

50. Serpulidae Rafinesque, 1815

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Sistemática

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

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

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

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

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

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

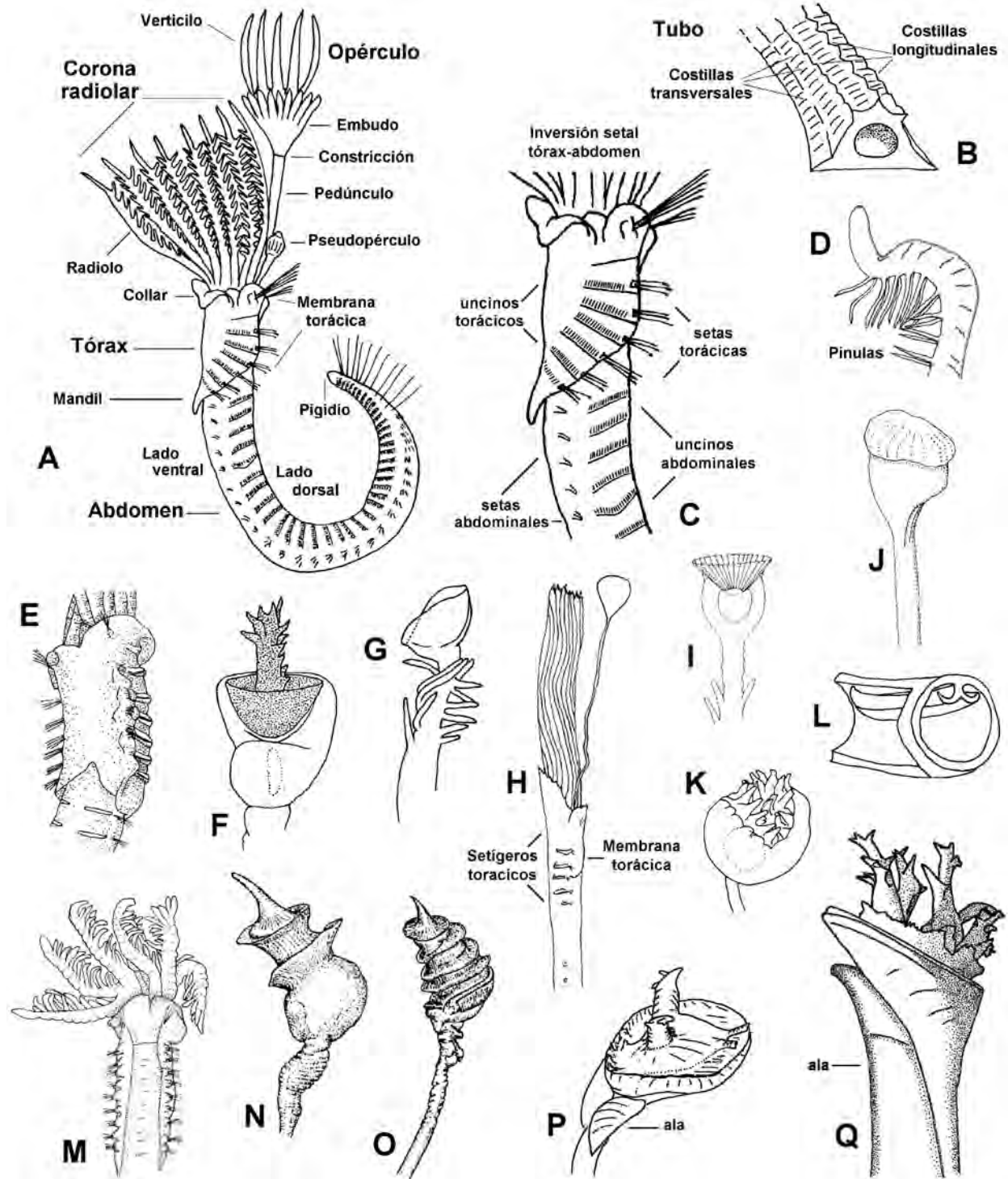


Figura 1. Serpúlidos: A) Esquema del cuerpo completo de un serpúlido, VL, B) tubo, C) detalle del tórax y abdomen mostrando el cambio de la posición de setas y uncinos en ambas regiones, D) parte distal de un radiolo, E) *Ficopomatus uschakovi*, tórax, VD, F-K) opérculos, VL, F) *Filigranula calyculata*,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

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

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

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

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

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

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

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

Morfología

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

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

Cuerpo

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

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

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

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

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

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

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

Tubo

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

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

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

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

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

Pedúnculo y opérculo

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

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

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

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

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

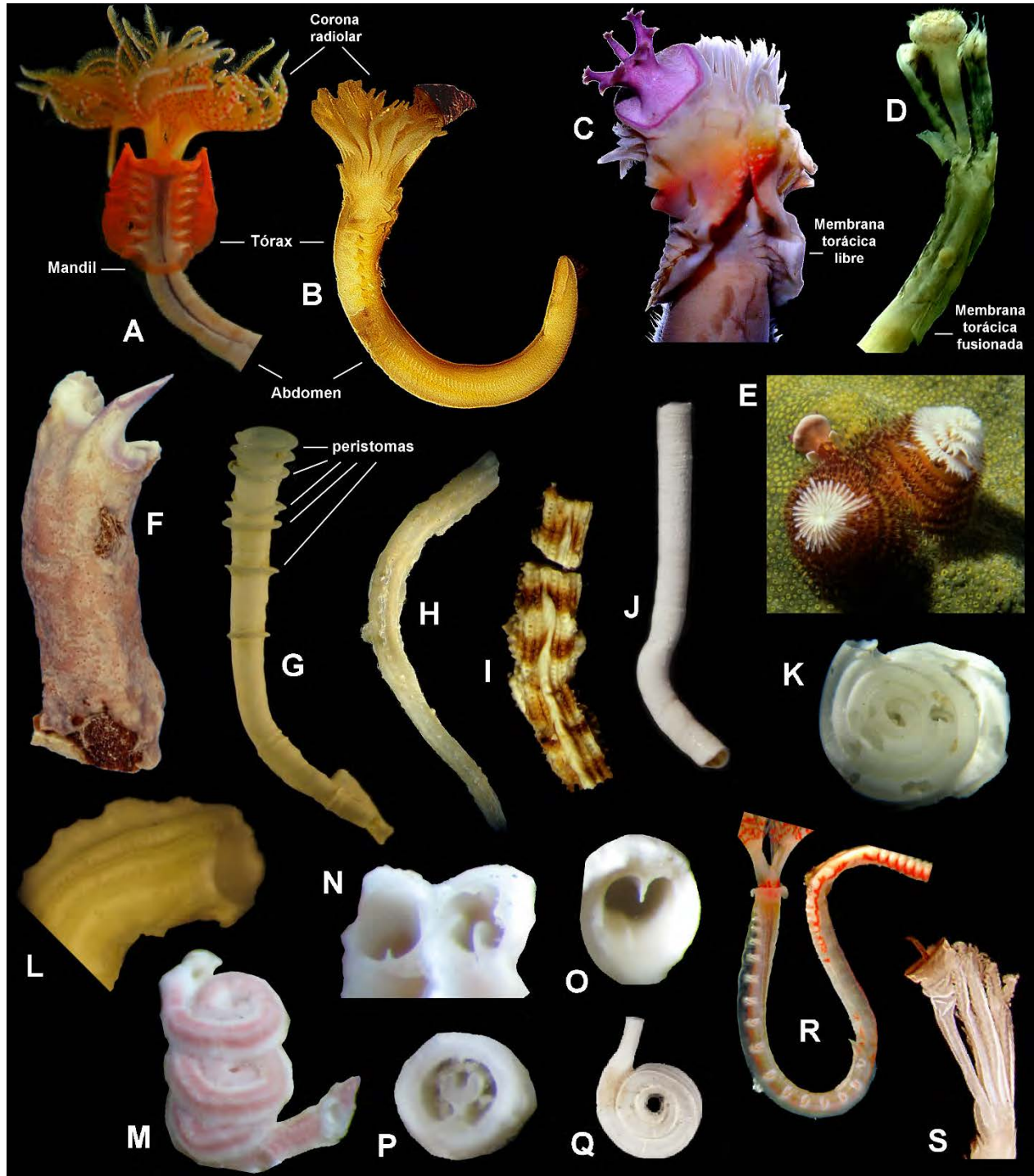


Figura 2. Serpúlidos: A) *Protula balboensis*, cuerpo completo, VV, B) *Vermiliopsis annulata*, cuerpo completo, VL, C) *Spirobranchus* cf. *corniculatus*, tórax y opérculo, VD, D) *Ficopomatus uschakovi*, tórax y opérculo, VD, E-F) *Spirobranchus giganteus*, *in vivo* y tubo, G) *Bathypermilia kupriyanovae*,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

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

Setas y uncinos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Otros caracteres

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

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

Claves de identificación

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

Después de cada especie se encuentran algunas abreviaturas que indican su distribución en cuatro grandes regiones: Pacífico oriental tropical (**P**), el sur de California y costa occidental de Baja California (**B**), el golfo de México (**G**), y el mar Caribe (**C**). Asimismo, cuando una especie es cuestionable en alguna de las regiones se indicó con la **Q**. Al final de cada clave puede haber comentarios particulares que son señalados con un exponente.

Clave para las subfamilias de Serpulidae

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

- 1 Tubo recto, sinuoso o torcido irregularmente (Figs. 2F–J, 6Q, 8K–L, Q); con cinco o más setígeros torácicos; cuerpo simétrico (Fig. 2A–D) **2**
 - Tubo totalmente enrollado en espiral (Fig. 9C–F); con cinco o menos setígeros torácicos; cuerpo asimétrico (Fig. 9A) Spirorbinae Chamberlin, 1919
 - Tubo parcial (Fig. 2K, Q) o irregularmente enrollado (Fig. 2M); con 5–19 setígeros torácicos; cuerpo simétrico (Fig. 2A–D, R) Serpulinae Rafinesque, 1815 (en parte)
- 2(1) Serpulidos que habitan principalmente en aguas salobres o dulceacuícolas
 - Ficopomatinae Pillai, 1960 ... setas del collar con una o dos hileras de dientes grandes, sin expansión media (Fig. 7F) *Ficopomatus* Southern, 1921
 - Serpulidos que viven principalmente en aguas marinas; setas del collar de otro tipo Serpulinae Rafinesque, 1815 (en parte)

Clave para las especies de la subfamilia Ficopomatinae Pillai, 1960

- 1 Opérculo con 3–5 hileras de espinas transparentes (Fig. 6O–P); espinas sin espínula basal; membranas torácicas fusionadas dorsalmente (Fig. 2D) *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960)¹ (G, C, P)
- Opérculo con 1–7 hileras de espinas pardo oscuras o negras (Fig. 6L–M), o sin espinas (Fig. 6N); membranas torácicas libres 2
- 2(1) Opérculo cóncavo con espinas curvas (Fig. 6L–M), espinas con una espínula interna basal (Fig. 6M), raramente sin ninguna espina *F. enigmaticus* (Fauvel, 1923)² (G, B)
- Opérculo bulboso o ligeramente cóncavo, sin espinas (Fig. 6N) *F. miamiensis* (Treadwell, 1924)³ (G, C, P)

Comentarios

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

Clave para los géneros de Serpulinae Rafinesque, 1815 sensu lato

- 1 Sin opérculo (Figs. 1M, 2A) 2
- Con opérculo (Figs. 1A, H, 2B–C) 7
- 2(1) Tubo forma, en su mayor parte, círculos concéntricos cada vez más amplios (Fig. 2K), y una sección distal recta o sinuosa; setas torácicas muy particulares, con una base plegada o con múltiples dobleces y un eje ranurado que se extiende hasta la punta capilar (Fig. 7EE); con 7–19 setígeros torácicos (Fig. 2R); con un número inusual de setígeros abdominales (hasta 335) ... *Turbocavus* Prentiss *et al.*, 2014 *T. secretus* Prentiss *et al.*, 2014¹ (C)
- Tubo recto, sinuoso o torcido irregularmente (Figs. 2F–J, 6Q, 8K–L, Q); setas torácicas tipo “Apomatus” o limbadas (Fig. 7H–I); con 7–14 setígeros torácicos; con un número menor a 200 setígeros abdominales 3
- 3(2) Setas del collar limbadas (Fig. 7H) o capilares (Fig. 7G), nunca especiales (sin modificaciones en la sección media); uncinos con diente principal muy largo (Fig. 7R–S) 4
- Setas del collar especiales (con modificaciones en la sección media), con limbo distal (Fig. 7E); uncinos con diente principal corto (Fig. 7M) 5

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

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

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

Comentarios

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

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

Filigranula Langerhans, 1884

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

Comentarios

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

Hyalopomatus Marenzeller, 1878

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

Comentarios

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

Hydroides Gunnerus, 1768¹

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

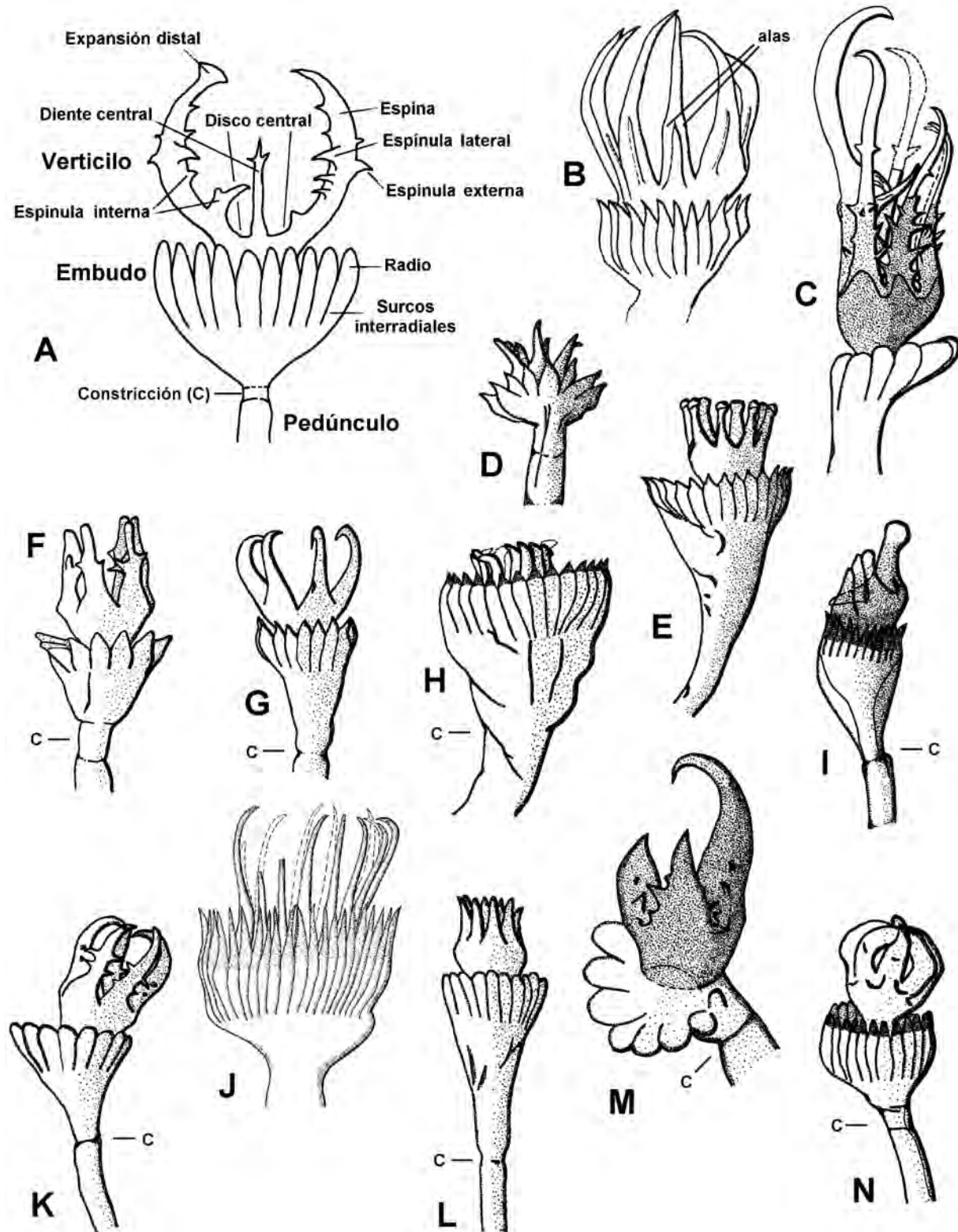


Figura 3. Serpúlidos del género *Hydroides*: A) Esquema del opérculo de *Hydroides*, B–N) opérculos, VL: B) *H. floridana*, C) *H. lambecki*, D) *H. humilis*, E) *H. microtis*, F) *H. mucronata*, G) *H. cf. operculata*, H) *H. protulicola*, I) *H. salazarvallejoi*, J) *H. spongicola*, K) *Hydroides*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

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

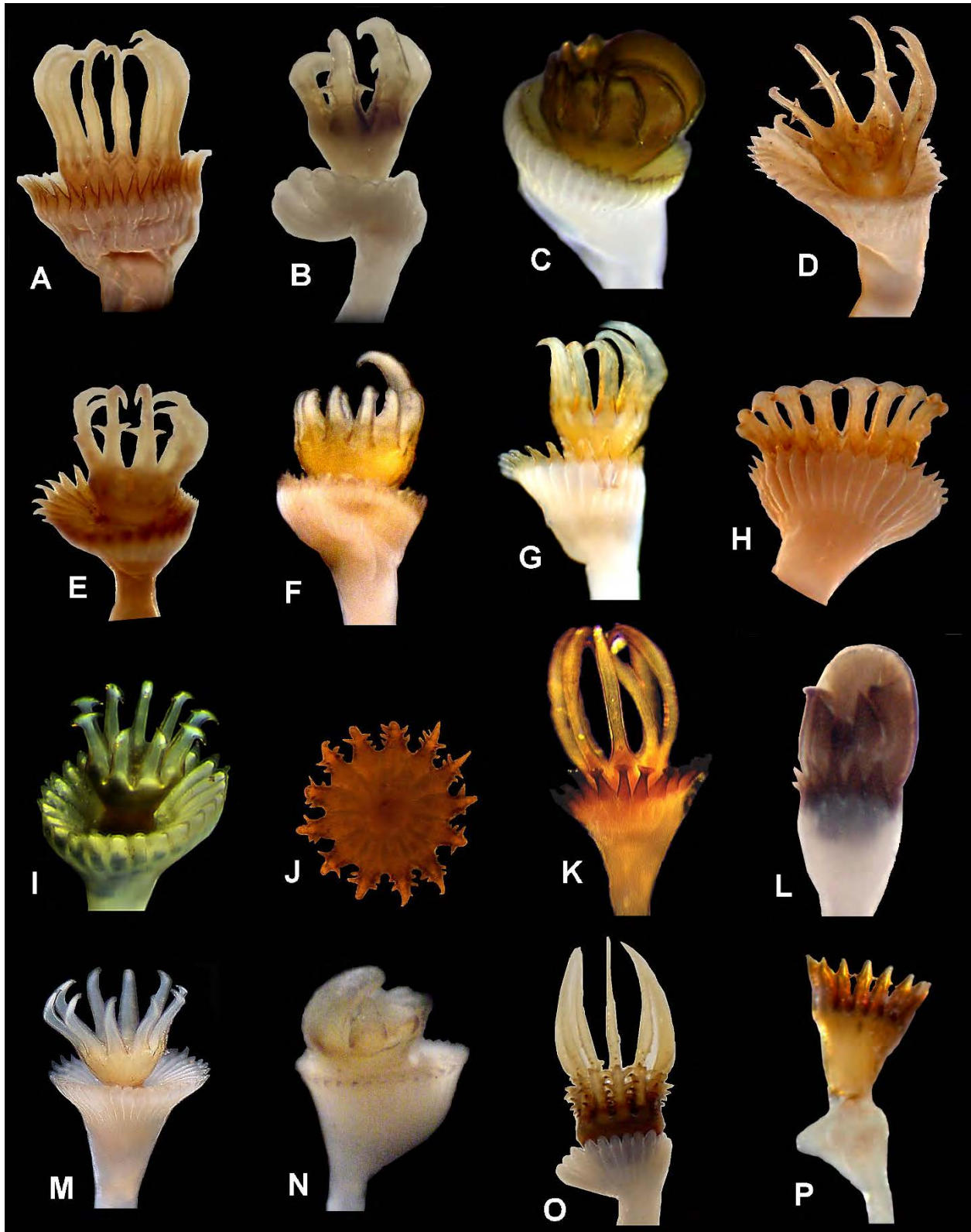


Figura 4. Serpúlidos del género *Hydroides*: A–P) opérculos, VL, A) *H. alatalateralis*, B) *H. bispinosa*, C) *H. brachyacantha*, D) *H. chilensis*, E) *H. crucigera*, F) *H. deleari*, G) *H. dianthus*, H) *H. dirampha*, I) *H. dolabrus*, J) *H. elegans*, K) *H. gairacensis*, L) *H. glandifera*, M)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

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

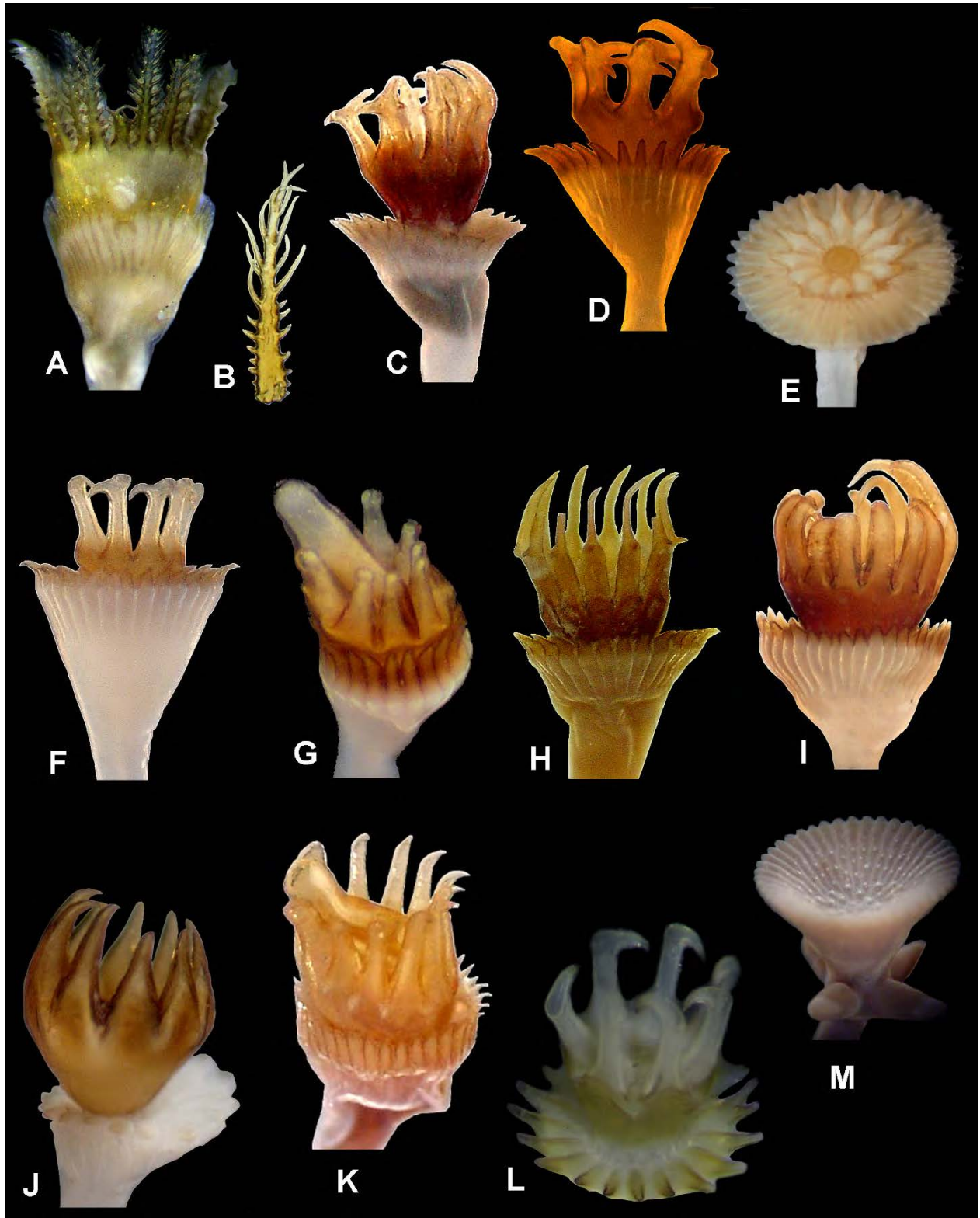


Figura 5. Serpúlidos del género *Hydroides*: A–L) opérculos, VL, A–B) *H. ochotereana*, opérculo y detalle de una espina opercular, C) *H. panamensis*, D) *H. parva*, E) *H. plateni*, F) *H. recurvispina*, G) *H. salazarvallejoi*, H) *H. sanctaecrucis*, I) *H. similis*, J) *H. similoides*, K) *H. tenhovei*,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

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

Comentarios

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

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

Laminatubus ten Hove & Zibrowius, 1986

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

Comentarios

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

Placostegus Philippi, 1844

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

Comentarios

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

Pomatostegus Schmarda, 1861

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

Comentarios

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

Protis Ehlers, 1887

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

Comentarios

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

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

Protula Risso, 1826¹

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

Comentarios

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

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

Pseudovermilia Bush, 1907

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

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

Comentarios

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

Pyrgopolon de Montfort, 1808

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

Comentarios

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

Salmacina Claparède, 1870¹

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

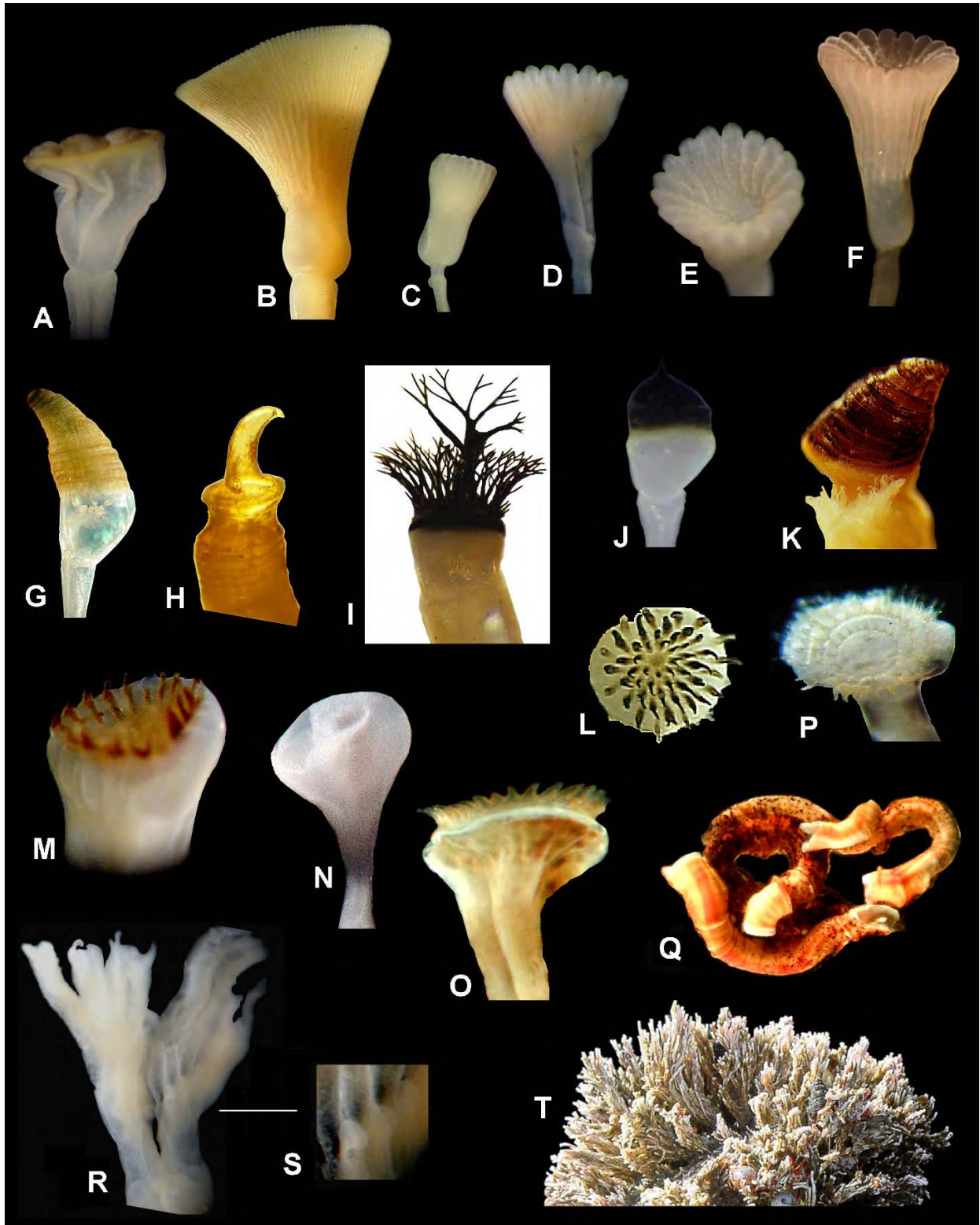


Figura 6. Serpúlidos: A–O) Opérculos: A) *Bathyoermilia kupriyanovae*, B) *Serpula columbiana*, C) *S. cf. hartmanae*, D–E) *S. madrigalae*, F) *S. vossae*, G) *Pseudovermilia conchata*, H) *P. fuscostriata*, I) *P. multispinosa*, J) *P. occidentalis*, K) *Vermiliopsis annulata*, L–M) *Ficopomatus enigmaticus*,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

Comentarios

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

Serpula Linnaeus, 1758¹

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

Comentarios

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

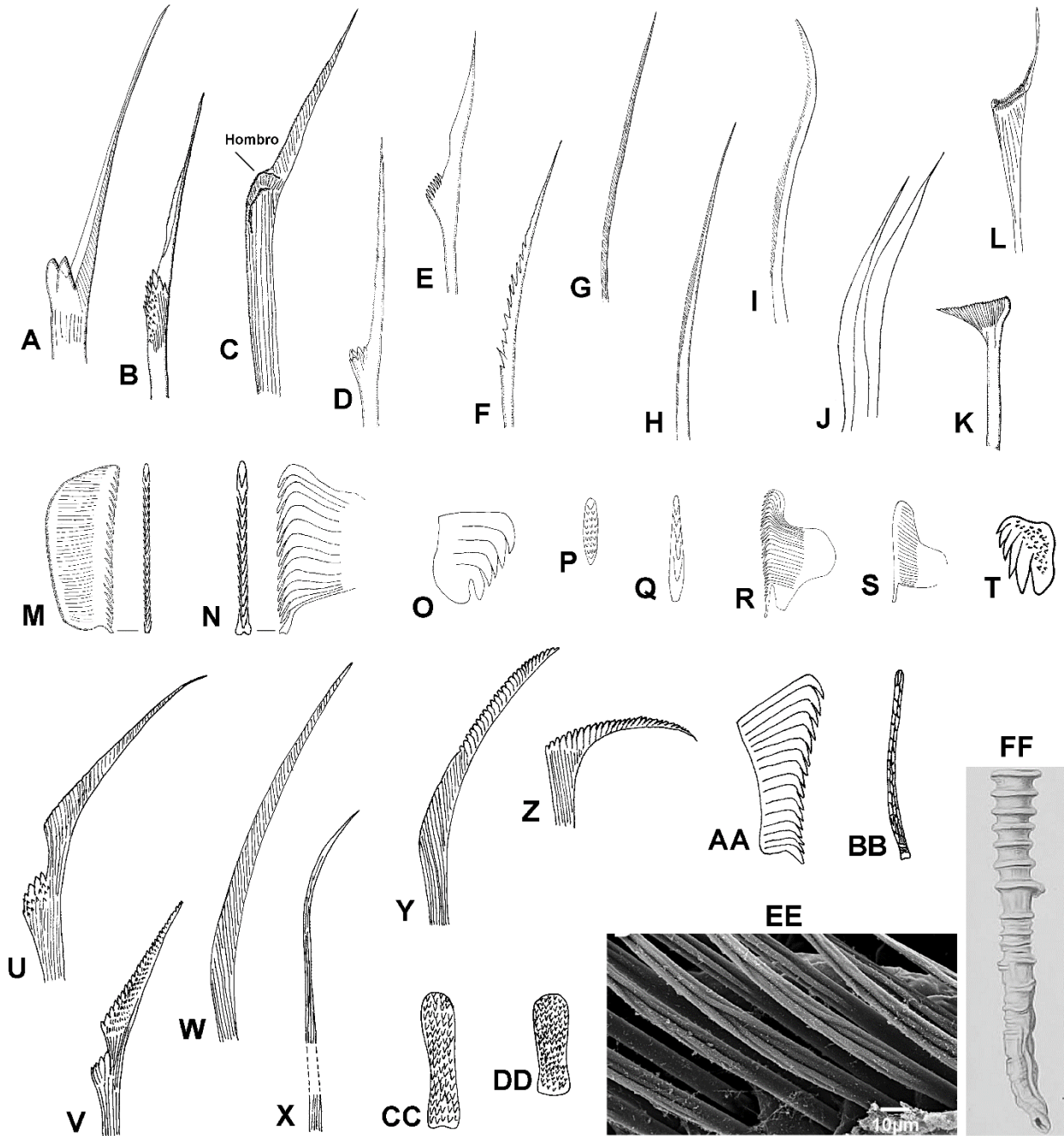


Figura 7. Serpúlidos: Setas y uncinos, todos en vista lateral excepto cuando se indica lo contrario: A) Seta bayoneta, B) seta bayoneta con base espinulosa, C) seta tipo "Spirobranchus", D-E) setas tipo aleta y lámina, F) seta denticuladas del collar de *Ficopomatus*, G) seta capilar, H) seta limbada,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

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

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

Spiraserpula **Ragenhardt, 1961**¹

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

Comentarios

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

Spirobranchus **Blainville, 1818**¹

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

Comentarios

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

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

Vermiliopsis Saint-Joseph, 1894¹

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

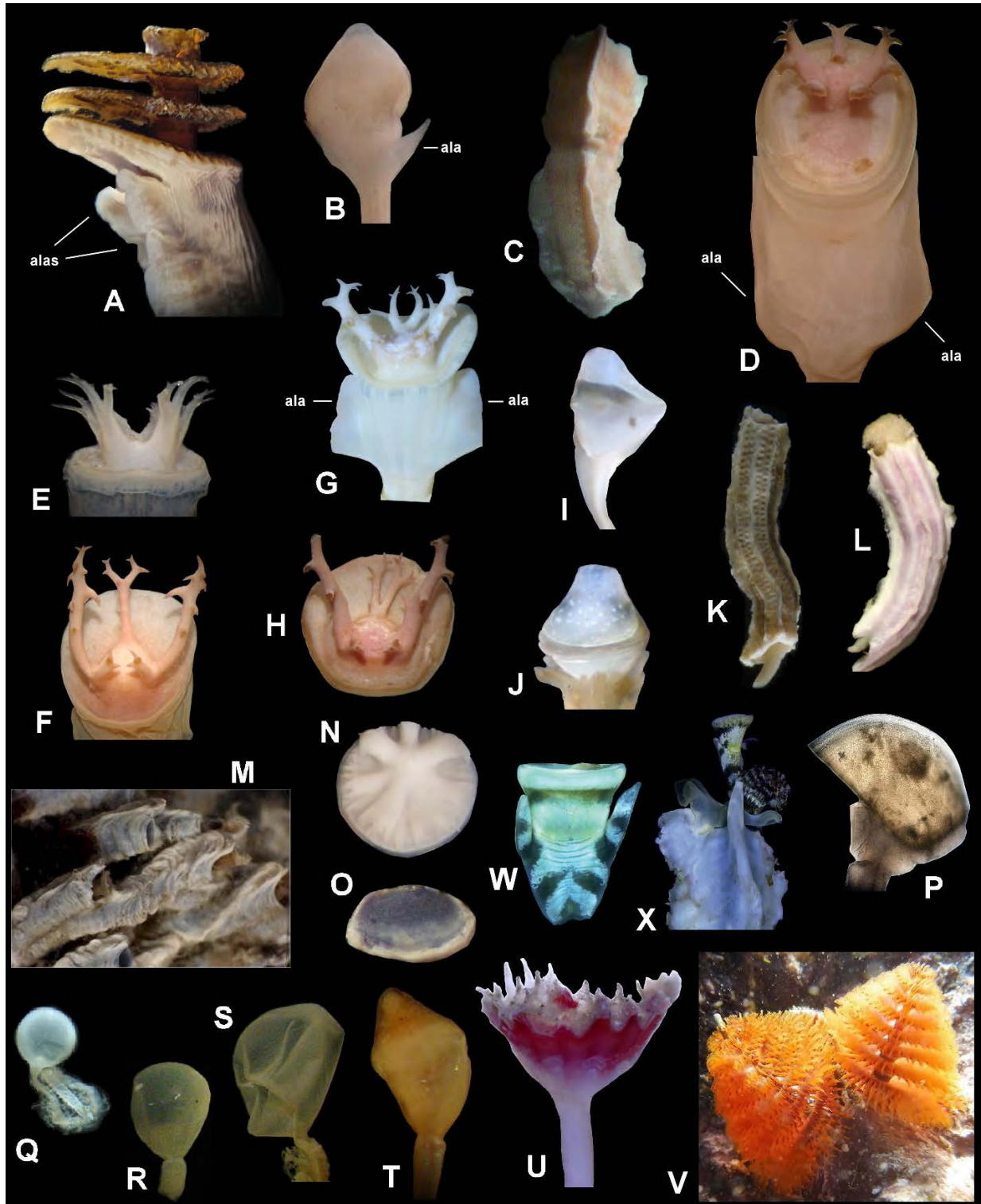


Figura 8. Serpúlidos: A–B, D–J, N–U) Opérculos: A) *Pomatostegus stellatus*, B–C) *Spirobranchus americanus*, opérculo y tubo, D) *S. cf. corniculatus*, E) *S. dendropoma*, F) *S. giganteus*, G–H) *S. incrassatus*, I–K) *S. minutus*, opérculos y tubo, L) *Spirobranchus* sp., tubo, M, O) *S. cf. kraussii*,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

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

Comentarios

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

Clave para tribus y géneros de Spirorbinae Chamberlin, 1919¹

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

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

Comentarios

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

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

Clave para las especies de Spirorbinae

Bushiella (*Jugaria*) Knight-Jones, 1978

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

Comentarios

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

Circeis Saint-Joseph, 1894

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

Comentarios

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

Janua Saint-Joseph, 1894

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

Comentarios

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

Neodexiospira Pillai, 1979

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

Comentarios

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

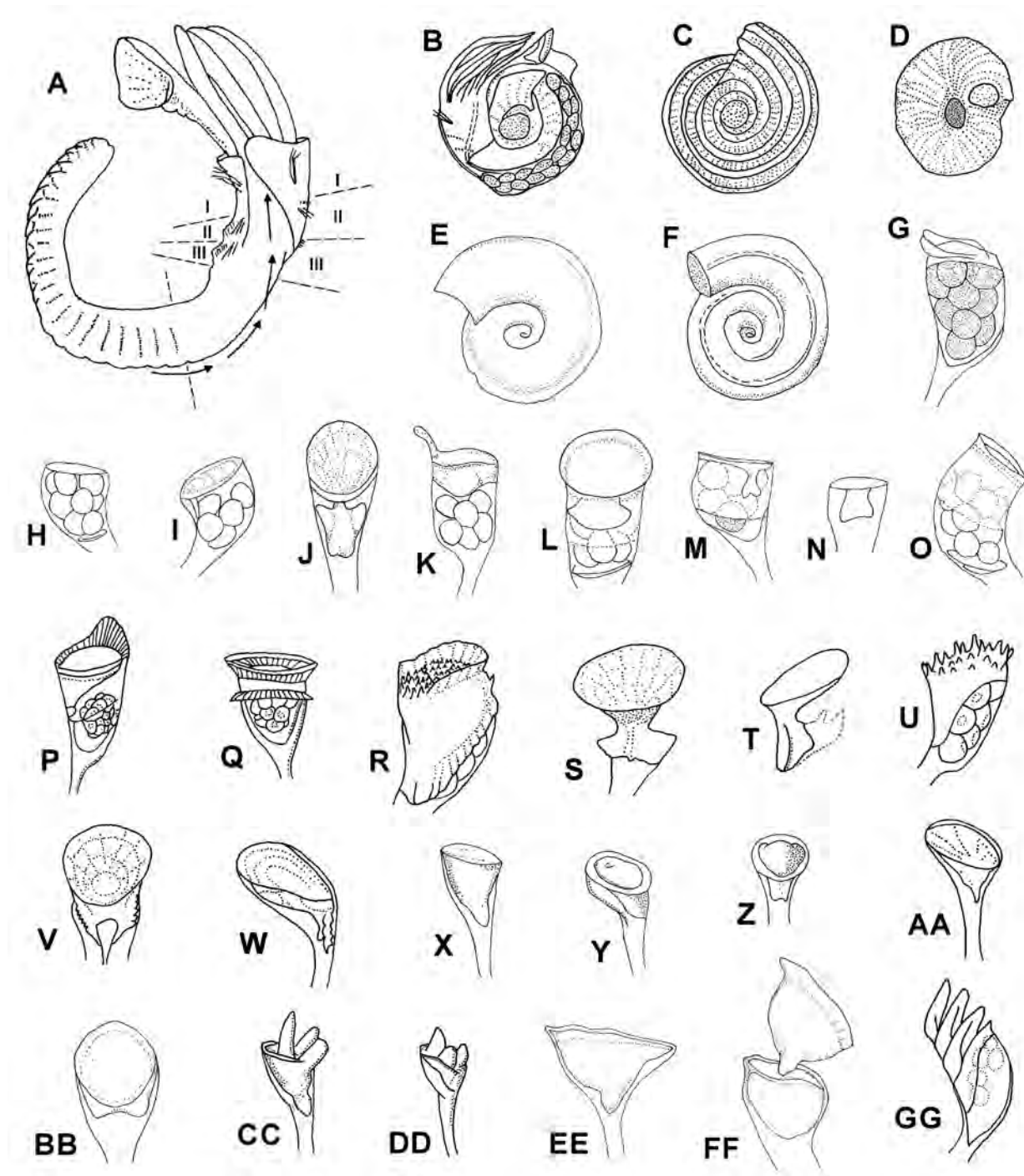


Figura 9. Serpúlidos, subfamilia Spirorbinae: A) Esquema del cuerpo completo, VL, B) cuerpo enrollado con cápsula embrionaria dentro del tubo, C, E–F) tubos dextrógiros, D) tubo levógiro, G–GG) opérculos en diversas vistas. C) *Janua unicornis*, D) *Protolaeospira (P.) translucens*, E) *Spirorbis rothlisbergi*,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

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

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

Nidificaria Knight-Jones, 1984

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

Comentarios

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

Pileolaria Claparède, 1868

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

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

Comentarios

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

Protolaeospira Pixell, 1922

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

Comentarios

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

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

Simplaria Knight-Jones, 1984

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

Comentarios

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

Spirorbis Daudin, 1800¹

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

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

Comentarios

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

Agradecimientos

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

Hernández (UMAR), por autorizarnos a reproducir algunas de sus imágenes. Asimismo, uno de nosotros (JRBZ) agradece de manera especial a Emilia González y Sergio I. Salazar-Vallejo (ECOSUR, Chetumal), por su generosidad y hospitalidad durante su estancia de verano del 2019, parte de la cual usó para concluir este capítulo. La cuidadosa y crítica revisión de María Ana Tovar-Hernández y Catalina Arteaga-Flórez permitió mejorar la calidad y presentación del

presente capítulo. Esta nueva versión del capítulo se realizó con respaldo del proyecto “Poliquetos exóticos invasores en marinas y puertos de México: vulnerabilidad y resiliencia ante el cambio climático” financiado por el Fondo Sectorial de Investigación Ambiental de CONACYT (A3-S-73811).

Referencias

- Arteaga-Flórez C, Fernández-Rodríguez V & Londoño-Mesa MH 2014 First record of the polychaete *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960) (Annelida, Serpulidae) in the Colombian Caribbean, South America. *ZooKeys* 371: 1–11.
- Augener H 1906 Westindische Polychaeten. *In*: Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea, and on the coast of the United States, 1877–1880, by the U.S.S. Coast Survey Steamer Blake. *Bull Mus Comp Zool, Harvard Univ* 43(4): 91–197.
- Augener H 1914 Polychaeta. II. Sedentaria. Michaelsen, W. & Hartmeyer, R. *Die fauna Südwest-Australiens* 5(1): 1–170.
- Augener H 1922 Ueber litorale polychaeten von Westindien. *Ges Natur Freunde Berlin, Spitzber*, pp: 38–53.
- Augener H 1925 Ueber Westindische und einige andere Polychaeten-Typen von Grube (Oersted), Krøyer, Mörch und Schmarda. *Publ Univ Zool Mus København* (39): 1–47.
- Bailey JH 1969 Methods of brood protection as a basis for reclassification of the Spirorbinae (Serpulidae). *Zool J Linn Soc* 48: 387–407.
- Bailey JH 1970 Spirorbinae (Polychaeta) from the West Indies. *Stud Fauna Stud Fauna Curaçao other Caribb Isl* 32: 58–81.
- Bailey JH & Harris MP 1968 Spirorbinae (Polychaeta: Serpulidae) of the Galapagos Islands. *J Zool, London* 155: 161–184.
- Bailey JH & Knight-Jones P 1977 Spirorbidae (Polychaeta) collected by R. V. “Vitjas” from abyssal depths of the Pacific Ocean. *J Zool, London* 181: 315–321.
- Bastida-Zavala JR 1993 Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México. *Rev Inv Cient, UABCS* 4(1): 11–39.
- Bastida-Zavala JR 1995 Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del arrecife coralino de Cabo Pulmo-Los Frailes, B.C.S., México. *Rev Zool ENEPI, UNAM* (6): 9–29.
- Bastida-Zavala JR 2008 Serpulids (Annelida: Polychaeta) from the Eastern Pacific, including a brief mention of Hawaiian serpulids. *Zootaxa* 1722: 1–61.
- Bastida-Zavala JR 2009 Serpulidae Rafinesque, 1815. *In*: de León-González, J.A., J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S.I. Salazar-Vallejo & V-Solis-Weiss (eds.) Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp: 521–554.
- Bastida-Zavala JR 2012 *Serpula* and *Spiraserpula* (Polychaeta: Serpulidae) from the Tropical Western Atlantic and Gulf of Guinea. *ZooKeys* 198: 1–23.
- Bastida-Zavala JR & de León-González JA 2002 A new species of *Hydroides* (Polychaeta: Serpulidae) from western Mexico. *J Mar Biol Ass UK* 82: 389–394.
- Bastida-Zavala JR. & García-Madrugal S 2012 First record in the Tropical Eastern Pacific of the exotic species *Ficopomatus uschakovi* (Polychaeta, Serpulidae). *ZooKeys* 238: 45–55.
- Bastida-Zavala JR & Salazar-Vallejo SI 2000a. Serpúlidos (Polychaeta: Serpulidae) del Caribe noroccidental con claves para la región del Gran Caribe: *Salmacina, Ficopomatus, Pomatoceros, Pomatostegus, Protula, Pseudovermilia, Spirobranchus* y *Vermiliopsis*. *Rev Biol Trop* 48(4): 807–840.
- Bastida-Zavala JR & Salazar-Vallejo SI 2000b. Serpúlidos (Polychaeta: Serpulidae) del Caribe noroccidental: *Hydroides* y *Serpula*. *Rev Biol Trop* 48(4): 841–858.
- Bastida-Zavala JR & ten Hove HA 2002 Revision of *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Western Atlantic Region. *Beaufortia* 52(9): 103–178.
- Bastida-Zavala JR & ten Hove HA 2003 Revision of *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Polychaeta: Serpulidae) from the Eastern Pacific Region and Hawaii. *Beaufortia* 53(4): 67–110.
- Bastida-Zavala JR, McCann LD, Keppel E & Ruiz GM 2017 The fouling serpulids (Polychaeta: Serpulidae) from United States coastal waters: an overview. *Europ J Taxon* 344: 1–76.
- Bastida-Zavala JR, Rodríguez Buelna A, de León-González JA, Camacho-Cruz KA & Carmona I 2016 New records of sabellids and serpulids (Polychaeta: Sabellidae, Serpulidae) from the Tropical Eastern Pacific. *Zootaxa* 4184(3): 401–457.
- Benedict JE 1887 Descriptions of ten species and one new genus of the Annelids from the dredgings of the U.S. Fish Commission Steamer Albatross. *Proc US Nat Mus* 9: 547–553.
- Ben-Eliahu MN & D Fiege 1996 Serpulid tube-worms (Annelida: Polychaeta) of the Central and Eastern Mediterranean with particular attention to the Levant Basin. *Senckenberg Mar* 28(1–3): 1–51.
- Ben-Eliahu MN & HA ten Hove 1989 Redescription of *Rhodopsis pusilla* Bush, a little known but widely distributed species of Serpulidae (Polychaeta). *Zool Scr* 18(3): 381–395.
- Bianchi CN 1981 Policheti Serpuloidei. Guideper il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane. *AQ/1/96, Consiglio Nazionale delle Ricerche, Genova* 5: 1–187.
- Bianchi CN & Morri C 2001 The battle is not to the strong: serpulid reefs in the lagoon of Orbetello (Tuscany, Italy). *Estuar Coast Shelf Sci* 53: 215–220.

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

- 1997 Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahías de Huatulco y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Rev Biol Trop* 45(3): 1067–1074.
- Grube AE 1872 Kritischen Uebersicht der bisher beschriebenen Terebelliden mit und sprach über Terebelliden anguicomus und einige Serpulaceen. *Jber Schles Ges Vaterl Kult, Breslau* 49: 48–53.
- Grube AE 1878 Annulata Semperiana. Beiträge zur Kenntniss der Annelidenfauna der Philippinen, nach den von Herrn Prof. Semper Mitgebrachten Sammlungen. *Mém Acad Imp Sci St Petersburg, 7a ser, 25(8)*: 1–300.
- Hartman O 1942 A review of the types of polychaetous annelids at the Peabody Museum of Natural History, Yale University. *Bull Bingham Oceanogr Coll* 8: 1–98.
- Hartman O 1952 Fouling serpulid worms, new to the Gulf of Mexico. *Texas J Sci* 1: 63–64.
- Hartman O 1954 Marine annelids from the Northern Marshall Islands. *Geol Survey Profes Paper* 260: 619–643.
- Hartman O 1959 Catalogue of the Polychaetous annelids of the world. *Occ Pap Allan Hancock Found* 23: 1–979.
- Hartman O 1960 Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins off southern California. *Allan Hancock Pac Exp* 22(2): 69–216.
- Hartman O 1969 Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.
- Hartmann-Schröder G 1971 Zur Unterscheidung von *Neopomatus* Pillai und *Mercierella* Fauvel (Serpulidae, Polychaeta). (Mit neuen Beiträgen zur Kenntnis der Ökologie und der Rohrenform von *Mercierella enigmatica* Fauvel). *Mitt Hamb Zool Mus Inst* 67: 7–27.
- Hedley RH 1956a. Studies of serpulid tube formation. I. The secretion of the calcareous and organic components of the tube by *Pomatoceros triqueter*. *Quart J Micr Sci* 97: 411–419.
- Hedley RH 1956b. Studies of serpulid tube formation. II. The calcium-secreting glands in the peristomium of *Spirorbis*, *Hydroides* and *Serpula*. *Quart J Micr Sci* 97: 421–427.
- Hernández-Alcántara P & Solís-Weiss V 1999 Systematics and distribution of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from the sublittoral zone in the Gulf of California. *Océánides* 13(2): 25–38.
- Hernández-Alcántara P, Frontana-Urbe SC & Solís-Weiss V 2003 Commented checklist of the polychaetes (Annelida: Polychaeta) from areas adjacent to islands of the Mexican Pacific and Gulf of California. *Bull So Calif Acad Sci* 102(1): 1–16.
- Hoeksema BW, Lau YW & ten Hove HA 2015 Octocorals as secondary hosts for Christmas tree worms off Curaçao. *Bull Mar Sci* 91(4): 489–490.
- Holguin-Quiñones OE 1994 Comunidades bentónicas marinas. In: Ortega-Rubio A & Castellanos-Vera A (eds) *La isla Socorro, reserva de la biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México, Publ, 8, pp: 225–245.
- Humann P 1992 Reef creature identification. Florida, Caribbean, Bahamas. New World Publications, Inc., Jacksonville, Florida, 320 pp.
- Ibarzábal DR 1986 Lista de especies de poliquetos bentónicos cubanos. *Rep Invest Inst Oceanol Cuba* (45): 1–17.
- Imajima M 1976 Serpulid polychaetes from Tanegashima, Southwest Japan. *Mem Natl Sci Mus, Tokyo* (9): 123–143.
- Imajima M & ten Hove HA 1984 Serpulinae (Annelida, Polychaeta) from the Truk Islands, Ponape and Majuro Atoll, with some other new Indo-Pacific records. *Proc Jap Soc Syst Zool* (27): 35–66.
- Ippolitov AP, Vinn O & Kupriyanova EK 2014 Written in stone: history of serpulid polychaetes through time. *Mem Mus Victoria* 71: 123–159.
- Jäger M 1993 Danian Serpulidae and Spirorbidae from NE Belgium and the SE Netherlands: K/T boundary extinction, survival, and origination patterns. *Contr Tert Quatern Geol* 29(3–4): 73–137.
- Jäger M 2004 Serpulidae und Spirorbidae (Polychaeta sedentaria) aus Campan und Maastricht von Norddeutschland, den Niederlanden, Belgien und angrenzenden Gebieten. *Geol. Jahrbuch A157*: 121–249.
- Jäger M & Breton G 2002 Un tube géant de serpulide, *Pyrgopolon (Septenaria) marechali* n. sp. (Polychaeta) du Cénomanien inférieur (Crétacé supérieur) du Cap de la Hève (Normandie, France). *Bull trimestral Soc Géol Normandie Amis Mus Havre* 87: 39–45.
- Jones ML 1962 On some Polychaetous Annelids from Jamaica, the West Indies. *Bull Amer Mus Nat Hist* 124(5): 169–212.
- Jones ML, Petersen ME & Sterrer W 1986 Phylum Annelida. In: Sterrer W (ed) *Marine fauna and flora of Bermuda: A systematic guide to the identification of marine organisms*. Wiley, New York, pp: 232–258.
- Jones CG, Lawton JH & Shachak M 1994 Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373–386.
- Keppel E, Keith I, Ruiz GM & Carlton JT 2019 New records of native and non-indigenous polychaetes (Annelida: Polychaeta) in the Galapagos Islands. *Aquat Invasions* 14(1): 59–84.
- Knight-Jones P 1972 New species and a new subgenus of Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from Kenya. *J Zool, London* 166: 1–18.
- Knight-Jones P 1973 Spirorbinae (Serpulidae: Polychaeta) from South-Eastern Australia. A new genus, four new subgenera and seven new species. *Bull Brit Mus (Nat Hist)* 24(4): 231–259.
- Knight-Jones P 1978 New Spirorbidae (Polychaeta: Sedentaria) from East Pacific, Atlantic, Indian and Southern Oceans. *Zool J Linn Soc* 64: 201–240.
- Knight-Jones P 1981 Behaviour, setal inversion and phylogeny of Sabellida (Polychaeta). *Zool Scr* 10: 183–202.
- Knight-Jones P 1984 A new species of *Protoleodora* (Spirorbidae: Polychaeta) from Eastern U.S.S.R., with

- a brief revision of related genera. Zool J Linn Soc 80: 109–120.
- Knight-Jones P & Fordy MR 1979 Setal structure, functions and interrelationships in Spirorbidae (Polychaeta, Sedentaria). Zool Scr 8: 119–138.
- Knight-Jones P & Knight-Jones W 1977 Taxonomy and ecology of British Spirorbidae (Polychaeta). J Mar Biol Ass UK 57: 453–499.
- Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Buzhinskaya G 1991 Distribution and interrelationships of Northern spirorbid genera. Bull Mar Sci 48(2): 189–197.
- Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Dales RP 1979 Spirorbidae (Polychaeta Sedentaria) from Alaska to Panama. J Zool, London 189: 419–458.
- Knight-Jones P, Knight-Jones EW & Kawahara T 1975a A review of the genus *Janua*, including *Dexiospira* (Polychaeta: Spirorbinae). Zool J Linn Soc 56: 91–129.
- Knight-Jones P, Knight-Jones EW, Thorp CH & Gray PW G 1975b Immigrant spirorbids (Polychaeta Sedentaria) on the Japanese *Sargassum* at Portsmouth, England. Zool Scr 4: 145–149.
- Kudenov JD 1980 Annelida: Polychaeta (bristleworms). In: Brusca RC (ed) Common intertidal invertebrates of the Gulf of California 2a ed. University of Arizona Press, Tucson, pp: 77–123
- Kupriyanova EK 1993 Deep-water Serpulidae (Annelida, Polychaeta) from the Kurile-Kamchatka trench: 1. Genus *Hyalopomatus*. Zool Zhurn 72(1): 145–152.
- Kupriyanova EK 1999 The taxonomic status of *Serpula* cf. *columbiana* Johnson, 1901 from the American and Asian coasts of the North Pacific Ocean (Polychaeta: Serpulidae). Ophelia 50(1): 21–34.
- Kupriyanova EK 2003 Live history evolution in Serpulimorph polychaetes: a phylogenetic analysis. In: Sigvaldadóttir E, Mackie ASY, Helgason GV, Reish DJ, Svavarsson J, Steingrímsson SA & Guðmundsson G (eds) Advanced in Polychaete Research. Hydrobiologia 496: 105–114.
- Kupriyanova EK & Ippolitov AP 2015 Deep-sea serpulids (Annelida: Polychaeta) in tetragonal tubes: on a tube convergence path from the Mesozoic to Recent. Zootaxa 4044(2): 151–200.
- Kupriyanova EK & Jirkov IA 1997 Serpulidae (Annelida, Polychaeta) of the Arctic Ocean. Sarsia 82: 203–236.
- Kupriyanova EK & Nishi E 2011 New records of the deep-sea *Nogrobs grimaldi* (Serpulidae: Annelida). Mar Biodiv Rec 4: 1–4.
- Kupriyanova EK & Rouse GW 2008 Yet another example of paraphyly in Annelida: molecular evidence that Sabellidae contains Serpulidae. Mol Phy Evol 46: 1174–1181.
- Kupriyanova EK, Bailey-Brock J & Nishi E 2011 New records of Serpulidae (Annelida, Polychaeta) collected by R/V “Vityaz” from bathyal and abyssal depths of the Pacific Ocean. Zootaxa 2871: 43–60.
- Kupriyanova EK, Macdonald TA & Rouse GW 2006 Phylogenetic relationships within Serpulidae (Sabellida, Annelida) inferred from molecular and morphological data. Zool Scr 35: 421–439.
- Kupriyanova EK, Rzhavsky AV & ten Hove HA 2019 Serpulidae Rafinesque, 1815. In: Purschke G, Böggemann M & Westheide W (eds) Handbook of Zoology. Annelida, Volume 2: Pleistoannelida, Sedentaria II. De Gruyter, Germany, pp: 213–275.
- Kupriyanova EK, ten Hove HA & Nishi E 2012 A taxonomic revision of *Pseudochitinopoma* Zibrowius, 1969 (Annelida, Serpulidae) with description of two new species. Zootaxa 3507: 57–78.
- Kupriyanova EK, Bastida-Zavala R, Halt MN, Lee M & Rouse GW 2008 Phylogeny of the *Serpula*-*Crucigera*-*Hydroides* clade (Serpulidae: Annelida) using molecular and morphological data: implications for operculum evolution. Invertebr Syst 22: 1–13.
- Kupriyanova EK, Sun Y, ten Hove HA, Wong E & Rouse G 2015 Serpulidae (Annelida) of Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia. Zootaxa 4019(1): 275–353.
- Kupriyanova EK, ten Hove HA, Sket B, Zakšek V, Trontelj P & Rouse GW 2009 Evolution of the unique freshwater cave-dwelling tube worm *Marifugia cavatica* (Annelida: Serpulidae). Syst Biodiv 7(4): 389–401.
- Kupriyanova EK, Vinn O, Taylor PD, Schopf JW, Kudryavtsev AB & Bailey-Brock J 2014 Serpulids living deep: calcareous tubeworms beyond the abyss. Deep-Sea Res I, 90: 91–104.
- Lakshmana Rao MV 1969 Fouling serpulids from some Indian harbours. J Timber Dev Ass India 15(2): 1–20.
- Laverde-Castillo JJA 1988 Notas sobre algunos serpúlidos (Annelida, Polychaeta) de Bahía Málaga, Pacífico colombiano. An Inst Inv Mar Punta Betín 18: 83–93.
- Laverde-Castillo JJA & Rodríguez-Gómez H 1987 Lista de los poliquetos registrados para el Caribe colombiano, incluyendo comentarios sobre su zoogeografía. An Inst Inv Mar Punta Betín 17: 95–112.
- Lechapt J-P 1992 *Neovermilia anoperkulata*, nouvelle espèce bathyale de Nouvelle-Calédonie (Polychaeta, Serpulidae). Bull Mus Natl Hist Nat Paris, 4a ser 14(2): 443–448.
- Lehrke J, ten Hove HA, Macdonald TA, Bartolomaeus T & Bleidorn C 2007 Phylogenetic relationships of Serpulidae (Annelida: Polychaeta) based on 18S rDNA sequence data, and implications for opercular evolution. Org Divers Evol 7: 195–206.
- Levensen GMR 1884 Systematisk-geografisk-Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Vidensk Medd Naturh Foren Kjøbenhavn Aaret 1883: 92–350.
- Lewis JA, Watson C & ten Hove HA 2006 Establishment of the Caribbean serpulid tubeworm *Hydroides sanctaecrucis* Krøyer [in] Mörch, 1863, in northern Australia. Biol Invasions 8: 665–671.
- Link H, Nishi E, Tanaka K, Bastida-Zavala R, Kupriyanova EK & Yamakita T 2009 *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae), an alien species introduced into Tokyo Bay, Japan. JMBA2, Biodiv Rec 2: 1–6.
- Liñero-Arana I & Díaz-Díaz O 2012 Presencia del poliqueto exótico *Ficopomatus uschakovi* (Polychaeta:

- Serpulidae) en Venezuela: descripción y comentarios sobre su distribución. *Interciencia* 37(3): 234–237.
- Long ER 1974 Marine fouling studies off Oahu, Hawaii. *The Veliger* 17(1): 23–36.
- López-García E, San Martín Peral G, Caldera de Codina P & Capa Corrales M 1997 La fauna de anélidos poliuetos del Parque Nacional de Coiba (Panamá). *In*: Castroviejo S (ed) Flora y fauna del Parque Nacional de Coiba (Panamá): Inventario preliminar. DECI & Agencia Española Cooperación Internacional, pp: 57–73.
- Macdonald TA 2003 Phylogenetic relations among spirorbid subgenera and the evolution of opercular brooding. *Hydrobiologia* 496: 125–143.
- Mak PMS 1982 The coral associated polychaetes of Hong Kong, with special reference to the serpulids. *In*: Morton BS & Tseng CK (eds) Proceedings of the First International Marine Biology Workshop: The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China, 1980. Hong Kong University Press, pp: 595–617.
- Marsden JR 1992 Reproductive isolation in two forms of the serpulid polychaete, *Spirobranchus polycerus* (Schmarda) in Barbados. *Bull Mar Sci* 51: 14–18.
- Maurer D & Williams S 1988 Deep-sea polychaetous Annelida from Central America to the Antarctic Peninsula and South Sandwich Islands. *Int Revue Ges Hydrobiol* 73(5): 659–701.
- Maurer D, Vargas J & Dean H 1988 Polychaetous annelids from the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Int Revue Ges Hydrobiol* 73(1): 43–59.
- McIntosh WC 1885 Report of the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. Report on the Scientific Results of the Voyage of H.S.M. Challenger during the years 1873–76. *Zoology*, 12(34): 1–554.
- Monro CCA 1933 The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colón, in the Panama region, and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. "St. George". *Proc Zool Soc London* 1933: 1039–1092.
- Montagu G 1803 Testacea Britannica or natural history of British shells, marine, land, and fresh-water, including the most minute: Systematically arranged and embellished with figures. J White, London, 2: 293–606.
- Moore JP 1923 The Polychaetous Annelids dredged by the U.S.S. "Albatross" off the coast of Southern California in 1904. IV. Spionidae to Sabellariidae. *Proc Acad Nat Natl Sci Phil* 75: 179–259.
- Moore JP & Bush KJ 1904 Sabellidae and Serpulidae from Japan, with descriptions of new species of *Spirorbis*. *Proc Acad Nat Sci Phila* 56(1): 157–179.
- Mörch OAL 1863 Revisio Critica Serpulidarum. *Naturhist Tidsskr Copenhagen* (3): 347–470.
- Nishi E 1996 Serpulid polychaetes associated with living and dead corals at Okinawa Island, Southwest Japan. *Publ Seto Mar Biol Lab* 37(3/6): 305–318.
- Nishi E & Nishihira M 1996 Age-estimation of the Christmas tree worm *Spirobranchus giganteus* (Polychaeta, Serpulidae) living buried in the coral skeleton from the coral-growth band of the host coral. *Fish Sci* 62(3): 400–403.
- Nogueira JMM & Abbud A 2009 Three new serpulids (Polychaeta: Serpulidae) from the Brazilian Exclusive Economic Zone. *Zoosymposia* 2: 201–227.
- Nogueira JMM & ten Hove HA 2000 On a new species of *Salmacina* Claparède, 1870 (Polychaeta: Serpulidae), from São Paulo State, Brazil. *Beaufortia* 50(8): 151–161.
- Pazoki S, Rahimian H, Struck TH, Katouzian AR & Kupriyanova EK 2020 A new species of the *Spirobranchus kraussii*-complex (Annelida, Serpulidae) from the Persian Gulf and Gulf of Oman. *Zootaxa* 4748(3): 401–430.
- Perkins TH 1998 Checklists of selected shallow-water marine invertebrates of Florida. *Fla Mar Res Inst Tech Rep* 3: 79–122.
- Perkins TH & Savage T 1975 A bibliography and checklist of polychaetous annelids of Florida, the Gulf of Mexico, and Caribbean Region. *Fla Mar Res Publ* (14): 1–62.
- Pernet B, Barton M, Fitzhugh K, Harris LH, Lizárraga D, Ohl R & Whitcraft CR 2016 Establishment of the reef-forming tubeworm *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Annelida: Serpulidae) in southern California. *BiolInvasions Rec* 5(1): 13–19.
- Pillai TG 1960 Some marine and brackish-water serpulid polychaeta from Ceylon, including new genera and species. *Ceylon J Sci (Bio Sci)* 3(1): 1–40.
- Pillai TG 1970 Studies on a collection of spirorbids from Ceylon, together with a critical review and revision of spirorbid systematics, and an account of their phylogeny and zoogeography. *Ceylon J Sci (Bio Sci)* 8(2): 100–172.
- Pillai TG 1972 A review and revision of the systematics of the genera *Hydroides* and *Eupomatus* together with an account of their phylogeny and zoogeography. *Ceylon J Sci (Bio Sci)* 10(1): 7–31.
- Pillai TG 2008 *Ficopomatus talehsapensis*, a new brackish-water species (Polychaeta: Serpulidae: Ficopomatinae) from Thailand, with discussions on the relationships of taxa constituting the subfamily, opercular insertion as a taxonomic character and their taxonomy, a key to its taxa, and zoogeography. *Zootaxa* 1967: 36–52.
- Pillai TG 2009 Description of new serpulid polychaetes from the Kimberleys of Australia and discussion of Australian and Indo-West Pacific species of *Spirobranchus* and superficially similar taxa. *Rec Austr Mus* 61(2): 93–199.
- Pillai TG & ten Hove HA 1994 On recent species of *Spiraserpula* Regenhardt, 1961, a serpulid polychaete genus hitherto known only from Cretaceous and Tertiary fossils. *Bull Nat Hist Mus Zool Ser* 60(1): 39–104.
- Pixell HLM 1913 Polychaeta of the Indian Ocean, together with some species from the Cape Verde Islands. The Serpulidae, with a classification of the genera *Hydroides* and *Eupomatus*. *Trans Linn Soc London, Zool* 16: 69–92.
- Prentiss NK, Vasileiadou K, Faulwetter S, Arvanitidis C &

- ten Hove HÁ 2014 A new genus and species of Serpulidae (Annelida, Polychaeta, Sabellida) from the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3900(2): 204–222.
- Read GB, ten Hove HA, Sun Y & Kupriyanova EK 2017 *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Annelida, Serpulidae) is feminine: a nomenclatural checklist of updated names. *ZooKeys* 642: 1–52.
- Reish DJ 1968 The polychaetous annelids of the Marshall Islands. *Pac Sci* 22(2): 208–231.
- Renaud JC 1956 A report on some polychaetous annelids from the Miami-Bimini area. *Amer Mus Novit* (1812): 1–40.
- Rioja E 1919 Una curiosa anomalía del "*Hydroides norvegica*" Gunn. y algunas consideraciones acerca de la filogenia de los serpulidos. *Bol Soc Esp Hist Nat* 19: 445–449.
- Rioja E 1931 Estudio de los poliquetos de la Península Ibérica. *Mem Acad Cienc Exactas Fis, Nat Madrid* 2: 1–471.
- Rioja E 1934 Consideraciones acerca de la sistemática de los géneros *Serpula*, *Crucigera* e *Hydroides* (Anel., Serp.). *Bol Soc Esp Hist Nat* 34: 205–209.
- Rioja E 1941a. Estudios anelidológicos II. Observaciones acerca de varias especies del género *Hydroides* Gunnerus (sensu Fauvel) de las costas mexicanas del Pacífico. *An Inst Biol, UNAM* 12: 161–175.
- Rioja E 1941b. Estudios anelidológicos, III. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas mexicanas del Pacífico. *An Inst Biol, UNAM* 12: 669–746.
- Rioja E 1942a. Estudios anelidológicos IV. Observaciones sobre especies de serpulidos de las costas del Pacífico de México, con descripción de una especie nueva del género *Hydroides*. *An Inst Biol, UNAM* 13: 125–135.
- Rioja E 1942b. Estudios Anelidológicos V. Observaciones de algunas especies del género *Spirorbis* Daudin, de las costas mexicanas del Pacífico. *An Inst Biol, UNAM* 13(1): 137–153.
- Rioja E 1944 Estudios Anelidológicos XII. Observaciones acerca del opérculo de *Hydroides crucigera* Mörch y descripción de un caso de duplicidad de este órgano. *An Inst Biol, UNAM* 15: 409–414.
- Rioja E 1945 Estudios Anelidológicos XIII: Un nuevo género de serpulido de agua salobre de México. *An Inst Biol, UNAM* 16: 411–417.
- Rioja E 1946 Estudios Anelidológicos XIV: Observaciones sobre algunos poliquetos de las costas del Golfo de México. *An Inst Biol, UNAM* 17: 193–203.
- Rioja E 1947a. Estudios Anelidológicos XVI. Evolución y significado sistemático del opérculo de los Serpulidae. *An Inst Biol, UNAM* 18: 189–196.
- Rioja E 1947b. Estudios Anelidológicos XVII: Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de Baja California y Mar de Cortés. *An Inst Biol, UNAM* 18(1): 197–224.
- Rioja E 1948 Estudios Anelidológicos XVIII: Observaciones y datos sobre algunos anélidos poliquetos del Golfo de California y costas de Baja California. *An Inst Biol, UNAM* 18: 517–526.
- Rioja E 1957 Estudios Anelidológicos XXI. Observaciones acerca de algunas especies de Serpulidos de los géneros *Hydroides* y *Eupomatus* de las costas mexicanas del Golfo de México. *An Inst Biol, UNAM* 28: 247–266.
- Rioja E 1958 Estudios Anelidológicos XXII. Datos para el conocimiento de la fauna anélidos poliquetos de las costas orientales de México. *An Inst Biol, UNAM* 29: 219–301.
- Rioja E 1960 Estudios Anelidológicos XXIII: Contribución al conocimiento de los anélidos poliquetos de las islas de Revillagigedo. *An Inst Biol, UNAM* 30: 243–259.
- Rioja E 1961 Estudios Anelidológicos XXIV. Adiciones a la fauna de anélidos poliquetos de las costas orientales de México. *An Inst Biol, UNAM* 31: 289–316.
- Rioja E 1963 Estudios Anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. *An Inst Biol, UNAM* 33(1–2): 131–229.
- Rodrigues AR, Skinner LF & Brasil ACS 2020 Do morphological similarities and human-induced dispersal explain the non-native occurrence of Serpulidae (Annelida) in Southwest Atlantic? Taxonomic detailing is the key. *Pap Avulsos Zool* 60: 1–5.
- Rouse GW & Pleijel F 2001 *Polychaetes*. Oxford University Press, Hong Kong, 354 pp.
- Rouse GW & Kupriyanova EK 2021 *Laminatubus* (Serpulidae, Annelida) from eastern Pacific hydrothermal vents and methane seeps, with description of two new species. *Zootaxa* 4915(1): 1–027.
- Rullier F 1974 Quelques annélides polychètes de Cuba recueillies dans des éponges. *Trav Mus Hist Nat Grigore Antipa* 14: 9–77.
- Rullier F & Amoreux L 1979 Campagne de la Calypso au large des Cotes Atlantiques de L'Amérique du Sud (1961-1962). I. Annelides Polychetes. *Ann Inst Oceanogr* 55: 146–218.
- Rzhavsky AV, Kupriyanova EK & Sikorski AV 2018 Field guide to calcareous tubeworms (Polychaeta, Serpulidae) of the Arctic Ocean. KMK Scientific Press, Moscú, 188 pp.
- Rzhavsky AV, Kupriyanova EK, Sikorski AV & Dahle S 2014 Calcareous tubeworms (Polychaeta, Serpulidae) of the Arctic Ocean. KMK Scientific Press, Moscú, 199 pp.
- Salazar-Vallejo SI 1996 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. *An Inst Biol, ser Zool, UNAM* 67(1): 11–50.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. *An Inst Biol, ser Zool, UNAM* 75: 9–97.
- Salazar-Vallejo SI & López-Muraira IG 1983 Estudio preliminar sobre la epifauna de *Hesperocidaris asteriscus* (Echinodermata: Echinoidea). *Cienc Mar*, 9(2): 109–119.
- Salgado-Barragán J, Méndez N & Toledano-Granados A 2004 *Ficopomatus miamiensis* (Polychaeta: Serpulidae) and *Styela canopus* (Ascidiacea: Styelidae), non-native

- species in Urías estuary, SE Gulf of California, Mexico. *Cah Biol Mar* 45: 167–173.
- Schmarda LK 1861 *Neue Wirbellose thiere Beobachtet und Gesammelt auf einer Reise um Die erde 1853 Bis 1857*. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. Leipzig 1: 1–164.
- Schwan IDS, Brasil ACDS, Neves D & Dias GM 2016 The invasive worm *Hydroides elegans* (Polychaeta - Serpulidae) in southeastern Brazil and its potential to dominate hard substrata. *Mar Biol Res* 12(1): 96–103.
- Schwindt E 2003 Arrecifes en la laguna costera Mar Chiquita. *Ciencia Hoy* 13(74): 36–41.
- Schwindt E & Iribarne OO 1998 Reef of *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta; Serpulidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Boll Soc d'Hist Nat Balears* 41: 35–40.
- Schwindt E, Bortolus A & Iribarne OO 2001 Invasion of a reef-builder polychaete: direct and indirect impacts on the native benthic community structure. *Biol Invasions* 3: 137–149
- Simon CA, van Niekerk HH, Burghardt I, ten Hove HA & Kupriyanova EK 2019 Not out of Africa: *Spirobranchus kraussii* (Baird, 1865) is not a global fouling and invasive serpulid of Indo-Pacific origin. *Aquat Invasions* 14(2): 221–249.
- Skinner LF, Tenorio AA, Penha FL & Soares DC 2012 First record of *Spirobranchus giganteus* (Pallas, 1766) (Polychaeta, Serpulidae) on Southeastern Brazilian coast: new biofouler and free to live without corals? *Pan-Amer J Aquat Sci* 7(3): 117–124.
- Smith R 1984 Development and settling of *Spirobranchus giganteus* (Polychaeta; Serpulidae). In: Hutchings, PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983*. Linnean Society of New South Wales, pp: 461–483.
- Song DS 2006 Christmas colors: colormorph distribution of *Spirobranchus giganteus* Pallas 1766 on Moorea, French Polynesia. *Stud Res Pap, Fall 2006*, UCB Moorea Class: Biology and Geomorphology of Tropical Islands, Berkeley Natural History Museum, UC Berkeley, 12 pp.
- Steinbeck J & Ricketts EF 1941 Phylum Annelida. Class Polychaeta. In: *Sea of Cortez, a leisurely journal of travel and research*. Paul P Appel, California, pp. 348–370.
- Straughan D 1969 Serpulidae (Annelida: Polychaeta) from Oahu, Hawaii. *Bull So Calif Acad Sci* 68(4): 229–240.
- Styan CA, McCluskey CF, Sun Y & Kupriyanova EK 2017 Cryptic sympatric species across the Australian range of the global estuarine invader *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae, Annelida). *Aquat Invasions* 12(1): 53–65.
- Suter H 1893 Check-list of the New Zealand land and freshwater Mollusca. *Trans Proc R Soc New Zealand*, 26: 139–154.
- Sun Y, Kupriyanova EK & Qiu JW 2012 COI barcoding of *Hydroides*: a road from impossible to difficult. *Invertebr Syst* 26: 539–547
- Sun Y, Wong E, Tovar-Hernández MA, Williamson JE & Kupriyanova EK 2016 Is *Hydroides brachyacanthus* (Serpulidae, Annelida) a widespread species? *Invertebr Syst* 30: 41–59.
- Sun, Y, Wong E, Keppel E, Williamson JE & Kupriyanova EK 2017 A global invader or a complex of regionally distributed species? Clarifying the status of an invasive calcareous tubeworm *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) using DNA barcoding. *Mar Biol* 164(28): 1–12.
- Sun Y, Wong E, Ahyong ST, Williamson JE, Hutchings PA & Kupriyanova EK 2018 Barcoding and multi-locus phylogeography of the globally distributed calcareous tubeworm genus *Hydroides* Gunnerus, 1768 (Annelida, Polychaeta, Serpulidae). *Mol Phylogenet Evol* 127: 732–745.
- Targioni-Tozzetti A 1868 *Introduzione alla seconda memoria per gli studi sulle cocciniglie, e catalogo dei generi e delle specie della famiglia dei coccidi*. *Atti della Soc Italiana Sci Nat*, 11, 694–738.
- ten Hove HA 1970 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: I – The genus *Spirobranchus*. *Stud Fauna Curaçao Caribb Isl* 32: 1–57.
- ten Hove HA 1973 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: II – The genus *Sclerostyla*. *Stud Fauna Curaçao Caribb Isl* 43: 1–21.
- ten Hove HA 1974 Notes on *Hydroides elegans* (Haswell, 1883) and *Mercierella enigmatica* Fauvel, 1923, alien serpulid polychaetes introduced into the Netherlands. *Bull Zool Mus Univ Amsterdam* 4(5): 45–51.
- ten Hove HA 1975 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: III – The genus *Pseudovermilia*. *Stud Fauna Curaçao Caribb Isl* 47: 46–101.
- ten Hove HA 1979 Tube worm. *Yearb Sci Techn, McGraw-Hill*, 1979: 400–402.
- ten Hove HA 1984 Towards a phylogeny in serpulids (Annelida: Polychaeta). In: Hutchings PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983*. Linnean Society of New South Wales, pp: 181–196.
- ten Hove HA 1989 Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean, IV – *Pseudovermilia madracicola* sp. n., a symbiont of corals. In: *Studies in Honour of Dr. Pieter Wagenaar Hummelinck*. *Found. Sci. Res. Surinam Neth. Antilles, Amsterdam*, 123: 135–144.
- ten Hove HA & Ben-Eliahu. MN 2005 On the identity of *Hydroides priscus* Pillai 1971 — Taxonomic confusion due to ontogeny in some serpulid genera (Annelida: Polychaeta: Serpulidae). *Senckenber Biol* 85(2): 127–145.
- ten Hove HA & Jansen-Jacobs MJ 1984 A revision of the genus *Crucigera* (Polychaeta; Serpulidae); a proposed methodical approach of serpulids, with special reference to variation in *Serpula* and *Hydroides*. In: Hutchings PA (ed) *Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983*. Linnean Society of New South Wales, Sydney, pp: 143–180.
- ten Hove HA & Kupriyanova EK 2009 Taxonomy of Serpulidae (Annelida, Polychaeta) The state of affairs.

- Zootaxa 2036: 1–126.
- ten Hove HA & Nishi E 1996 A redescription of the Indo-West Pacific *Spirobranchus corrugatus* Straughan, 1967 (Serpulidae, Polychaeta), and an alternative hypothesis on the nature of a group of Middle Miocene microfossils from Poland. *Beaufortia* 46(5): 83–96.
- ten Hove HA & Pantus FJA 1985 Distinguishing the genera *Apomatus* Philippi, 1844 and *Protula* Risso, 1826 (Polychaeta: Serpulidae). A further plea for a methodical approach to serpulid taxonomy. *Zool Meded* 59: 419–437.
- ten Hove HA & San Martín G 1995 Serpulidae (Polychaeta) procedentes de la I Expedición Cubano-Española a la Isla de la Juventud y Archipiélago de los Canarros (Cuba). *Stud Nat Hist Caribb Region* 72: 13–24.
- ten Hove HA & van den Hurk P 1993 A review of Recent and fossil serpulid “reefs”: actupaleontology and the 'Upper Malm' serpulid limestones in NW Germany. *Geol Mijnbouw* 72(1): 23–67.
- ten Hove HA & Weerdenburg JCA 1978 A generic revision of the brackish-water serpulid *Ficopomatus* Southern 1921 (Polychaeta: Serpulinae), including *Mercierella* Fauvel 1923, *Sphaeropomatus* Treadwell 1934, *Mercierellopsis* Rioja 1945 and *Neopomatus* Pillai 1960. *Biol Bull* 154: 96–120.
- ten Hove HA & Wolf PS 1984 Family Serpulidae Johnston, 1865. In: Uebelacker JM & Johnson PG (eds) Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico. Barry A Vittor, Mobile, 7 vols, pp: 55.1–55.34
- ten Hove HA & Zibrowius H 1986 *Laminatubus alovini* gen. et sp. n. and *Protis hydrothermica* sp. n. (Polychaeta, Serpulidae) from the bathyal hydrothermal vent communities in the eastern Pacific. *Zool Scr* 15: 21–31.
- Tilic E, Sayyari E, Stiller J, Mirarab S & Rouse G 2020 More is needed—Thousands of loci are required to elucidate the relationships of the ‘flowers of the sea’ (Sabellida, Annelida). *Mol Phyl Evol* 151: 1–9.
- Tovar-Hernández MA, Méndez N & Villalobos-Guerrero TF 2009 Fouling polychaete worms from the southern Gulf of California: Sabellidae and Serpulidae. *Syst Biodivers* 7(3): 319–336.
- Tovar-Hernández MA, Salazar-Silva P & de León-González JA 2019 Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. *Rev Mex Biodiv* 90: e902764.
- Tovar-Hernández MA, Villalobos-Guerrero TF, Kupriyanova EK & Sun Y 2016 A new fouling *Hydroides* (Annelida, Sabellida, Serpulidae) from southern Gulf of California. *J Mar Biol Ass UK*, 96(3): 693–705.
- Tovar-Hernández MA, Villalobos-Guerrero TF, Yáñez-Rivera B, Aguilar-Camacho JM & Ramírez-Santana ID 2012 Guía de invertebrados acuáticos exóticos en Sinaloa. Geomare, A.C., U.S. Fish and Wildlife Service & Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mazatlán, Sinaloa, 41 pp.
- Treadwell AL 1914 Polychaetous annelids of the Pacific Coast in the collections of the Zoological Museum of the University of California. *Univ Cal Publ Zool* 13(8): 175–234.
- Treadwell AL 1924 Polychaetous annelids collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918 *Univ Iowa Stud, Stud Nat Hist* 10(4): 3–23.
- Treadwell AL 1929 New species of polychaetous annelids in the collections of the American Museum of Natural History, from Porto Rico, Florida, Lower California, and British Somaliland. *Am Mus Novit* 392: 1–13.
- Treadwell AL 1937 The Templeton Crocker Expedition. VIII. Polychaetous Annelids from the West Coast of Lower California, the Gulf of California and Clarion Island. *Zoologica*, New York, 22: 139–160.
- Uchida H 1978 Serpulid tube worms (Polychaeta, Sedentaria) from Japan with the systematic review of the group. *Bull Mar Park Res Sta* 2(1–2): 1–98.
- Willette DA, Iñiguez AR, Kupriyanova EK, Starger CJ, Varman T, Toha AH, Maralit BA & Barber PH 2015 Christmas tree worms of Indo-Pacific coral reefs: untangling the *Spirobranchus corniculatus* (Grube, 1862) complex. *Coral Reefs* 34: 899–904.
- WoRMS (World Register of Marine Species) 2019 Serpulidae Rafinesque, 1815. Consultado el 20 de febrero de 2021 en: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdet&ails&id=988>
- Wrigley A 1951 Some Eocene serpulids. *Proc Geol Ass, London* 62(3): 177–202.
- Zibrowius H 1968 Étude morphologique, systématique et écologique, des Serpulidae (Annelida Polychaeta) de la région de Marseille. *Rec Trav St Mar End Bull* 43(59): 81–253.
- Zibrowius H 1969 Review of some little known genera of Serpulidae (Annelida: Polychaeta). *Smith Contr Zool* (42): 1–22.
- Zibrowius H 1970 Contribution a l'étude des Serpulidae (Polychaeta Sedentaria) du Brésil. *Bol Inst Oceanogr S Paulo* 19: 1–32.
- Zibrowius H 1971 Les espèces Méditerranée du genre *Hydroides* (Polychaeta Serpulidae). Remarques sur le prétendu polymorphisme de *Hydroides uncinata*. *Tethys* 2: 691–746.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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