

3. Acoetidae Kinberg, 1856

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

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

²Universidad de Kagoshima, Japón
isacrismoliace@gmail.com

Introducción

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

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

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

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

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

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

Sistemática

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Morfología

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

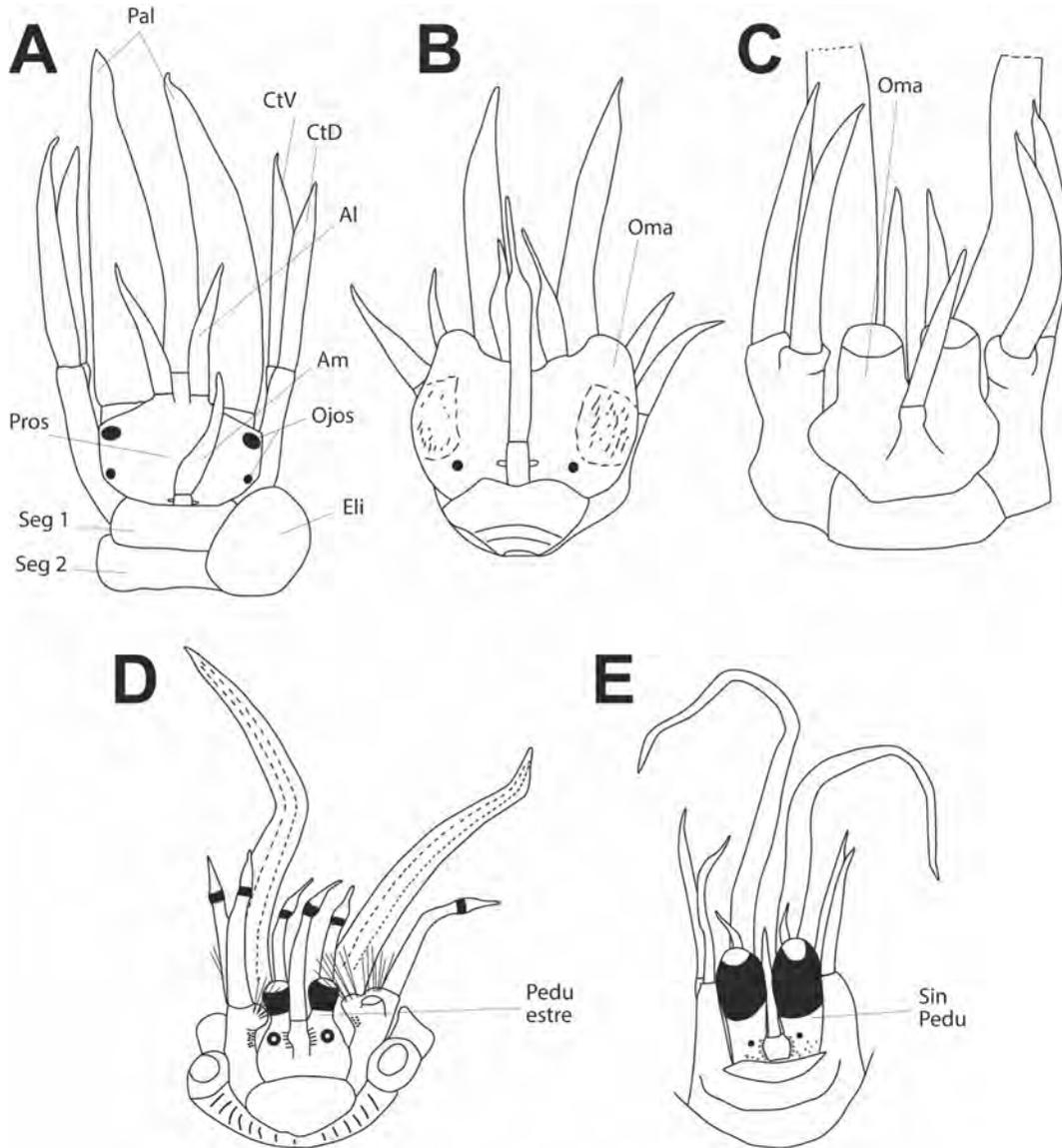


Figura 1. *Euarche tubifex*: A) Prostomio, VD; *Zachsiella nigromaculata*: B) Prostomio, VD; *Panthalis oerstedii*: C) Prostomio, VD; *Acoetes pleei*: D) Prostomio, VD; *Polyodontes texanus*: E) Prostomio, VD (Al: antena lateral; Am: antena media; CtD: cirros tentaculares dorsales; CtV: cirros tentaculares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

Claves

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

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

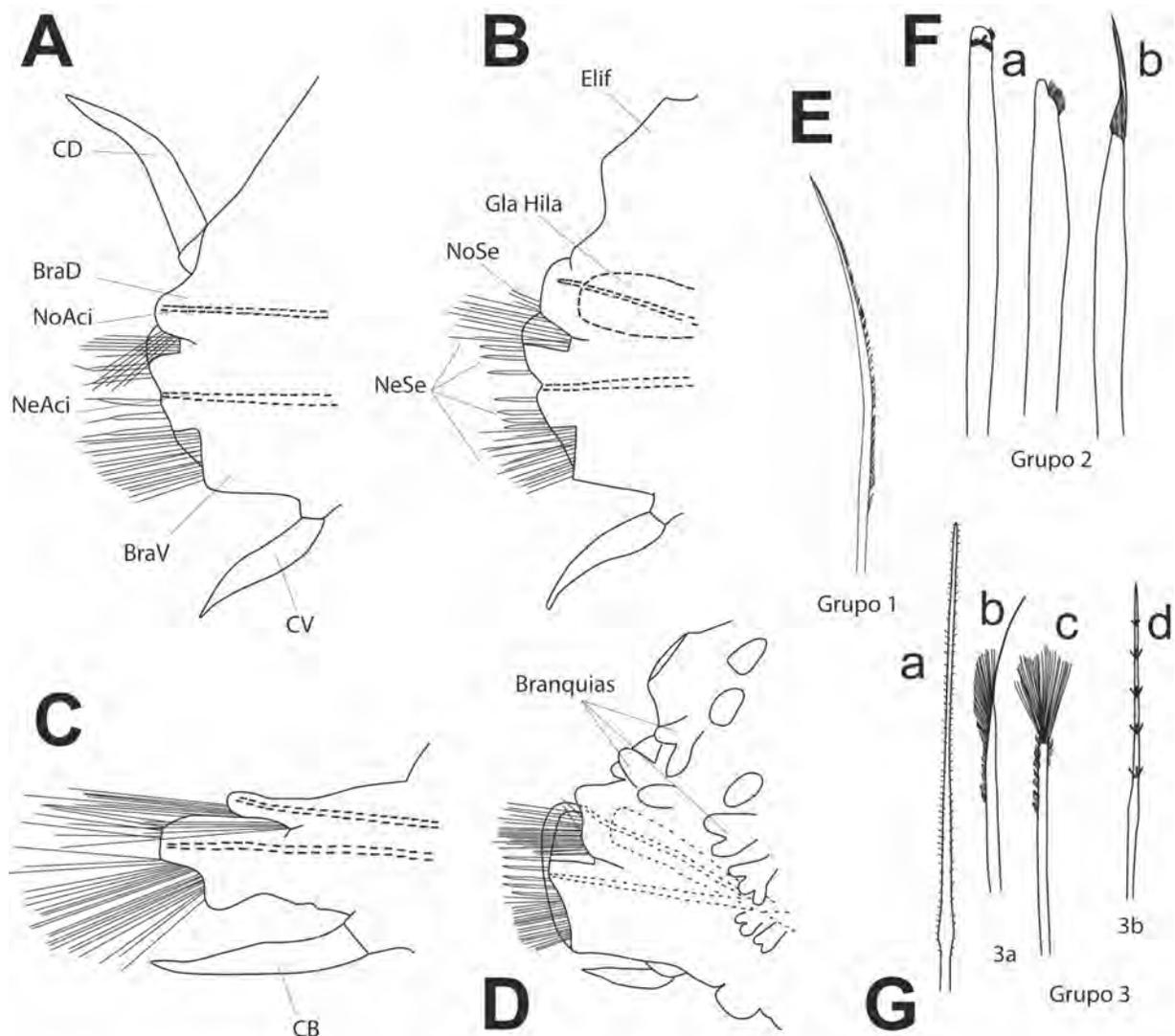


Figura 2. *Euarche mexicana*: A) Parápodo 8, B) Parápodo 9; *Acoetes pacifica*: C) Parápodo 2; *Polyodontes lupinus*: D) Parápodo 23; *Euarche tubifex*: E) Seta lanceolada, grupo 1, F (a) Setas aciculadas, grupo 2; *Panthalis alaminosae*: F (b) Setas aciculares, grupo 2; *Euphantalis kinbergi*: G (a)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

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

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

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

Comentarios

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

Claves para especies de América tropical

Acoetes Audouin & Milne-Edwards, 1832

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

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

Euarche Ehlers, 1887

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

Comentarios

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

Polyodontes de Blainville, 1828

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

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

Comentarios

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, pp: 325–327.
- ICZN (International Commission of Zoological Nomenclature). 1992. Opinion 1692. *Phyllodoce* Lamarck, 1818 and *Polyodontes* de Blainville, 1828 (Annelida, Polychaeta): conserved. Bull Zool Nom 49: 242–243.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. Intern Trust Zool Nomencl (Nat Hist Mus): London. 306 pp.
- Imajima M. 1997. Polychaetous annelids from Sagami Bay and Sagami Sea collected by the Emperor Showa of Japan and deposited at the Showa Memorial Institute, National Science Museum, Tokyo: Families Polynoidae and Acoetidae. Nat Sci Mus Monogr 13: 1–131.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM. 2015. Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Annu Rev Mar Sci 7: 497–520.
- Kinberg JGH. 1856. Nya slägten och arter af Annelider. Öfvers Kongl Vetensk-Akad Förh, Stockholm 12(9-10): 381–388.
- Kinberg JGH. 1858. Annulater. Kongliga Svenska Fregatten Eugénies Resa omkring jorden under befäl af C.A. Virgin aren 1851–1853. Vetensk lakttagelser, Zool 2: 1–32, 8 plates.
- Liñero-Arana I. 1984. Poliquetos errantes bentónicos de la plataforma continental nor-oriental de Venezuela. I. Acoetidae. Bol Inst Oceanogr Venez 23: 183–194.
- Malmgren AJ. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandie, Islandiae et Scandinaviae. Hactenus Cognita. Ex Officina Frenckelliana, Helsingforslä, 127 pp. & 14 plates.
- Martínez A, Palermo AM, Brito MC & Núñez J. 2007. Primer registro de *Eupanthalis kinbergi* McIntosh (Polychaeta, Acoetidae) en aguas de Canarias. Vieraea 35: 1–8.
- Monro CCA. 1928. Polychaeta of the families Polynoidae and Acoetidae from the vicinity of the Panama Canal, collected by Dr. C. Crossland and Dr. Th. Mortensen. J Linn Soc Lond, Ser Zool 36: 553–576.
- Norlinder E, Nygren A, Wiklund H & Pleijel F. 2012. Phylogeny of scale-worms (Aphroditiformia, Annelida), assessed from 18SrRNA, 28SrRNA, 16SrRNA, mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI), and morphology. Mol Phylogenet Evol 65: 490–500.
- Núñez J, Barnich R, Santos L & Maggio Y. 2011. Poliquetos escamosos (Annelida, Polychaeta) colectados en las campañas “Fauna II, III, IV” (Proyecto “Fauna Ibérica”) y catálogo de las especies conocidas para el ámbito ibero-baleár. Graellsia 67(2): 187–197.
- Palmero AM, Martínez A, Brito MC & Núñez J. 2008. Acoetidae (Annelida, Polychaeta) from the Iberian Peninsula, Madeira and Canary Islands, with description of a new species. Arquipélago 25: 49–62.
- Pettibone MH. 1989. Revision of the Aphroditoid polychaetes of the family Acoetidae Kinberg (=Polyodontidae Augener) and reestablishment of the *Acoetes* Audouin and Milne-Edwards, 1832, and *Euarche* Ehlers, 1887. Smithsonian Contrib Zool 464: 1–138.
- Pleijel F. 1991. *Phyllodoce* Lamarck, 1818 and *Polyodontes* de Blainville, 1828 (Annelida, Polychaeta): proposed conservation. Case 2765. Bull Zool Nom 48(2): 100–102.
- Pleijel F. 2001. Aphroditoidea Malmgren, 1867. In: Rouse GW & Pleijel F (eds) Polychaetes. Oxford Univ Press, London, pp 73.
- Read G. 2018. World Polychaeta database. *Polyodontes* Blainville, 1828. Consultado el 20 de agosto de 2019 en: World Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=129137>
- Read G & Fauchald K. 2018. World Polychaeta database. Acoetidae Kinberg, 1856. Consultado el 20 de agosto de 2019 en: <http://www.marinespecies.org/polychaeta/aphia.php?p=taxdetails&id=19199>
- Rouse G & Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zool Scr 26: 139–204.
- Salazar-Vallejo SI. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. An Inst Biol México, Ser Zool 67: 11–50.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol México, Ser Zool 75:9–97.
- Salazar-Vallejo SI, Rizzo AE & Fukuda MV. 2014. Reinstatement of *Euarche rudipalpa* (Polychaeta: Acoetidae), with remarks on morphology and body pigmentation. Zoologia 31: 264–270.
- Treadwell AL. 1937. The Templeton Crocker Expedition. VIII. Polychaetous annelids from the west coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. Zoologica 22(2): 139–160.
- Wiklund H, Nygren A, Pleijel F & Sundberg P. 2005. Phylogeny of Aphroditiformia (Polychaeta) based on molecular and morphological data. Mol Phylogenet Evol 37: 494–502.
- Wilkinson T, Wiken E, Bezaury CJ, Hourigan T, Agardy T, Herrmann H, Janishevski L, Madden C, Morgan L, Padilla M. 2009. Ecorregiones marinas de América del norte. Comisión para la Cooperación Ambiental: Montreal, Canadá. 200 pp.
- Wolf PS. 1984. Family Polyodontidae Buchanan, 1894. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A. Vittor & Associates, Inc: Mobile, Alabama, pp: 3(22): 1–10.
- Wolf PS. 1986. A new genus and species of interstitial Sigalionidae and a report on the presence of venom glands in some scale worm families (Annelida, Polychaeta). Proc Biol Soc Wash 99: 79–83.
- Zhang Y, Sun J, Rouse GW, Wiklund H, Pleijel F, Watanabe HK, Chen C, Qian P-Y & Qiu J-W. 2018. Phylogeny, evolution and mitochondrial gene order rearrangement in scale worms (Aphroditiformia, Annelida), Mol Phylogenet Evol 125: 220–231.

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

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