5389	103	3179'27	1	1	<i>Amboherpia dollicopharyngeata</i> sp. nov.

Tabla 1. Datos de las estaciones de muestreo.

### **3. METODOLOGÍA**



### 3. Metodología

#### 3.1. Método de recolección

Durante la expedición DIVA 1 se realizaron muestreos en estaciones situadas en un transecto no lineal de unos 1000 km de longitud. En cada estación de muestreo se utilizaron varias dragas: una *epibenthic sledge* (figura 11), una *Agassiz-trawl*, una *box-corer* y una *multicorer*.

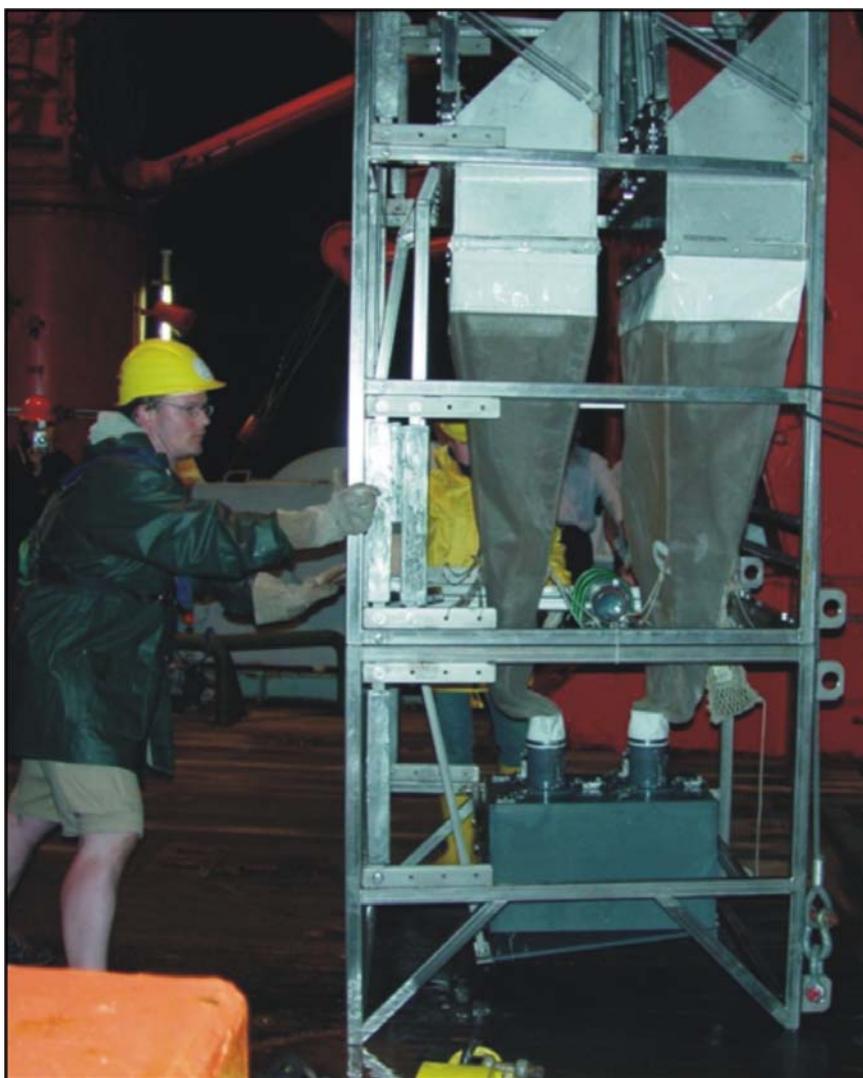


Figura 11. *Epibenthic sledge*)

Los solenogastros estudiados en esta memoria fueron recolectados exclusivamente mediante la *epibenthic sledge*, con la que se tomaron dos arrastres por estación. La draga se arrastró por el fondo a una velocidad de 1-1'5 nudos entre 1'5 y 2 horas. La *epibenthic sledge* está constituida por una estructura de acero que lleva acoplados dos copos colectores sobrepuestos de luz de malla de 500  $\mu\text{m}$  (figura 11). 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. La parte frontal inferior dispone de una pletina en posición oblicua ( $45^\circ$ ) que se 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. Esta draga recoge la meiofauna epibentónica y la endobentónica que vive a pocos centímetros de profundidad en el sedimento.

Debido a que los fondos abisales presentan una alta biodiversidad específica pero baja biomasa, la meiofauna está muy dispersa, por lo que la *epibenthic sledge* es muy útil para la recolección de solenogastros al concentrar la fauna que recoge a lo largo de un largo transecto.

### **3.2. Métodos de fijación, conservación y separación**

Las muestras recogidas en los colectores se tamizaron en una torre de tamices de 1, 0'5 y 0'25 mm de luz de malla. Se fijaron inmediatamente con el fin de evitar la descomposición de los animales por el choque térmico que produce la diferencia de temperatura entre el fondo ( $2'48^\circ\text{C}$ ) y la superficie ( $20^\circ\text{C}$ ) debido a lo cual toda la fauna llegaba a bordo ya muerta. La fijación se realizó introduciendo las muestras en etanol de  $70^\circ$  que estaba neutralizado con tetraborato disódico para evitar la degradación de las estructuras esqueléticas.

La separación de los especímenes de la muestra fijada se realizó posteriormente en el laboratorio bajo la lupa binocular. Los animales se conservaron en etanol de 70° neutralizado con tetraborato disódico.

### 3.3. Métodos de estudio de la anatomía externa

#### 3.3.1. Estudio *in toto*

Tras la separación se acometió el estudio *in toto* de los ejemplares, realizándose una descripción de la anatomía externa de los animales. Para ello se colocó cada individuo en una placa de Petri bajo la lupa binocular o el microscopio óptico, fotografiando y midiendo cada ejemplar. Se realizaron anotaciones del color y la forma; se estudiaron los tipos de escleritos *in situ*, su disposición, su distribución y ángulo de inserción; la presencia o ausencia de protuberancias en la cutícula; se describieron el surco pedio, la cavidad paleal y la posible presencia de estiletes copuladores.

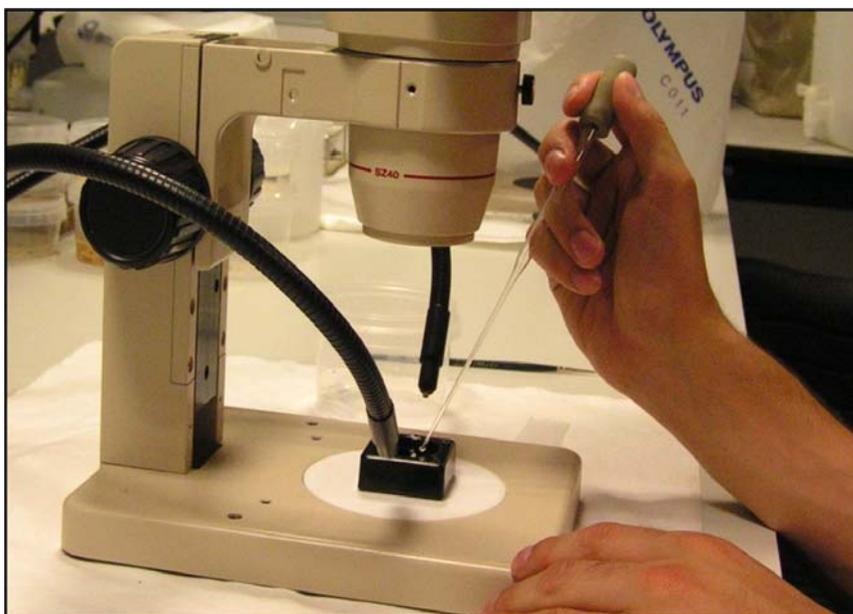


Figura 12. Lavado con agua destilada de los escleritos en una placa excavada.

### **3.3.2. Estudio de los escleritos en el microscopio**

Para el estudio de los escleritos de la cutícula se procedió a la extracción de pequeñas porciones del manto cortando una pequeña sección de la región media del animal. Ésta se dividió en dos partes, dorsal y ventral, para conocer la distribución de los escleritos en la cutícula. En ocasiones, se extrajeron directamente los escleritos de las regiones dorsal y ventral mediante el empleo de una aguja entomológica enmangada de punta muy fina y ganchuda. Las muestras obtenidas se transfirieron al fondo de una placa negra excavada (con el fin de poder observar los escleritos durante su manipulación) con hipoclorito sódico al 5% durante 12-24 horas para eliminar la materia orgánica. Después, se retiró el hipoclorito sódico, se lavaron los escleritos varias veces con agua destilada (figura 12) y se colocaron, con ayuda de un pincel, sobre portaobjetos para su observación en los microscopios óptico y electrónico.

A las preparaciones para el microscopio óptico se añadieron unas gotas del medio de montaje, en este caso Bálsamo de Canadá, y se colocó el cubreobjetos, dejándose después secar durante varios días.

Las muestras para el microscopio electrónico de barrido se depositaron sobre un cubreobjetos circular que se pegó en un portaobjetos de microscopía electrónica de barrido. Tras ello se metalizaron con oro-paladio.

Una vez obtenidas las preparaciones se llevó a cabo su observación en el microscopio correspondiente.

## **3.4. Métodos de estudio de la anatomía interna**

### **3.4.1. Cortes seriados**

Para el estudio de la anatomía interna se realizaron cortes transversales seriados de los especímenes. Debido a que los órganos internos de los solenogastros que presentan valor taxonómico se sitúan en la región posterior y anterior del cuerpo, suele ser suficiente con seccionar estas regiones, pero en este caso, como los ejemplares eran de pequeño tamaño, se cortaron los animales completos. La obtención de los cortes seriados requiere los siguientes pasos:

***Descalcificación.-*** Este proceso permite la eliminación de las estructuras de carbonato cálcico (escleritos y estiletes copuladores) para evitar que se produzcan rupturas y desgarros en los tejidos cuando se realicen los cortes histológicos. El agente descalcificante empleado fue el ácido etilén-diaminotetracético (EDTA) en solución al 5'5 % en formol al 10 % que se aplicó durante 12 horas. Éste es un agente quelante de calcio que actúa de forma lenta a un pH próximo a la neutralidad. Tiene la ventaja, frente a otros agentes descalcificantes, de no introducir artefactos en los componentes tisulares si se han fijado previamente (SCHELTEMA & KUZIRIAN, 1991).

***Deshidratación y aclarado.-*** La deshidratación consiste en la eliminación del agua de los tejidos; es necesaria para que sea posible la inclusión en parafina, ya que ambas sustancias no son miscibles. Se realizó mediante 2 baños en etanol de 90° durante 30 minutos, seguidos de otros 3 baños en etanol absoluto de 30 minutos. Durante el último baño en etanol absoluto se añadió una pequeña cantidad de una solución saturada de eosina en etanol absoluto, para que los especímenes adquirieran un color rojizo que facilitase la orientación en el bloque de parafina. Una vez deshidratados, los especímenes deben someterse a un proceso de aclarado, que tiene como finalidad extraer el etanol en el que se han embebido los tejidos y sustituirlo por un agente aclarante que disuelve tanto el etanol absoluto como la parafina. Se llevó a cabo sumergiendo los animales en xileno durante 10 minutos.

***Inclusión y confección del bloque.-*** La inclusión es el proceso por el que un agente incluyente, en este caso la parafina, ocupa los espacios intra- y extracelulares de los individuos. Se realizó sometiendo a los especímenes a tres baños consecutivos de 1 hora en parafina fundida dentro de una estufa a 60°C. Una vez que los animales fueron incluidos, se realizó la confección de bloques duros y homogéneos susceptibles al corte. Para ello se empleó un molde rectangular de plástico. El molde se llenó primeramente con suficiente parafina fundida para que cubriera cada espécimen. A continuación se depositó y orientó cada animal en su bloque para obtener cortes transversales y se colocó sobre el molde un portabloques que al enfriarse la parafina quedó unido al bloque. Cuando los bloques se endurecieron, se realizó su desmoldado. El último paso fue tallar cada bloque con un bisturí, es decir, desbastarlo con el fin de obtener una talla de forma rectangular, cuadrada o de trapecio

regular, ya que éstas son las formas más apropiadas para conseguir en el microtomo una cinta lineal de cortes seriados.

**Cortes seriados.-** Se realizaron cortes de 5  $\mu\text{m}$  en un microtomo de rotación (figura 13). Las cintas de cortes se colocaron sobre portaobjetos en los que se habían depositado unas gotas de agua destilada. Previamente, para evitar que los cortes se desprendieran del portaobjetos, se extendió, en cada uno, una gota de una disolución muy diluida de cola de carpintero en agua destilada. Se colocaron dos o tres cintas en cada portaobjetos y se situaron sobre una placa calefactora a 42-45°C durante unos segundos para que las cintas se estiraran. Por último, se retiró el exceso de agua destilada de los portaobjetos y se secaron en la estufa a 40°C durante 24 horas.

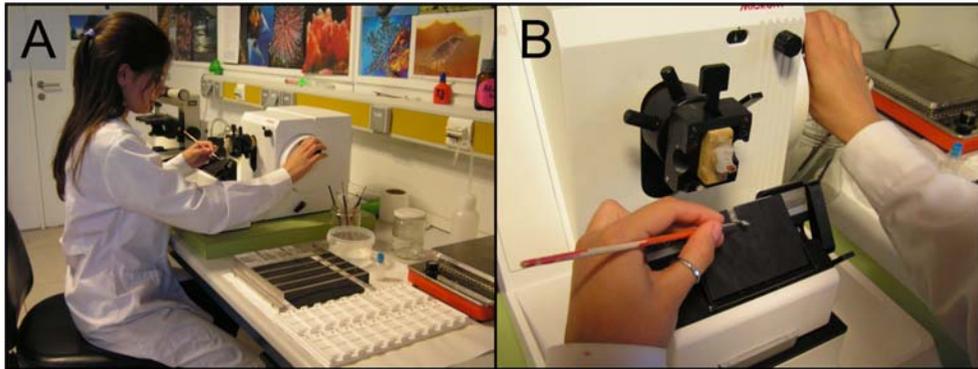


Figura 13. A. Microtomista realizando cortes seriados. El giro del volante del microtomo permite obtener la cinta que se deposita sobre un portaobjetos, el cual se coloca posteriormente sobre la placa calefactora. B. Detalle de la cinta, despegándose de la cuchilla con ayuda de un pincel húmedo.

**Desparafinado y rehidratación.-** El desparafinado tiene como finalidad la eliminación de la parafina para que posteriormente pueda llevarse a cabo la tinción, ya que los colorantes, al presentarse en una solución acuosa, no podrían actuar sobre los tejidos embebidos en parafina. Se realizó mediante dos baños consecutivos de 15 minutos en xileno. Tras el desparafinado es necesaria la rehidratación de los cortes, con el fin de reintroducir agua en los tejidos y eliminar el xileno, sustancia que impediría la tinción por no ser miscible con el agua. Se consiguió por medio de baños consecutivos de un minuto en etanol absoluto, etanol de 90° y agua destilada.

**Tinción de los cortes y montaje.-** La tinción otorga a los cortes una coloración contrastada para que se puedan reconocer los distintos órganos y

tejidos. Para la tinción se empleó el tricrómico de Mallory, en el que se utilizan tres colorantes: fucsina ácida, naranja G y azul de anilina (GABE, 1968). Se trata de una coloración que se realiza en dos tiempos, de tal forma que primero se tiñe con fucsina ácida y después con una solución en la que están presentes los otros dos colorantes. Esta coloración proporciona un color rojo a los núcleos, rosa al citoplasma y distintos tonos de azul al colágeno y a la mucina (LILLIE, 1977).

La tinción se realizó sumergiendo los portaobjetos en fucsina ácida (solución en agua destilada al 0'5%) durante 15 minutos (figura 14A, B). A continuación se dejaron orear durante 25 minutos. Después se colorearon durante 20 minutos en una solución acuosa de azul de anilina (0'5%), naranja G (2%) y ácido fosfotúngstico (1%) y se eliminó el exceso de colorante con un pase por agua destilada seguido de otro en etanol de 96° (GABE, 1968).

El montaje de las preparaciones (figura 14C, D) se realizó con una resina sintética, en este caso Eukitt. Estas resinas sintéticas son medios de montaje líquidos miscibles en hidrocarburos bencénicos como el xileno, por

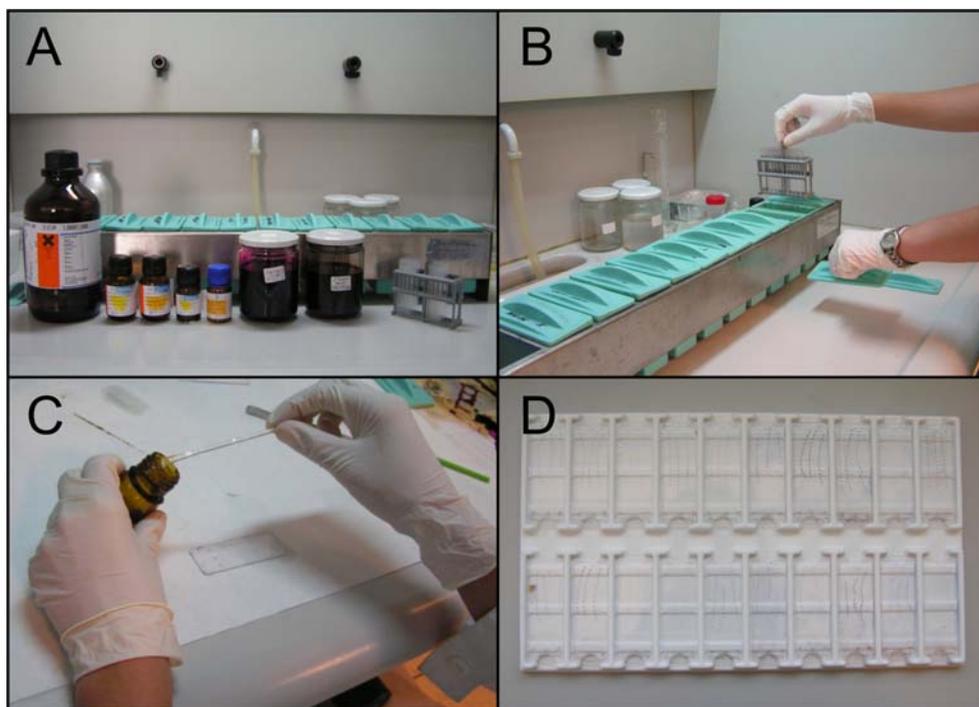


Figura 14. A. Colorantes. B. Proceso de tinción. C. Montaje de las preparaciones. D. Bandeja con las preparaciones terminadas.

lo que para su uso los cortes teñidos se deshidrataron previamente mediante un baño rápido en etanol absoluto y después se sumergieron en un baño de xileno. Se añadió la resina y se colocó el cubreobjetos; después las preparaciones se dejaron secar al menos durante 24 horas, tras lo cual ya se pudieron observar en el microscopio óptico.

### **3.4.2. Reconstrucción anatómica**

La reconstrucción anatómica consiste en analizar las relaciones entre los cortes transversales de toda la serie, obteniendo una representación de la conformación espacial sagital del espécimen (GENESER, 2000). Esto permite conocer la anatomía del individuo.

En primer lugar se realizó un estudio general de los cortes seriados, desde la región anterior del cuerpo a la posterior, para localizar las principales estructuras y hacer su seguimiento a lo largo de los cortes. La reconstrucción de la anatomía del animal se realizó en papel milimetrado (figura 15). Para realizar las mediciones se tomó como punto de referencia el surco pedio. Sobre este punto se fijó el cero del micrómetro. En cada corte se midió la distancia que había desde el punto de referencia hasta cada estructura que se iba a reconstruir. Esta distancia se marcó en el eje de ordenadas mediante un punto en el papel milimetrado, empleando para cada órgano a dibujar un color diferente. Este proceso se realizó con todos los cortes, obteniéndose una serie de puntos que al unir los del mismo color proporciona la conformación de cada órgano o aparato, vista en un plano sagital. Una vez obtenida la reconstrucción se realizó un dibujo de la misma con el programa Corel-Draw 11.

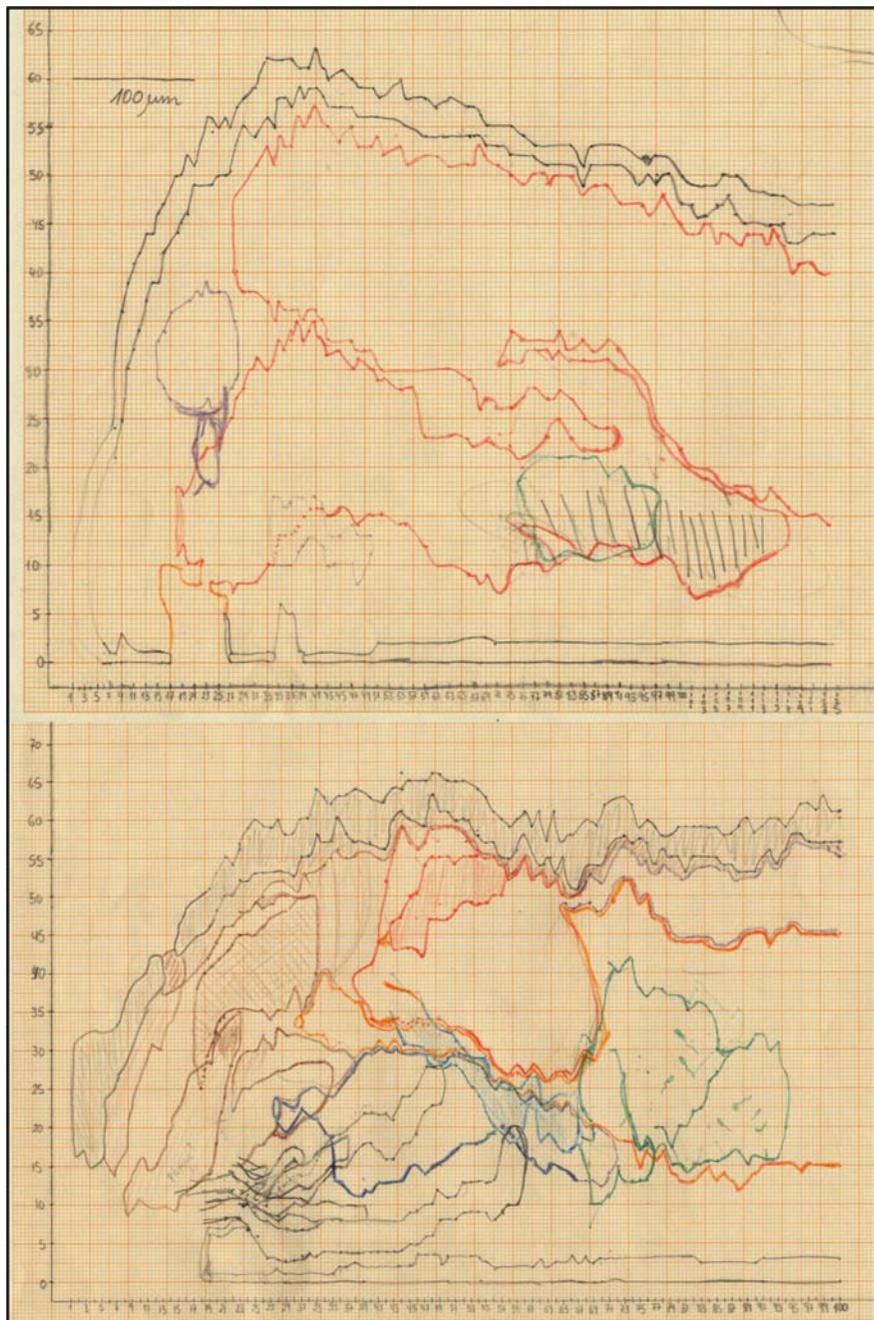


Figura 15. Reconstrucción anatómica en papel milimetrado de *Spiomenia pusilla* sp. nov.



## **4. RESULTADOS**



## 4. Resultados

### 4.1. Introducción

En este capítulo se presentan los resultados del estudio de 37 ejemplares de solenogastros recolectados en la cuenca abisal de Angola, pertenecientes a 9 especies que resultaron ser nuevas para la Ciencia.

En primer lugar, se recopila la diagnosis del orden, familia, subfamilia y género al que pertenece cada especie.

Tras la diagnosis de cada familia o subfamilia se indican los géneros que engloba. Tras la diagnosis de los géneros se enumeran todas las especies descritas, señalando su distribución geográfica y profundidad.

Para cada una de las especies estudiadas se elabora la diagnosis, se indica el *derivatio nominis* y la relación del material estudiado. A continuación se describe la especie siguiendo el esquema: *habitus*, manto, surco pedio y cavidad paleal, aparato digestivo, sistema nervioso y órganos de los sentidos y aparato reproductor.

Por último se hace una discusión para cada taxón, estudiando los caracteres que permiten clasificarlo taxonómicamente y otorgarle la validez como un nuevo taxón.

Cada especie se acompaña con la fotografía de su *habitus*, fotografías al microscopio óptico de los cortes histológicos más significativos, dibujos de la reconstrucción anatómica de las regiones anterior y posterior del cuerpo, de los escleritos y de la rádula.

Finalmente, en la discusión se incluyen tablas donde se muestran las diferencias de los géneros y especies que se estudian.



## 4.2. Especies de solenogastros de la cuenca abisal de Angola

### 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) (GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

### Familia **Pruvotiniidae** Heath, 1911

**Diagnosis.-** Con escleritos aciculares huecos. Con escleritos aciculares huecos con forma de gancho, con o sin glándula dorsofaríngea, con o sin pliegues respiratorios. Rádula dística o ausente. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por dos conductos con células glandulares subepiteliales (tipo A), o por glándulas foliculares subepiteliales circunfaríngeas, o por células glandulares epiteliales (tipo C).

Pararrhopaliinae Salvini-Plawen, 1978. Eleutheromeniinae Salvini-Plawen, 1978. Lophomeniinae Salvini-Plawen, 1978. Halomeniinae Salvini-Plawen, 1978. Urciherpiinae García-Álvarez, Urgorri & Salvini-Plawen, 2001.

### Subfamilia **Lophomeniinae** Salvini-Plawen, 1978

**Diagnosis.-** Sin escleritos huecos con forma de gancho. Con glándula dorsofaríngea. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo A (SALVINI-PLAWEN, 1978).

*Lophomenia* Heath, 1911. *Metamenia* Thiele, 1913. *Hypomenia* Van Lummel, 1930. *Forcepimena* Salvini-Plawen, 1969.

## Género *Lophomenia* Heath, 1911

**Diagnosis.-** Cutícula de grosor variable. Con escleritos aciculares huecos. Sin escleritos huecos con forma de gancho. Cavidad atriobucal común. Rádula dística. Con glándula dorsofaríngea. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por dos conductos con células glandulares subepiteliales (tipo A; tipo *Pararrhopalia*). Intestino con constricciones. Con un orificio genital. Sin estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

*Lophomenia spiralis* Heath, 1911. Islas Nilhau (Hawai) (Pacífico), 100-1200 m.

*Lophomenia dorsocaeca* sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5415 m.

### *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov.

**Diagnosis.-** Cuerpo de 3'7 mm de longitud por 1'3 mm de diámetro en la región media. Sin protuberancias ni quillas. Cutícula delgada (10-15  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas. Con escleritos aciculares huecos de inserción oblicua en una capa. Cavidad atriobucal común. Surco pedio con un pliegue que entra en la cavidad paleal. Con una glándula dorsal no papilar en la faringe. Rádula dística con 20 pares de dientes (18  $\mu\text{m}$  de largo; 13  $\mu\text{m}$  de ancho) sin denticulación. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por un par de ampollas (conductos cortos y anchos) rodeadas por células glandulares subepiteliales que secretan su contenido en la luz de la ampolla (tipo A; tipo *Pararrhopalia*). Intestino con ciego anterodorsal doble y constricciones laterales. Conducto de desove par en la región anterior e impar en la posterior. Con un orificio genital. Con pliegues respiratorios. Con un órgano sensitivo dorsoterminal.

#### *Derivatio nominis*

Latín: *dorsum*, dorso; latín: *caecus*, ciego. En referencia al ciego intestinal anterodorsal.

#### **Material examinado**

Un ejemplar.

**Localidad tipo.-** Holotipo: cuenca abisal de Angola, estación 344 (área 5) Me48/1 DIVA 1 (17°06'12"S; 04°41'42"E -17°07'30"S; 04°42'18"E; 5415 m de profundidad).

### **Descripción**

**Habitus.-** Animal de 3'7 mm de longitud, 1'2 mm de diámetro en la región anterior, 1'3 mm en la región media y 0'75 mm en la región posterior. Cuerpo grueso y corto, sin abultamientos ni quillas. Con escleritos de inserción oblicua bastante sobresalientes de la cutícula. Con el surco pedio bien visible. Color blanco tras su fijación y conservación en etanol de 70° (figura 16).

**Manto.-** Cutícula delgada (10-15  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas. Escleritos de inserción oblicua, dispuestos en una sola capa, aunque en algunas regiones parece existir dos capas. Presenta dos tipos de escleritos (figura 17B): escleritos aciculares huecos, de los que sólo se encontraron fragmentos (260  $\mu\text{m}$  de largo; 10  $\mu\text{m}$  de ancho) en las muestras obtenidas y escleritos tipo escama con forma de hoja de cuchillo (95  $\mu\text{m}$  de largo; 22  $\mu\text{m}$  de anchura máxima) situados a los lados del surco pedio.



Figura 16. *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov. *Habitus*.

**Surco pedio y cavidad paleal.-** El surco pedio comienza en una foseta pedia (75  $\mu\text{m}$  de largo; 220  $\mu\text{m}$  de ancho; 150  $\mu\text{m}$  de alto) densamente ciliada, en la que se abren un par de glándulas pedias grandes. El surco pedio posee un pliegue que entra en la cavidad paleal.

La cavidad paleal (200  $\mu\text{m}$  de largo; 300  $\mu\text{m}$  de ancho; 400  $\mu\text{m}$  de alto) se abre al exterior subterminalmente. En la región anterodorsal desemboca el recto y en la región anteroventral termina el conducto de desove. Presenta 10 pliegues respiratorios con forma de laminillas longitudinales (figura 17C; 20C, D).

**Aparato digestivo.-** La boca se abre en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común y se continua por una faringe (500  $\mu\text{m}$  de largo; 250  $\mu\text{m}$  de ancho; 280  $\mu\text{m}$  de alto) con una amplia luz y un epitelio interno plegado. La región media de la faringe presenta una capa de musculatura circular gruesa (30-40  $\mu\text{m}$  de grosor) (figura 17A; 18C). En la región de la faringe situada sobre la foseta pedia desemboca dorsalmente una glándula dorsal no papilar, constituida por numerosas células glandulares agrupadas y rodeadas de musculatura que vierten sus secreciones directamente en la faringe (figura 17A; 18A, B). La faringe posee en toda su longitud células glandulares faríngeas que son más abundantes en la región media. En la región posterior de la faringe se sitúa el aparato radular, constituido por una rádula dística formada por unos 35 pares de dientes, 13 de los cuales se sitúan en el saco radular anteroventral y 7 pares en la vaina radular. Los dos dientes de cada fila presentan una sínfisis de unión en su base. Cada diente tiene un tamaño de 18  $\mu\text{m}$  de largo por 13  $\mu\text{m}$  de ancho y no presenta denticulación. La región central del aparato radular se sitúa sobre un par de células vacuoladas de soporte (35  $\mu\text{m}$  de diámetro) (figura 17A; 18C-F). Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están formados por un par de ampollas (conductos cortos y anchos) rodeados por células glandulares subepiteliales que secretan su contenido en la luz de la ampolla (tipo A, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Pararrhopalia*, según HANDL & TODT, 2005) y desembocan lateralmente en el saco radular (figura 17A; 18C, D). La región postradular del tracto digestivo forma un esófago rodeado de células glandulares que se estrecha y desemboca en la región frontal del intestino. Tanto la región posterior de la faringe como el esófago aparecen rodeados

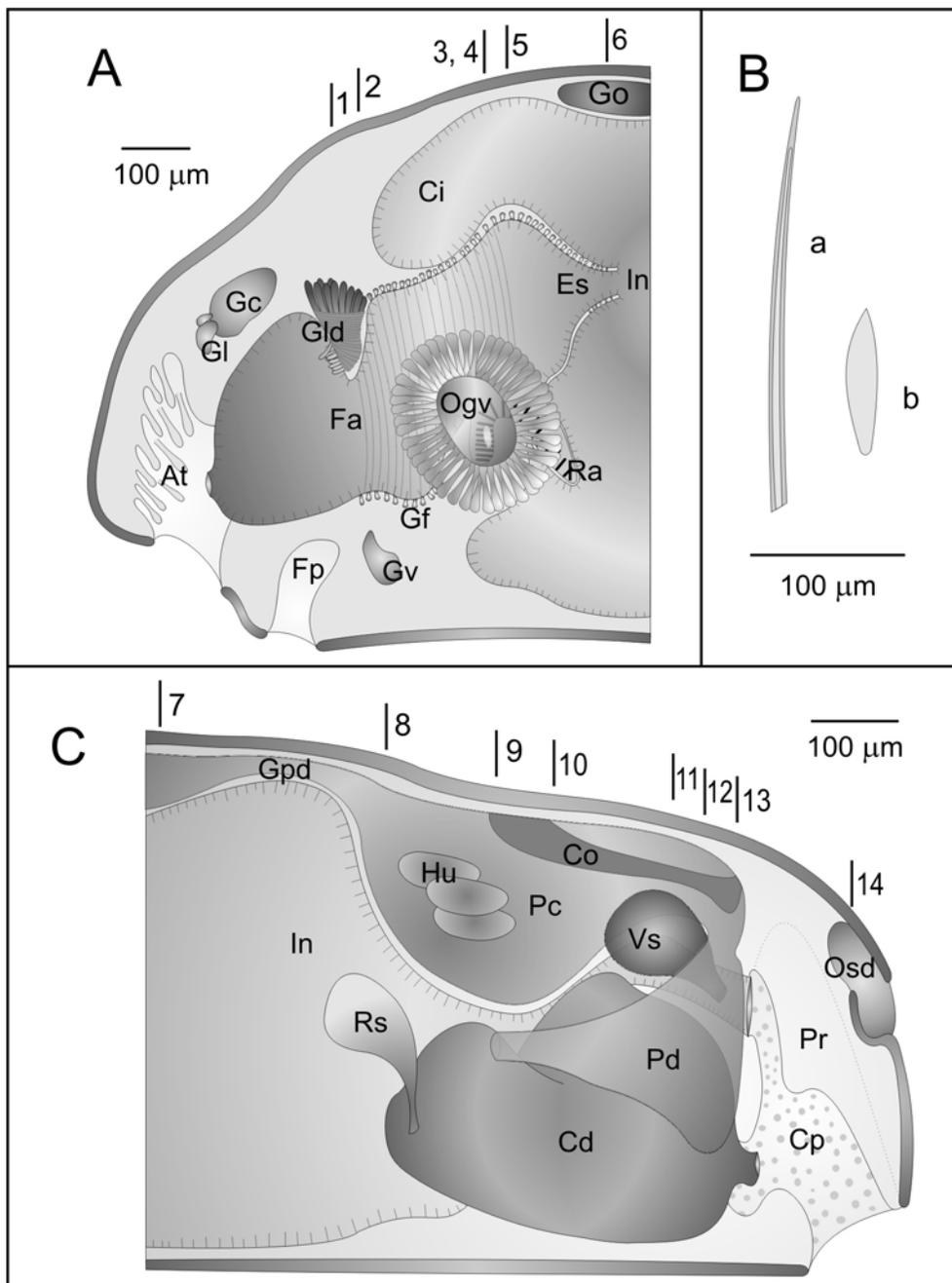


Figura 17. *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov. A. Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. B. Escleritos: a. Fragmento de esclerito acicular hueco; b. Escama del surco pedio. C. Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. (At) atrio, (Cd) conducto de desove, (Ci) ciego intestinal, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Es) esófago, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedía, (Gc) ganglio cerebroideo, (Gf) glándula faringea, (Gl) ganglio lateral, (Gld) glándula dorsal de la faringe, (Go) gónada, (Gpd) gonopericardioducto, (Gv) ganglio ventral, (Hu) huevo, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Ra) rádula, (Rs) receptáculo seminal, (Vs) vesícula seminal. Las líneas 1-6 corresponden a los cortes transversales A-E y F de la figura 18; las líneas 7-10 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 19; las líneas 11-14 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 20.

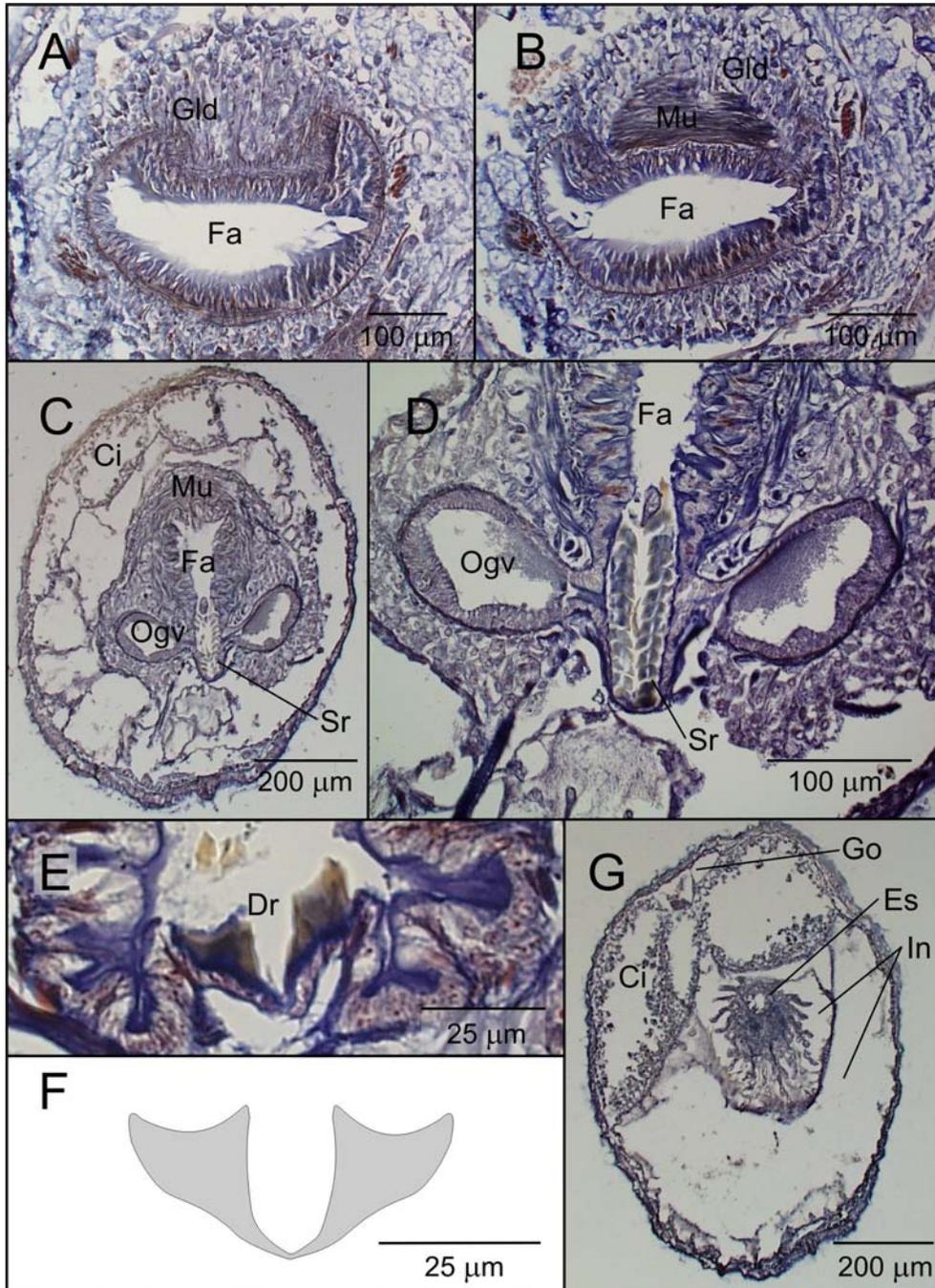


Figura 18. *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior (A-E y G) correspondientes a las líneas 1-6 de la figura 17A y reconstrucción de los dientes radulares (F). A. y B. Glándula dorsal. C. y D. Rádula y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. E. y F. Dientes radulares. G. Esófago y ciegos intestinales. (Ci) ciego intestinal, (Dr) dientes radulares, (Es) esófago, (Fa) faringe, (Gld) glándula dorsal de la faringe, (Go) gónadas, (In) intestino, (Mu) musculatura, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Sr) saco radular.

por la región anterior del intestino, que se prolonga anteriormente a su alrededor (figura 18G). Además, el intestino posee dos ciegos anterodorsales que se sitúan sobre la faringe (figura 18G) y presenta constricciones laterales. La región posterior del intestino se estrecha situándose entre los conductos de desove para formar finalmente un recto ciliado que desemboca a través del ano en la pared anterodorsal de la cavidad paleal (figura 17C; 19C, D; 20A-C).

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo (100  $\mu\text{m}$  de largo; 160  $\mu\text{m}$  de ancho; 150  $\mu\text{m}$  de alto) es de sección transversal cuadrangular y se sitúa a la altura del comienzo de la faringe. En su región anterior se encuentran unidos dos ganglios más pequeños (25  $\mu\text{m}$  de largo; 40  $\mu\text{m}$  de diámetro). A ambos lados del ganglio cerebroideo se localizan dos ganglios laterales (35  $\mu\text{m}$  de largo; 40  $\mu\text{m}$  de ancho; 60  $\mu\text{m}$  de alto) de los que parten nervios que inervan la boca y el atrio. Los ganglios ventrales (70  $\mu\text{m}$  de largo; 60  $\mu\text{m}$  de ancho; 60  $\mu\text{m}$  de alto) están detrás de la foseta pedia (figura 17A).

El atrio u órgano sensitivo atrial (125  $\mu\text{m}$  de largo; 220  $\mu\text{m}$  de ancho; 300  $\mu\text{m}$  de alto) se sitúa en la región anterior de la cavidad atriobucal y presenta numerosas papilas simples (figura 17A).

Dorsoposteriormente, a la altura de la cavidad paleal, se localiza un órgano sensitivo dorsoterminal (figura 17C; 20D).

**Aparato reproductor.-** Las gónadas están formadas por un par de largos tubos situados sobre la parte posterior de los ciegos intestinales anterodorsales y el intestino (figura 18G). En su interior aparecen óvulos de hasta 60  $\mu\text{m}$  de diámetro adheridos a las paredes lateromediales de las gónadas y espermatozoides que ocupan el resto del espacio gonadal (figura 19A). Las gónadas maduran desde la región anterior hacia la posterior; aparecen simultáneamente óvulos y espermatozoides. Las gónadas terminan en un par de gonopericardioductos ciliados que desembocan en un amplio pericardio. El pericardio es más ancho en la región anterior que en la posterior y en su interior se encuentra un corazón tubular (figura 19B-D; 20A, B). También en el interior del pericardio se observaron tres huevos de sección transversal oval (125  $\mu\text{m}$  de largo; 80  $\mu\text{m}$  de diámetro) (figura 17C; 19C).

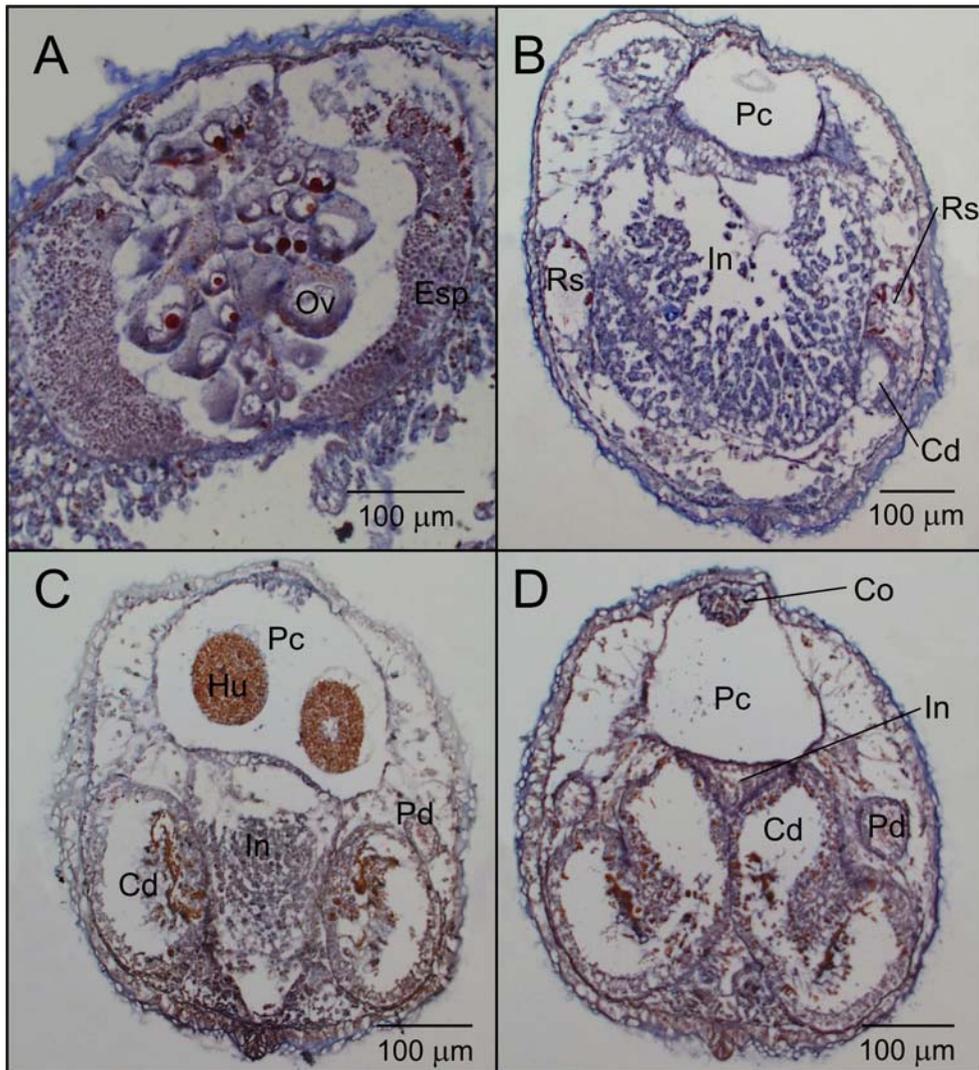


Figura 19. *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov. Fotografías de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 7-10 de la figura 17C. A. Gónadas. B. Receptáculo seminal. C. y D. Región par del conducto de desove. (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Esp) espermatozoides, (Hu) huevo, (In) intestino, (Ov) óvulo, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Rs) receptáculo seminal.

De la región posterior del pericardio parten dos amplios pericardioductos, cuyas paredes internas están ciliadas, en los que se observa una alta densidad de espermatozoides. En la región proximal de cada pericardioducto se abre una vesícula seminal (125 µm de largo; 100 µm de ancho; 100 µm de alto) repleta de espermatozoides (figura 17C; 20A). Los pericardioductos desembocan dorsolateralmente en sendos conductos de desove (figura 19C).

En la región posterior de cada conducto de desove se abre un pequeño receptáculo seminal (100  $\mu\text{m}$  de largo; 60  $\mu\text{m}$  de ancho; 90  $\mu\text{m}$  de alto) con espermatozoides que se dirige hacia la parte anterior del cuerpo (figura 17C; 19B). Los dos conductos de desove se sitúan a ambos lados del intestino. En el tercio posterior de su longitud, los conductos de desove se unen, formando un único conducto, inicialmente bilobulado y con una gran cantidad de células glandulares (figura 19C, D; 20A, B); posteriormente, el conducto de

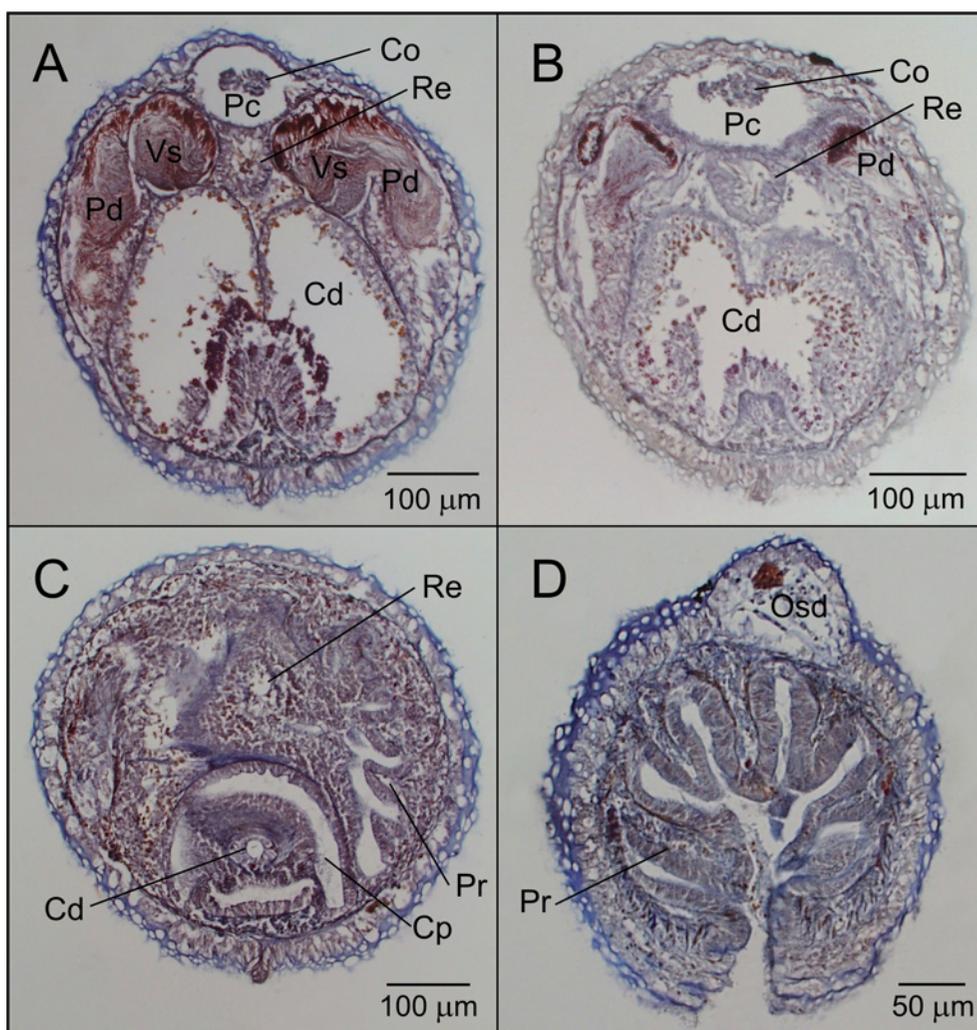


Figura 20. *Lophomenia dorsocaeca* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 11-14 de la figura 17C. A. Vesículas seminales. B. Región impar del conducto de desove. C. Abertura del conducto de desove. D. Órgano sensitivo dorsoterminal y pliegues respiratorios. (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Re) recto, (Vs) vesícula seminal.

desove se estrecha y desemboca a través de un orificio genital en la región anteroventral de la cavidad paleal (figura 20C).

No presenta estiletes copuladores ni espículas prepaleales.

### **Discusión**

*Lophomenia dorsocaeca* sp. nov. pertenece al orden Cavibelonia Salvini-Plawen, 1978, por presentar escleritos aciculares huecos en la cutícula y a la familia Pruvotinidae Heath, 1911, por poseer una rádula dística y órganos glandulares ventrolaterales de tipo A, según SALVINI-PLAWEN (1978); tipo *Pararrhopalia*, según HANDL & TODT (2005). La familia Pruvotinidae está dividida en cinco subfamilias definidas por la 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 o glándulas circunfaríngeas). *L. dorsocaeca* sp. nov. se caracteriza por presentar únicamente escleritos aciculares huecos, una glándula dorsal de la faringe y órganos ventrolaterales de la faringe de tipo A, lo que la clasifica dentro de la subfamilia Lophomeniinae.

Las especies que se incluyen en Lophomeniinae poseen una glándula dorsal papilar, es decir, una glándula dorsal que desemboca en la faringe a través de un corto tubo; en *L. dorsocaeca* sp. nov., en cambio, la glándula dorsal no es papilar, ya que desemboca directamente en la faringe. Esta característica de la glándula dorsal de *L. dorsocaeca* sp. nov. modifica las diagnósticos de la familia y la subfamilia, en el sentido de indicar sólo la presencia de una glándula dorsal de la faringe sin especificar la condición de papilar o no papilar.

Dentro de la subfamilia Lophomeniinae la nueva especie se incluye en el género *Lophomenia* Heath, 1911, (tabla 2) ya que su cavidad atriobucal es común, posee constricciones en el intestino y presenta un órgano sensitivo dorsoterminal (HEATH, 1911), mientras que los otros géneros de la subfamilia, *Metamenia*, *Hypomenia* y *Forcepimenia* presentan las cavidades atrial y bucal separadas. Además *Metamenia* e *Hypomenia* carecen de pliegues respiratorios y *Forcepimenia* no presenta órgano sensitivo dorsoterminal (THIELE, 1913; VAN LUMMEL, 1930; SALVINI-PLAWEN, 1969).

Género	Cavidad atrio bucal común	Glándula dorsofaringea	Constricciones en el intestino	Estiletes copuladores	Órgano sensitivo dorsoterminal	Pliegues respiratorios
<i>Lophomenia</i>	+	+	+	-	+	+
<i>Metamenia</i>	-	+	+	-	+	-
<i>Hypomenia</i>	-	+	-	-	?	-
<i>Forcepimenia</i>	-	+	+	?	-	?

Tabla 2. Diferencias entre los distintos géneros de la subfamilia Lophomeniinae. (+) Presencia. (-) Ausencia. (?) Desconocido.

Del género *Lophomenia* sólo se conocía la especie tipo, *Lophomenia spiralis* Heath, 1911, con la que *L. dorsocaeca* sp. nov. muestra claras diferencias (tabla 3). Así, *L. dorsocaeca* sp. nov. presenta un tamaño unas 6 veces menor que *L. spiralis*, posee una cutícula delgada frente a la cutícula gruesa de *L. spiralis* y carece de la quilla longitudinal dorsal que aparece en *L. spiralis*. Además *L. dorsocaeca* sp. nov. presenta una glándula dorsal de la faringe que se diferencia de la de *L. spiralis* por carecer de papila; no presenta denticulos en las placas radulares, los cuales sí aparecen en *L. spiralis*; posee un ciego intestinal anterodorsal doble ausente en *L. spiralis* y carecer de las espículas prepaleales propias de *L. spiralis* (HEATH, 1911).

Las características diferenciales entre ambas especies, *L. spiralis* y *L. dorsocaeca* sp. nov, son suficientemente identificativas para considerar que *L. dorsocaeca* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

Carácter	Tamaño (mm)	Cutícula	Quilla dorsal	Glándula dorsal	Denticulos en dientes radulares	Ciego intestinal	Espículas prepaleales
<i>Lophomenia spiralis</i>	24 x 1'5	Gruesa	+	Papilar	+	-	+
<i>Lophomenia dorsocaeca</i> sp. nov.	3'7 x 1'2	Delgada	-	No papilar	-	+	-

Tabla 3. Diferencias entre las especies del género *Lophomenia*. (+) Presencia. (-) Ausencia.



## Familia **Acanthomeniidae** Salvini-Plawen, 1978

**Diagnosis.-** Cutícula delgada. Con escleritos aciculares huecos y escamas. Rádula monoseriada o ausente. Con órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tubulares con grupos de células glandulares subepiteliales en uno o más grupos que desembocan en los conductos (tipo A; tipo *Acanthomenia*).

*Acanthomenia* Thiele, 1913. *Amboherpia* Handl & Salvini-Plawen, 2002. *Veromenia* gen. nov.

### Género **Amboherpia** Handl & Salvini-Plawen, 2002

**Diagnosis.-** Cutícula delgada sin papilas epidérmicas con escleritos aciculares huecos y escamas en una capa. Cavidad atriobucal común. Rádula monoseriada con denticulos dísticos. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tubulares con grupos de células glandulares subepiteliales que desembocan en los conductos (tipo A; tipo *Acanthomenia*). Con un orificio genital. Sin estiles copuladores. Sin pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal (HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

*Amboherpia heterotecta* Handl & Salvini-Plawen, 2002. Bergen (Noruega) (Atlántico norte), 610 m.

*Amboherpia dolichopharyngeata* sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5389-5415 m.

### ***Amboherpia dolichopharyngeata* sp. nov.**

**Diagnosis.-** Cuerpo de 2'6-4'5 mm de longitud por 0'4-0'8 mm de diámetro, 0'1 mm menor en el extremo posterior. Cutícula delgada (8 µm) sin papilas epidérmicas. Escleritos en una sola capa: aciculares huecos rectos y curvados; escamas macizas excavadas y no excavadas; escamas en forma de hoja de cuchillo a los lados surco pedio. Cavidad atriobucal común. Surco pedio con un pliegue pequeño que no entra en la cavidad paleal. Rádula monoseriada (15 µm de ancho; 23 µm largo) con dos denticulos dorsolaterales huecos. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe

tubulares, con un grupo de células glandulares subepiteliales que desemboca al final de cada conducto (tipo A; tipo *Acanthomenia*). Intestino con ciego anterodorsal y sin constricciones laterales. Con un par de vesículas seminales. Conducto de desove par en su región anterior e impar en la posterior. Con un orificio genital. Sin de estiles copuladores. Sin pliegues respiratorios. Con un órgano sensitivo dorsoterminal.

### ***Derivatio nominis***

Griego: *dolico*, largo; griego: *pharynx*, garganta; latín: *-atus*, provisto de. En referencia a su larga faringe.

### **Material examinado**

Dieciséis ejemplares.

***Localidad tipo.***- Holotipo: cuenca abisal de Angola, estación 350 (área 6) Me48/1 DIVA 1 (16°14'18"S; 05°26'48"E - 16°14'54"S; 05°26'42"E; 5389 m de profundidad); paratipos 1-9: cuenca abisal de Angola, estación 348 (área 6) Me48/1 DIVA 1 (16°18'06"S; 05°27'12"E - 16°19'18"S; 05°27'12"E; 5390 m de profundidad).

***Otras localidades.***- Paratipos 10-12: cuenca abisal de Angola, estación 340 (área 4) Me48/1 DIVA 1 (18°18'18"S; 04°41'18"E - 18°19'24"S; 04°41'54"E; 5395 m de profundidad); paratipos 13-15: cuenca abisal de Angola, estación 344 (área 5) Me48/1 DIVA 1 (17°06'12"S; 04°41'42"E - 17°07'30"S; 04°42'18"E; 5415 m de profundidad).

### **Descripción**

***Habitus.***- Animales de 2'6-4'5 mm de longitud por 0'4-0'8 mm de diámetro, 0'1 mm menor en el extremo posterior. Sin abultamientos ni quillas. Con escleritos de inserción oblicua que sobresalen de la cutícula. Surco pedio bien marcado. Color blanco, tras su fijación y conservación en etanol de 70° (figura 21).

***Manto.***- Cutícula delgada (8 µm) sin papilas epidérmicas. Con escleritos de varios tipos dispuestos en una capa (figura 22C): escleritos aciculares huecos, arqueados y de sección elíptica (60-220 µm largo; 4-5 µm ancho); escleritos aciculares huecos y rectilíneos (50-140 µm largo; 4-5 µm ancho); escleritos en forma de escama maciza, con el extremo distal apuntado

y el extremo proximal romo y más ancho; escleritos en forma de escama excavada (75-95  $\mu\text{m}$  largo; 8-10  $\mu\text{m}$  de anchura máxima) con el extremo distal agudo y el extremo proximal redondeado y más ancho (75-95  $\mu\text{m}$  largo; 12-15  $\mu\text{m}$  de anchura máxima). A los lados del surco pedio aparecen escleritos tipo escama en forma de hoja de cuchillo (60  $\mu\text{m}$  largo; 15  $\mu\text{m}$  anchura máxima).



Figura 21. *Amboherpia dolichopharyngeata* sp. nov. *Habitus*.

***Surco pedio y cavidad paleal.***- El surco pedio comienza en una foseta pedia (85  $\mu\text{m}$  largo; 50  $\mu\text{m}$  ancho; 30  $\mu\text{m}$  alto) con numerosos cilios largos y una abertura amplia al exterior (figura 22A). Presenta un pequeño pliegue ciliado que no entra en la cavidad paleal.

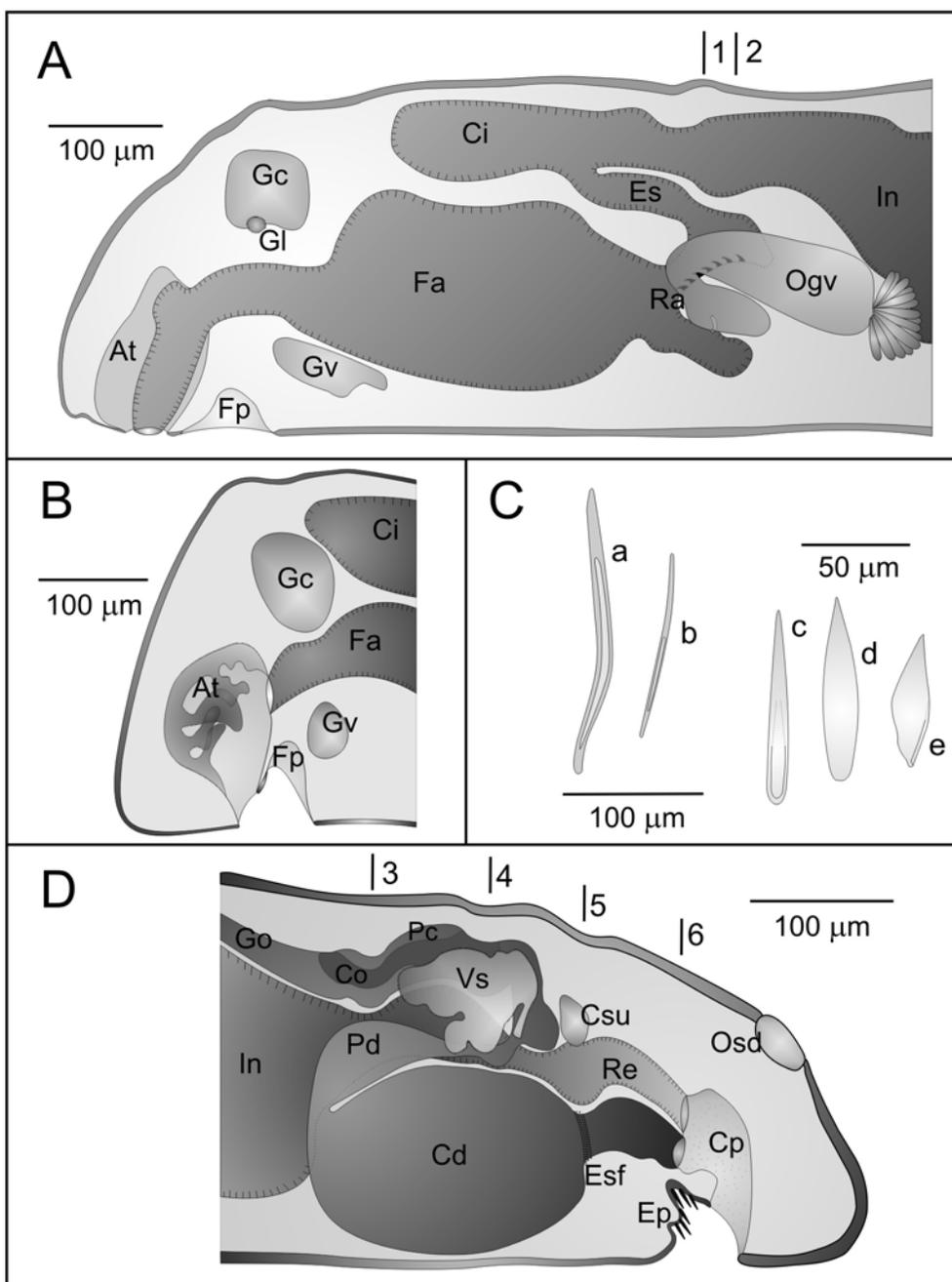
La cavidad paleal es de pequeño tamaño, carece de pliegues respiratorios y se abre ventralmente (figuras 22D). El epitelio de sus paredes es ciliado y posee células glandulares. En su región dorsoanterior se abre el ano y, ventralmente al mismo, el orificio genital. Presenta una invaginación ventral que forma una bolsa anterior a la cavidad paleal donde se sitúan las espículas prepaleales (de las que únicamente se pudieron contar 10) (figura 24D). La región anterior de esta bolsa posee musculatura y glándulas y en su región posterior presenta dos pequeños lóbulos laterales.

**Aparato digestivo.-** La boca es una estrecha abertura localizada en la región posterosuperior de la cavidad atriobucal común. Se continúa en una faringe larga y protraíble, recubierta de epitelio glandular. En ella se diferencian dos regiones: una anterior estrecha (150  $\mu\text{m}$  largo; 45  $\mu\text{m}$  diámetro) y otra posterior más larga y ancha (400  $\mu\text{m}$  largo; 85  $\mu\text{m}$  diámetro) (figura 22A).

Al final de la faringe se localiza el aparato radular formado por una rádula monoseriada con 6-7 filas de dientes, células vacuoladas de soporte y una vaina radular corta donde se observaron 1 ó 2 dientes (figura 22A). No existe saco radular diferenciado. Cada diente está formado por un cuerpo rectangular (15  $\mu\text{m}$  de ancho, 11  $\mu\text{m}$  de alto) sin protuberancias laterales, con dos denticulos dorsolaterales divergentes de 23  $\mu\text{m}$  de largo con 20  $\mu\text{m}$  de distancia entre sus extremos distales. Los denticulos son ganchudos, de sección transversal circular y con una cavidad interna (figuras 23B-D). La cavidad de cada denticulo comienza en el cuerpo del diente, donde está abierta al exterior y se continúa interiormente hasta el extremo distal del denticulo.

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están formados por dos largos tubos rodeados de musculatura (figuras 23A) que se abren a ambos lados de la faringe al nivel de la rádula; en la región posterior de cada tubo se sitúa un gran grupo de células glandulares subepiteliales (figura 23A, B) que vierten sus secreciones a los conductos (tipo A, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Acanthomenia*, según HANDL & TODT, 2005). La región dorsoposterior de la faringe continúa por un esófago corto con células glandulares unicelulares que se dirige anteriormente hasta abrirse en el intestino. El intestino presenta un ciego anterodorsal situado sobre la región posterior de la faringe (figuras 22A). El intestino presenta paredes delgadas y carece de pliegues y constricciones. En la luz del intestino se observaron nematocistos. La región posterior del intestino se estrecha en un recto ciliado que se abre a través del ano en la región dorsoanterior de la cavidad paleal.

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo (80  $\mu\text{m}$  largo; 100  $\mu\text{m}$  ancho; 60  $\mu\text{m}$  alto) de sección transversal trapezoidal, se localiza dorsalmente sobre la región anterior de la faringe. A ambos lados



**Figura 22.** *Amboherpia dolichopharyngeata* sp. nov. **A.** y **B.** Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. **C.** Escleritos: a. Esclerito acicular hueco curvado; b. Esclerito acicular rectilíneo; c. Escama excavada; d. Escama maciza; e. Escama del surco pedio. **D.** Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. (At) atrio, (Cd) conducto de desove, (Ci) ciego intestinal, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Csu) comisura suprarrectal, (Es) esófago, (Esf) esfínter, (Ep) espículas prepaleales, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroides, (Gl) ganglio lateral, (Go) gónada, (Gv) ganglio ventral, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Ra) rádula, (Re) recto, (Vs) vesícula seminal. Las líneas 1 y 2 corresponden a los cortes transversales A-C de la figura 23; las líneas 3-6 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 24.

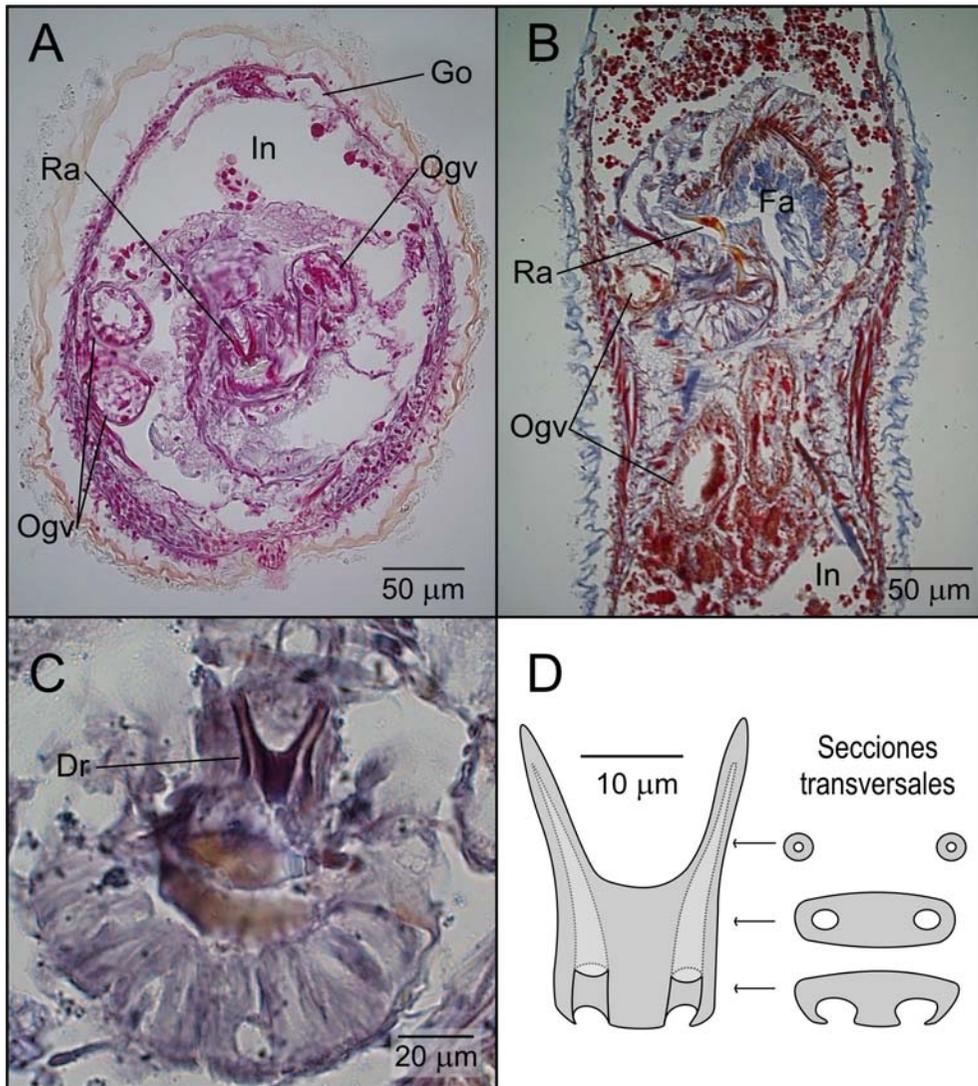


Figura 23. *Amboherpia dollicopharyngeata* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales (A, C) y frontal (B) de la región anterior y reconstrucción de un diente radular (D). A y C corresponden a las líneas 1 y 2 de la figura 22A. A. y B. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y rádula. C. y D. Rádula. (Dr) diente radular, (Fa) faringe, (Go) gónadas, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Ra) rádula.

de este ganglio se encuentran dos pequeños ganglios laterales (figura 22A, B).

Los dos grandes ganglios ventrales (90 µm largo; 100 µm ancho; 40 µm alto) se sitúan ventralmente a la faringe en la región posterior de la foseta

pedia, unidos entre sí mediante una comisura. Sobre el recto se observa la comisura suprarrectal (figura 22D).

El atrio u órgano sensitivo atrial está ciliado en su región posterior y presenta 7-10 papilas simples (figura 22A).

Posee un órgano sensitivo dorsoterminal situado posteriormente sobre la cavidad paleal (figura 22D).

**Aparato reproductor.-** Las gónadas son largas, tubulares y se disponen dorsalmente al tracto digestivo. En la región anterior se observaron gametocitos, en la media se encontraron óvulos (30-45  $\mu\text{m}$  de diámetro) y la posterior estaba llena de espermatozoides (8'5  $\mu\text{m}$  de largo) con un grueso flagelo fuertemente teñido. Los dos gonopericardioductos son cortos y se fusionan entre sí en su región posterior formando un único gonopericardioducto lleno de espermatozoides. El pericardio (200  $\mu\text{m}$  largo; 60  $\mu\text{m}$  ancho; 40  $\mu\text{m}$  alto) también contenía espermatozoides y presenta un corazón tubular (figura 22D; 24A, B). La región posterior del pericardio se estrecha y se continúa en una amplia bolsa de la que parten los dos pericardioductos. En la región proximal de estos se abre una vesícula seminal con espermatozoides (figura 22C; 24B).

Los pericardioductos se dirigen anteriormente y se ensanchan en su tramo final antes de desembocar cada uno en un conducto de desove. Estos son pares en el 1/5 de su longitud (figura 24A); después los conductos de desove se fusionan en un único conducto. La región posterior del conducto de desove, más estrecha, representa 1/4 parte de su longitud y se halla separada del resto del conducto por un esfínter musculoso muy desarrollado (figura 24C). Histológicamente se distinguen dos partes en el conducto de desove: una parte anterior con un epitelio glandular con células que producen, por el tipo de tinción observada, al menos dos tipos de secreciones y una parte posterior, situada tras el esfínter, que carece de células glandulares. El orificio genital es único y se sitúa en la región anterior de la cavidad paleal (figura 22D).

No tiene estiletes copuladores.

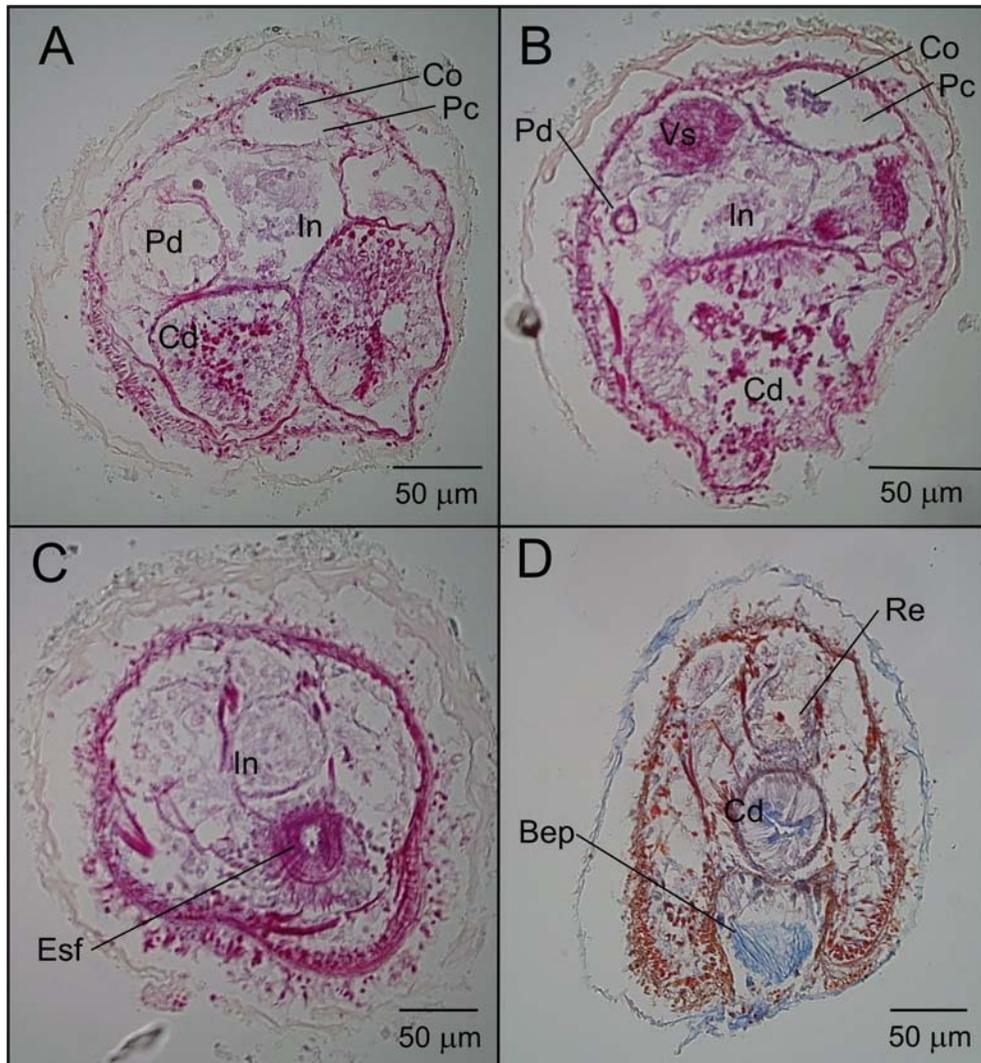


Figura 24. *Amboherpia dolichopharyngeata* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 3-6 de la figura 22D. A. Conducto de desove. B. Vesículas seminales. C. Esfínter del conducto de desove. D. Bolsa de espículas prepaleales. (Bep) bolsa de las espículas prepaleales, (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Esf) esfínter, (In) intestino, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Re) recto, (Vs) vesícula seminal.

## Discusión

*Amboherpia dolichopharyngeata* sp. nov. se clasifica en el orden Cavibelonia Salvini-Plawen, 1978, porque posee escleritos aciculares huecos y en la familia Acanthomeniidae Salvini-Plawen, 1978, porque posee una cutícula delgada, una rádula monoseriada y un par de órganos glandulares

ventrolaterales de la faringe en forma de conducto en los que desembocan grupos de células glandulares subepiteliales (tipo A, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Acanthomenia*, según HANDL & TODT, 2005). La nueva especie se incluye en el género *Amboherpia* Handl & Salvini-Plawen, 2002, por presentar una cavidad atriobucal común, una rádula monoseriada con una par de denticulos y por carecer de pliegues respiratorios (HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

El género *Amboherpia* estaba representado hasta el momento por una sola especie, *Amboherpia heterotecta* Handl & Salvini-Plawen, 2002, de la que *A. dolicopharyngeata* sp. nov. se diferencia (tabla 4) por tener los escleritos aciculares huecos más arqueados; porque los escleritos en forma de escama excavada no presentan una escotadura en la región proximal; y por presentar escleritos macizos en forma de escama no excavada.

Además, en *A. dolicopharyngeata* sp. nov. la faringe es estrecha en la región anterior, ancha en la posterior y en total es dos veces más larga que la de *A. heterotecta*; *A. dolicopharyngeata* sp. nov. no posee el esfínter muscular prerradular propio de *A. heterotecta* y, en cambio, presenta esófago; los dientes radulares de *A. dolicopharyngeata* sp. nov. carecen de la protuberancia lateral a ambos lados del cuerpo del diente y la cavidad de los denticulos no se une ventralmente formando una U como ocurre en *A. heterotecta*; los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de *A. dolicopharyngeata* sp. nov. poseen un solo grupo glandular situado al final de cada conducto y cada órgano glandular se abre lateralmente en la faringe al nivel del comienzo de la rádula, mientras que en *A. heterotecta* presentan varias agrupaciones de glándulas y los conductos se abren ventralmente en la faringe, en la región prerradular, justo antes del comienzo de la rádula.

En el aparato reproductor la región doble del conducto de desove en *A. dolicopharyngeata* sp. nov. supone solo 1/5 de su longitud, mientras que en *A. heterotecta* representa un 1/3 y la región posterior del conducto de desove en *A. dolicopharyngeata* sp. nov. tiene un esfínter muscular que no presenta *A. heterotecta* (HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

Los caracteres diferenciales entre ambas especies, *A. heterotecta* y *A. dolicopharyngeata* sp. nov., son suficientemente identificativos para considerar la validez de *A. dolicopharyngeata* sp. nov. como una nueva especie para la Ciencia.

Especies	Escamas macizas no excavadas	Esfínter preradular	Diente radular con protuberancia lateral en la base	Hueco de los dientes radulares en forma de U	Esófago	Conducto de desove con esfínter
<i>Amboherpia heterotecta</i>	-	+	+	+	-	-
<i>Amboherpia dolicopharyngeata</i> sp. nov.	+	-	-	-	+	+

Tabla 4. Principales diferencias entre las especies del género *Amboherpia*. (+) Presencia. (-) Ausencia.

## Género *Veromenia* gen. nov.

**Diagnosis.-** Cutícula delgada, sin papilas epidérmicas. Escleritos aciculares huecos y escleritos con forma de escama en una capa. Cavidad atriobucal común. Sin rádula. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tubulares, con un grupo de células glandulares subepiteliales que desemboca al final de cada conducto (tipo A; tipo *Acanthomenia*). Un único orificio genital. Sin estiletes copuladores. Sin pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

*Veromenia singula* gen. et sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5390-5415 m.

### *Derivatio nominis*

El género está dedicado a Verónica Alonso Ferreira (Vero), por la amistad que le une a la autora de la presente memoria. Griego: *menia*, con forma de media luna.

## *Veromenia singula* sp. nov.

**Diagnosis.-** Cuerpo de 2'3-3'5 mm de longitud por 0'75 mm de diámetro en la región anterior y 0'4-0'55 mm en la posterior. Cutícula delgada (8 µm) sin papilas epidérmicas. Varios tipos de escleritos en una sola capa, de inserción oblicua y sobresaliendo de la cutícula: escleritos aciculares huecos; escleritos macizos en forma de escama, con los bordes laterales doblados; escleritos en forma de escama excavada; escleritos tipo escama con forma de hoja de cuchillo solamente a ambos lados del surco pedio. Cavidad atriobucal común. Surco pedio sin pliegue. Sin rádula. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tubulares, con un grupo de células glandulares subepiteliales al final de cada conducto (tipo A; tipo *Acanthomenia*). Intestino sin ciego anterodorsal ni constricciones laterales. Con un par de receptáculos seminales. Conducto de desove par en la región anterior e impar en la posterior. Con un orificio genital. Sin estiletes copuladores. Sin pliegues respiratorios. Con un órgano sensitivo dorsoterminal.

### *Derivatio nominis*

Latín: *singulus*, sencillo. Por la sencillez de su anatomía interna.

### Material examinado

Tres ejemplares.

**Localidad tipo.-** Holotipo: Cuenca abisal de Angola, estación 344 (área 5) Me48/1 DIVA 1 (17°06'12"S; 04°41'42"E - 17°07'30"S; 04°42'18"E; 5415 m de profundidad).

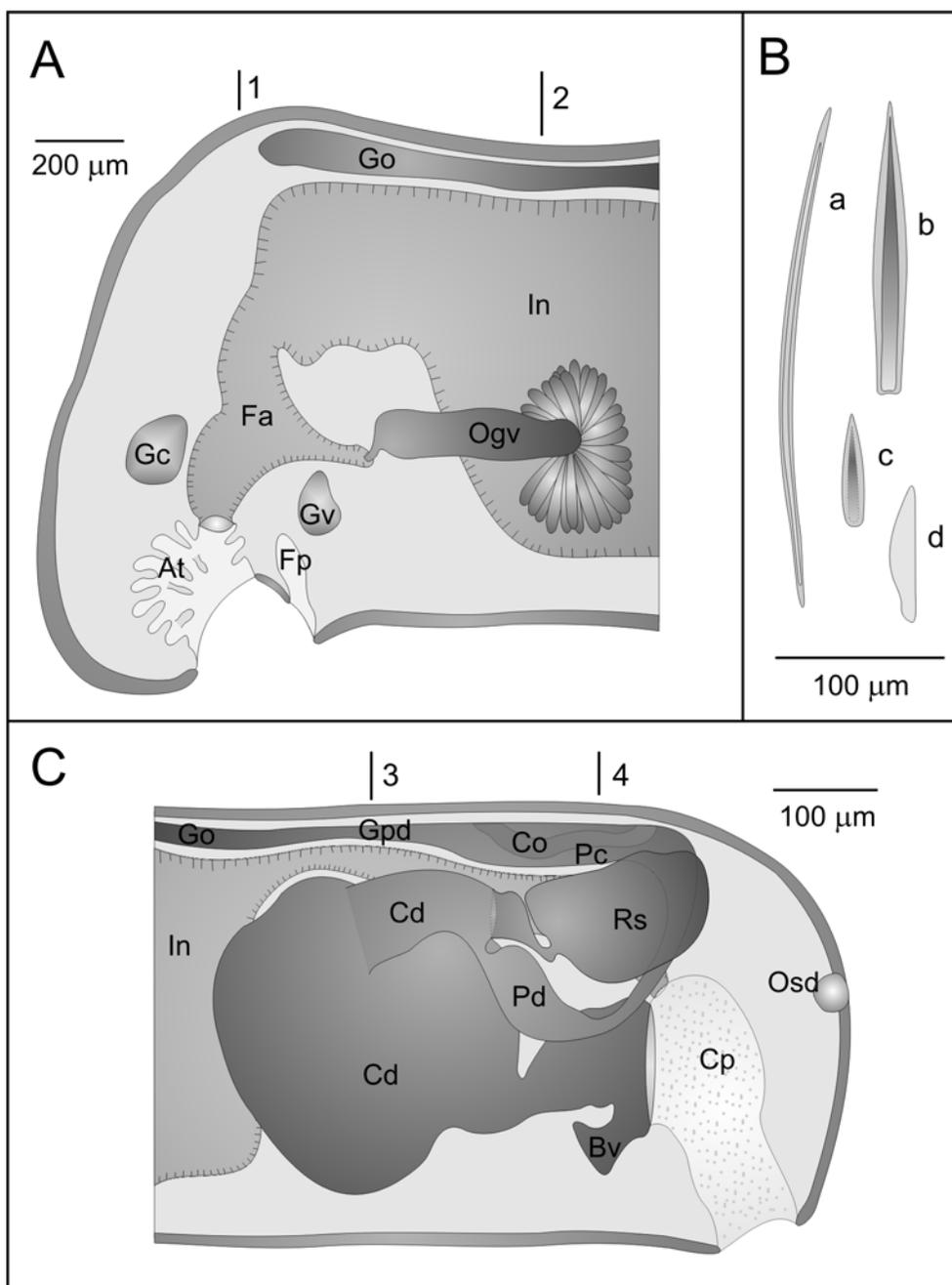
**Otras localidades.-** Paratipo 1: cuenca abisal de Angola, estación 348 (área 6) Me48/1 DIVA 1 (16°18'06"S; 05°27'12"E - 16°19'18"S; 05°27'12"E; 5390 m de profundidad); paratipo 2: cuenca abisal de Angola, estación 340 (área 4) Me48/1 DIVA 1 (18°18'18"S; 04°41'18"E - 18°19'24"S; 04°41'54"E; 5395 m de profundidad).

### Descripción

**Habitus.-** Animales de 2'3-3'5 mm de longitud por 0'75 mm de diámetro en la región anterior y 0'4-0'55 mm en la posterior. Cuerpo alargado, de sección transversal circular, sin abultamientos ni quillas. Surco pedio bien marcado. Color blanco amarillento, observado tras su conservación en etanol de 70° (figura 25).



Figura 25. *Veromenia singula* gen. et sp. nov. *Habitus*.



**Figura 26.** *Veromenia singula* gen. et sp. nov. **A.** Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. **B.** Escleritos: a. Esclerito acicular hueco curvado; b. y c. Escleritos en forma de escama d. Escama del surco pedio. **C.** Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. (At) atrio, (Bv) bolsa ventral, (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroideo, (Go) gónada, (Gpd) gonopericardioducto, (Gv) ganglio ventral, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Os) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Rs) receptáculo seminal. Las líneas 1-4 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 28.

**Manto.-** Cutícula delgada (8  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas, con varios tipos de escleritos en una sola capa, de inserción oblicua y sobresaliendo de la cutícula (figura 26B): escleritos aciculares huecos, curvados y con ambos extremos apuntados (320  $\mu\text{m}$  largo; 7-8  $\mu\text{m}$  ancho); escleritos macizos en forma de escama con el extremo distal apuntado y el proximal truncado, con los bordes laterales doblados, formando una concavidad (160  $\mu\text{m}$  largo; 25  $\mu\text{m}$  de anchura máxima) (figura 27A); escleritos en forma de escama excavada, con el extremo distal apuntado y el proximal redondeado (70  $\mu\text{m}$  largo; 15  $\mu\text{m}$  de anchura máxima) (figura 27B); escleritos tipo escama con forma de hoja de cuchillo (80-85  $\mu\text{m}$  largo; 25  $\mu\text{m}$  de anchura máxima) a ambos lados del surco pedio.

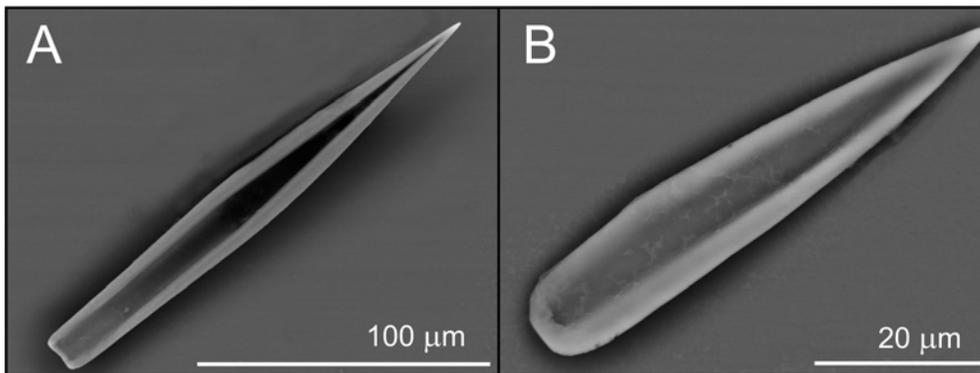


Figura 27. *Veromenia singula* gen. et sp. nov. Fotografías al microscopio electrónico de barrido de: A. Escleritos en forma de escama con el extremo distal apuntado y el proximal truncado, con los bordes laterales doblados. B. Escleritos en forma de escama excavada. Corresponden a los dibujos b y c de la figura 26B.

**Surco pedio y cavidad paleal.-** La foseta pedia (90  $\mu\text{m}$  largo; 70  $\mu\text{m}$  ancho; 85  $\mu\text{m}$  alto) presenta largos cilios en todo su epitelio (figura 26A); en la región anterior desembocan dos grandes glándulas pedias (figura 28A) que se extienden desde la región anterior del cuerpo hasta la región posterior de la foseta pedia. El surco pedio no presenta pliegues.

La cavidad paleal es pequeña, se abre subterminalmente y posee un epitelio alto y ciliado en toda su superficie. El ano desemboca en la región dorsoanterior de la cavidad paleal y el conducto de desove en la ventroanterior. No tiene pliegues respiratorios (figura 26C).

**Aparato digestivo.-** La boca se sitúa en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común. Se abre a una faringe estrecha en cuya parte

medioventral se abre el saco radular (figura 26A). No existe rádula. Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están formados por un par de tubos de 160  $\mu\text{m}$  de largo rodeados de musculatura, en cuya parte posterior desemboca un grupo de células glandulares subepiteliales (tipo A, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Acanthomenia*, según HANDL & TODT, 2005) (figura 28A, B). Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe se abren a través de un conducto en la región posterior del saco radular. La faringe se continúa en el intestino, no existiendo esófago diferenciado, que carece de constricciones laterales y de ciego anterodorsal y ocupa la mayor parte de la cavidad visceral; en la región posterior se estrecha y forma un recto ciliado. El ano se abre en región dorsoanterior de la cavidad paleal.

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo (350  $\mu\text{m}$  largo; 250  $\mu\text{m}$  ancho; 70  $\mu\text{m}$  alto) se localiza sobre la región atrial; su forma es oval, aunque bilobulado en la región ventroanterior. Los ganglios ventrales (70  $\mu\text{m}$  largo; 80  $\mu\text{m}$  ancho; 60  $\mu\text{m}$  alto) se sitúan bajo la faringe a la altura de la foseta pedia (figura 26A).

El atrio u órgano sensitivo atrial (125  $\mu\text{m}$  largo; 200  $\mu\text{m}$  ancho; 180  $\mu\text{m}$  alto) está completamente ciliado y posee numerosas papilas simples (figura 26A; 28A).

Presenta un órgano sensitivo dorsoterminal situado a la altura de la cavidad paleal (figura 26C).

**Aparato reproductor.-** Las largas gónadas tubulares se sitúan sobre el intestino; en la región anterior presentaban células precursoras de gametos, en la media se observó la presencia simultánea de óvulos y espermatozoides y en la posterior se encontraron espermatozoides. Los óvulos (32  $\mu\text{m}$  de diámetro) se agrupan en las paredes lateromediales de las gónadas y los espermatozoides se sitúan en las paredes laterodistales. Las gónadas se continúan por un par de gonopericardioductos muy estrechos que se abren en el pericardio. El pericardio, de pequeño tamaño, presenta un corazón tubular unido a la pared dorsal (figura 26C). De la parte posteroventral del pericardio parten los dos pericardioductos. Éstos se ensanchan progresivamente desde la región inicial hacia la final y desembocan en sendos conductos de desove (figura 28C), en el mismo lugar donde también se abre un receptáculo seminal a través de un estrecho tubo (figura 26C; 28D). Los conductos de

desove se fusionan en un único conducto más amplio que se dispone ventralmente a los dos conductos de desove iniciales (figura 28C). Todo el conducto de desove posee un epitelio de células ciliadas altas y células glandulares; la parte posterior de la región impar del conducto de desove

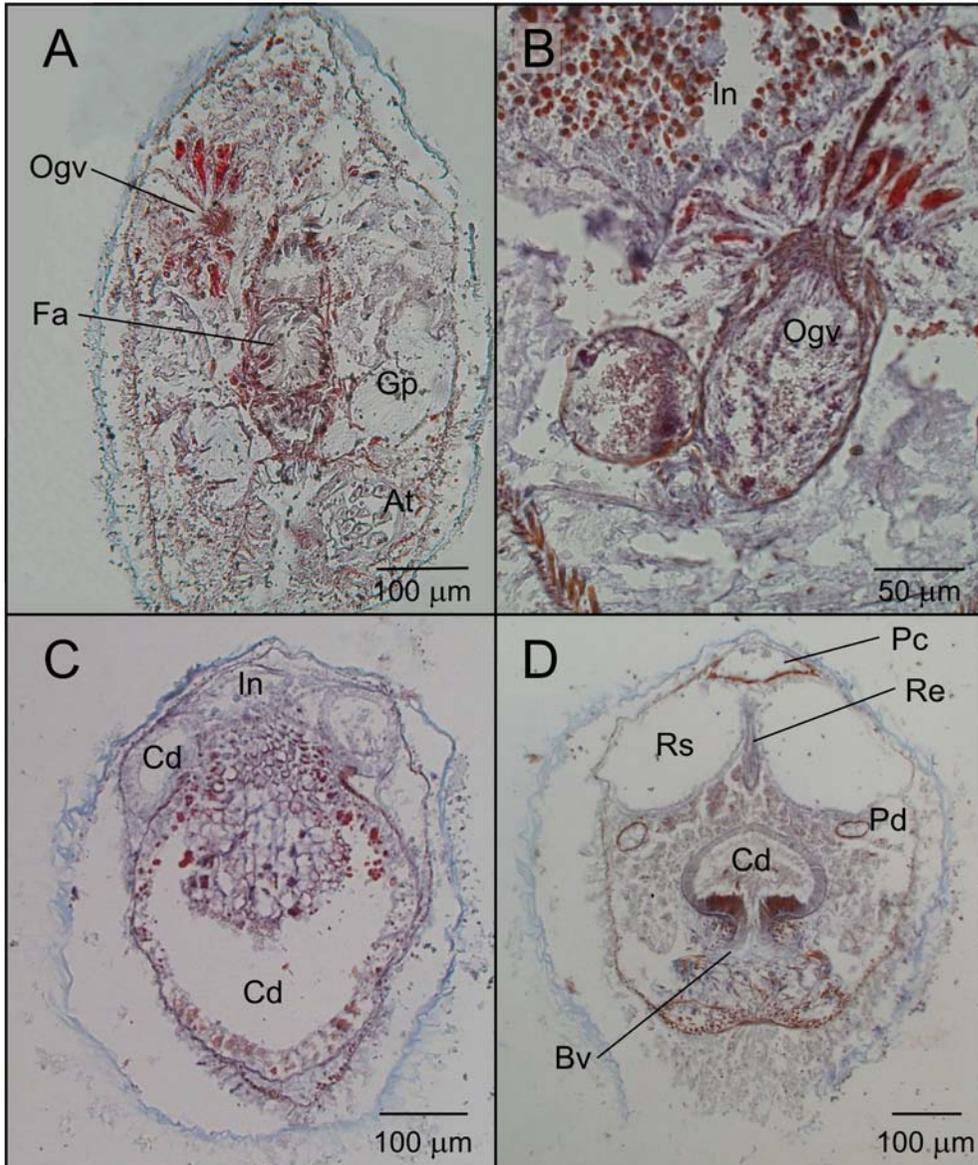


Figura 28. *Veromenia singula* gen. et sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior (A y B) y de la región posterior (C y D) correspondientes a las líneas 1-4 de la figura 26. A. Faringe y atrio. B. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y rádula. C. Conducto de desove. D. Receptáculos seminales y bolsa ventral del conducto de desove. (At) atrio, (Bv) bolsa ventral, (Cd) conducto de desove, (Fa) faringe, (Gp) glándula pedia, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Re) recto, (Rs) receptáculo seminal.

disminuye de diámetro formando un tubo estrecho que presenta en la parte final una pequeña bolsa ventral donde desemboca una masa glandular (figura 26C; 28D). El conducto de desove se abre en la región anterior de la cavidad paleal a través de un único orificio genital.

No tiene estiletes copuladores.

### Discusión

*Veromenia singula* gen. et sp. nov. se clasifica en el orden Cavibelonia Salvini-Plawen, 1978, debido a la presencia de escleritos aciculares huecos en su cutícula y en la familia Acanthomeniidae Salvini-Plawen, 1978, por presentar una cutícula delgada, escleritos aciculares huecos y escleritos en forma de escama en toda su superficie y órganos glandulares ventrolaterales tubulares en los que desembocan grupos de células glandulares subepiteliales (tipo A, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Acanthomenia*, según HANDL & TODT, 2005).

Los dos géneros conocidos hasta ahora de esta familia (*Acanthomenia* Thiele, 1913 y *Amboherpia* Handl & Salvini-Plawen, 2002) presentan una rádula monoseriada con dos denticulos (THIELE, 1913; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002), mientras que *Veromenia* gen. nov. carece de rádula (tabla 5).

Género	Cavidad atrio bucal	Rádula	Pliegues respiratorios	Órgano sensitivo dorsoterminal
<i>Amboherpia</i>	Común	+	-	+
<i>Acanthomenia</i>	Parcialmente separada	+	+	-?
<i>Veromenia</i> gen. nov.	Común	-	-	+

Tabla 5. Diferencias entre los géneros de la familia Acanthomeniidae. (+) Presencia. (-) Ausencia. (?) Desconocido.

En consecuencia, la diagnosis de la familia Acanthomeniidae debe ser modificada como sigue: cutícula delgada; con escleritos aciculares huecos y escamas; rádula monoseriada o ausente; con órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tubulares con uno o más grupos de células

glandulares subepiteliales que desembocan en los conductos (tipo A; tipo *Acanthomenia*).

El género *Veromenia* gen. nov se diferencia además del género *Acanthomenia* por presentar una cavidad atriobucal común y carecer de pliegues respiratorios (THIELE, 1913; SCHELTEMA, 1999).

Por otro lado, *V. singula* gen. et sp. nov. se diferencia de las especies del género *Amboherpia*, *A. heterotecta* Handl & Salvini-Plawen, 2002, y *A. dolicopharyngeata* sp. nov. por carecer de pliegue en el surco pedio, de ciego intestinal anterodorsal, de vesículas seminales y de espículas prepaleales (HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002) y por poseer un par de grandes receptáculos seminales.

Finalmente, *V. singula* gen. et sp. nov. presenta escleritos macizos en forma de escama con los bordes laterales doblados y una bolsa ventral situada bajo la región final del conducto de desove, caracteres que no aparecen en ninguna de las especies de los géneros *Acanthomenia* y *Amboherpia*.

Los caracteres diferenciales entre los géneros de la familia Acanthomeniidae son suficientemente identificativos para considerar que *Veromenia singula* gen. et sp. nov. es un nuevo taxón para la Ciencia.

## Familia **Simrothiellidae** Salvini-Plawen, 1978

**Diagnosis.-** Con escleritos aciculares huecos o escleritos macizos de alargados a escamas. 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 (GARCÍA-ÁLVAREZ & SALVINI-PLAWEN, 2007).

*Simrothiella* Pilsbry, 1898. *Cyclomenia* Nierstrasz, 1902. *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903. *Biserramenia* Salvini-Plawen, 1967. *Birasoherpia* Salvini-Plawen, 1978. *Helicoradomenia* Scheltema & Kuzirian, 1991. *Plawenia* Scheltema & Schander, 2000. *Spiomenia* Arnofsky, 2002. *Aploradoherpia* Salvini-Plawen, 2004. *Adoryherpia* gen. nov.

### Género **Kruppomenia** Nierstrasz, 1903

**Diagnosis.-** Cutícula con escleritos aciculares huecos. Cavidad atrio bucal común. Rádula con placas biseriadas estrechas con numerosos denticulos pequeños. Saco radular (cuando aparece) par anteroventral. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe epiteliales (tipo C; tipo *Simrothiella*) con forma de ampollas. Con receptáculos seminales y/o vesículas seminales. Con un orificio genital. Con estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

*Kruppomenia minima* Nierstrasz, 1903. Golfo de Nápoles (Mar Mediterráneo), 950-1100 m.  
*Kruppomenia borealis* Odhner, 1921. Costas noruegas (Atlántico norte), 110-230 m; Costas del noroeste español (Atlántico norte), 835 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 angolensis* sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5415 m.  
*Kruppomenia glandulata* sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5390-5415 m.  
*Kruppomenia macrodenticulata* sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5127-5144 m.

### ***Kruppomenia angolensis* sp. nov.**

**Diagnosis.-** Cuerpo de 2'5 mm de longitud por 0'6 mm de diámetro. Sin abultamientos ni quillas. Cutícula gruesa (30  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas. Con escleritos aciculares huecos al menos en dos capas. Cavidad atriobucal común. Surco pedio con un pliegue que no entra en la cavidad paleal. Rádula biseriada formada por placas homodenticuladas (100  $\mu\text{m}$  de largo; 2'5  $\mu\text{m}$  de ancho) con 26-30 denticulos triangulares (2'5  $\mu\text{m}$  de alto). Con un par de cortos sacos radulares anterolaterales. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por un par de ampollas con células glandulares epiteliales rodeadas de musculatura (tipo C; tipo *Simrothiella*). Intestino con lóbulo anterodorsal que no constituye un verdadero ciego intestinal anterodorsal y sin constricciones laterales. Con vesículas seminales en los gonopericardioductos. Con receptáculos seminales. Conducto de desove impar. Con un orificio genital. Con un par de grupos estiletos copuladores con dos estiletos cada uno. Con espículas prepaleales. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

#### ***Derivatio nominis***

*Angolensis*, de Angola. En relación a la cuenca donde fue recolectada.

#### **Material examinado**

Dos ejemplares.

**Localidad tipo.-** Holotipo y paratipo 1 (individuo inmaduro): cuenca abisal de Angola, estación 344 (área 5) Me48/1 DIVA 1 (17°06'12"S; 04°41'42"E -17°07'30"S; 04°42'18"E; 5415 m de profundidad).

#### **Descripción**

**Habitus.-** Animales de 2'5 mm de longitud por 0'6 mm de diámetro. Cuerpo corto y grueso, cilíndrico, sin abultamientos ni quillas. Escleritos de inserción oblicua, bastante sobresalientes de la cutícula. En la región posterior del cuerpo presenta unos escleritos más largos que rodean la cavidad paleal. Color blanco en los especímenes fijados y conservados en etanol de 70° (figura 29).

**Manto.-** Cutícula gruesa (30  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas. Escleritos de inserción oblicua, al menos en dos capas, aunque en la región anterior parece que existe sólo una. Presenta escleritos aciculares huecos, algo sigmoideos, que se encuentran rotos en las muestras obtenidas (los fragmentos más grandes alcanzan un tamaño de 220  $\mu\text{m}$ ) y escleritos tipo escama con forma de hoja de cuchillo (65  $\mu\text{m}$  de largo; 15  $\mu\text{m}$  de anchura máxima), situados a los lados del surco pedio (figura 30B).

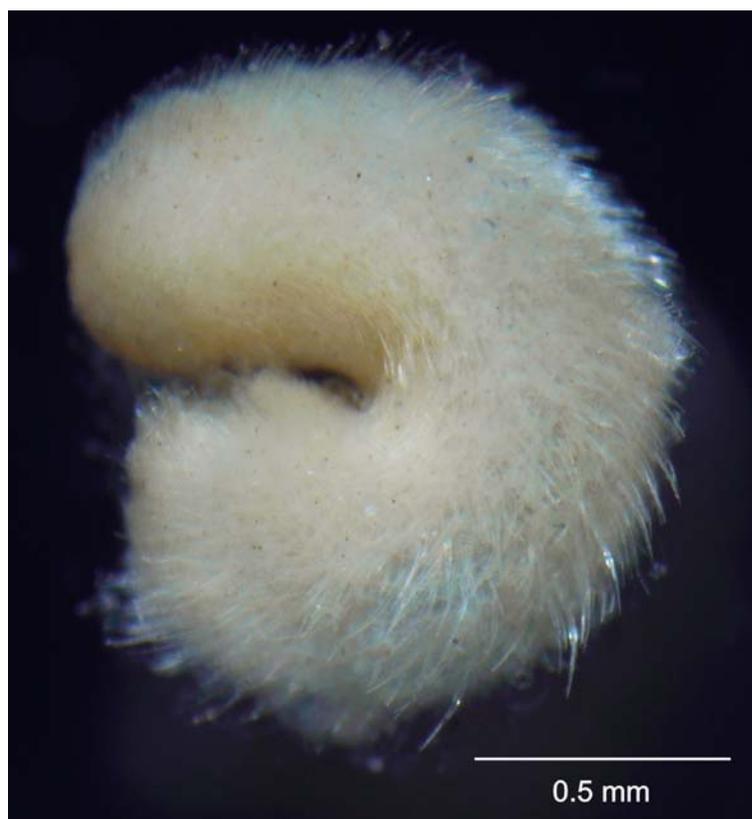


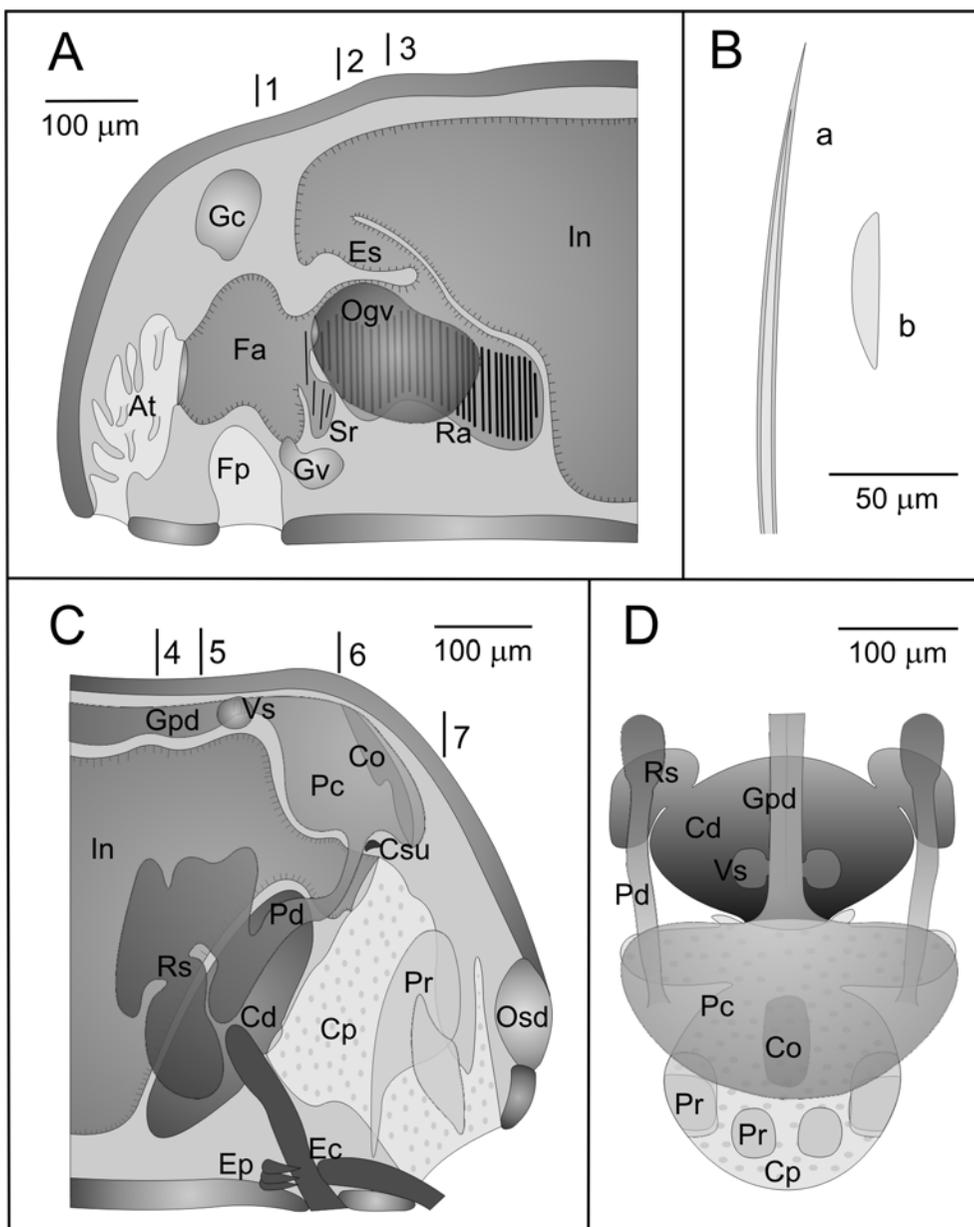
Figura 29. *Kruppomenia angolensis* sp. nov. *Habitus*.

**Surco pedio y cavidad paleal.-** El surco pedio comienza en la foseta pedia (90  $\mu\text{m}$  de largo; 200  $\mu\text{m}$  de ancho; 120  $\mu\text{m}$  de alto) con cilios largos y numerosos (figura 30A) en la que desembocan un par de grandes glándulas pedias. El surco pedio presenta un pliegue de pequeño tamaño que no entra en la cavidad paleal.

La cavidad paleal (180  $\mu\text{m}$  de largo; 200  $\mu\text{m}$  de ancho; 300  $\mu\text{m}$  de alto) se abre en posición subterminal. Presenta 3 pares de pliegues respiratorios en el holotipo y 5 pares en el paratipo 1: un par unido a la pared dorsal de la cavidad paleal y el resto a las paredes laterales (figura 30C, D; 32D).

El epitelio de la región anterior de la cavidad paleal está ciliado. En la región anterodorsal de la cavidad paleal desemboca el ano. En la parte media, la cavidad se estrecha lateralmente, para volver a ensancharse anteroventralmente formando una bolsa que se expande lateralmente, en la que desemboca el conducto de desove (figura 30D; 32C).

**Aparato digestivo.-** La boca se abre en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común. Se continúa por una faringe (275  $\mu\text{m}$  de largo; 180  $\mu\text{m}$  de ancho; 200  $\mu\text{m}$  de alto) recubierta internamente por una fina capa de cutícula, que presenta en su región anterior un lumen en forma de Y (figura 31A). En la región posterior de la faringe se localiza el aparato radular (270  $\mu\text{m}$  de largo) constituido por: dos sacos radulares anterolaterales cortos (35  $\mu\text{m}$  de largo) con restos de placas radulares, que están más desarrollados en el paratipo 1; una rádula biseriada homodenticulada, con 25-35 pares de placas estrechas y algo convadas en su región distal (100  $\mu\text{m}$  de largo; 2'5  $\mu\text{m}$  de ancho) con 26-30 denticulos triangulares, cada uno de 2'5  $\mu\text{m}$  de alto, dispuestos regularmente a lo largo de la placa; y una vaina radular larga en la que se observan varias placas en formación. Las placas radulares se sitúan sobre tejido muscular y varias células vacuoladas de soporte (figura 31B-D). Además, todo el aparato radular está rodeado de una fuerte capa de musculatura (figura 31B). Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están constituidos por un par de ampollas con células glandulares epiteliales rodeadas de musculatura (tipo C, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT, 2005) que desembocan en la faringe dorsolateralmente, en la zona del comienzo de la rádula (figura 30A; 31B, C). La faringe continúa por un esófago estrecho que se dirige hacia la región anterior del cuerpo hasta unirse en la parte anteroventral del intestino a través de una estrecha abertura. El intestino carece de constricciones y presenta un pequeño lóbulo anterodorsal sin llegar a formar un ciego intestinal (figura 30A). En el intestino de los dos individuos estudiados existen restos de cnidocistos; además, en el paratipo 1 se observó un fragmento de un



**Figura 30.** *Kruppomenia angolensis* sp. nov. **A.** Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. **B.** Escleritos: a. Fragmento de esclerito acicular hueco; b. Escama del surco pedio. **C.** Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. **D.** Reconstrucción en vista dorsal del aparato reproductor y la cavidad paleal. (At) atrio, (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Csu) comisura suprarrectal, (Ec) estiletes copuladores, (Ep) espículas prepaleales, (Es) esófago, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroideo, (Gpd) gonopericardioducto, (Gv) ganglio ventral, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Os) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Ra) rádula, (Rs) receptáculo seminal, (Sr) saco radular, (Vs) vesícula seminal. Las líneas 1-3 corresponden a los cortes transversales A-C de la figura 31; las líneas 4-7 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 32.

poliqueto en su interior. El recto es estrecho, está ciliado interiormente y abre por el ano en la región dorsoanterior de la cavidad paleal (figura 32C).

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo (75  $\mu\text{m}$  de largo; 150  $\mu\text{m}$  de ancho; 100  $\mu\text{m}$  de alto) es de sección cuadrangular y se sitúa dorsalmente a la región anterior de la faringe. Presenta un par de ganglios ventrales pequeños, ubicados ventralmente a la faringe tras la foseta pedia. Dorsalmente al recto se encuentra la comisura suprarrectal (figura 30A, C).

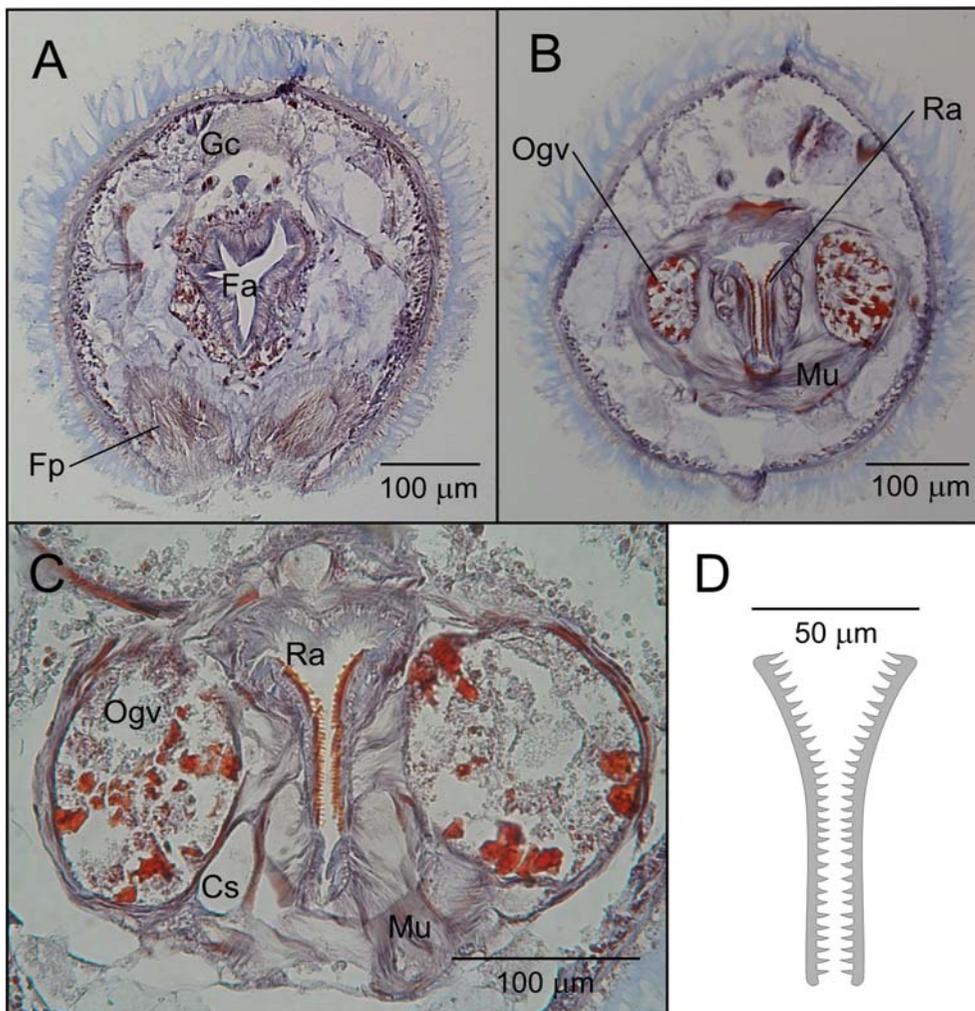


Figura 31. *Kruppomenia angolensis* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior (A-C) y reconstrucción de las placas radulares (D). A-C corresponden a las líneas 1-3 de la figura 30. A. Faringe anterior. B. y C. Placas radulares y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. D. Placas radulares. (Cs) célula vacuolada de soporte, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroideo, (Mu) musculatura, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Ra) rádula.

El atrio u órgano sensitivo atrial se sitúa en la región anterior de la cavidad atriobucal común y posee numerosas papilas simples (figura 30A).

Presenta un órgano sensitivo dorsoterminal localizado a la altura de la cavidad paleal (figura 30 C).

***Aparato reproductor.***- Las gónadas se sitúan dorsalmente al intestino y se hallaban llenas de óvulos en la región anterior y de espermatozoides en la posterior. Continúan por dos estrechos gonopericardioductos, cada uno con una vesícula seminal llena de espermatozoides (figura 30C, D; 32A, B). Los gonopericardioductos terminan en un pericardio amplio, con un corazón tubular que se une por sus extremos anterior y posterior a la pared dorsal del pericardio.

De la región ventral del pericardio parten dos estrechos pericardioductos ciliados que se dirigen hacia adelante (figura 30C, D). En su recorrido se van ensanchando y terminan en un par de receptáculos seminales bilobulados, con un lóbulo dorsal y ventral. Estos lóbulos presentan diferencias a nivel histológico: el epitelio de los lóbulos dorsales está formado por células de menor tamaño que las de los lóbulos ventrales, siendo el epitelio de estos últimos histológicamente similar a la de la región anterior del conducto de desove (figura 30C, D; 32A, B). Los receptáculos seminales se unen lateralmente al conducto de desove a través del lóbulo ventral.

El conducto de desove, que es impar en toda su longitud, presenta un epitelio glandular y ciliado (figura 32A, B) y en la región posteroventral posee una bolsa a través de la que se abre este conducto en la región anteroventral de la cavidad paleal por un orificio genital.

En la región ventroposterior del animal se sitúan un par de grupos de estiletes copuladores constituidos cada uno por dos estiletes (figura 30C; 32C). En cada grupo, uno de los estiletes se extiende más anteriormente y ocupa una posición oblicua con respecto al surco pedio (figura 30C); estos estiletes están asociados a una musculatura muy desarrollada y salen al exterior ventralmente a través de la cutícula, en posición anterior a la abertura de la cavidad paleal. El segundo estilete de cada grupo sale al exterior también a través de la cutícula, pero posteriormente al anterior y ventralmente a la cavidad paleal. Además existen 4-5 pares de espículas

prepaleales situadas en la cutícula antes de la abertura de la cavidad paleal (figura 32C). En el paratipo 1 no se observaron estiletes copuladores, aunque si aparecen espículas prepaleales, lo que se relaciona con el estado inmaduro del ejemplar.

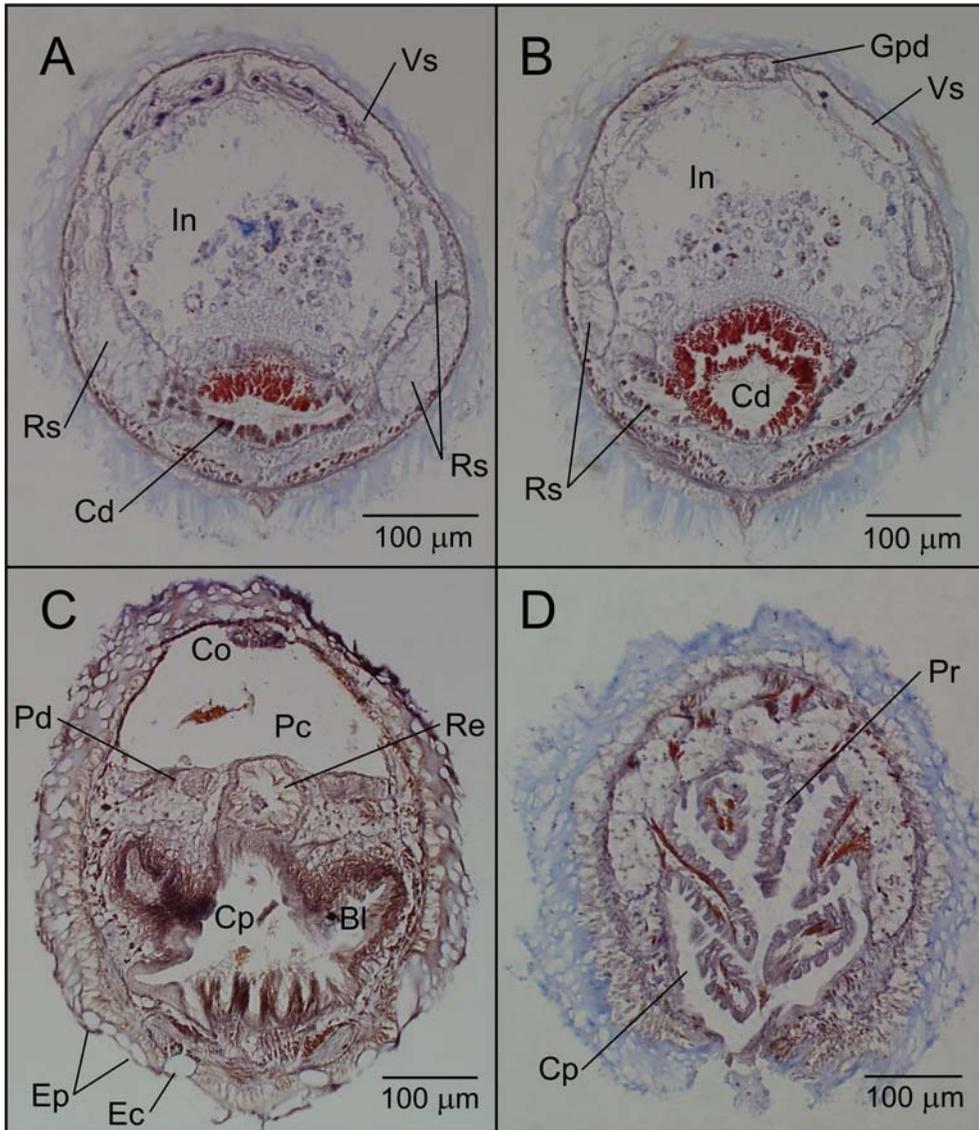


Figura 32. *Kruppomenia angolensis* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 4-7 de la figura 30. A. y B. Unión entre los receptáculos seminales y el conducto de desove. C. Bolsas laterales de la cavidad paleal. D. Pliegues respiratorios. (Bl) bolsa anterolateral de la cavidad paleal, (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Ec) estiletes copuladores, (Ep) espículas prepaleales, (Gpd) gonopericardioductos, (In) intestino, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Re) recto, (Rs) receptáculo seminal, (Vs) vesícula seminal.

## Discusión

*Kruppomenia angolensis* 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 y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C, según SALVINI-PLAWEN (1978); tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT (2005). La nueva especie se sitúa en el género *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903, porque presenta una cavidad atriobucal común, una rádula biseriada homodenticulada, un conducto de desove que desemboca a través de un único orificio genital, estiletes copuladores, pliegues respiratorios y un órgano sensitivo dorsoterminal (NIERSTRASZ, 1903; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

*K. angolensis* sp. nov. presenta varias diferencias con las especies conocidas del género (tabla 6).

*K. angolensis* sp. nov. difiere de *Kruppomenia minima* Nierstrasz, 1903, porque carece del par de glándulas epiteliales que se abren en la vaina de los estiletes copuladores y de las constricciones laterales en el intestino presentes en *K. minima* y porque posee un par de vesículas seminales y espículas prepaleales, que están ausentes en *K. minima* (NIERSTRASZ, 1903, 1905).

Con respecto a *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921, *K. angolensis* sp. nov. se diferencia debido a que presenta una rádula con placas de mayor tamaño y con denticulos más grandes y en menor número que *K. borealis*. Además, *K. angolensis* sp. nov. carece de esfínter en la región posterior de la faringe, de constricciones en el intestino y de región par del conducto de desove, caracteres que están presentes en *K. borealis* (ODHNER, 1921; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

La descripción de *Kruppomenia rhynchota* Salvini-Plawen, 1978, se realizó a partir de un animal inmaduro cuyo aparato reproductor aún no estaba desarrollado. No obstante, la estructura de su aparato radular permite diferenciar claramente de ambas especies. *K. angolensis* sp. nov. presenta placas radulares más estrechas y un tercio más largas que las de *K. rhynchota*; además carece de las glándulas dorsales en la región anterior de la

faringe que presenta *K. rhyncota* y posee una cutícula más delgada y sin papilas epidérmicas (SALVINI-PLAWEN, 1978).

En relación a *Kruppomenia levis* Scheltema & Schander, 2000, *K. angolensis* sp. nov. carece de papilas epidérmicas en la epidermis y presenta una rádula con un número menor de filas. Las placas radulares de *K. angolensis* sp. nov. no tienen el engrosamiento lateral distal y poseen menos denticulos que las de *K. levis*. Por otro lado, *K. angolensis* sp. nov. presenta dos estiletes copuladores menos por grupo que *K. levis* (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

*K. angolensis* sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia delta* Scheltema & Schander, 2000, por carecer del denticulo distal grande en las placas radulares que presenta *K. delta*, siendo a su vez las placas de *K. angolensis* sp. nov. una cuarta parte más largas que las de *K. delta*, aunque con menos denticulos. Por último, *K. angolensis* sp. nov. presenta un menor número de espículas prepaleales que *K. delta* (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

*K. angolensis* sp. nov. se distingue de *Kruppomenia macrodoryata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, porque carece de papilas epidérmicas en la cutícula, presenta placas radulares un tercio más largas que las de *K. macrodoryata*, tiene los gonopericardioductos separados en toda su longitud, presenta vesículas seminales, ausentes en *K. macrodoryata* y carece de la región doble del conducto de desove propia de *K. macrodoryata*. Además, *K. angolensis* sp. nov. posee dos estiletes copuladores por grupo que desembocan antes de la cavidad paleal, mientras que en *K. macrodoryata* existe un estilete por vaina y salen al exterior a través de la región ventral de la cavidad paleal. Finalmente, *K. angolensis* sp. nov. presenta una cavidad paleal con un espacio posterior y dos bolsas laterales anteriores, mientras que en *K. macrodoryata* se distinguen tres regiones en la cavidad paleal (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

*K. angolensis* sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia nanodentata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, porque presenta placas radulares seis veces más largas que las de *K. nanodentata*. Además, *K. angolensis* sp. nov. carece de región par del conducto de desove y presenta un estilete copulador más en cada grupo que *K. nanodentata* (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

Los caracteres diferenciales entre *K. angolensis* sp. nov. y el resto de las especies del género *Kruppomenia* son suficientemente identificativos para considerar que *K. angolensis* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

Especie	Tamaño (mm)	Cutícula	Rádula	Ciego intestinal	Sacos radulares	Vesícula seminal	Receptáculo seminal	Conducto de desove	Estiletos copuladores	Pliegues respiratorios
<i>Kruppomenia minima</i>	1-2'25 longitud	Gruesa, sin papilas	Con muchos denticulos	+	?	-	+	Par e impar	1 par de grupos con 2 estiletos	6-12
<i>Kruppomenia borealis</i>	4'5 x 1'7-1'5	Gruesa, sin papilas	40-60 denticulos	+	+ cortos	+	+	Par e impar	1 par de grupos con 2 estiletos	10
<i>Kruppomenia rhynchota</i>	3 x 0'6	Gruesa (50-130 $\mu$ m) con papilas	Placas de 60 x 8-10 $\mu$ m con 20-22 denticulos	-	+	?	?	?	?	4
<i>Kruppomenia levis</i>	3'9 x 1'3	Gruesa (38 $\mu$ m) con papilas	Placas de 74 $\mu$ m, con engrosamiento lateral. Numerosos denticulos	+	+	+	+	Impar	1 par de grupos con 4 estiletos	46, delgados y finos
<i>Kruppomenia delta</i>	2'8 x 0'9	?	Placas de 78 $\mu$ m, con denticulo dorsal más grande. Numerosos denticulos	?	?	?	?	?	1 par de grupos con 2 estiletos	?
<i>Kruppomenia macrodoryata</i>	2'5 x 0'5	Gruesa (40-90 $\mu$ m) con papilas	Placas de 60 $\mu$ m con 22 denticulos	+	+	-	+	Par e impar	1 par de estiletos	11
<i>Kruppomenia nanodentata</i>	3'5 x 0'6	Gruesa (45 $\mu$ m)	Placas de unos 15 $\mu$ m con numerosos denticulos pequeños	Pequeño lóbulo anterodorsal	+	?	?	Par e impar	1 par de estiletos	4
<i>Kruppomenia angolensis sp. nov.</i>	2'5 x 0'6	Gruesa (30 $\mu$ m) sin papilas	Placas de 100 x 2'5 $\mu$ m con 26-30 denticulos de 2'5 $\mu$ m	Pequeño lóbulo anterodorsal	+ cortos	+	+	Impar	1 par de grupos con 2 estiletos	6-10
<i>Kruppomenia glandulata sp. nov.</i>	2'9 x 0'5	Delgada (10-20 $\mu$ m) sin papilas	Placas de 18-20 x 1'5 $\mu$ m con 12-15 denticulos de 1 $\mu$ m	+	-	-	+	Par e impar	1 par de grupos con 2 estiletos	5
<i>Kruppomenia macrodenticulata sp. nov.</i>	2'1 x 0'5	Delgada (15-20 $\mu$ m) sin papilas	Placas de 35 x 1 $\mu$ m con 8-11 denticulos de 4 $\mu$ m	-	+ cortos	-	+	Impar	1 par de grupos con 2 estiletos	2

Tabla 6. Diferencias entre las especies del género *Kruppomenia*. (+) Presente. (-) Ausente. (?) Desconocido.

### ***Kruppomenia glandulata* sp. nov.**

**Diagnosis.-** Cuerpo de hasta 2'9 mm de longitud por 0'5 mm de ancho. Sin abultamientos ni quillas. Cutícula delgada (10-20  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas. Con escleritos aciculares huecos dispuestos en una capa. Surco pedio con un pliegue que no entra en la cavidad paleal. Cavidad atrioabucal común. Rádula biseriada constituida por 15-20 filas de placas homodenticuladas (18-20  $\mu\text{m}$  de largo; 1'5  $\mu\text{m}$  de ancho) con 15-18 denticulos (1  $\mu\text{m}$  de alto). Sin sacos radulares pares. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por un par de ampollas con células glandulares epiteliales rodeadas de musculatura (tipo C; tipo *Simrothiella*). Intestino con ciego anterodorsal par y sin constricciones. Con un par de receptáculos seminales. Conducto de desove con región anterior par. Con un único orificio genital. Con un par de grupos de estiletes copuladores, cada uno con dos estiletes, a los que va asociada una glándula. Con 7-8 pares de espículas prepaleales. Cavidad paleal con una cámara ventral y una cámara dorsal. Con pliegues respiratorios. Con un órgano sensitivo dorsoterminal.

#### ***Derivatio nominis***

Latín: *glandula*, órgano que produce una secreción; latín: *-atus*, provisto de. En referencia a la glándula asociada a los estiletes copuladores que presenta esta especie.

#### **Material examinado**

Tres ejemplares.

**Localidad tipo.-** Holotipo: cuenca abisal de Angola, estación 344 (área 5) Me48/1 DIVA 1 (17°06'12"S; 04°41'42"E - 17°07'30"S; 04°42'18"E; 5415 m de profundidad).

**Otras localidades.-** Paratipo 1: cuenca abisal de Angola, estación 340 (área 4) Me48/1 DIVA 1 (18°18'18"S; 04°41'18"E - 18°19'24"S; 04°41'54"E; 5395 m de profundidad); paratipo 2: cuenca abisal de Angola, estación 348 (área 6) Me48/1 DIVA 1 (16°18'06"S; 05°27'12"E - 16°19'18"S; 05°27'12"E; 5390 m de profundidad).

## Descripción

**Habitus.-** Animales de hasta 2'9 mm de longitud por 0'5 mm de diámetro. Sin abultamientos ni quillas. Surco pedio bien marcado. Con escleritos de inserción oblicua que sobresalen de la cutícula. Color blanco, observado tras la conservación y fijación en etanol de 70° (figura 33).

**Manto.-** Cutícula delgada (10-20  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas. Escleritos de inserción oblicua, que se sitúan en la cutícula en una sola capa. Presenta escleritos aciculares huecos (130  $\mu\text{m}$  de largo; 7'5  $\mu\text{m}$  de ancho) ligeramente curvados cerca de su extremo proximal y escleritos tipo escama con forma de hoja de cuchillo (50  $\mu\text{m}$  de largo; 12  $\mu\text{m}$  de anchura máxima) situados a ambos lados del surco pedio (figura 34B).

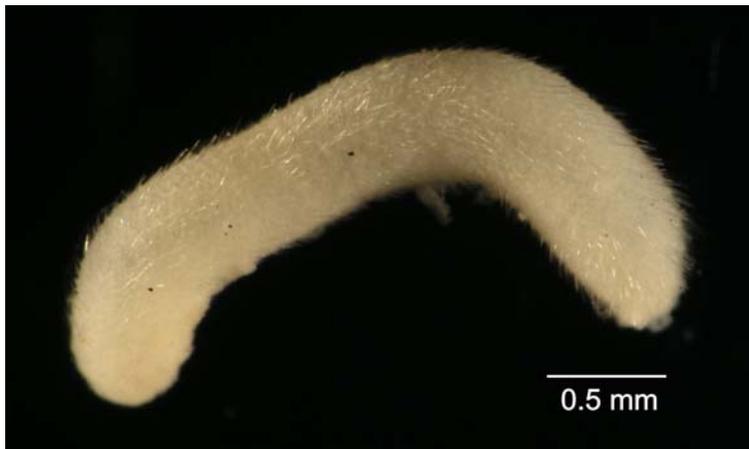


Figura 33. *Kruppomenia glandulata* sp. nov. *Habitus*.

**Surco pedio y cavidad paleal.-** El surco pedio comienza en una pequeña foseta pedia densamente ciliada donde desembocan un par de glándulas pedias. Presenta un único pliegue de pequeño tamaño que no entra en la cavidad paleal.

La amplia cavidad paleal se abre subterminalmente (figura 34C). En la mitad anterior se divide en dos cámaras: dorsal y ventral (figura 34C; 36C, D). En la cámara dorsal, de epitelio delgado, se sitúan hasta 5 pliegues respiratorios (figura 36D) y el ano. En la cámara ventral se diferencian una región anterior, de epitelio glandular, con forma de bolsa bilobulada en la que

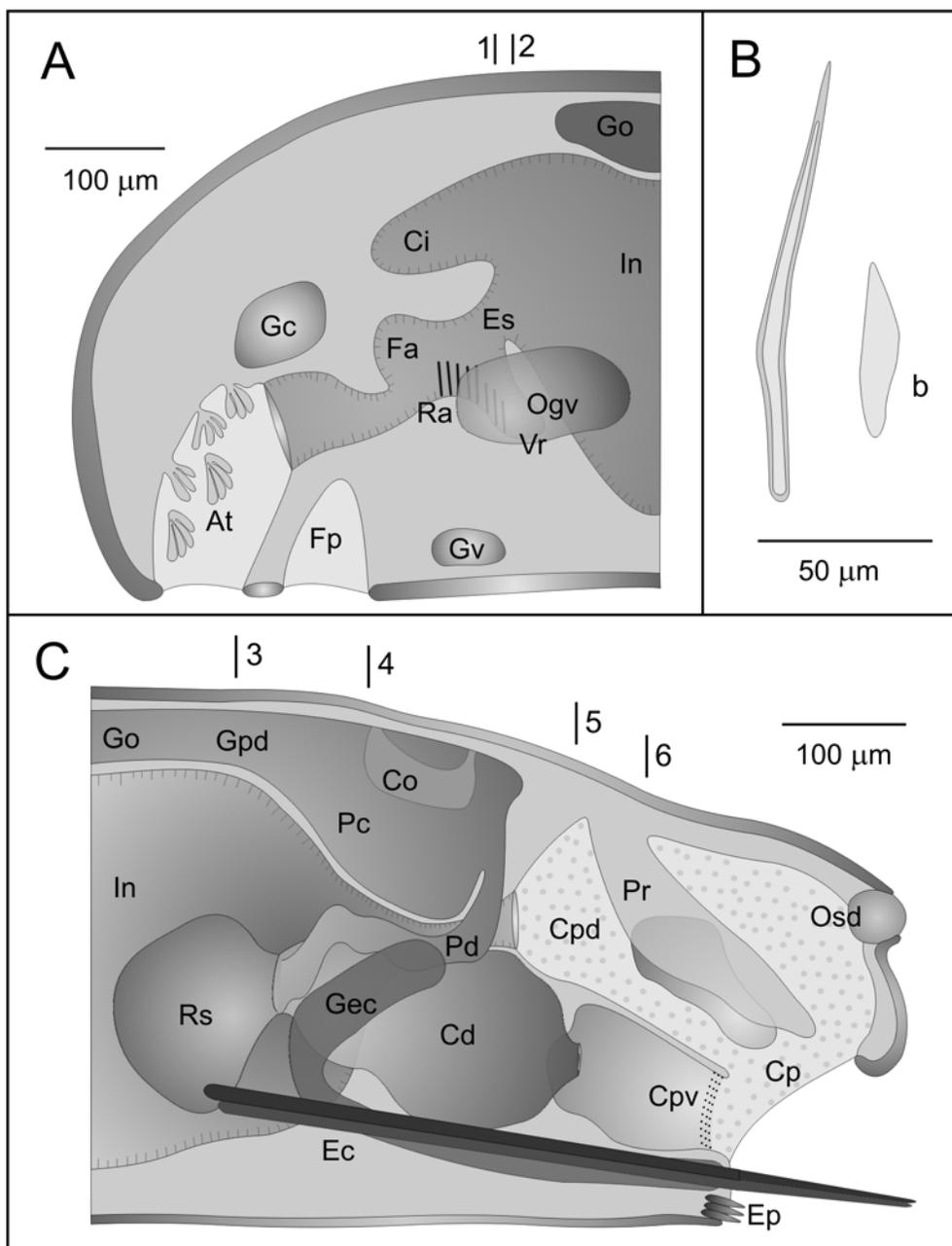


Figura 34. *Kruppomenia glandulata* sp. nov. A. Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. B. Escleritos: a. Esclerito acicular hueco; b. Esclerito tipo escama del surco pedia. C. Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. (At) atrio, (Bo) boca, (Cd) conducto de desove, (Ci) ciego intestinal, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Cpd) cámara dorsal de la cavidad paleal, (Cpv) cámara ventral de la cavidad paleal, (Ec) estiletes copuladores, (Ep) espículas prepaleales, (Es) esófago, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroideo, (Gec) glándula de los estiletes copuladores, (Go) gónada, (Gpd) gonopericardioducto, (Gv) ganglio ventral, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Ra) rádula, (Rs) receptáculo seminal, (Vr) vaina radular. Las líneas 1 y 2 corresponden a los cortes transversales A y C de la figura 35; las líneas 3-6 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 36.

desemboca el conducto de desove y una región posterior rodeada de musculatura circular desarrollada. La salida de los estiletes copuladores y las espículas prepaleales se sitúa ventralmente a la abertura de la cavidad paleal (figura 34C).

**Aparato digestivo.-** La boca se abre en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común y se continúa por una faringe estrecha. En la región posterior de la faringe se sitúa el aparato radular, que está constituido por una rádula biseriada homodentículada formada por 15-20 filas de dientes y una corta vaina radular y carece de los dos sacos radulares anterolaterales. Cada placa radular (18-20  $\mu\text{m}$  de largo; 1'5  $\mu\text{m}$  de ancho) tiene 15-18 denticulos de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de alto dispuestos regularmente (figura 35B). Ventrolateralmente a la rádula se sitúan 3-6 grandes células vacuoladas de soporte y ventralmente a la rádula aparece una musculatura muy desarrollada (figura 35A, C). Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe están formados por un par de ampollas con células glandulares epiteliales rodeadas por una fina capa de tejido muscular (tipo C, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Simrothiella*, de acuerdo con HANDL & TODT, 2005) (figura 35A). La faringe se continúa por un corto esófago que termina en un intestino sin constricciones, el cual se prolonga anterodorsalmente en un ciego intestinal par situado dorsalmente la faringe. El intestino se estrecha posteriormente para formar el recto que se abre a través del ano en la región anterior de la cámara dorsal de la cavidad paleal.

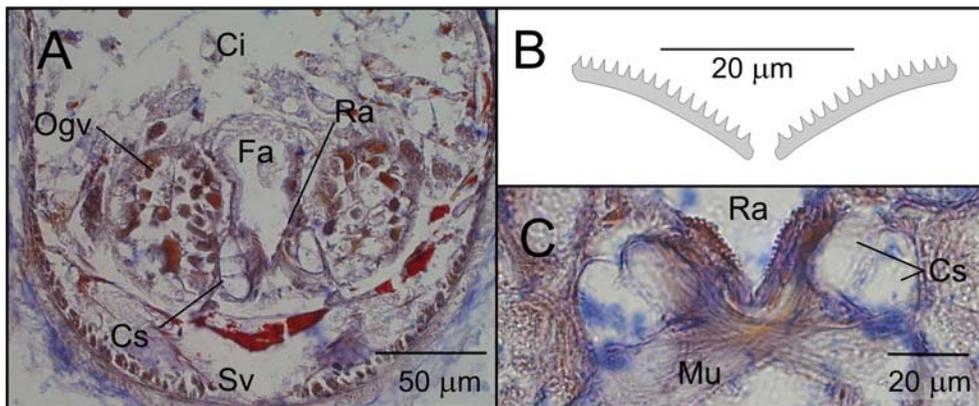


Figura 35. *Kruppomenia glandulata* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales a nivel de la rádula (A y C) y reconstrucción de las placas radulares (B). A. Radular y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe. B. Placas radulares. C. Detalle del aparato radular. (Ci) ciego intestinal, (Cs) células vacuoladas de soporte, (Fa) faringe, (Mu) musculatura, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Ra) rádula, (Sv) seno ventral.

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo (75  $\mu\text{m}$  de largo; 120  $\mu\text{m}$  de ancho; 50  $\mu\text{m}$  de alto), de sección transversal cuadrangular, se sitúa dorsalmente al comienzo de la faringe. Los ganglios ventrales (70  $\mu\text{m}$  de largo; 30  $\mu\text{m}$  de ancho; 30  $\mu\text{m}$  de alto) se localizan en posteriormente a la foseta pedia (figura 34A).

El atrio, ciliado y con numerosas papilas en grupos, se sitúa en la región anterior de la cavidad atriobucal común (figura 34A).

Dorsalmente a la altura de la región posterior de la cavidad paleal se encuentra un órgano sensitivo dorsoterminal (figura 34C).

**Aparato reproductor.-** Las gónadas son tubulares y se sitúan dorsalmente al intestino; se observaron óvulos (15  $\mu\text{m}$  de diámetro) unidos a las paredes medias de las dos gónadas y espermatozoides que ocupaban el resto del espacio gonadal. Las gónadas se continúan por dos cortos gonopericardioductos ciliados que desembocan independientemente en un amplio pericardio, donde se encontró gran cantidad de espermatozoides (figura 34C; 36A). Dentro del pericardio se aloja un corazón tubular que se une por sus extremos anterior y posterior a la pared dorsal del pericardio. De la región posterior del pericardio parten los dos pericardioductos que se dirigen hacia adelante hasta unirse cada uno con un conducto de desove; en el mismo lugar de esta unión desemboca también un receptáculo seminal (140  $\mu\text{m}$  de largo; 30  $\mu\text{m}$  de ancho; 140  $\mu\text{m}$  de alto) que se hallaba lleno de espermatozoides (figura 34C; 36A). Los conductos de desove, que presentan un epitelio delgado (figura 36B), permanecen separados en el cuarto inicial de su longitud; después se fusionan en formando un único conducto amplio de epitelio glandular que desemboca en la pared anterior de la cámara ventral de la cavidad paleal a través de un estrecho orificio genital (figura 36C).

Asociados al aparato reproductor aparecen un par de grupos de estiletes copuladores. Cada grupo está constituido por dos estiletes que recorren ventrolateralmente el cuerpo del animal, desde la parte media de los receptáculos seminales hasta su salida situada ventralmente a la abertura de la cavidad paleal (figura 34C; 36). Cada grupo está asociado a una fuerte musculatura longitudinal y una glándula que los acompaña a lo largo de su longitud (figura 36B, C). Esta glándula desemboca anteriormente a la salida

de los estiletes copuladores (figura 34C). En la región anterior a la abertura de la cavidad paleal se encuentran 7-8 pares de espículas prepaleales.

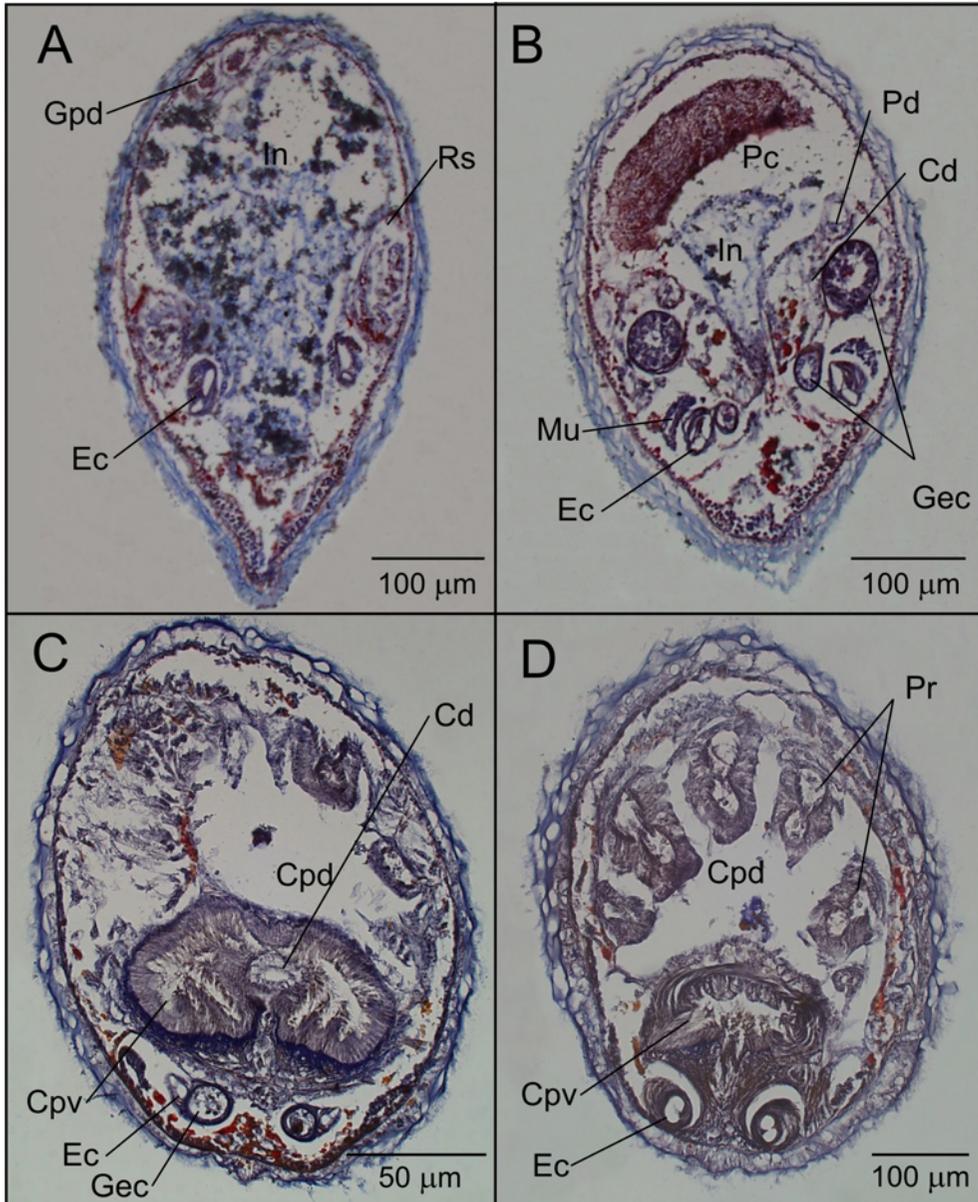


Figura 36. *Kruppomenia glandulata* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 3-6 de la figura 34. A. Receptáculos seminales. B. Región par del conducto de desove y glándula de los estiletes copuladores. C. y D. Cavidad paleal. (Cd) conducto de desove, (Cpd) cámara dorsal de la cavidad paleal, (Cpv) cámara ventral de la cavidad paleal, (Ec) estiletes copuladores, (Gec) glándula de los estiletes copuladores, (Gpd) gonopericardioducto, (In) intestino, (Mu) musculatura, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Rs) receptáculo seminal.

## Discusión

*Kruppomonia glandulata* sp. nov. se clasifica en el orden Cavibelonia Salvini-Plawen, 1978, porque presenta escleritos aciculares huecos en la cutícula. Dentro de este orden se ubica en la familia Simrothiellidae Salvini-Plawen, 1978, debido a que posee una rádula biseriada homodentículada y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C, según SALVINI-PLAWEN (1978); de tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT (2005). La presencia de una cavidad atriobucal común, de una rádula biseriada con denticulos homogéneos, receptáculos seminales, un único orificio genital, estiletos copuladores, pliegues respiratorios y un órgano sensitivo dorsoterminal sitúan sin duda a la nueva especie en el género *Kruppomonia* Nierstrasz, 1903 (NIERSTRASZ, 1903; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003). La ausencia de sacos radulares en *K. glandulata* sp. nov. modifica la diagnosis del género, de forma que la nueva diagnosis contempla la posibilidad de la ausencia de sacos radulares.

Dentro del género, *K. glandulata* sp. nov. presenta claras diferencias con las especies conocidas (tabla 6).

*K. glandulata* sp. nov. difiere de *Kruppomonia minima* Nierstrasz, 1903, y de *Kruppomonia borealis* Odhner, 1921, porque los escleritos aciculares huecos de *K. glandulata* sp. nov. son de menor longitud que los de estas especies y se disponen en una sola capa, por poseer un ciego intestinal anterodorsal doble en contraposición del ciego anterodorsal único de *K. minima* y *K. borealis* y por presentar una cámara ventral y otra dorsal en la cavidad paleal, ausentes en *K. minima* y *K. borealis* (NIERSTRASZ, 1903, 1905; ODHNER, 1921; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002). Además, en relación a *K. borealis*, *K. glandulata* sp. nov. presenta placas radulares un tercio menor en longitud y con menos denticulos, pero de mayor tamaño, por placa. Asimismo, carece de las constricciones laterales en el intestino y del esfínter en la región posterior de la faringe existentes en *K. borealis* (ODHNER, 1921; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

Con respecto a *Kruppomonia rhyncota* Salvini-Plawen, 1978, descrita a partir de un individuo inmaduro, sólo pueden establecerse diferencias claras a nivel del aparato radular. *K. glandulata* sp. nov. posee placas radulares que

son un tercio de la longitud y 4-5 veces más estrechas que las observadas en *K. rhyncota*. Además, *K. glandulata* sp. nov. carece de las papilas epidérmicas en la cutícula que aparecen en *K. rhyncota* (SALVINI-PLAWEN, 1978).

En relación a *Kruppomenia levis* Scheltema & Schander, 2000, y *Kruppomenia delta* Scheltema & Schander, 2000, *K. glandulata* sp. nov. presenta escleritos aciculares huecos de menor tamaño y placas radulares con un número menor de denticulos y una longitud que supone un cuarto de la alcanzada en las placas radulares de *K. levis* y *K. delta*. Además, *K. glandulata* sp. nov. difiere de *K. levis* por carecer del engrosamiento lateral distal en las placas radulares y por poseer 2 estiletes copuladores por grupo en lugar de los 4 existentes en *K. levis*. Por otro lado, *K. glandulata* sp. nov. se diferencia de *K. delta* por carecer del denticulo de mayor tamaño que presenta en el extremo distal cada placa radular de esta especie (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

*K. glandulata* sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia macrodoryata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, porque carece de las papilas epidérmicas en la cutícula, posee escleritos aciculares huecos de menor tamaño y presenta placas radulares tres veces menores en longitud que las de *K. macrodoryata*. Los gonopericardioductos de *K. glandulata* sp. nov. están separados a lo largo de toda la longitud, mientras que en *K. macrodoryata* se fusionan entre sí antes de desembocar en el pericardio. Además, *K. glandulata* sp. nov. carece de la bolsa ventral de la cavidad paleal donde desembocan los estiletes copuladores existente en *K. macrodoryata* y posee un estilete copulador más por grupo que *K. macrodoryata* (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

*K. glandulata* sp. nov. se distingue de *Kruppomenia nanodentata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, porque presenta escleritos aciculares huecos de menor longitud, posee placas radulares con denticulos de mayor tamaño que los de *K. nanodentata* y carece de los sacos radulares en espiral presentes en *K. nanodentata*. Por último, *K. glandulata* sp. nov. presenta dos estiletes copuladores por grupo, mientras que *K. nanodentata* tiene un único estilete (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

*K. glandulata* sp. nov. se diferencia de *K. angolensis* sp. nov. debido a que presenta escleritos aciculares huecos de menor tamaño, posee placas

radulares cinco veces menores en longitud que las de *K. angolensis* sp. nov. y presenta un ciego intestinal anterodorsal doble y no único como en *K. angolensis* sp. nov. Por otro lado, *K. glandulata* sp. nov. tiene una región par en el conducto de desove ausente en *K. angolensis* sp. nov., posee una glándula asociada a los estiletes copuladores y presenta dos cámaras en la cavidad paleal frente al espacio único existente en *K. angolensis* sp. nov.

Los caracteres diferenciales entre *K. glandulata* sp. nov. y las especies del género *Kruppomonia* son suficientemente identificativos para considerar que *K. angolensis* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.



### ***Kruppomenia macrodenticulata* sp. nov.**

**Diagnosis.-** Cuerpo de 2'1 mm de longitud por 0'55 mm de grosor. Sin abultamientos ni quillas. Cutícula delgada (15-20  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas. Con escleritos aciculares huecos entrecruzados de inserción oblicua en una sola capa. Cavidad atrio bucal común. Surco pedio con un pliegue que no entra en la cavidad paleal. Faringe con esfínter prerradular. Rádula biseriada formada por placas radulares homodenticuladas (35  $\mu\text{m}$  de largo; 1  $\mu\text{m}$  de ancho) con 8-11 dentículos (4  $\mu\text{m}$  de alto). Con un par de sacos radulares anterolaterales. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por un par de ampollas con células glandulares epiteliales rodeadas de musculatura (tipo C; tipo *Simrothiella*). Intestino sin ciego intestinal ni constricciones. Con receptáculos seminales. Conducto de desove impar. Con un orificio genital. Con un par de grupos de estiletes copuladores con dos estiletes cada uno. Con espículas prepaleales. Cavidad paleal con una cámara ventral y una cámara dorsal. Con un par de pliegues respiratorios. Con un órgano sensitivo dorsoterminal.

#### ***Derivatio nominis***

Griego: *macro-*, grande; latín: *denticulus*, dientecillo; latín: *-atus*, provisto de. En relación al tamaño de los dentículos de las placas radulares.

#### **Material examinado**

Dos ejemplares.

**Localidad tipo.-** Holotipo: cuenca abisal de Angola, estación 338 (área 4) Me48/1 DIVA 1 (22°20'00"S; 03°18'18" E - 22°20'12"S; 03°18'24" E; 5125-5144 m de profundidad).

**Otras localidades.-** Paratipo 1 (en mal estado): cuenca abisal de Angola, estación 320 (área 1) Me48/1 DIVA 1 (22°19'54"S; 03°17'48" E - 22°20'00"S; 03°17'54"E; 5127 m de profundidad).

#### **Descripción**

**Habitus.-** Animales de 2'1 mm de longitud por 0'55 mm de grosor. Sin abultamientos ni quillas. Con el surco pedio bien visible. Abertura de la cavidad paleal subterminal. Con escleritos de inserción oblicua sobresaliendo

de la cutícula. Color blanco, observado en los especímenes fijados y conservados en etanol de 70° (figura 37).

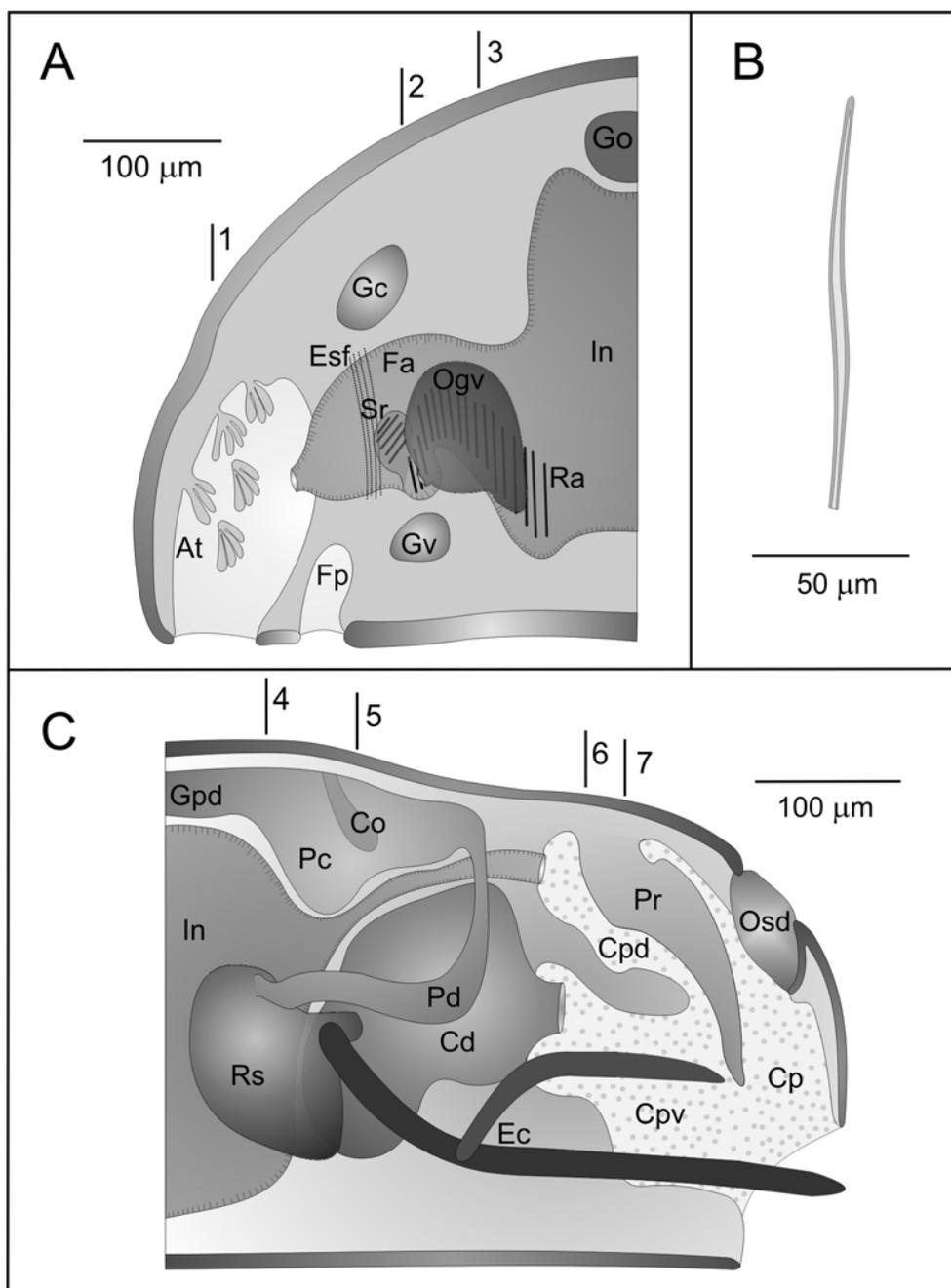
**Manto.-** Cutícula delgada (15-20  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas, con escleritos entrecruzados de inserción oblicua en una sola capa. Los escleritos, muy fragmentados en las muestras obtenidas, son aciculares huecos algo curvados. Los fragmentos de mayor tamaño presentaban 140  $\mu\text{m}$  de largo (figura 38B).



Figura 37. *Kruppomenia macrodenticulata* sp. nov. *Habitus*.

**Surco pedio y cavidad paleal.-** El surco pedio comienza en una foseta pedia ciliada (25  $\mu\text{m}$  de largo; 60  $\mu\text{m}$  de ancho; 55  $\mu\text{m}$  alto) en la que desembocan un par de glándulas pedias. Presenta un pliegue que no entra en la cavidad paleal.

La cavidad paleal se abre subterminalmente y su región anterior se divide en dos cámaras: dorsal y ventral. La cámara dorsal está delimitada por



**Figura 38.** *Kruppomenia macrodentikulata* sp. nov. **A.** Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. **B.** Fragmento de un esclerito acicular hueco. **C.** Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. (At) atrio, (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Cpd) cámara dorsal de la cavidad paleal, (Cpv) cámara ventral de la cavidad paleal, (Ec) estiletes copuladores, (Esf) esfinter, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroideo, (Go) gónada, (Gpd) gonopericardioducto, (Gv) ganglio ventral, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Os) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Ra) rádula, (Rs) receptáculo seminal, (Sr) saco radular. Las líneas 1-3 corresponden a los cortes transversales A, B y D la figura 39; las líneas 4-7 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 40.

un epitelio delgado; a su pared dorsal se unen el par de pliegues respiratorios y en su región anterior se sitúa el ano. La cámara ventral está rodeada por un epitelio glandular con fibras musculares; en su pared anterior se sitúa el orificio genital y ventralmente se encuentra la salida de los estiletos copuladores, estando separados el grupo izquierdo del derecho por un pliegue longitudinal situado en el plano sagital (figura 38C; 40C, D).

**Aparato digestivo.-** La boca se abre en la región dorsoposterior de la cavidad atribuca. Se continúa por una faringe corta que se encontraba ligeramente protraída; presenta en la región media un esfínter prerradular. Tras el esfínter se sitúa el aparato radular que consta de un par de sacos radulares anterolaterales cortos donde se observan los restos de 5-6 placas radulares y de una rádula biseriada constituida por unos 20 pares de placas

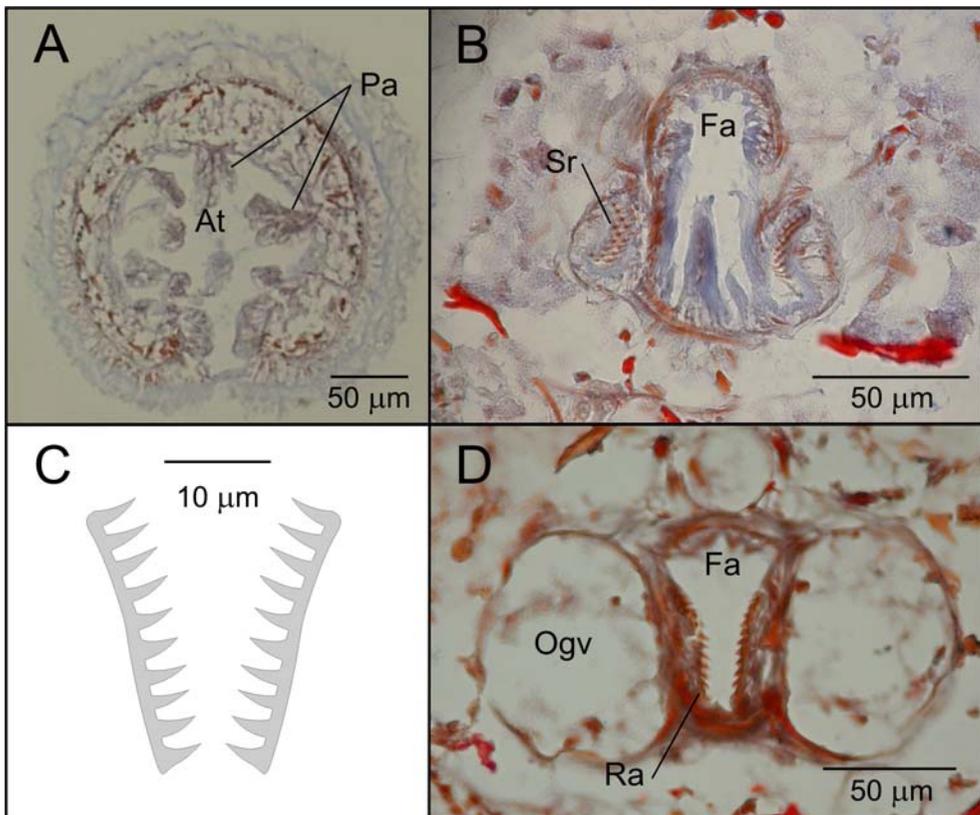


Figura 39. *Kruppomenia macrodenticulata* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior (A, B, C) correspondientes a las líneas 1-3 de la figura 38A y reconstrucción de las placas radulares (C). A. Papilas atriales. B. Sacos radulares. C. Placas radulares. D. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y placas radulares. (At) atrio, (Fa) faringe, (Pa) papilas atriales, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Ra) rádula, (Sr) sacos radulares.

homodentículadas de 35  $\mu\text{m}$  de largo por 1  $\mu\text{m}$  de ancho, con 8-11 denticulos y ligeramente ganchudos de 4  $\mu\text{m}$  de alto, situados regularmente en cada placa (figura 39B-D). Ventralmente a la parte final de la rádula se encuentran 3 pares de células vacuoladas de soporte de gran tamaño que, junto con la musculatura que rodea al aparato radular, sirven de sostén a la rádula. Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe (75  $\mu\text{m}$  de largo; 60  $\mu\text{m}$  de ancho; 75  $\mu\text{m}$  de alto) están constituidos por un par de ampollas con células glandulares epiteliales rodeadas de una fina capa de musculatura (tipo C, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT, 2005) (figura 39D); desembocan en la faringe en la región anterior de la rádula. La faringe se continúa por un intestino amplio sin ciego anterodorsal ni constricciones laterales, en el que se observaron numerosos restos de cnidocistos. En la región posterior del cuerpo el intestino se estrecha formando el recto que se abre a través del ano en la pared anterior de la cámara dorsal de la cavidad paleal.

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo (65  $\mu\text{m}$  de largo; 120  $\mu\text{m}$  de ancho; 30  $\mu\text{m}$  de alto) presenta sección cuadrangular y se sitúa dorsalmente a la región anterior de la faringe. Los ganglios ventrales (40  $\mu\text{m}$  de largo; 35  $\mu\text{m}$  de ancho; 35  $\mu\text{m}$  de alto) se localizan tras la región posterior de la foseta pedia (figura 38A).

El atrio se sitúa en la región anterior de la cavidad atriobucal común y presenta numerosas papilas en grupos de 4-5 (figura 39A).

Presenta un órgano sensitivo dorsoterminal localizado en la región posterior del cuerpo, a la altura de la cavidad paleal (figura 38C).

**Aparato reproductor.-** Las gónadas son tubulares y se sitúan sobre el intestino. Se continúan por un par de gonopericardioductos no muy bien definidos que desembocan en el pericardio, donde se localiza un corazón tubular (figura 38C). De la región posterior del pericardio parten dos pericardioductos hacia adelante que se abren en sendos receptáculos seminales globulares, en cuya región anterior se observaron espermatozoides. Los receptáculos seminales se unen lateralmente al conducto de desove, que es impar en toda su extensión (figura 38C; 40A). En esta especie, la comunicación entre los pericardioductos y el conducto de desove se realiza a través de los receptáculos seminales que posiblemente en origen serían parte

del conducto de desove ya que la parte distal de los pericardioductos aparece englobada en los receptáculos seminales, por lo que estos no son un ensanchamiento de la región final de los pericardioductos. El conducto de desove presenta un epitelio alto y glandular y desemboca a través de un orificio genital en la pared anterior de la cámara ventral de la cavidad paleal (figura 38C; 40C).

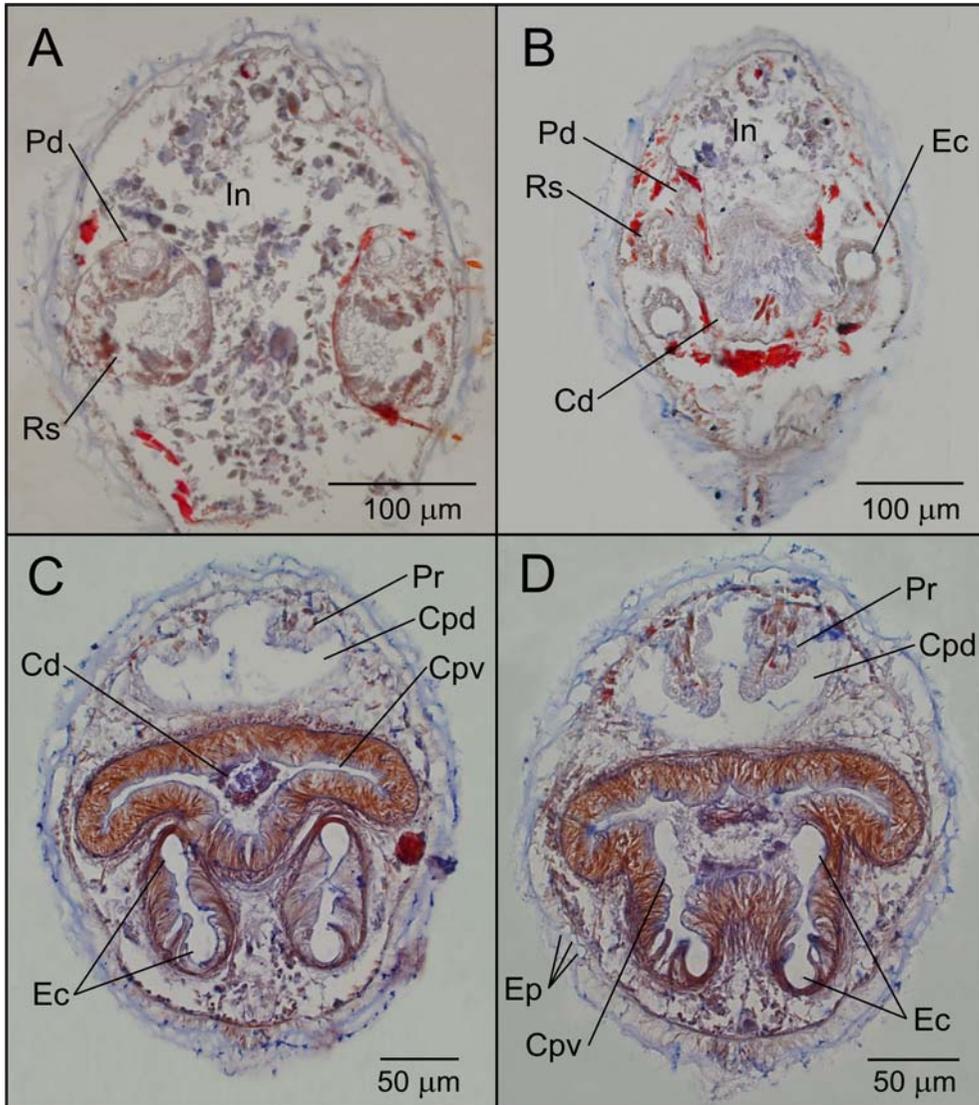


Figura 40. *Kruppomenia macrodentikulata* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 4-7 de la figura 38C. A. Unión de los pericardioductos con los receptáculos seminales. B. Unión del conducto de desove y un receptáculo seminal. C. y D. Cavidad paleal. (Cd) conducto de desove, (Cpd) cámara dorsal de la cavidad paleal, (Cpv) cámara ventral de la cavidad paleal, (Ec) estiletes copuladores, (Ep) espículas prepaleales, (In) intestino, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Rs) receptáculo seminal.

Relacionados con el aparato reproductor aparecen un par de grupos de estiletes copuladores (figura 38C; 40B-D). Cada grupo está formado por dos estiletes rodeados por una vaina. El estilete ventral presenta una mayor extensión por el interior del cuerpo del animal que el estilete dorsal y está asociado a una fuerte musculatura. Los dos tercios finales de ambos estiletes discurren en paralelo separados por un espacio de 50  $\mu\text{m}$ , lleno de tejido glandular. Desembocan en cámara ventral de la cavidad paleal, ventralmente al conducto de desove. Presenta además 3 espículas prepaleales a ambos lados de la cavidad paleal (40D).

### Discusión

*Kruppomenia macrodenticulata* sp. nov. se clasifica en el orden Cavibe-lonia Salvini-Plawen, 1978, por la presencia de escleritos aciculares huecos en la cutícula y en la familia Simrothiellidae Salvini-Plawen, 1978, porque posee una rádula biseriada homodenticulada y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C, según SALVINI-PLAWEN (1978); tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT (2005). Dentro de esta familia se sitúa en el género *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903, por presentar una cavidad atriobucal común, una rádula con placas con denticulos homogéneos, receptáculos seminales, un único orificio genital, estiletes copuladores, pliegues respiratorios y un órgano sensitivo dorsoterminal (NIERSTRASZ, 1903; TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

*K. macrodenticulata* sp. nov. muestra varias diferencias con el resto de especies del género (tabla 6):

*K. macrodenticulata* sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia minima* Nierstrasz, 1903, por presentar una cutícula delgada y papilas atriales en grupo, por carecer de ciego intestinal anterodorsal y de la región par del conducto de desove presentes en *K. minima* y por poseer solo 2 pliegues respiratorios frente a los 6-12 de *K. minima*. Además, *K. macrodenticulata* sp. nov. presenta dos cámaras en la cavidad paleal y un esfínter prerradular ausentes en *K. minima* (NIERSTRASZ, 1903).

*K. macrodenticulata* sp. nov. se distingue de *Kruppomenia borealis* Odhner, 1921, porque presenta los escleritos en la cutícula dispuestos en una sola capa y posee un pliegue pedio que no entra en la cavidad paleal. Las

placas radulares de *K. macrodenticulata* sp. nov. tienen menos de la mitad del tamaño que las de *K. borealis*, presentando además 4-5 veces menos denticulos por placa radular pero de tamaño mayor que los de *K. borealis*. *K. macrodenticulata* presenta un esfínter prerradular ausente en *K. borealis*; sin embargo carece del esfínter postradular y de las constricciones laterales en el intestino que posee *K. borealis*. El aparato reproductor de *K. macrodenticulata* sp. nov. no tiene las vesículas seminales ni la región par en el conducto de desove que aparecen en *K. borealis*. Por último, *K. macrodenticulata* sp. nov. posee un menor número de pliegues respiratorios que *K. borealis* (ODHNER, 1921; GARCÍA-ÁLVAREZ *et al.*, 2001; HANDL & SALVINI-PLAWEN, 2002).

*K. macrodenticulata* sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia rhynchota* Salvini-Plawen, 1978, por poseer una cutícula más delgada sin papilas epidérmicas, placas radulares cuya longitud es un medio de las de *K. rhynchota* y por presentar un menor número de pliegues respiratorios que *K. rhynchota* (SALVINI-PLAWEN, 1978).

Con respecto a *Kruppomenia levis* Scheltema & Schander, 2000, *K. macrodenticulata* sp. nov. se diferencia porque presenta un aparato radular con menos filas de placas, que además carecen del engrosamiento lateral que poseen las placas de *K. levis* y tiene menos denticulos por placa que *K. levis*. Además, *K. macrodenticulata* sp. nov. carece de vesículas seminales y posee un menor número de pliegues respiratorios y de estiletes copuladores por grupo que *K. levis* (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

En relación a *Kruppomenia delta* Scheltema & Schander, 2000, *K. macrodenticulata* sp. nov. posee menos filas de placas radulares, las cuales carecen del denticulo de mayor tamaño de *K. delta*, y presenta menos denticulos por placa que la especie descrita por SCHELTEMA & SCHANDER. Por último, *K. macrodenticulata* tiene menos espículas prepaleales que *K. delta* (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

*K. macrodenticulata* sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia macrodoryata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, debido a que carece de papilas epidérmicas en la cutícula y presenta placas radulares con menos denticulos y la mitad de largas que las de *K. macrodoryata*. En *K. macrodenticulata* sp. nov. la faringe presenta un esfínter prerradular que no existe en *K.*

*macrodoryata* y el intestino no tiene ciego anterodorsal. Además, *K. macrodenticulata* sp. nov. carece de la región par en el conducto de desove y posee dos estiletes copuladores por grupo, mientras que *K. macrodoryata* tiene sólo uno. Por último, *K. macrodenticulata* sp. nov. posee menos pliegues respiratorios que *K. macrodoryata* (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

*K. macrodenticulata* sp. nov. se distingue de *Kruppomenia nanodentata* Todt & Salvini-Plawen, 2003, porque tiene menos filas de placas radulares, aunque cada placa es el doble de larga que las placas de *K. nanodentata* y poseen denticulos de mayor tamaño. En *K. macrodenticulata* sp. nov. existe un esfínter prerradular que no aparece en *K. nanodentata* y posee un estilete copulador más por grupo que *K. nanodentata* (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

*K. macrodenticulata* sp. nov. se diferencia de *Kruppomenia angolensis* sp. nov. debido a que posee papilas atriales en grupos, presenta placas radulares cuyo tamaño supone un tercio de la longitud de las descritas en *K. angolensis* sp. nov. y posee un número menor de denticulos por placa. Además, *K. macrodenticulata* sp. nov. presenta un esfínter prerradular que no existe en *K. angolensis* sp. nov. y carece de esófago, de ciego intestinal anterodorsal y de vesículas seminales, mientras que *K. angolensis* sp. nov. presenta todos estos caracteres. Por último, *K. macrodenticulata* sp. nov. tiene dos cámaras, dorsal y ventral, en la cavidad paleal que no existen en *K. angolensis* sp. nov.

*K. macrodenticulata* sp. nov. se diferencia de *K. glandulata* sp. nov. porque posee papilas atriales en grupo, presenta placas radulares un tercio mayores en longitud y con menos denticulos por placa. *K. macrodenticulata* sp. nov. aparecen sacos radulares que están ausentes en *K. glandulata* sp. nov., pero carece de esófago y del ciego intestinal anterodorsal doble en el intestino, no tiene región par en el conducto de desove ni la glándula que acompaña a los estiletes copuladores que presenta *K. glandulata* sp. nov. Finalmente, *K. macrodenticulata* sp. nov. presenta menos espículas prepaleales y menos pliegues respiratorios que *K. glandulata* sp. nov.

Los caracteres diferenciales entre *K. macrodenticulata* sp. nov. y las demás las especies del género *Kruppomenia* son suficientemente

identificativos para considerar que *K. macrodenticulata* sp. nov. es una nueva especie para la Ciencia.

Las tres especies recolectadas en la cuenca abisal de Angola clasificadas dentro del género *Kruppomenia* presentan entre sí diferencias muy significativas que permiten identificarlas como taxones distintos. Los especímenes se recolectaron en diversas estaciones de muestreo del área de estudio, coincidiendo en algunos casos la presencia de dos especies diferentes dentro del mismo área, como *K. glandulata* sp. nov. y *K. macrodenticulata* sp. nov. en el área 4, o incluso en una misma estación, como ocurre con *K. macrodenticulata* sp. nov. y *K. glandulata* sp. nov. en la estación 344 (área 5).

La separación clara de las especies se produce por las diferencias en el aparato radular y de la estructura del aparato reproductor y de la cavidad paleal. Así, *K. angolensis* sp. nov. presenta las placas radulares de mayor longitud y con más denticulos, siendo las de *K. glandulata* sp. nov. las más pequeñas y las de *K. macrodenticulata* sp. nov. las que tienen los denticulos de mayor tamaño. Además, tanto en *K. angolensis* sp. nov. como en *K. macrodenticulata* sp. nov. existen sacos radulares anterolaterales, que están ausentes en *K. glandulata* sp. nov. Por otro lado, en el aparato reproductor de *K. angolensis* sp. nov. y *K. macrodenticulata* sp. nov., el conducto de desove es único en toda su longitud, mientras que *K. glandulata* sp. nov. el conducto de desove presenta una región anterior par. Finalmente, la cavidad paleal de *K. angolensis* sp. nov. es una cavidad única con dos bolsas laterales en la región ventral, sin embargo, en *K. glandulata* sp. nov. y *K. macrodenticulata* sp. nov. existen una división en cámaras dorsal y ventral en la parte anterior de la cavidad paleal (tabla 6).

## Género *Spiomenia* Arnofsky, 2000

**Diagnosis.-** Cutícula gruesa sin papilas epidérmicas. Con escleritos huecos de inserción oblicua en una capa, unos aciculares y otros con el extremo en forma de lengüeta asimétrica. Cavidad atriobucal común. Rádula biseriada constituida por placas radulares heterodenticuladas con abultamientos. Con sacos radulares anteroventrales pares. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe en forma de ampollas con células glandulares epiteliales rodeadas por una envoltura muscular (tipo C; tipo *Simrothiella*). Con un orificio genital. Con estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

*Spiomenia spiculata* Arnofsky, 2000. Golfo de Vizcaya (Atlántico norte), 2040-4307 m.

*Spiomenia phaseolosa* Todt & Salvini-Plawen, 2003. Canal de Mozambique (Índico), 3716 m.

*Spiomenia praematura* Todt & Salvini-Plawen, 2003. Canal de Mozambique (Índico), 3716 m.

*Spiomenia pusilla* sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5415 m.

### *Spiomenia pusilla* sp. nov.

**Diagnosis.-** Cuerpo de 1'5-2'4 mm de longitud por 0'5 mm de diámetro en la región anterior y 0'4 mm en la posterior. Cutícula gruesa (25-30 µm) sin papilas epidérmicas. Con escleritos aciculares huecos con el extremo distal en forma de lengüeta asimétrica (“captate”); escleritos aciculares huecos curvados y escleritos tipo escama con forma de hoja de cuchillo a los lados del surco pedio. Cavidad atriobucal común. Surco pedio con un pliegue que no entra en la cavidad paleal. Rádula biseriada, con 33-35 pares de placas heterodontas (50-55 µm de largo; 15 µm de ancho en el extremo superior y 7'5 µm en el inferior) con la región distal engrosada, donde se sitúan 6 de los 12 denticulos que posee cada placa. Con sacos radulares pares anteroventrales. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe con forma de ampolla constituidos por células glandulares epiteliales rodeadas por una envoltura muscular (tipo C; tipo *Simrothiella*). Intestino con ciego anterodorsal y sin constricciones laterales. Con un par de receptáculos seminales bilobulados. Conducto de desove impar. Con un orificio genital. Con dos pares de grupos de estiletes copuladores: un par ventrolateral con 2

estiletes y un par lateral con 4 estiletes. Cavity paleal dividida con una cámara ventral y una cámara dorsal. Con pliegues respiratorios. Con un órgano sensitivo dorsoterminal.

***Derivatio nominis***

Latín: *pusillus*, muy pequeño. En referencia a su pequeño tamaño.

**Material examinado**

Cuatro ejemplares.

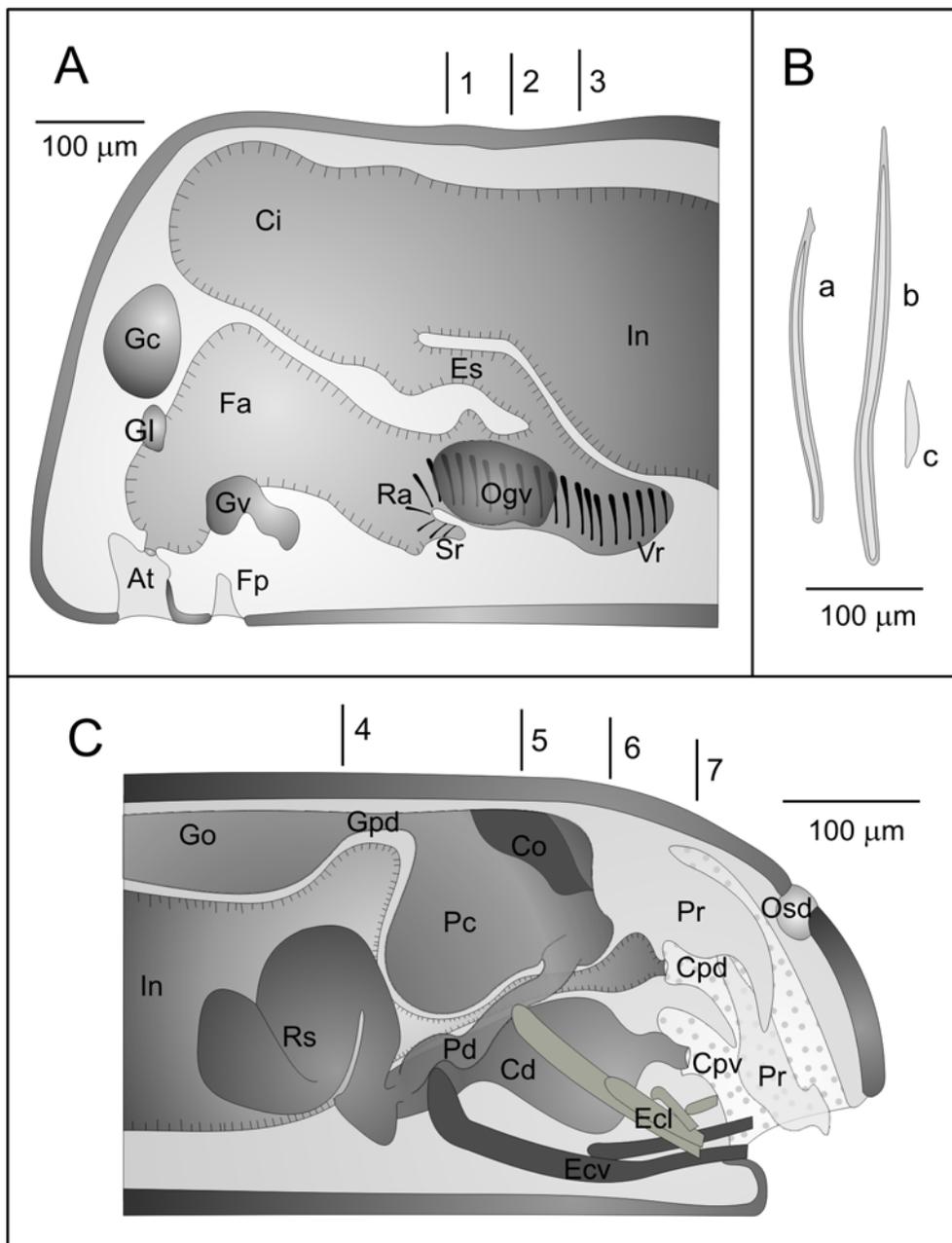
**Localidad tipo.-** Holotipo, paratipo 1, paratipo 2, paratipo 3 (inmaturo): cuenca abisal de Angola, estación 344 (área 5) Me48/1 DIVA 1 (17°06'12"S; 04°41'42"E - 17°07'30"S; 04°42'18"E; 5415 m de profundidad).

**Descripción**

**Habitus.-** Animales de 1'5-2'4 mm de longitud y 0'5 mm de diámetro en la región anterior y 0'4 mm en la posterior (figura 41). Sin abultamientos ni quillas. Con escleritos aciculares huecos de inserción oblicua que sobresalen de la cutícula. La foseta pedia y el surco pedio son visibles externamente. Color blanco, observado en los especímenes fijados y conservados en etanol de 70°.



Figura 41. *Spiomenia pusilla* sp. nov. *Habitus*.



**Figura 42.** *Spiomenia pusilla* sp. nov. **A.** Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. **B.** Escleritos: a. Esclerito acicular hueco con extremo distal con forma de lengüeta asimétrica ("captate"); b. Esclerito acicular hueco; c. Escama del surco pedio. **C.** Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. (At) atrio, (Cd) conducto de desove, (Ci) ciego intestinal, (Co) corazón, (Cpd) cámara dorsal de la cavidad paleal, (Cpv) cámara ventral de la cavidad paleal, (Ecl) estiletes copuladores laterales, (Ecv) estiletes copuladores ventrolaterales, (Es) esófago, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroideo, (Gl) ganglio lateral, (Go) gónada, (Gpd) gonopericardioducto, (Gv) ganglio ventral, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Ra) rádula, (Rs) receptáculo seminal, (Sr) saco radular, (Vr) vaina radular. Las líneas 1-3 corresponden a los cortes transversales A-C de la figura 43; las líneas 4-7 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 44.

**Manto.-** Cutícula gruesa (25-30  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas. Presenta tres tipos de escleritos dispuestos en una sola capa (figura 42B): escleritos aciculares huecos, con el extremo en forma de lengüeta asimétrica (“captate” según ARNOSFSKY, 2000) algo arqueados y con un punto de inflexión en el extremo inferior donde se invierte la curvatura (70-300  $\mu\text{m}$  de largo; 3-10  $\mu\text{m}$  de ancho); escleritos aciculares huecos, ligeramente curvados, con un punto de inflexión en el extremo inferior (100-400  $\mu\text{m}$  de largo; 5-10  $\mu\text{m}$  de ancho); escleritos tipo escama con forma de hoja de cuchillo (60-80  $\mu\text{m}$  de largo; 10-15  $\mu\text{m}$  de anchura máxima) situados a ambos lados del surco pedio y rodeando la boca.

**Surco pedio y cavidad paleal.-** El surco pedio comienza en una corta y estrecha foseta pedia ciliada (20  $\mu\text{m}$  de largo; 50  $\mu\text{m}$  de ancho; 150  $\mu\text{m}$  de alto), situada ventralmente al comienzo de la faringe (figura 41A), donde desembocan dos grandes glándulas pedias ubicadas a ambos lados de la faringe. Presenta un pliegue ciliado muy reducido que no entra en la cavidad paleal.

La cavidad paleal es amplia, de abertura subterminal. La región anterior de la cavidad paleal se divide en dos cámaras: una dorsal en la que se abre el ano y otra ventral donde se desemboca el conducto de desove (figura 42C; 44D). Presenta dos pares de pliegues respiratorios (figura 42C; 44C): un par unido a la pared dorsal de la cámara dorsal y un par situado en la mitad posterior de la cavidad paleal, unido a las paredes laterales de dicha cavidad. Los estiletes copuladores, agrupados en dos pares (ventrolateral y ventral), salen al exterior a través de la región ventral de la cavidad paleal (par ventral) o lateroventralmente a la cavidad paleal (par lateroventral) (figura 42C).

**Aparato digestivo.-** La boca es estrecha y se sitúa en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común. Se continúa por una faringe que interiormente está plegada y cubierta por una cutícula de 5  $\mu\text{m}$  de grosor. El diámetro de la faringe disminuye hacia la región posterior, donde se sitúa el aparato radular formado por dos sacos radulares anterolaterales cortos (50  $\mu\text{m}$  de largo) con restos de 4-6 placas radulares (figura 43A), una rádula biseriada y una vaina radular larga (100  $\mu\text{m}$  de largo) con placas en formación. La rádula consta de 33 a 35 pares de placas heterodentículadas

(50-55  $\mu\text{m}$  de largo; 15  $\mu\text{m}$  de ancho en el extremo superior y 7'5  $\mu\text{m}$  en el inferior) engrosadas en la mitad distal, que se apoyan sobre las paredes laterales de la faringe (figura 42A; 43B). La región engrosada de cada placa tiene tres pares de denticulos: un par distal con denticulos de 4  $\mu\text{m}$  de alto; un par intermedio formado por denticulos de 3'5  $\mu\text{m}$  de ancho en su base y 7'5  $\mu\text{m}$  de alto; y un par proximal con denticulos de 3  $\mu\text{m}$  de ancho en su base y 6  $\mu\text{m}$  de alto, que se sitúan en la mitad superior de la placa. La región no engrosada de la placa presenta una fila de 6 denticulos más pequeños,

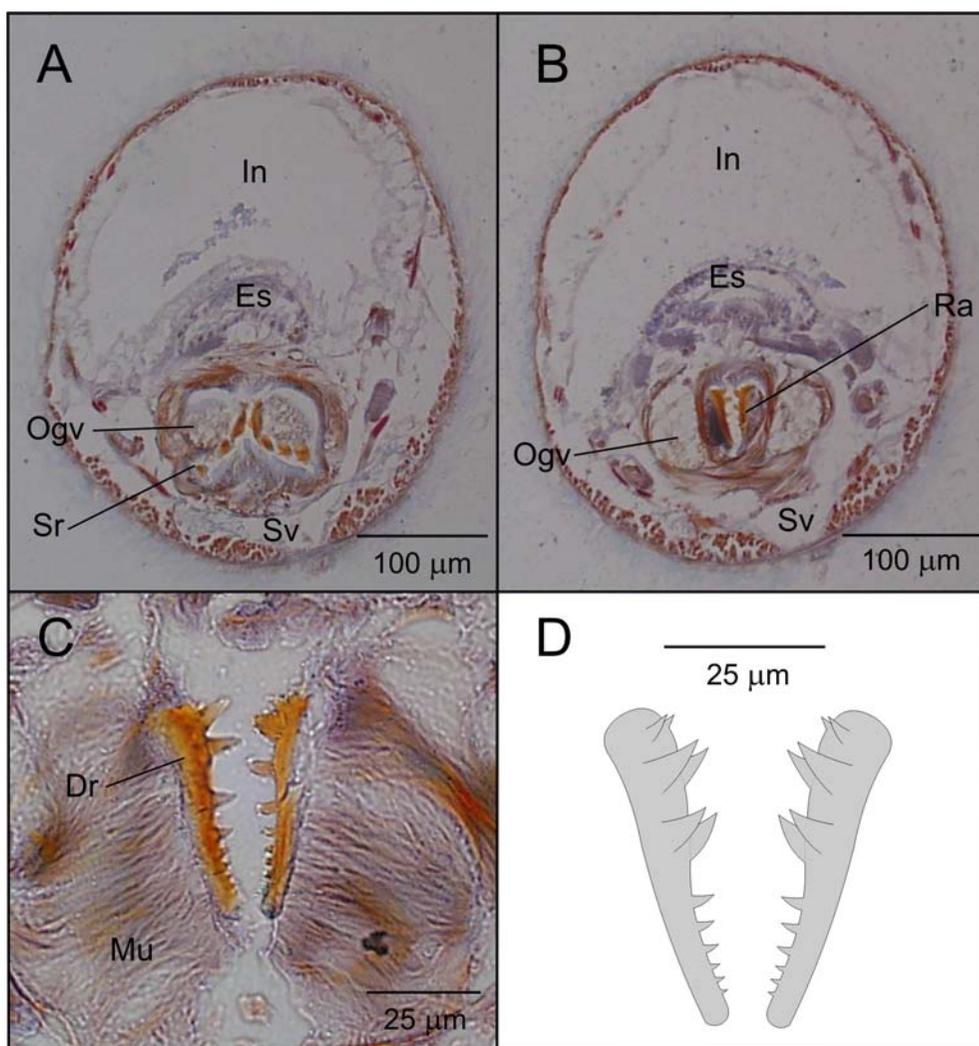


Figura 43. *Spiomenia pusilla* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior de (A-C) y reconstrucción de las placas radulares (D). A-C corresponden a las líneas 1-3 de la figura 42A. A. Sacos radulares anterolaterales. B. Órganos glandulares ventrolaterales y rádula. C. y D. Placas radulares. (Dr) diente radular, (Es) esófago, (In) intestino, (Mu) musculatura, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Ra) rádula, (Sr) saco radular, (Sv) seno ventral.

distribuidos regularmente, de tamaño decreciente hacia el extremo basal de la placa (figura 43C, D).

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tienen forma de ampolla, constando de grandes células glandulares epiteliales rodeadas por una envoltura muscular (tipo C, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT, 2005) (figura 42A; 43A, B); su región anterior se sitúa dorsalmente a los sacos radulares anterolaterales y se abren al comienzo de la rádula. El conjunto de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y el aparato radular (excepto de la región correspondiente a la vaina radular) se halla rodeado de musculatura y tejido conectivo. La faringe se continúa dorsalmente por un corto esófago (figura 42A; 43A, B) que se dirige hacia la región anterior del cuerpo y desemboca en el intestino, que se prolonga por un ciego anterodorsal (figura 42A) situado dorsalmente a la faringe. El intestino carece de constricciones y ocupa casi toda la cavidad visceral. Termina en un estrecho recto ciliado (figura 44C) que desemboca a través del ano en la cámara dorsal de la cavidad paleal.

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo (80  $\mu\text{m}$  de largo; 200  $\mu\text{m}$  de ancho; 200  $\mu\text{m}$  de alto), de sección transversal trapezoidal, se sitúa dorsalmente al comienzo de la faringe (figura 42A). De su región posterior parten los dos cordones nerviosos laterales. Los ganglios ventrales (130  $\mu\text{m}$  de largo; 40  $\mu\text{m}$  de ancho; 60  $\mu\text{m}$  alto) se encuentran lateralmente a la región anterior de la faringe (figura 42A).

El atrio u órgano sensitivo atrial se sitúa en la región anterior de la cavidad atriobucal común. Es ciliado, de pequeño tamaño y carece de papilas atriales. La región anterior del atrio está dividida por un corto pliegue longitudinal (figura 42A).

Presenta un órgano sensitivo dorsoterminal, situado en la región mediodorsal a la altura de la parte posterior de la cavidad paleal (figura 42C).

**Aparato reproductor.-** Las dos gónadas se sitúan dorsalmente al intestino; en la región anterior presentaban óvulos (15  $\mu\text{m}$  de diámetro) unidos a las paredes lateromediales y en la región posterior espermatozoides. Se continúan por un par de gonopericardioductos cortos y estrechos, ciliados

interiormente en las paredes dorsales y lateromediales (figura 44A), que desembocan independientemente en la región anterodorsal del pericardio (130  $\mu\text{m}$  de largo; 225  $\mu\text{m}$  de ancho; 125  $\mu\text{m}$  de alto). Dentro del pericardio se sitúa el corazón formado por dos pequeñas aurículas casi fusionadas y un ventrículo tubular musculoso (figura 44B); en el interior del pericardio también se observaron espermatozoides. De la región ventroposterior del pericardio parten dos estrechos pericardioductos que se dirigen hacia delante (figura 42C; 44B). Los pericardioductos desembocan en la región anterior del conducto de desove, lugar en el que también se abren un par de grandes receptáculos seminales bilobulados (figura 42C; 44A), repletos de espermatozoides, que se dirigen hacia delante. El conducto de desove, impar en toda su longitud, con células glandulares altas y muy vacuoladas en la región media; esta región media presenta lateralmente un par de grandes masas de células glandulares (figura 44C). El conducto de desove desemboca a través de un estrecho orificio genital en la cámara ventral de la cavidad paleal.

Relacionados con el aparato reproductor existen dos pares de grupos de estiletes copuladores, uno ventrolateral y uno lateral (figura 42C; 44B-D).

Cada grupo ventrolateral está constituido por dos estiletes copuladores, situados uno sobre el otro. Estos estiletes se extienden ampliamente por el interior del cuerpo del animal, siendo de mayor la longitud y el grosor el estilete ventral. En ambos estiletes la región anterior está más engrosada y están asociados a una musculatura muy desarrollada (figura 44B). Salen al exterior en la región ventral de la cavidad paleal.

Cada grupo del par lateral está formado por cuatro estiletes. Uno de los estiletes copuladores presenta una extensión por el interior del cuerpo del animal mucho mayor que el resto y, en visión lateral, recorre la región posterior del cuerpo cerca de las paredes corporales; este estilete se va estrechando a lo largo de su extensión, siendo la región anterior la más gruesa; la salida del cuerpo la realiza través de la cutícula anteriormente a la cavidad paleal. Los otros tres estiletes son más delgados y también salen al exterior a través de la cutícula; los que comienzan anteriormente salen antes al exterior (figura 42C). Todos los estiletes copuladores están rodeados de cutícula.

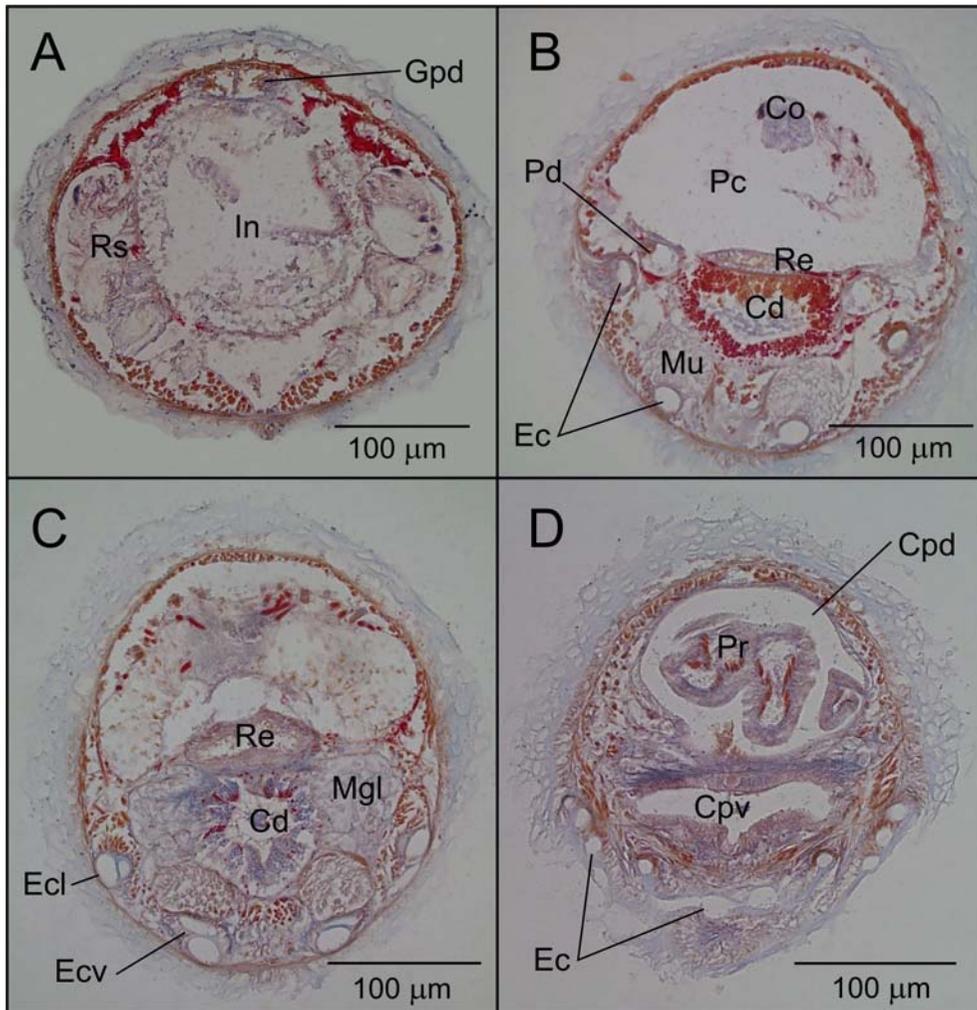


Figura 44. *Spiomenia pusilla* sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 4-7 de la figura 42C. A. Receptáculos seminales. B. y C. Conducto de desove. D. Pliegues respiratorios. (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Cpd) cámara dorsal de la cavidad paleal, (Cpv) cámara ventral de la cavidad paleal, (Ec) estiletos copuladores, (Ecl) estiletos copuladores laterales, (Ecv) estiletos copuladores ventrolaterales, (Gpd) gonopericardioductos, (In) intestino, (Mgl) masa glandular, (Mu) musculatura, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Re) recto, (Rs) receptáculo seminal.

## Discusión

*Spiomenia pusilla* sp. nov. se clasifica en el orden Cavibelonia Salvini-Plawen, 1978, por la presencia de escleritos aciculares huecos en el manto y en la familia Simrothiellidae Salvini-Plawen, 1978, debido a que posee una rádula biseriada y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C, según SALVINI-PLAWEN (1978); tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT

(2005). La presencia de escleritos aciculares huecos con un extremo asimétrico en forma de lengüeta (“captate” según ARNOFSKY, 2000) y un engrosamiento en las placas de la rádula, sitúan a la nueva especie en el género *Spiomenia* (ARNOFSKY, 2000).

Hasta el momento se conocen tres especies del género *Spiomenia* con las que *S. pusilla* sp. nov. muestra netas diferencias (tabla 7):

*S. pusilla* sp. nov. se diferencia de *Spiomenia spiculata* Arnofsky, 2000, porque presenta placas radulares de menor tamaño y con menos denticulos que las de *S. spiculata*; la región distal de la placa radular de *S. pusilla* sp. nov. tiene todos los denticulos sobre el engrosamiento, careciendo de los denticulos situados lateralmente al engrosamiento descritos en las placas radulares de *S. spiculata* y carece de células vacuoladas de soporte. Además, en *S. pusilla* sp. nov. los gonopericardioductos son independientes en toda su longitud, no llegando a fusionarse como en *S. spiculata* y los receptáculos seminales se abren en el conducto de desove, mientras que en *S. spiculata* lo hacen en los pericardioductos. Por otro lado, *S. pusilla* sp. nov. posee dos pares de grupos de estiletos copuladores frente al único par existente en *S. spiculata* y presenta dos cámaras en la cavidad paleal, mientras que en *S. spiculata* la cavidad paleal no se halla dividida (ARNOFSKY, 2000).

La descripción de *Spiomenia praematura* Todt & Salvini-Plawen, 2003, y *Spiomenia phaseolosa* Todt & Salvini Plawen, 2003, se llevó a cabo a partir de individuos inmaduros, ya que no presentaban el aparato reproductor completamente desarrollado, por lo que el carácter fundamental para la diferenciación de *S. pusilla* sp. nov. con estas especies es la estructura del aparato radular. *S. pusilla* sp. nov. se diferencia de *S. praematura* por presentar placas radulares de menor tamaño, con un menor número de denticulos por placa y ninguno lateral al engrosamiento; poseer un número mayor de filas radulares y carecer de células vacuoladas de soporte. Además, *S. pusilla* sp. nov. presenta dos pares de grupos de estiles copuladores y dos cámaras en la cavidad paleal, mientras que *S. praematura* tiene un par de grupos de estiletos copuladores y tres cámaras en la cavidad paleal (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003). Con respecto a *S. phaseolosa*, *S. pusilla* sp. nov. se diferencia porque sus placas radulares tienen aproximadamente la mitad del

tamaño de la placas de *S. phaseolosa*; posee más denticulos por placa y ninguno lateral al engrosamiento y presenta un par de grupos más de estiletes copuladores que *S. phaseolosa* (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

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

Carateres	<i>S. spiculata</i>	<i>S. praematura</i>	<i>S. phaseolosa</i>	<i>S. pusilla</i> sp. nov.
<b>Saco radular</b>	1 par	1 par. Cortos	Sin verdaderos sacos radulares desarrollados, quizá porque son especímenes juveniles	1 par. Cortos. Con restos de placas radulares
<b>Células vacuoladas de soporte</b>	Grandes	Al menos 7	Ausentes	Ausentes
<b>Fórmula radular</b>	1:1 x 22-25	1:1 x 20-25	1:1 x 20	1:1 x 33-35
<b>Tamaño de las placas radulares</b>	85-90 µm de largo; 10'5 µm ancho (14 µm en el engrosamiento)	60 µm de largo; 9 µm de ancho (12 µm en el engrosamiento)	90 µm de largo; 6 µm ancho (12 µm en el engrosamiento)	50-55 µm de largo; 15 µm de ancho en el extremo superior y 7'5 µm en el inferior
<b>Denticulos por placa</b>	20-23 (con 3 grandes en el engrosamiento y el resto más pequeños)	17 (con dos más grandes )	7 (con 1 de mayor tamaño)	12 (6 grandes, 6 pequeños)
<b>Denticulos en el engrosamiento radular</b>	3 en el engrosamiento y 5 laterales a este	2 en el engrosamiento y 1 lateral a este	1 (el 5º denticulo)	6 denticulos en el engrosamiento

Tabla 7. Diferencias entre el aparato radular de las especies del género *Spiomenia*.

Los nuevos datos que aporta la descripción *S. pusilla* sp. nov. vuelve a plantear la discusión de la separación de los géneros *Plawenia* y *Spiomenia*. Aunque aún es necesaria más información para unificar ambos taxones, el género *Spiomenia* presenta, indudablemente, notables semejanzas con el

género *Plawenia* (definido por SCHELTEMA & SCHANDER, 2000) de tal manera que TODT & SALVINI-PLAWEN (2003) y SALVINI-PLAWEN (2004) ya discutieron la existencia de caracteres taxonómicos verdaderamente significativos para la diferenciación de ambos géneros (tabla 8, en página 125). ARNORSKY (2000) definió como dos caracteres autopomórficos de *Spiomenia* la posesión de escleritos aciculares huecos de tipo “captate” (con una lengüeta asimétrica en el extremo distal) de inserción radial y la presencia de uno a varios denticulos laterales en las placas radulares. TODT & SALVINI-PLAWEN (2003) señalan que la presencia de escleritos de tipo “captate” es un carácter secundario para la diferenciación a nivel genérico y SALVINI-PLAWEN (2004) indica que ambos caracteres son de mayor importancia para la diferenciación a nivel específico que genérico. En el presente estudio se aportan más datos que indican que ambos géneros, en términos generales, son similares, debido a que rádula de *S. pusilla* sp. nov. carece de los denticulos situados lateralmente al engrosamiento de la placa radular y a que los tres pares de denticulos de la parte distal de la placa se sitúan sobre el engrosamiento; por lo tanto, la presencia de estos denticulos laterales no debe considerarse como un carácter diferenciador entre *Spiomenia* y *Plawenia*.



## **Género *Adoryherpia* gen. nov.**

**Diagnosis.-** Cutícula con escleritos aciculares huecos. Cavidad atriobucal común. Rádula biseriada homodenticulada. Con sacos radulares anterolaterales pares. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe en forma de ampolla formados por células glandulares epiteliales rodeadas de una fina capa de musculatura (tipo C; tipo *Simrothiella*). Con un orificio genital. Con receptáculos seminales. Sin estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Sin órgano sensitivo dorsoterminal.

*Adoryherpia serrata* gen. et sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5125-5144 m.

### ***Derivatio nominis***

Griego: *a-*, sin, privado de; griego: *dory*, viga, lanza; griego: *herpeton*, reptar. En relación a la ausencia de estiletes copuladores.

## ***Adoryherpia serrata* sp. nov.**

**Diagnosis.-** Cuerpo de hasta 1'45 mm de longitud por 0'35 mm de diámetro. Sin protuberancias ni quillas. Cutícula delgada (15-20  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas, con escleritos aciculares huecos entrecruzados en 2-3 capas. Cavidad atriobucal común. Surco pedio con un pliegue que no entra en la cavidad paleal. Rádula biseriada homodenticulada con placas 25  $\mu\text{m}$  de largo por 1  $\mu\text{m}$  de ancho con unos 26 denticulos de 1  $\mu\text{m}$  de alto. Con un par de sacos radulares anterolaterales. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe con forma de ampolla formados por células glandulares epiteliales rodeadas de una fina capa de musculatura (tipo C; tipo *Simrothiella*). Intestino sin ciego anterodorsal ni constricciones laterales. Con receptáculos seminales. Con vesículas seminales. Conducto de desove impar. Con un orificio genital. Sin estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Sin órgano sensitivo dorsoterminal.

### ***Derivatio nominis***

Latín: *serra*, herramienta dentada para cortar; latín: *-atus*, provisto de. Hace referencia a la forma serrada de las placas radulares.

### **Material examinado**

Dos ejemplares

**Localidad tipo.-** Holotipo y paratipo 1: cuenca abisal de Angola, estación 318 (área 1) Me48/1 DIVA 1 (22°20'00"S; 03°18'18"E - 22°20'12"S; 03°18'24"E; 5125-5144 m de profundidad).

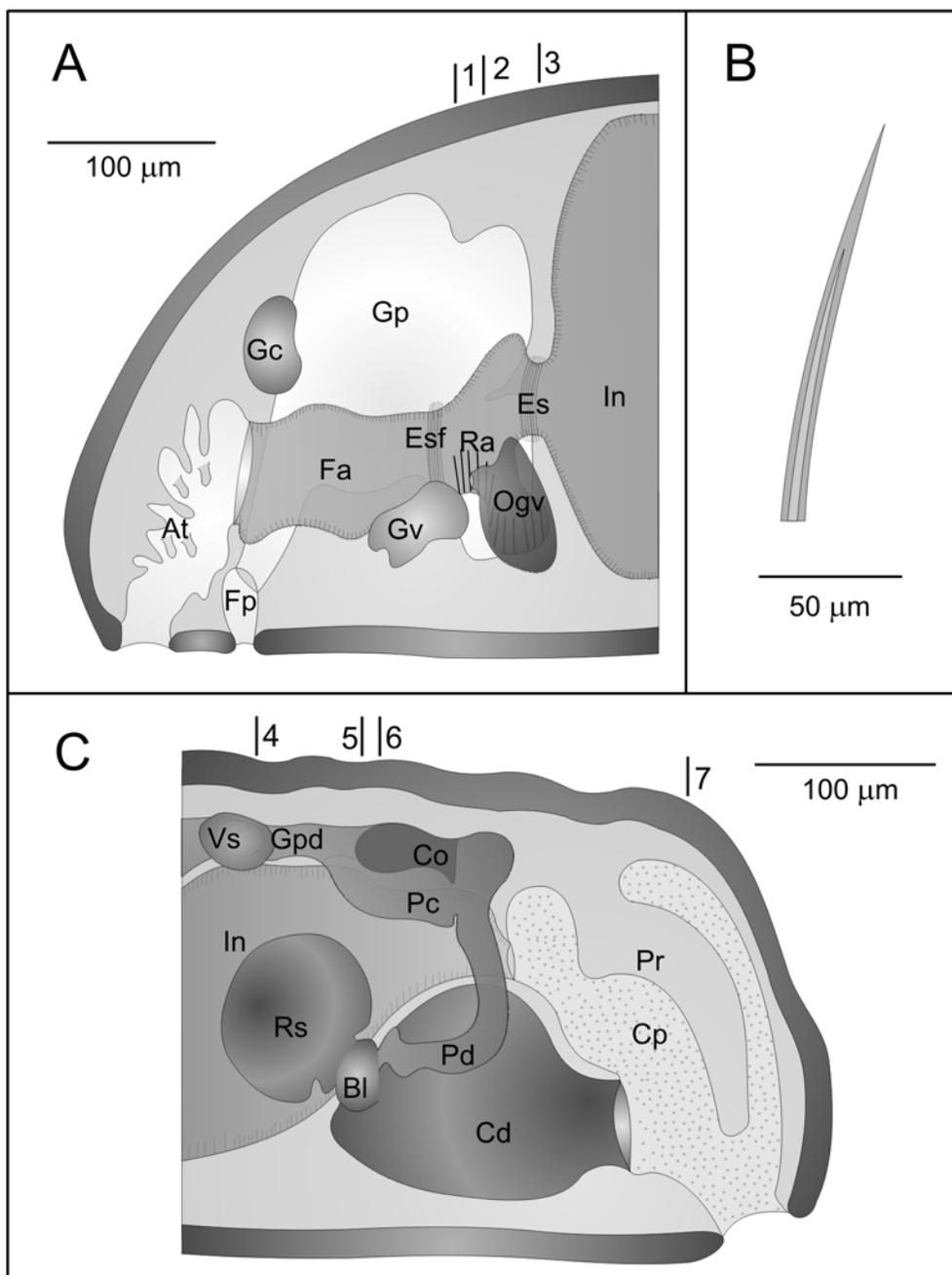
### **Descripción**

**Habitus.-** Animales de hasta 1'45 mm de longitud por 0'35 mm de diámetro. Sin protuberancias ni quillas. Con escleritos sobresaliendo de la cutícula, los cuales son de mayor longitud en la región posterior del cuerpo, en el área dorsal de la abertura de la cavidad paleal. Surco pedio bien visible. Color blanco, observado tras la fijación y conservación en etanol de 70° (figura 45).



Figura 45 . *Adoryherpia serrata* gen. et sp. nov. *Habitus*.

**Manto.-** Cutícula delgada (15-20  $\mu\text{m}$ ) sin papilas epidérmicas, con escleritos entrecruzados que se disponen en 2-3 capas y se insertan oblicuamente. Los escleritos se encontraban en mal estado y en las muestras obtenidas sólo fueron observados fragmentos distales (140  $\mu\text{m}$  de largo) de escleritos aciculares huecos (figura 46B).



**Figura 46. *Adoryherpia serrata* gen. et sp. nov.** A. Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. B. Fragmento distal de un esclerito acicular hueco. C. Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. (At) atrio, (Bl) bolsa lateral del conducto de desove, (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Es) esófago, (Esf) esfínter, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroideo, (Gp) glándula pedia, (Gpd) gonopericardioducto, (Gv) ganglio ventral, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Ra) rádula, (Rs) receptáculo seminal, (Vs) vesícula seminal. Las líneas 1-3 corresponden a los cortes transversales A-C de la figura 47; las líneas 4-7 corresponden a los cortes transversales A-D de la figura 48.

**Surco pedio y cavidad paleal.-** El surco pedio comienza en una foseta pedia muy reducida (20  $\mu\text{m}$  de largo; 110  $\mu\text{m}$  de ancho; 50  $\mu\text{m}$  de alto) situada ventralmente al comienzo de la faringe. En la foseta pedia desembocan dos glándulas pedias de gran tamaño que ocupan la mayor parte de la cavidad visceral de la región anterior del cuerpo (figura 46A; 47A, B). El surco pedio presenta un pliegue de pequeño tamaño que no entra en la cavidad paleal.

La cavidad paleal (125  $\mu\text{m}$  de largo; 110  $\mu\text{m}$  de ancho; 180  $\mu\text{m}$  de alto) se abre subterminalmente y posee un epitelio no ciliado. Presenta una bolsa dorsoanterior donde se sitúa el ano. En la región ventroanterior de la cavidad desemboca el conducto de desove y en la pared dorsal se sitúan un par de pliegues respiratorios (figura 46C; 48D).

**Aparato digestivo.-** La boca se encuentra en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal común y se continúa por una faringe (175  $\mu\text{m}$  de largo; 40  $\mu\text{m}$  de ancho; 60  $\mu\text{m}$  de alto) de paredes internas ligeramente plegadas que presenta una fina capa de musculatura circular. La región posterior de la faringe tiene un esfínter muscular tras el cual se sitúa el aparato radular. Este aparato (50  $\mu\text{m}$  de largo) está formado por un par de cortos sacos radulares laterales (15  $\mu\text{m}$  de largo) (figura 47A), una rádula biseriada constituida por placas homodentículadas de unos 25  $\mu\text{m}$  de largo por 1  $\mu\text{m}$  de ancho sobre las que se sitúan regularmente unos 26 dentículos de 1  $\mu\text{m}$  de alto (figura 47D) y una vaina radular muy corta bajo el esófago. Las primeras placas radulares se encuentran sobre un par de pliegues medios longitudinales de las paredes laterales de la faringe; las placas finales se sitúan sobre la pared ventral de la misma (figura 47B). Presenta también un par de células vacuoladas de soporte de la rádula.

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tienen forma de ampolla y constan de células glandulares epiteliales rodeadas por una fina capa de musculatura (tipo C, según SALVINI-PLAWEN, 1978; tipo *Simrothiella*, según HANDL & TODT, 2005) (figura 47C). Estos órganos desembocan en la zona media de la rádula. La faringe se continúa por un esófago corto de paredes musculosas que no forma un esfínter (figura 47C). El esófago se abre frontalmente en un intestino que carece de ciego anterodorsal y de constricciones laterales y ocupa la mayor parte de la

cavidad visceral; en la región final el intestino se estrecha y forma un recto que se abre a través del ano en la bolsa dorsoanterior de la cavidad paleal (figura 46C).

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo se sitúa dorsalmente a la región anterior de la faringe y se halla aprisionado por las glándulas pedias. Los ganglios ventrales se localizan a ambos lados de la región media de la faringe (figura 46A).

El atrio u órgano sensitivo atrial es amplio. Se sitúa en la región anterior de la cavidad atriobucal común y posee numerosas papilas simples.

No tiene órgano sensitivo dorsoterminal (figura 46C).

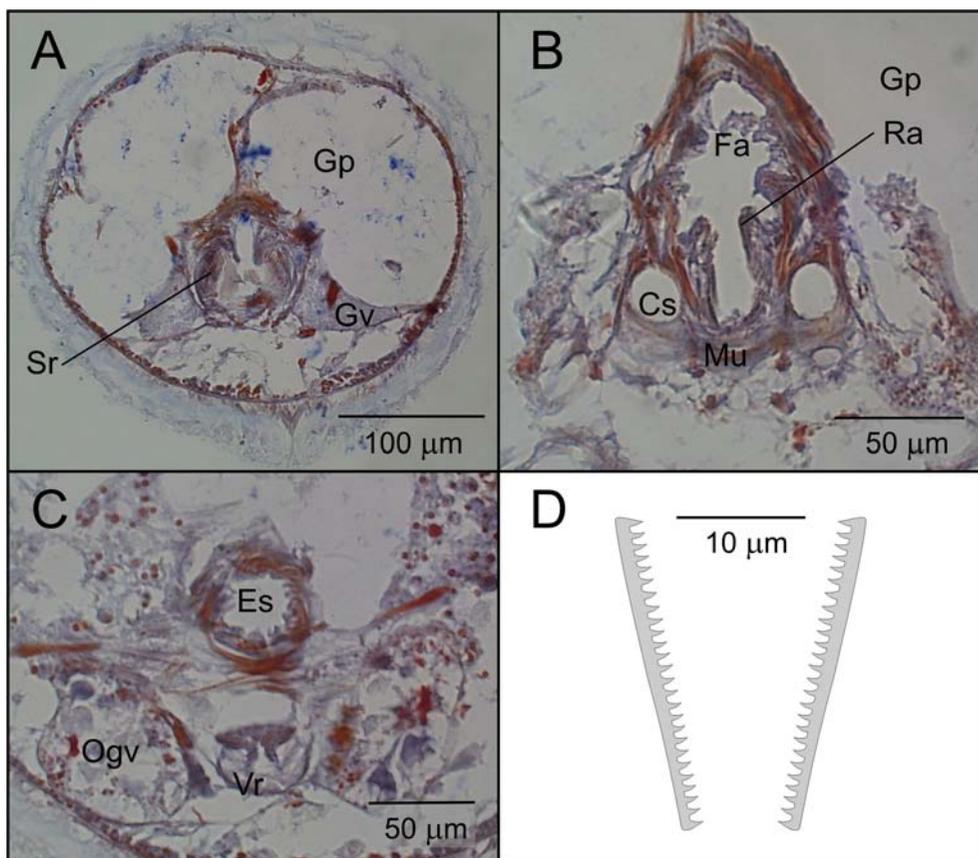


Figura 47. *Adoryherpia serrata* gen. et sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior (A-C) correspondientes a las líneas 1-3 de la figura 46A y reconstrucción de las placas radulares (D). A. Sacos radulares. B. Aparato radular. C. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y esófago. D. Dibujo de las placas radulares. (Cs) célula vacuolada de soporte, (Es) esófago, (Fa) faringe, (Gp) glándula pedia, (Gv) ganglio ventral, (Mu) musculatura, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Ra) rádula, (Sr) saco radular, (Vr) vaina radular.

**Aparato reproductor.-** El par de gónadas se sitúa dorsalmente al intestino. En la región anterior presentaban pequeñas células que podrían ser células precursoras de gametos y en la región inmediatamente posterior se observaron algunos espermatozoides. En la región posterior de las gónadas se encontraron óvulos (20  $\mu\text{m}$  de diámetro) unidos a las paredes lateromediales de las gónadas y espermatozoides, ocupando en el resto del espacio.

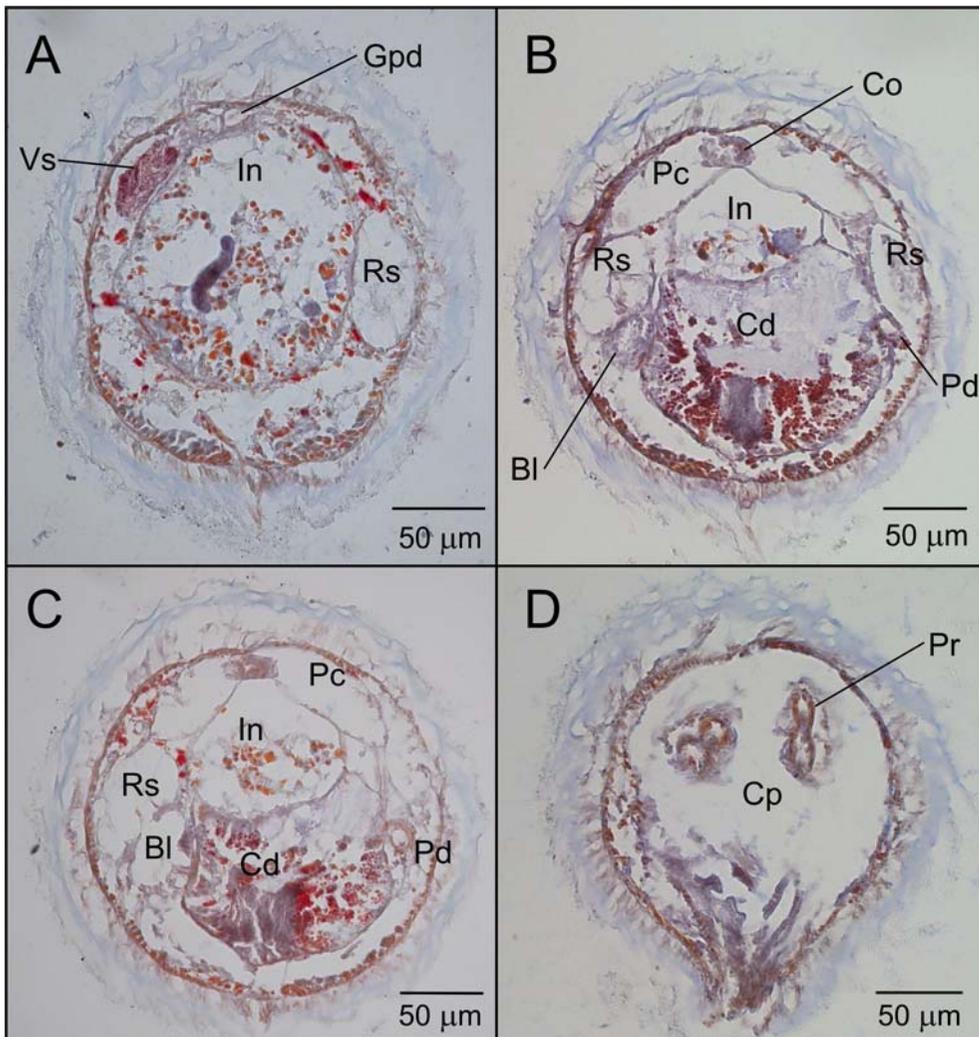


Figura 48. *Adoryherpia serrata* gen. et sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 4-7 de la figura 46C. A. Receptáculos seminales y vesículas seminales. B. y C. Unión de un receptáculo seminal y el conducto de desove. D. Pliegues respiratorios. (Bl) bolsa lateral del conducto de desove, (Cd) conducto de desove, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Gpd) gonopericardioductos, (In) intestino, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Rs) receptáculo seminal, (Vs) vesícula seminal.

Las gónadas se continúan por un par gonopericardioductos cortos y estrechos en cuya región posterior se sitúan lateralmente un par de pequeñas vesículas seminales llenas de espermatozoides (figura 48A). Los gonopericardioductos desembocan independientemente en el pericardio, donde se encuentra un corazón tubular corto. El pericardio es amplio y se sitúa dorsolateralmente al recto (figura 46C; 48B). De la región ventroposterior del pericardio surgen un par de pericardioductos que se dirigen hacia la región anterior del cuerpo hasta finalizar en dos pequeñas bolsas laterales del conducto de desove, el cual es impar en toda su longitud (figura 46C). En estas bolsas laterales del conducto de desove también terminan dos grandes receptáculos seminales esféricos (75  $\mu\text{m}$  de largo; 75  $\mu\text{m}$  de diámetro) en los que no se encontraron espermatozoides (figura 48A-C). El conducto de desove presenta un epitelio glandular que produce dos tipos de secreciones según las coloraciones observadas en la tinción; desemboca en la región ventroanterior de la cavidad paleal a través de un único orificio genital (figura 46C).

No presenta estiletes copuladores ni espículas prepaleales.

### **Discusión**

*Adoryherpia serrata* gen. et sp. nov. se clasifica en el orden Cavibelonia Salvini-Plawen, 1978, por presentar escleritos aciculares y en la familia Simrothiellidae Salvini-Plawen, 1978, por poseer una rádula biseriada, un par de sacos radulares y órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C (SALVINI-PLAWEN, 1978).

La familia Simrothiellidae está representada por 11 géneros con los que *Adoryherpia* gen. nov. presenta varias diferencias que se recogen en la tabla 8.

*Adoryherpia* gen. nov. se diferencia de *Simrothiella* Pilsbry, 1898, *Bisaroherpia* Salvini-Plawen, 1978, *Helicoradomenia* Scheltema & Kuzirian, 1991, *Plawenia* Scheltema & Schander, 2000, y *Spiomenia* Arnofsky, 2000, por carecer de placas radulares heterodontas, de estiletes copuladores y de órgano sensitivo dorsoterminal (PILSBRY, 1898; SALVINI-PLAWEN, 1978; SCHELTEMA & KUZIRIAN, 1991; SCHELTEMA & SCHANDER, 2000; ARNOFSKY, 2000). Además, *Adoryherpia* gen. nov. se diferencia de *Simrothiella* por no

presentar constricciones laterales en el intestino (PILSBRY, 1898), de *Bisaroherpia* por carecer de las glándulas tubulares que desembocan en la cavidad atriobucal (SALVINI-PLAWEN, 1978), de *Helicoradomenia* por carecer de escleritos macizos (SCHELTEMA & KUZIRIAN, 1991) y de *Spiomenia* por no presentar escleritos aciculares huecos con una lengüeta asimétrica en su extremo distal tipo “captate” (ARNOFSKY, 2000).

*Adoryherpia* gen. nov. se distingue de *Cyclomenia* Nierstrasz, 1902 y de *Aploradoherpia* Salvini-Plawen, 2004, por presentar placas radulares homodontas frente a las placas radulares simples de estos géneros, por poseer un par de sacos radulares y carecer de órgano sensitivo dorsoterminal (NIERSTRASZ, 1902; SALVINI-PLAWEN, 2004). Además, se diferencia de *Cyclomenia* por presentar una cavidad atriobucal común, poseer receptáculos seminales y carecer de estiles copuladores (NIERSTRASZ, 1902).

*Adoryherpia* gen. nov. se separa de *Biserramenia* Salvini-Plawen, 1967, por presentar una cavidad atriobucal común, sacos radulares pares y pliegues respiratorios (SALVINI-PLAWEN, 1967).

*Adoryherpia* gen. nov. se diferencia de *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903, por carecer de estiletos copuladores y de órgano sensitivo dorsoterminal (NIERSTRASZ, 1903).

Los caracteres que presenta *Adoryherpia* gen. nov. son suficientemente identificativos como para clasificarlo como un género nuevo de la familia Simrothiellidae, siendo *Adoryherpia serrata* gen. et sp. nov. una nueva especie para la Ciencia.

Género	Disposición y tipos de escleritos	Papilas epidérmicas	Cavidad atriobucal común	Tipo de placas radulares	Sacos radulares pares	Forma de los ogv	Recetáculo seminal	Estiletes copuladores	Osd	Pliegues respiratorios
<i>Simrothiella</i>	Varias capas. Aciculares huecos.	+ -	+	Heterodenticulada	+	Ampolla	?	+	+	+
<i>Cyclomenia</i>	Varias capas. Aciculares huecos.	-	-	Simple, ancha	-	Ampolla	-	+	+	+
<i>Kruppomenia</i>	1 o varias capas Aciculares huecos.	+ -	+	Homodenticulada	+ -	Ampolla	+	+	+	+
<i>Biserramenia</i>	1 capa. Aciculares huecos.	-	-	Homodenticulada	-	Ampolla	+	-	-	-
<i>Birasoherpia</i>	Varias capas. Aciculares huecos.	+	+	Heterodenticulada	+	3 tubos asociados	+	+	+	+
<i>Helicoradomenia</i>	1 capa. Macizos.	+	+	Heterodenticulada	+	Grupos de células	+	+	+	+
<i>Plawenia</i>	1 capa. Aciculares huecos.	-	+	Heterodenticulada	+	Ampolla	+	+	+	+
<i>Spiomenia</i>	1 capa. Aciculares huecos y "captate".	-	+	Heterodenticulada	+	Ampolla	+	+	+	+
<i>Aploradoherpia</i>	1 capa. Aciculares huecos.	-	+	Simple	-	Ampolla	?	-	+	+
<i>Adoryherpia gen. nov.</i>	Varias capas. Aciculares huecos.	-	+	Homodenticulada	+	Ampolla	+	-	-	+

**Tabla 8.** Diferencias entre los distintos géneros de la familia Simrothiellidae. (+) Presente. (-) Ausente. (?) Desconocido. (Ogv), órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal. Ampliado y modificado de SALVINI-PLAWEN (2004).



## Familia **Drepanomeniidae** Salvini-Plawen, 1978

**Diagnosis.-** Cutícula con escleritos aciculares huecos en una sola capa. Rádula dística o ausente. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por células glandulares epiteliales rodeadas de una fina capa de tejido (tipo C). Intestino con constricciones laterales. Con pliegues respiratorios.

*Drepanomenia* Heath, 1911. *Abyssoherpia* gen. nov.

### Género ***Abyssoherpia* gen. nov.**

**Diagnosis.-** Cutícula sin papilas epidérmicas. Escleritos aciculares huecos en una capa. Cavidad atriobucal común. Rádula dística. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por células glandulares epiteliales rodeadas de una fina capa de tejido (tipo C). Intestino con constricciones laterales. Con receptáculos seminales. Con un orificio genital. Con estiletes copuladores. Con pliegues respiratorios. Con órgano sensitivo dorsoterminal.

*Abyssoherpia ctenata* gen. et sp. nov. Cuenca abisal de Angola (Atlántico sur), 5390-5415 m.

#### ***Derivatio nominis***

Latín: *abyssus*, del mar profundo; griego: *herpeton*, reptar. En relación a la gran profundidad donde fue recoletada.

### ***Abyssoherpia ctenata* gen. et sp. nov.**

**Diagnosis.-** Cuerpo de hasta 2'4 mm de longitud y 0'6 mm de diámetro. Sin protuberancias ni quillas. Cutícula delgada (20  $\mu\text{m}$  de grosor) sin papilas epidérmicas, con escleritos aciculares huecos. Cavidad atriobucal común. Surco pedio con un pliegue que no entra en la cavidad paleal. Rádula dística (40  $\mu\text{m}$  de largo; 7'5  $\mu\text{m}$  de ancho) con 4 denticulos medios y 1 distal (15  $\mu\text{m}$  de alto). Con saco radular ventral impar. Órganos glandulares ventrolaterales de la faringe con forma de ampolla constituidos por células glandulares epiteliales rodeadas de una fina capa de tejido (tipo C). Con una glándula

dorsal de la faringe de forma tubular. Intestino con ciego anterodorsal y constricciones laterales. Con receptáculos seminales. Con un par de bolsas que terminan en los receptáculos seminales. Conducto de desove impar. Con un orificio genital. Con un par de grupos de estiletes copuladores con dos estiletes cada uno. Con pliegues respiratorios. Con un órgano sensitivo dorsoterminal.

### ***Derivatio nominis***

Griego: *cten-*, peine; latín: *-atus*, provisto de. En referencia a la forma de peine de sus placas radulares.

### **Material examinado**

Cinco ejemplares.

***Localidad tipo.-*** Holotipo, paratipo 1, paratipo 2 (en malas condiciones): cuenca abisal de Angola, estación 344 (área 5) Me48/1 DIVA 1 (17°06'12"S; 04°41'42"E - 17°07'30"S; 04°42'18"E; 5415 m de profundidad).

***Otras localidades.-*** Paratipo 3: cuenca abisal de Angola, estación 340 (área 4) Me48/1 DIVA 1 (18°18'18"S; 04°41'18"E - 18°19'24"S; 04°41'54"E; 5395 m de profundidad); Paratipo 4 (solo región anterior del cuerpo): cuenca abisal de Angola, estación 348 (área 6) Me48/1 DIVA 1 (16°18'06"S; 05°27'12"E - 16°19'18"S; 05°27'12"E; 5390 m de profundidad).

### **Descripción**

***Habitus.-*** Animales de hasta 2'4 mm de longitud por 0'6 mm de diámetro en la parte media, que disminuye en la región anterior a 0'5 mm y en la posterior a 0'4 mm. Sin protuberancias ni quillas. El surco pedio y la abertura de la cavidad paleal no se observan bien externamente. Presenta escleritos aciculares largos que sobresalen de la cutícula. Los especímenes, observados tras su fijación y conservación en etanol de 70°, son blancos (figura 49).

***Manto.-*** Cutícula delgada (20 µm) sin papilas epidérmicas. Presenta tres tipos de escleritos en una sola capa (figura 50B): escleritos aciculares huecos largos, levemente curvados de 450-550 µm de largo por 10-15 µm de ancho, de inserción radial; escleritos aciculares huecos cortos, ligeramente curvados, con el extremo proximal más ancho que el extremo distal, algo

torcidos en su base, de hasta 260  $\mu\text{m}$  largo por 8  $\mu\text{m}$  de ancho, de inserción oblicua; y escleritos en forma de escama de 70  $\mu\text{m}$  de largo por 13  $\mu\text{m}$  de anchura máxima, situados a ambos lados del surco pedio.

***Surco pedio y cavidad paleal.***- El surco pedio comienza en una amplia foseta pedia ciliada en la que desembocan un par de grandes glándulas pedias. El surco presenta un único pliegue muy reducido que no entra en la cavidad paleal.

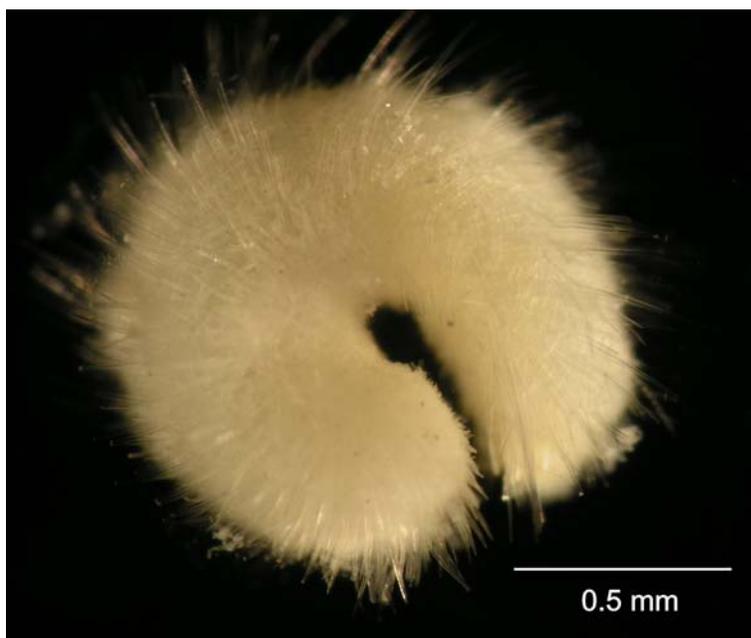


Figura 49. *Abyssoherpia ctenata* gen. et sp. nov. *Habitus*.

La cavidad paleal, de abertura subterminal, está recubierta por un epitelio no ciliado. El ano se sitúa en la región dorsoanterior y el orificio genital en una bolsa que se forma por una prolongación ventroanterior de la cavidad paleal (figura 50C). Además, en la región ventral de la cavidad paleal aparece la abertura de salida de los estiletos copuladores. Presenta cuatro pliegues respiratorios largos y estrechos, con forma de laminillas longitudinales unidos a la pared dorsal (figura 50C; 52E, F). Entre los pliegues respiratorios de la región anterior de la cavidad paleal se encuentran tres divertículos que forman tres canales de 40  $\mu\text{m}$  de largo que penetran en el

cuerpo terminando bajo el pericardio y que posiblemente sean glándulas (figura 52E).

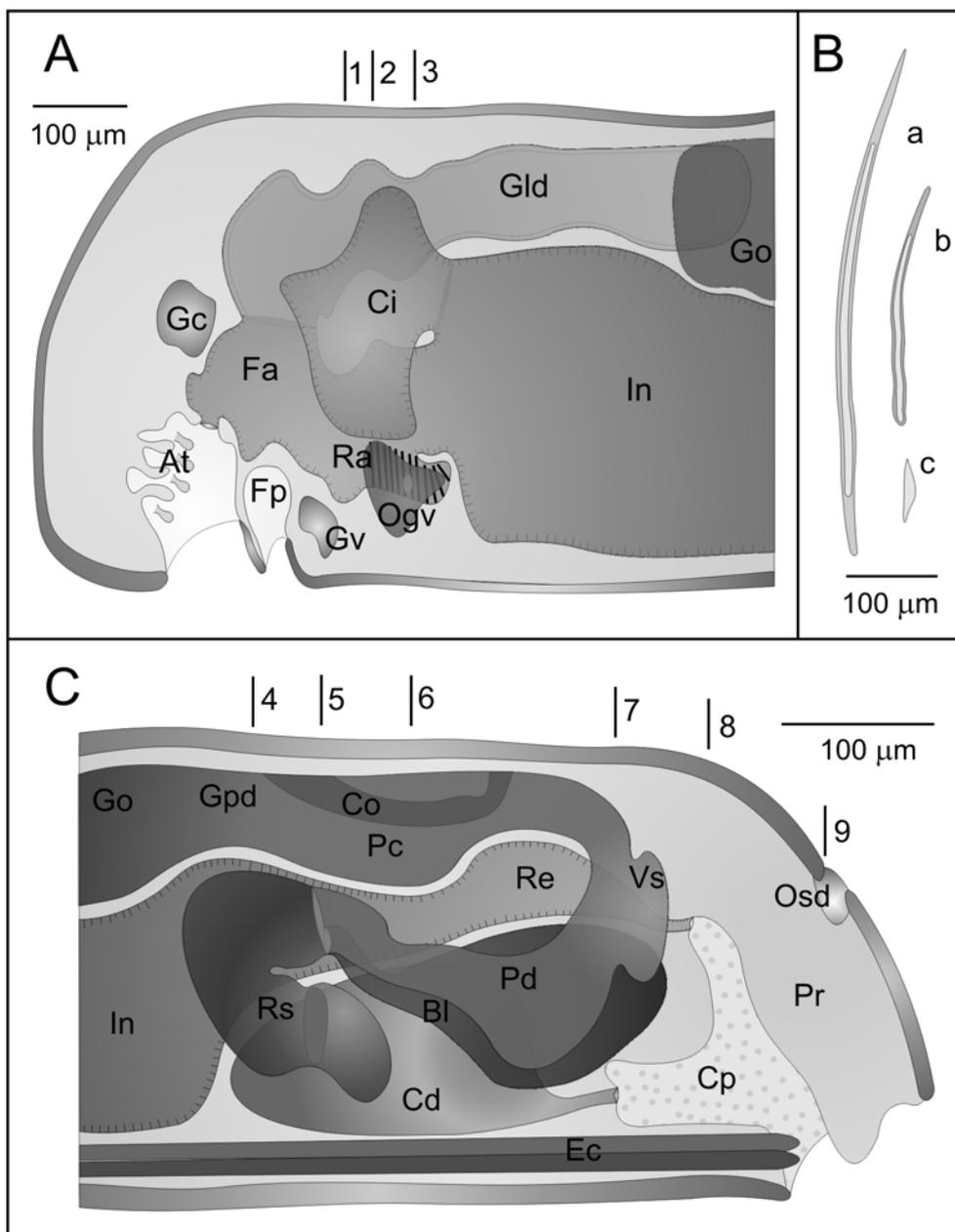
**Aparato digestivo.-** La boca se abre en la región dorsoposterior de la cavidad atriobucal y da paso a una faringe con la región anterior glandular. En esta zona de la faringe desemboca dorsalmente una larga glándula dorsal tubular (550  $\mu\text{m}$  de largo; 110  $\mu\text{m}$  de diámetro) cuya región anterior se sitúa dorsalmente al ciego intestinal anterodorsal que ocupa una posición ventrolateral a la glándula, continúa sobre el intestino y termina situada entre la región anterior del par de gónadas. La glándula dorsal está formada por un largo tubo (glándula tubular) de amplia luz, que presenta un epitelio de células glandulares altas en una capa (figura 50A; 51A).

En la región posterior de la faringe se sitúa el aparato radular que consta de un saco radular ventral corto en el que se encuentran unos 8 pares de dientes, una rádula dística con 4-5 pares de dientes de 40  $\mu\text{m}$  de largo por 7.5  $\mu\text{m}$  de ancho cada uno 5 denticulos de 15  $\mu\text{m}$  de largo, y una corta vaina radular bajo el intestino, donde se observan 2-3 pares de dientes en formación (figura 50A; 51B-D).

Los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tienen forma de ampollas (80  $\mu\text{m}$  de largo; 75  $\mu\text{m}$  de diámetro) y están formados por células glandulares epiteliales rodeadas de una fina capa de musculatura (tipo C, según SALVINI-PLAWEN, 1978); desembocan en la faringe a la altura de la región posterior de la rádula (figura 50A; 51C, D).

La faringe se continúa por un intestino ancho con constricciones laterales que se prolonga hacia delante en un ciego anterodorsal situado entre la faringe y la glándula dorsal; el ciego en su parte anterior se divide en dos ciegos que se sitúan lateralmente a la glándula dorsal (figura 51A). En la región posterior del cuerpo, el intestino se estrecha formando un recto ciliado que abre en la región dorsoanterior de la cavidad paleal (figura 50C; 52A-D).

**Sistema nervioso y órganos de los sentidos.-** El ganglio cerebroideo (55  $\mu\text{m}$  de largo; 180  $\mu\text{m}$  ancho; 120  $\mu\text{m}$  de alto) se sitúa dorsalmente al comienzo de la faringe; es cuadrangular, aunque bilobulado ventralmente. Del ganglio cerebroideo parten dos nervios laterofrontales hacia el atrio. Los



**Figura 50.** *Abyssoherpia ctenata* gen. et sp. nov. A. Reconstrucción anatómica de la región anterior del cuerpo. B. Escleritos: a. Esclerito acicular hueco largo; b. Esclerito acicular hueco corto; c. Escama del surco pedio. C. Reconstrucción anatómica de la región posterior del cuerpo. (At) atrio, (Bl) bolsa del aparato reproductor, (Cd) conducto de desove, (Ci) ciego intestinal, (Co) corazón, (Cp) cavidad paleal, (Ec) estiletes copuladores, (Fa) faringe, (Fp) foseta pedia, (Gc) ganglio cerebroideo, (Gld) glándula dorsal de la faringe, (Go) gónada, (Gpd) gonopericardioducto, (Gv) ganglio ventral, (In) intestino, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Os) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pr) pliegue respiratorio, (Ra) rádula, (Re) recto, (Rs) receptáculo seminal, (Vs) vesícula seminal. Las líneas 1-3 corresponden a los cortes transversales A, C y D de la figura 51; las líneas 4-9 corresponden a los cortes transversales A-F de la figura 52.

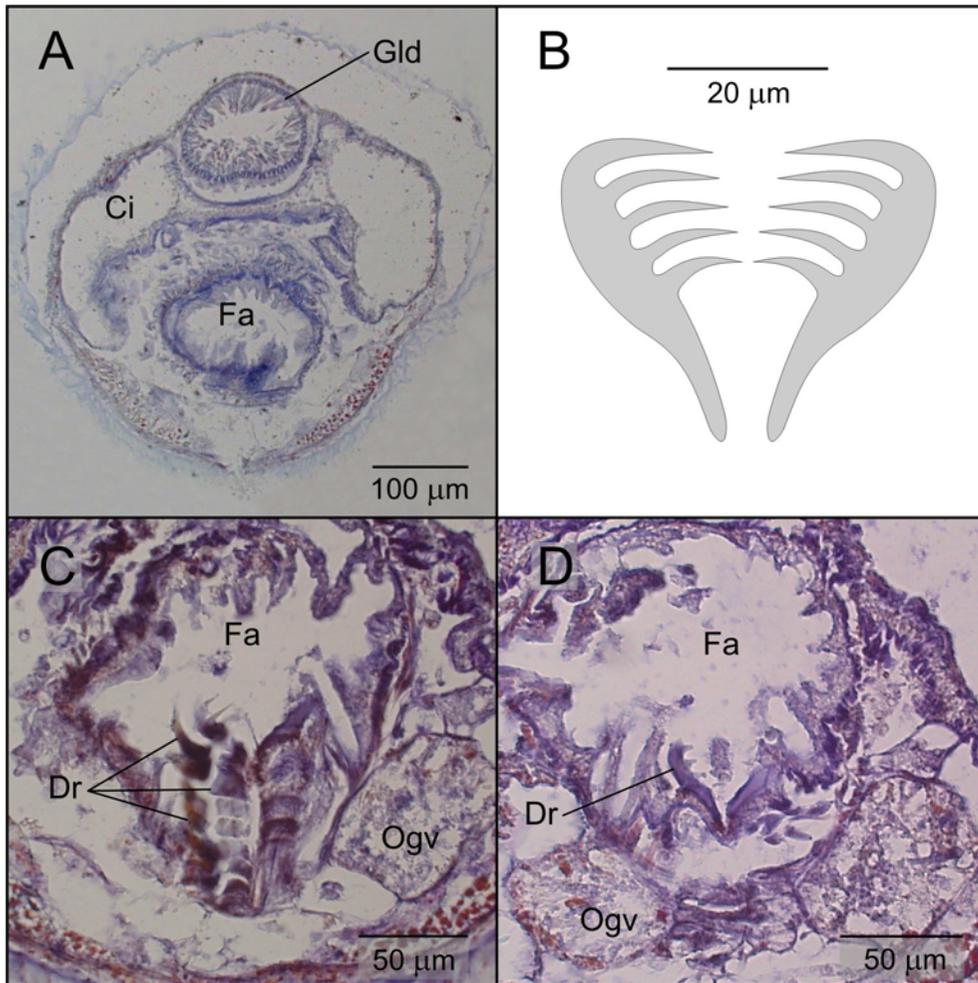


Figura 51. *Abyssoherpia ctenata* gen. et sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región anterior (A, C, D) correspondientes a las líneas 1-3 de la figura 50A y reconstrucción de los dientes radulares (B). A. Glándula dorsal. B., C. y D. Rádula. (Ci) ciego intestinal anterodorsal, (Dr) dientes radulares, (Fa) faringe, (Gld) glandula dorsal, (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe.

ganglios ventrales (40 µm de largo; 40 µm de ancho; 35 µm de alto) se sitúan posteriormente a la foseta pedia (figura 50A).

El atrio u órgano sensitivo atrial se localiza en la región anterior de la cavidad atriobucal común. Presenta numerosas papilas simples y un epitelio densamente ciliado (figura 50A).

Existe un órgano sensitivo dorsoterminal situado dorsalmente a la cavidad paleal (figura 50C; 52E, F).

**Aparato reproductor.-** Las gónadas son un par de largos conductos situados dorsalmente al tubo digestivo. En la región anterior de las gónadas se observaron células redondeadas, posiblemente precursoras de gametos; en la región media se encontraron espermatozoides en las paredes laterodistales de las gónadas y óvulos unidos a las paredes lateromediales. Las gónadas terminan en unos cortos gonopericardioductos que se abren de forma independiente en un pericardio largo, lleno también de las células redondeadas observadas en las gónadas. En el pericardio se sitúa un corazón tubular cuya parte posterior es bilobulada formando dos aurículas.

De la región posterior del pericardio parten dos pericardioductos ciliados interiormente que presentan la parte inicial ensanchada formando una vesícula seminal (figura 50C; 52D).

Cada pericardioducto termina en un receptáculo seminal, donde también se abre una bolsa de gran tamaño de función desconocida (225  $\mu\text{m}$  de largo; 60  $\mu\text{m}$  de ancho; 115  $\mu\text{m}$  de alto) que se dirige hacia la región posterior del cuerpo. En el interior de esta bolsa no se encontraron espermatozoides; sus paredes son gruesas y en la parte posterior parecen glandulares (figura 50C; 52B-D).

Los receptáculos seminales se unen lateralmente al conducto de desove que es impar en toda su longitud (figura 50C; 52B). La porción final de conducto de desove se estrecha en un conducto de unos 15  $\mu\text{m}$  de diámetro que se abre a través del orificio genital en la región anteroventral de la cavidad paleal.

Presenta un par de grupos de estiletes copuladores que desembocan ventralmente en la cavidad paleal. Cada grupo está constituido por al menos dos estiletes, uno de los cuales se extiende desde la región anterior del intestino hasta la cavidad paleal, teniendo el otro un menor longitud por el interior del cuerpo del animal. Se hallan rodeados por una masa glandular a lo largo de toda su longitud (figura 50C; 52A, B).

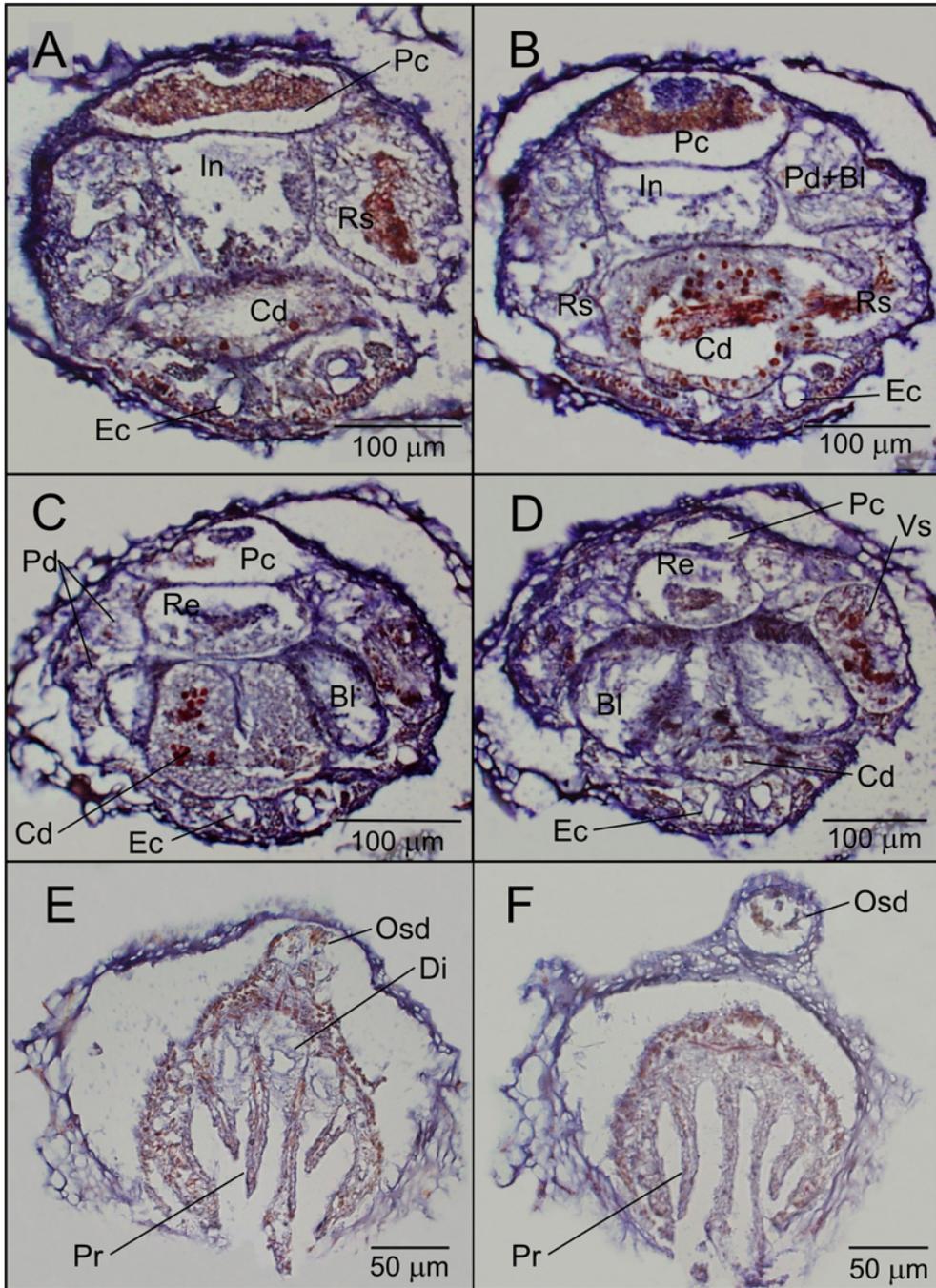


Figura 52. *Abyssoherpia ctenata* gen. et sp. nov. Fotografías al microscopio óptico de cortes transversales de la región posterior correspondientes a las líneas 4-9 de la figura 50C. A. Receptáculos seminales. B. Unión del conducto de desove y un receptáculo seminal. C. y D. Posición del conducto de desove, las bolsas del aparato reproductor y los pericardioductos. E. Divertículos. F. Cavity paleal. (Bl) bolsa del aparato reproductor, (Cd) conducto de desove, (Di) divertículo, (Ec) estiletos copuladores, (In) intestino, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal, (Pc) pericardio, (Pd) pericardioducto, (Pd+Bl) unión del pericardioducto y la bolsa lateral, (Pr) pliegue respiratorio, (Re) recto, (Rs) receptáculo seminal, (Vs) vesícula seminal.

## Discusión

*Abyssosherpia ctenata* gen. et sp. nov. se clasifica en el orden Cavibelonia Salvini-Plawen, 1978, por presentar escleritos aciculares huecos en su cutícula. La combinación de una cutícula delgada con escleritos en una sola capa, órganos glandulares ventrolaterales de la faringe de tipo C y presencia de pliegues respiratorios sitúan a *A. ctenata* gen. et sp. nov. dentro la familia Drepanomeniidae Salvini-Plawen, 1978 (SALVINI-PLAWEN, 1978). En la familia Drepanomeniidae se incluye un único género, *Drepanomenia* Heath, 1911, del que *Abyssosherpia* gen. nov. se diferencia (tabla 9) claramente porque presenta rádula, receptáculos seminales y estiletes copuladores, caracteres ausentes en *Drepanomenia* (HEATH, 1911).

Debido a que el género *Abyssosherpia* gen. nov. presenta rádula y receptáculos seminales la diagnosis de la familia Drepanomeniidae se ve modificada como sigue: cutícula con escleritos aciculares huecos en una sola capa; rádula dística o ausente; órganos glandulares ventrolaterales de la faringe formados por células glandulares epiteliales rodeadas por una fina capa de tejido (tipo C); intestino con constricciones laterales; con pliegues respiratorios.

Por último hay que destacar que *A. ctenata* gen. et sp. nov. presenta como características probablemente específicas una glándula dorsal tubular muy larga (figura 50A; 51A) y dos grandes bolsas (figura 50C; 52C, D) de función desconocida (quizá sean receptáculos seminales) que forman parte del aparato reproductor.

Género	Cavidad atriobucal común	Rádula	Tipo de Ogv	Receptáculo seminal	Estiletes copuladores	Osd	Pliegues respiratorios
<i>Drepanomenia</i>	+	-	C	-	-	+	+
<i>Abyssosherpia</i> gen. nov.	+	+	C	+	+	+	+

Tabla 9. Diferencias entre los géneros de la familia Drepanomeniidae. (+) Presencia. (-) Ausencia. (Ogv) órganos glandulares ventrolaterales de la faringe, (Osd) órgano sensitivo dorsoterminal.

Los caracteres que presenta *Abyssoherpia* gen. nov. son suficientemente identificativos como para diferenciar este género de *Drepanomenia*, siendo *Abysssoherpia ctenata* gen. et sp. nov. una nueva especie para la Ciencia.

**5. DATOS ZOOGEOGRÁFICOS  
DE LOS SOLENOGASTROS  
DE LAS CUENCAS ABISALES**



## 5.1. Datos zoogeográficos

La fauna abisal es aquella que habita en las planicies abisales, es decir, en el fondo oceánico comprendido entre el talud continental y una dorsal o una fosa oceánica. Son planicies que representan aproximadamente el 40 % del fondo oceánico. En el presente estudio se extiende el concepto de llanura abisal a los fondos marinos situados desde 3000 a 6000 m de profundidad.

A pesar de que las llanuras abisales ocupan grandes extensiones, de los 254 de solenogastos conocidos hasta el momento, sólo 21 son abisales, lo que supone poco más del 8% de las especies descritas; de ellas únicamente 9 se han encontrado a más de 4000 m y tan solo 2 a una profundidad mayor a 5000 m. Estas 21 especies se incluyen en 4 familias del orden Cavibelonia: Acanthomeniidae (con 1 género y 2 especies), Amphimeniidae (con 5 géneros y 8 especies), Simrothiellidae (con 4 géneros y 9 especies) y Proneomeniidae (con 1 género y 2 especies), siendo Amphimeniidae y Simrothiellidae las familias representadas por un mayor número de especies abisales.

El estudio de los solenogastos de la campaña Me48/1 DIVA 1 en la cuenca abisal de Angola ha supuesto la descripción de 3 géneros y 9 especies nuevas para la Ciencia, todas abisales y recolectadas a más de 5000 m. Estas descripciones han incrementado el porcentaje de solenogastos abisales, con respecto al total, a casi el 11'5 %. De estos nuevos taxones, 1 género y 5 especies pertenecen a la familia Simrothiellidae y 1 género y 2 especies a la familia Acanthomeniidae. Las dos especies restantes, se incluyen dentro de las familias Drepanomeniidae (en 1 género nuevo) y Pruvotinidae, que no estaban representadas hasta el momento en los fondos abisales.

Con la descripción de estas nuevas especies, las familias con un mayor número de representantes abisales son, por orden creciente, Acanthomeniidae, Amphimeniidae y Simrothiellidae. En todas estas familias el porcentaje de especies abisales es muy elevado con respecto al total de las descritas y además se incluyen en ellas géneros que sólo se han recolectado a partir de 3000 m de profundidad. Así, en Acanthomeniidae, 4 de las 5 especies de la familia se han encontrado en los fondos abisales, lo que supone un 80%; además, dos de sus géneros son, hasta el momento, sólo abisales.

Con respecto a Amphimeniidae, de los 10 géneros que se conocen, 5 tienen representantes abisales, siendo 2 de ellos exclusivamente de estos ambientes y de las 24 especies conocidas, el 33 % son abisales. Por último, en la familia Simrothiellidae, 5 de sus 10 géneros aparecen en los fondos abisales y el 48% de sus especies proceden únicamente de estos fondos. Cabe destacar el género *Kruppomonia*, el más diversificado de la familia Simrothiellidae con 10 especies, cuya presencia abisal representa el 70% de sus especies.

En relación a la distribución de especies por cuencas abisales, la cuenca abisal de Angola es, tras este estudio, la cuenca que presenta un mayor número de especies descritas (tabla 10). Este hecho no indica que sea la cuenca abisal con mayor biodiversidad de solenogastros, sino que ha sido la que más exhaustivamente se ha estudiado hasta el presente. Probablemente, un estudio más detallado del resto de las cuencas revelará que su biodiversidad es elevada en todas ellas.

Finalmente, con respecto a la distribución de las especies recolectadas en la cuenca abisal de Angola durante la campaña Me48/1 DIVA 1, el análisis de similitud realizado para conocer la semejanza entre las áreas muestreadas, definida por la composición de especies que se recolectaron en cada una de ellas, indica una mayor similitud entre las áreas 4, 5 y 6 que con el resto de las áreas, siendo el área 1 en cuanto a la composición específica la más diferente de todas (Gráfico 1). Estos resultados podrían estar relacionados con el gradiente latitudinal de producción observado por KRÖNCKE & TÜRKAY (2003), según los cuales existen pequeñas diferencias, pero significativas, entre las áreas del norte (4, 5 y 6) y las áreas del sur (1, 2 y 3). Así, los análisis del contenido en clorofila a, porción de fango en el sedimento, carbono total y carbono orgánico total revelaron que las áreas más al norte presentan una mayor producción que las áreas del sur (KRÖNCKE & TÜRKAY, 2003) lo que puede estar en relación con la menor similitud del área 1 (la situada más al sur) con el resto de las áreas en lo que se refiere a la composición específica de solenogastros. Además, como se observa en la tabla 1, también son las áreas 4, 5 y 6 en las que mayor número de especies de solenogastros se encontraron.

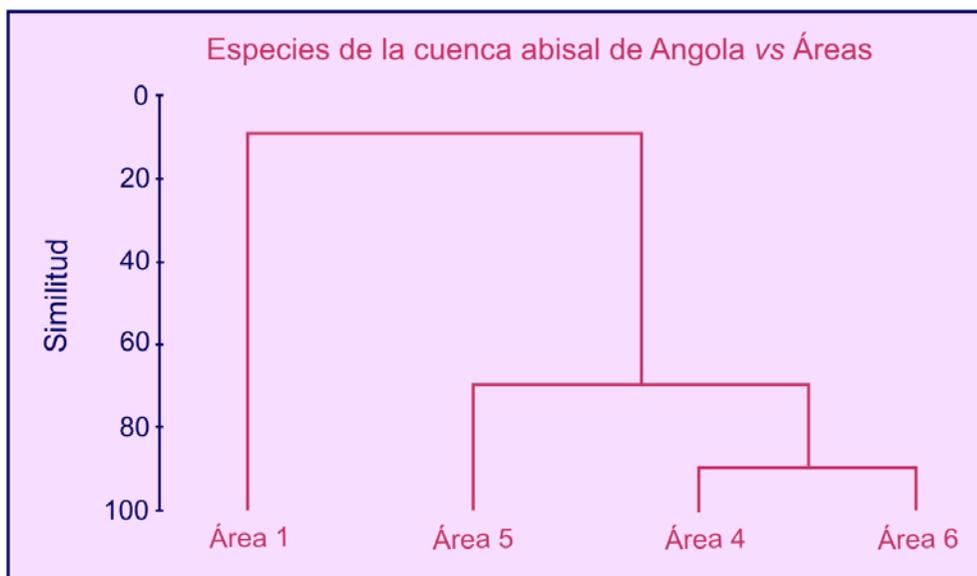


Gráfico 1. Análisis de similitud entre las áreas muestreadas en la cuenca abisal de Angola durante la campaña Me48/1 DIVA 1 definida por la composición de especies de solenogastos.

## 5.2. Listado sistemático de las especies de Solenogastos de las cuencas abisales

Orden **CAVIBELONIA** Salvini-Plawen, 1978

Familia **PRUVOTINIDAE** Salvini-Plawen, 1978

Género *Lophomenia* Heath, 1911

*Lophomenia dorsocaeca* sp. nov.

Cuenca abisal de Angola (Atlántico) (17°06'12"S; 04°41'42"E  
-17°07'30"S; 04°42'18"E); 5415 m.

Familia **ACANTHOMENIIDAE** Salvini-Plawen, 1978

Género *Acanthomenia* Thiele, 1913

*Acanthomenia gaussiana* Thiele, 1913

Mar de Davis (Antártico) (65°27'S; 80°33'O); 3398 m  
(SALVINI-PLAWEN, 1978).

*Acanthomenia arcuata* Scheltema, 1999,  
Golfo de Vizcaya (Atlántico) (57°58'48"N; 10°39'48"O -  
47°29'54"N; 09°39'12"O); 2081-4327 m (SCHELTEMA, 1999).

Género *Amboherpia* Handl & Salvini-Plawen, 2003

*Amboherpia dolicopharyngeata* sp. nov.  
Cuenca abisal de Angola (Atlántico) (16°14'18" S;  
05°26'48"E - 16°14'54"S; 05°26'42"E), (18°18'18"S;  
04°41'18"E - 18°19'24"S; 04°41'54"E), (17°06'12"S;  
04°41'42"E - 17°07'30"S; 04°42'18"E), (16°18'06"S;  
05°27'12"E - 16°19'18"S; 05°27'12"E); 5389-5415 m.

Género *Veromenia* gen. nov.

*Veromenia singula* sp. nov.  
Cuenca abisal de Angola (Atlántico) (17°06'12"S; 04°41'42"E  
- 17°07'30"S; 04°42'18"E), (16°18'06"S; 05°27'12"E -  
16°19'18"S; 05°27'12"E), (18°18'18"S; 04°41'18"E -  
18°19'24"S; 04°41'54"E); 5385-5415 m.

Familia AMPHIMENIIDAE Salvini-Plawen, 1972

Género *Alexandromenia* Heath, 1911

*Alexandromenia acuminata* Salvini-Plawen, 1978  
Mar de Escocia (Antártico) (55°01'-55°10'S; 39°46'-39°55'O);  
2886-3040 m (SALVINI-PLAWEN, 1978).

Género *Pachymenia* Heath, 1911

*Pachymenia abyssorum* Heath, 1911  
California (Pacífico) (*Albatross* St. 4397); 4018-4077 m  
(HEATH, 1911).

Género *Spengelomenia* Heath, 1912

*Spengelomenia intermedia* Salvini-Plawen, 1978  
Estrecho de Drake (Antártico) (60°54'-60°57'S; 56°52'-  
56°58'O); 2672-3020 m (SALVINI-PLAWEN, 1978).

*Spengelomenia polypapillata* Salvini-Plawen, 1978  
Mar de Escocia (Antártico) (56°11'-56°19'S; 38°32'-38°36'O);  
2869-3038 m (SALVINI-PLAWEN, 1978).

Género *Sputoherpia* Salvini-Plawen, 1978

*Sputoherpia fissitubata* Salvini-Plawen, 1978  
Islas Kerguelen (Índico) (49°38'S;75°57'O); 3025 m (SALVINI-PLAWEN, 1978).

*Sputoherpia laxopharyngeata* Salvini-Plawen, 1978  
Cuenca del Cabo (Atlántico) (34°42'S; 16°54'O); 3157-3257 m (SALVINI-PLAWEN, 1978).

*Sputoherpia megaradulata* Salvini-Plawen, 1978  
Mar de Escocia (Antártico) (55°01'-55°10'S; 39°46'-39°55'O); 2886-3040 m (SALVINI-PLAWEN, 1978).

Género *Utralvoherpia* Salvini-Plawen, 1978

*Utralvoherpia abyssalis* Salvini-Plawen, 1978  
Fosa del sur de Orkney (Antártico) (60°01'-60°03'S; 45°18'-45°25'O); 5259-5274 m (SALVINI-PLAWEN, 1978).

Familia **SIMROTHIELLIDAE** Salvini-Plawen, 1978

Género *Simrothiella* Pilsbry, 1898

*Simrothiella comorensis* Todt & Salvini-Plawen, 2003  
Canal de Mozambique, (Índico) (11°44'S; 47°35'E); 3716 m (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

Género *Kruppomenia* Nierstrasz, 1903

*Kruppomenia delta* Scheltema & Schander, 2000  
Golfo de Vizcaya (Atlántico) (47°27'18"N; 09°36'12"O); 4307 m (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

*Kruppomenia levis* Scheltema & Schander, 2000  
Golfo de Vizcaya (Atlántico) (47°34'48"- 47°29'48"N; 09°33'18"-09°39'12"O); 4228-4327 m (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

*Kruppomenia macrodoryata* Todt & Salvini-Plawen, 2003  
Canal de Mozambique (Índico) (11°44'S; 47°35'E); 3716 m (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

*Kruppomenia rhynchota* (Salvini-Plawen, 1978)  
Pacífico Sur (56°17'-56°19'S; 156°13'-156°18'O); 3694 m (SALVINI-PLAWEN, 1978).

***Kruppomения angolensis* sp. nov.**

Cuenca abisal de Angola (Atlántico) (17°06'12"S; 04°41'42"E -17°07'30"S; 04°42'18"E); 5415 m.

***Kruppomения glandulata* sp. nov.**

Cuenca abisal de Angola, (Atlántico) (17°06'12"S; 04°41'42"E -17°07'30"S, 04°42'18"E), (18°18'18"S; 04°41'18"E - 18°19'24"S; 04°41'54"E), (16°18'06"S; 05°27'12"E -16°19'18"S; 05°27'12"E); 5390-5415 m.

***Kruppomения macrodenticulata* sp. nov.**

Cuenca abisal de Angola, (Atlántico) (22°20'00"S; 03°18'18"E -22°20'12"S; 03°18'24" E), (22°19'54"S; 03°17'48"E-22°20'00"S; 03°17'54"E); 5125-5144 m.

Género ***Plawenia*** Scheltema & Schander, 2000

***Plawenia schizoradulata*** (Salvini-Plawen, 1978)

Estrecho de Drake (Antártico) (61°45'S; 61°14'O) 4748 m y Fosa de Atacama (Pacífico) (07°35'S; 81°24'O); 5821-5931 m; (SALVINI-PLAWEN, 1978; SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

***Plawenia argentinensis*** Scheltema & Schander, 2000

Cuenca de Argentina (Atlántico) (38°16'54"S; 51°56'06"O); 4382 m (SCHELTEMA & SCHANDER, 2000).

Género ***Spiomenia*** Arnofsky, 2000

***Spiomenia spiculata*** Arnofsky, 2000

Golfo de Vizcaya (Atlántico) (57°57'42"N; 12°52'30"O-56°28'06"N; 11°11'42"O); 2040-4307 m (ARNOFSKY, 2000).

***Spiomenia phaseolosa*** Todt & Salvini-Plawen, 2003

Canal de Mozambique (Índico) (11°44'S; 47°35'E); 3716 m (TODT & SALVINI-PLAWEN, 2003).

***Spiomenia pusilla* sp. nov.**

Cuenca abisal de Angola (Atlántico) (17°06'12"S; 04°41'42"E - 17°07'30"S; 04°42'18"E); 5415 m.

Género ***Adoryherpia*** gen. nov.

***Adoryherpia serrata* sp. nov.**

Cuenca abisal de Angola (Atlántico) (22°20'00"S; 03°18'18"E - 22°20'12"S; 03°18'24"E); 5125-5144 m.

Familia **PRONEOMENIIDAE** Simroth, 1893

Género *Dorymenia* Heath, 1911

*Dorymenia peroneopsis* Heath, 1918

Norteamérica (Atlántico) (38°29'39"N; 70°54'30"O); 3200 m  
(HEATH, 1918).

*Dorymenia profunda* Salvini-Plawen, 1978

Mar de Amundsen (Antártico) (66°11'-66°14'S; 102°28'-  
102°36'O) (65°54'-65°56'S; 112°30'-112°56'O); 2416-4795 m  
(SALVINI-PLAWEN, 1978).

Familia **DREPANOMENIDAE** Salvini-Plawen, 1978

Género *Abyssotherpia* **gen. nov.**

*Abyssotherpia ctenata* **sp. nov.**

Cuenca abisal de Angola (Atlántico) (17°06'12"S; 04°41'42"E  
- 17°07'30"S; 04°42'18"E), (18°18'18"S; 04°41'18"E -  
18°19'24"S; 04°41'54"E), 16°18'06"S; 05°27'12"E -  
16°19'18"S; 05°27'12"E); 5390-5415 m.

OCEANO	CUENCA	ESPECIE
ANTÁRTICO	Mar de Amundsen	<i>Dorymenia profunda</i>
	Mar de Davis	<i>Acanthomenia gaussiana</i>
	Estrecho de Drake	<i>Spengelomenia intermedia</i>
		<i>Plawenia schiszoradulata</i>
	Mar de Escocia	<i>Alexandromenia acuminata</i>
		<i>Sputoherpia megaradulata</i>
		<i>Spengelomenia polypapillata</i>
Fosa South Orkney	<i>Utralvoherpia abyssalis</i>	
ATLÁNTICO	Cuenca de Argentina	<i>Plawenia argentinensis</i>
	Cuenca del Cabo	<i>Sputoherpia laxopharyngeata</i>
	Norteamérica	<i>Dorymenia peroneopsis</i>
	Golfo de Vizcaya	<i>Acanthomenia arcuata</i>
		<i>Spiomenia spiculata</i>
		<i>Kruppomenia delta</i>
		<i>Kruppomenia levis</i>
	Cuenca abisal de Angola	<i>Lophomenia dorsocaeca</i> sp. nov.
		<i>Amboherpia dolichopharyngeata</i> sp. nov.
		<i>Veromenia singula</i> sp. nov.
		<i>Kruppomenia angolensis</i> sp. nov.
		<i>Kruppomenia glandulata</i> sp. nov.
		<i>Kruppomenia macrodenticulata</i> sp. nov.
<i>Spiomenia pusilla</i> sp. nov.		
<i>Adoryherpia serrata</i> sp. nov.		
<i>Abyssoherpia ctenata</i> sp. nov.		
PACIFICO	Fosa de Atacama	<i>Plawenia schiszoradulata</i>
	California	<i>Pachymenia abyssorum</i>
	Pacífico Sur	<i>Kruppomenia rhynchota</i>
ÍNDICO	Islas Kerguelen	<i>Sputoherpia fissitubata</i>
	Canal de Mozambique	<i>Simrothiella comorensis</i>
		<i>Kruppomenia macrodoryata</i>
		<i>Spiomenia phaseolata</i>

Tabla 10. Listado por cuencas de las especies de solenogastos abisales.

## **6. RESUMEN Y CONCLUSIONES**



## 6. Resumen y conclusiones

Los solenogastros son moluscos marinos vermiformes, de pequeño tamaño y con el cuerpo cubierto de escleritos calcáreos. Se conocen 254 especies de esta clase de moluscos procedentes de distintos fondos marinos, desde el litoral hasta grandes profundidades, siendo aún escasos los datos sobre su distribución y biología. Los solenogastros abisales, como otra fauna que habita en las grandes profundidades marinas, están muy poco estudiados: únicamente se han descrito 9 especies de más de 4000 m y tan solo 2 de profundidades mayores a 5000 m.

En la presente Memoria se estudian los solenogastros de la cuenca abisal de Angola recogidos durante la campaña DIVA (Me48/1) entre 5100 m y 5450 m de profundidad, realizada a bordo del buque alemán de investigación oceanográfica RV Meteor; se hace una revisión bibliográfica de las características morfológicas y taxonómicas en las que se fundamenta el estudio de estos moluscos; se describe la metodología para su estudio; y se exponen los datos zoogeográficos de las especies de solenogastros de las cuencas abisales.

El capítulo 1, **INTRODUCCIÓN**, comienza con el apartado de antecedentes en el que se justifica el estudio de los moluscos solenogastros de la cuenca abisal de Angola, se exponen los objetivos del Proyecto alemán DIVA dentro del que se sitúa el presente estudio, se describen los caracteres anatómicos de interés taxonómico de la clase y los datos básicos de su biología y su sistemática. Por último se relacionan los objetivos propuestos al inicio de la Memoria. Concluyendo que:

**1º.-** El estudio de los solenogastros requiere una metodología específica para su identificación, ya que además de los datos que aporta el estudio de la anatomía externa es imprescindible obtener información de su anatomía interna. Su sistemática a nivel de familia se fundamenta en el tipo de escleritos, la morfología de la rádula y la estructura de los órganos glandulares ventrolaterales de la faringe y a nivel genérico en su organización interna, fundamentalmente de los aparatos digestivo y reproductor, los órganos sensoriales y la cavidad paleal.

**2º.-** Para incrementar el conocimiento de la fauna de las grandes profundidades marinas es necesario documentar la biodiversidad a nivel de especie, con descripciones taxonómicas, claves de identificación y el inventario de especies que sirvan de base para la observación de las variaciones a largo plazo, especialmente de los efectos de las actividades antrópicas y del cambio climático.

El capítulo 2, **ÁREA Y MATERIAL DE ESTUDIO**, comprende la descripción de la zona de muestreo en la que se sitúa geográficamente el transecto estudiado, las profundidades máxima y mínima y la naturaleza del fondo, las estaciones de muestreo y el material estudiado, indicando la fecha de muestreo, coordenadas geográficas, profundidad en metros y número de ejemplares y especies recolectadas.

En el capítulo 3, **METODOLOGÍA**, se recopila información sobre los métodos para la recolección y separación de los solenogastos, el estudio de los animales *in vivo*, su fijación y conservación, el estudio *in toto*, de su morfología externa y anatomía, así como de las técnicas de reconstrucción anatómica. Concluyendo que:

**3º.-** La draga *epibenthic sledge* es una herramienta idónea para la recolección de solenogastos, debido a que permite recoger epi- y endobentónicas de pequeño tamaño. Además, hay que tener en cuenta que cuando la zona de muestreo se halla a gran profundidad y las diferencias de temperatura entre la superficie y el fondo son grandes, los especímenes se degradan durante el tiempo de izado de la draga y se deterioran sus tejidos. Para disminuir el efecto es necesario fijarlos inmediatamente después de su recolección.

En el capítulo 4, **RESULTADOS**, se presenta el estudio de las especies de solenogastos de la cuenca abisal de Angola. En las distintas categorías taxonómicas estudiadas se realiza la diagnosis. Además para el estudio de cada especie se presenta su *derivatio nominis*, el material estudiado, la descripción y discusión de su validez taxonómica. Todas las especies se ilustran mediante fotografías de los ejemplares conservados en alcohol, dibujos de los escleritos, de los dientes radulares y de las reconstrucciones anatómicas de las regiones anterior y posterior del cuerpo, además de fotografías al microscopio óptico de los cortes en sección transversal más

significativos en la descripción, siendo toda la figuración original. Concluyendo que:

**4°.-** Se describen 3 nuevos géneros para la Ciencia:

- ***Veromenia gen. nov.***, (familia Acanthomeniidae) que se caracteriza por la presencia de una cavidad atriobucal común, ausencia de rádula, un único orificio genital, ausencia de estiletes copuladores y de pliegues respiratorios y presencia de un órgano sensitivo dorsoterminal.

- ***Adoryherpia gen. nov.*** (familia Simrothiellidae), que presenta una cavidad atriobucal común, rádula biseriada con placas homodenticuladas, un par de sacos radulares anterolaterales, órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tipo C; tipo *Simrothiella*, un orificio genital, receptáculos seminales, pliegues respiratorios y ausencia de estiletes copuladores y órgano sensitivo dorsoterminal.

- ***Abyssoherpia gen. nov.***, (familia Drepanomeniidae) caracterizado por presentar una cavidad atriobucal común, rádula dística, receptáculos seminales, un orificio genital, estiletes copuladores, pliegues respiratorios y un órgano sensitivo dorsoterminal.

**5°.-** Se describen 9 especies nuevas para la Ciencia, que se incluyen en cuatro familias del orden Cavibelonia.

- ***Lophomenia dorsocaea sp. nov.*** (familia Pruvotinidae) en la que destaca la presencia de una glándula no papilar en la faringe, una rádula dística sin denticulación media, un intestino con un ciego anterodorsal doble y un conducto de desove par en la región anterior e impar en la posterior.

- ***Amboherpia dolicopharyngeata sp. nov.*** (familia Acanthomeniidae) que presenta una rádula monoseriada con dos denticulos dorsolaterales huecos, órganos glandulares ventrolaterales de la faringe tubulares, con un grupo de células glandulares subepiteliales que desemboca al final de cada conducto y un conducto de desove par en su región anterior e impar en la posterior.

- ***Veromenia singula sp. nov.*** (familia Acanthomeniidae) que carece de pliegue en el surco pedio, de ciego intestinal y presenta un conducto de desove par en la región anterior e impar en la posterior.

- *Kruppomenia angolensis* sp. nov. (familia Simrothiellidae) que presenta placas radulares homodenticuladas con 26-30 dentículos, un par de sacos radulares anterolaterales y el conducto de desove impar en toda su longitud.

- *Kruppomenia glandulata* sp. nov. (familia Simrothiellidae), que tiene placas radulares homodenticuladas con 15-18 dentículos, carece de sacos radulares, y presenta un conducto de desove par en la región anterior e impar en la posterior y una glándula de gran tamaño asociada a los estiletes copuladores.

- *Kruppomenia macrodenticulata* sp. nov. (familia Simrothiellidae), caracterizada por poseer placas radulares homodenticuladas con 8-11 dentículos, sacos radulares pares anterolaterales, conducto de desove impar en toda su longitud y cavidad paleal con una cámara ventral y una dorsal.

- *Spiomenia pusilla* sp. nov. (familia Simrothiellidae) con placas radulares heterodontas y la región distal engrosada, sacos radulares pares anteroventrales, intestino con ciego anterodorsal y sin constricciones laterales, receptáculos seminales bilobulados, conducto de desove impar en toda su longitud y dos pares de grupos de estiletes copuladores.

- *Adoryherpia serrata* sp. nov. (familia Simrothiellidae) que posee placas radulares con 26 dentículos, intestino sin contricciones ni ciego anterodorsal y conducto de desove impar en toda su longitud.

- *Abyssoherpia ctenata* sp. nov. (familia Drepanomeniidae), caracterizada por la presencia de una rádula dística con 5 dentículos, una glandula dorsal de la faringe de forma tubular y un par de grupos de estiletes copuladores con dos estiletes por grupo.

6°.- Se modifican las diagnosis de dos familias, una subfamilia y dos géneros.

- En la familia Pruvotiniidae, en la subfamilia Lophomeniinae y en el género *Lophomenia* se incluye la condición de que la glándula dorsal que aparece en la faringe no sea papilar.

- En la familia Acanthomeniidae se incluye en la definición la particularidad de que pueda carecer de rádula.

- En el género *Kruppomenia* se indica en la diagnosis la posibilidad de la ausencia de sacos radulares pares en el aparato radular.

En el capítulo 5, **DATOS ZOOGEOGRÁFICOS DE LOS SOLENOGASTROS DE LAS CUENCAS ABISALES**, se estudia la presencia de estos moluscos en profundidades mayores a 3000 m y se realiza un inventario de las especies de solenogastros de las cuencas abisales indicando su distribución. Concluyendo que:

**7°.-** En el inventario de las especies de solenogastros de las cuencas abisales se catalogan 30 especies pertenecientes a 16 géneros y a 6 familias, incluyendo las 9 especies y los 3 géneros descritos en la presente Memoria.

**8°.-** Adquieren por primera vez representación en las cuencas abisales las familias Pruvotinidae y Drepanomeniidae, y los géneros *Amboherpia* y *Lophomenia*.

**9°.-** Acanthomeniidae, Amphimeniidae y Simrothiellidae son las 3 familias con mayor número de especies en la fauna abisal de solenogastros. Acanthomeniidae está representada en los fondos abisales por sus 3 géneros y 4 de sus 5 especies. En Amphimeniidae el 50% de sus géneros y el 33% de sus especies se incluyen como abisales. Y en Simrothiellidae el 50% de sus géneros y el 48% de sus especies forman parte de la fauna abisal; dentro de esta familia el género más diversificado, *Kruppomenia*, es el que tiene una mayor presencia abisal, ya que el 70% de sus especies se conocen únicamente de estos fondos profundos.

**10°.-** El análisis de similitud realizado para conocer la semejanza entre las áreas muestreadas, definida por la composición de especies de solenogastros recolectados en cada una de ellas durante la campaña DIVA 1, muestra una mayor similitud entre las áreas 4, 5 y 6 que con el resto de las áreas, siendo el área 1 en cuanto a la composición específica la más diferente de todas, lo que podría estar relacionado con el gradiente latitudinal de producción observado por KRÖNCKE & TÜRKAY (2003).



## **7. BIBLIOGRAFÍA**



## 7. Bibliografía

- ARNOFSKY, P. (2000). *Spiomenia spiculata* gen. et sp. nov. (Aplacophora: Neomeniomorpha) collected from the deep waters of the West European Basin. *The Veliger*, 43 (2): 110-117.
- BABA, K. (1940). The early development of a Solenogastres, *Epimenia verrucosa* (Nierstrasz). *Annot. Zool. Japon.*, 19 (2): 107-113.
- GABE, M. (1968). *Techniques histologiques*. Masson et C<sup>ie</sup> (Ed.). París. 1113 pág.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O. & SALVINI-PLAWEN, L.V. (2007). Species and diagnosis of the families and genera of Solenogastres (Mollusca). *Iberus*, 25 (2): 1-71.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., SALVINI-PLAWEN, L.V. & URGORRI, V., (2001). The presence of *Simrothiella borealis* (Odhner, 1921) (Mollusca, Solenogastres: Simrothiellidae) in waters of the Iberian Peninsula. *Iberus*, 19 (2): 1-8.
- GARCÍA-ÁLVAREZ, O., URGORRI, V. & CRISTOBO, F.J. (2000). Synopsis of the Interstitial Solenogastres (Mollusca). *Argonauta*, XIV (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 (Antarctica). *Polar Biol.*, 20: 382-387.
- GENESER, F. (2000). *Histología*. Editorial Médica Panamericana. 3<sup>a</sup> Ed. Buenos Aires. 813 pág.
- HANDL, C. (2002). *Imeroherpia laubieri*, a new solenogaster from the Bay of Biscay. *Journal Moll. Stud.*, 68: 329-335.
- 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. *Jour. of Morph.*, 265: 28-42.

- HASZPRUNAR, G. (1987). The fine morphology of the osphradial sense organs of the Mollusca. IV. Caudofoveata and Solenogastres. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 315: 63-73.
- HEATH, H. (1911). Reports on the scientific results of the expedition to the tropical Pacific, XIV. The Solenogastres. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, 45 (1): 1-182.
- HEATH, H. (1918). Solenogastres from the Eastern Coast of North America. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, 45 (2): 183-263.
- KRÖNCKE, I. & TÜRKAY, M. (2003). Structural and functional aspects of the benthic communities in the deep Angola basin. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 260: 43-53.
- 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 and Wilkins (Ed.) 9ª edición. Baltimor. 692 pág.
- NIERSTRASZ, H. (1902). The Solenogastres of the Siboga-Expedition. *Siboga expedition, Monograph*, 47:1-46.
- NIERSTRASZ, H. (1903). *Kruppomenia minima* n.g. n.sp. En: LO BIANCO, S. (1903). Le pesce abissali eseguite da F. A. Krupp col Yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 16: 109-279.
- NIERSTRASZ, H. (1905). *Kruppomenia minima* und die Radula der Solenogastren. *Zool. Jahrb. Anat.*, 21: 665-702.
- ODHNER, N. (1921). Norwegian Solenogastres. *Bergens Mus. Aarb. 1918/19, H.*, 3: 1-86.
- OKUSU, A. (2002). Embryogenesis and development of *Epimenia babai* (Mollusca Neomeniomorpha). *Biol. Bull.*, 203: 87-103
- 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 pág.
- PRUVOT, G. (1890). Sur le développement d'un Solénogastre. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, 3: 689-692.

- SALVINI-PLAWEN, L. V. (1967). Über die Beziehungen zwischen den Merkmalen von Standort, Nahrung und Verdauungstrakt bei Solenogastres (Aculifera, Aplacophora). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 59 (3): 318-340.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (1972). Cnidaria as food-sources for marine invertebrates. *Cahiers de Biologie Marine*, 13: 385-400.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (1978). Antarktische und subantarktische Solenogastres - Eine monographie:1898-1974. *Zoologica* (Stuttgart), 44 (128): 1-315.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (1981). The molluscan digestive system in evolution. *Malacologia*, 21 (1-2): 371-401.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (1985). Early evolution and the primitive groups. In: E.R. Trueman & M.R. Clark (Ed.): *The Mollusca. 10. (Evolution)*, Acad. Press, Inc. Orlando. pág. 59-150.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2003). Contributions to West-Mediterranean Solenogastres (Mollusca) with three new species. *Iberus*, 21 (2): 37-60.
- SALVINI-PLAWEN, L. V. (2004). Contributions to the morphological diversity and classification of the Order Cavibelonia (Mollusca: Solenogastres). *J. Mool. Stud.*, 70: 73-93.
- SHELTEMA, A. H. (1999). Two Solenogastres Molluscs, *Ocheyoherpia trachia* n. sp. from Macquarie Island and *Tegulaherpia tasmanica* Salvini-Plawen from Bass Strait (Aplacophora: Neomeniomorpha). *Record. Austr. Mus.*, 51: 23-31.
- 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, Neomeniomorpha). *Biol. Bull.*, 198: 121-151.
- THIELE, J. (1913) Antarktische Solenogastren. Deutsch. Südpolar Expedition 14, *Zool.*, 6 (1): 35-65.

- THOMPSON, T. (1960). The development of *Neomenia carinata* Tullberg (Mollusca Aplacophora). *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, 153: 263-278.
- TODT, C. & SALVINI-PLAWEN, L. V. (2003). New Simrothiellidae (Mollusca: Solenogastres) from the Mozambique Channel, Western Indian Ocean. *The Veliger*, 46 (3): 252-266.
- WOLTER, K.(1992). Ultrastructure of the radular apparatus in some species of Aplacophoran Molluscs. *J. Moll. Stud.*, 58: 245-256.

