

62. Trichobranchidae Malmgren, 1866

Vivianne Solis-Weiss¹, Mario H. Londoño-Mesa²
& Pablo Hernández-Alcántara¹

1) Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México,
solisw@mar.icmyl.unam.mx

2) Grupo Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Colombia

Introducción

La familia Trichobranchidae está constituida por poliquetos sedentarios típicos, prácticamente sésiles en estado adulto, de cuerpo relativamente corto y compacto, cuyo tamaño varía de pocos milímetros a unos 10 cm de largo. Viven en su mayoría en tubos lodosos, generalmente no muy bien consolidados, en especial en aguas templadas o frías y en sedimentos someros, donde llegan a ser localmente abundantes. Sin embargo, también se pueden encontrar en ambientes tropicales y hasta 2700 m de profundidad (Solis-Weiss et al. 1991; Hutchings & Peart, 2000). Son predominantemente marinos, aunque se ha registrado a *Terebellides stroemii* Sars, 1835 en salinidades de 3‰ en el Báltico (Remane & Schlieper, 1958).

Se caracterizan por la fusión del prostomio y del peristomio a lo largo del margen anterior del peristomio, y por sus gruesas espinas neuropodiales curvas en el primer setífero. Esto último, aunado a que se trata de un grupo de organismos bastante uniforme, es considerado como base para determinar la monofilia de la familia (Fauchald & Rouse, 1997). Read & Fauchald (2019) registran sólo tres géneros válidos, de los 10 que se han establecido, agrupados en una única subfamilia, Trichobranchinae.

Son gonocóricos, aunque no presentan dimorfismo sexual, excepto en periodos reproductivos cuando difieren por el color del cuerpo que cambia por los gametos; los machos son blancuzcos, las hembras rosadas a verdosas). La reproducción ha sido estudiada solo en aguas del norte de Europa, donde es iterópara, con un episodio reproductivo anual a lo largo de varios

años, al menos en la más conocida de las especies, *T. stroemii*; no se conocen larvas en el plancton (Thorson, 1946), los huevos son depositados en masas gelatinosas y tienen desarrollo directo (Curtis, 1977; Christie, 1986). Son consumidores no selectivos de sedimento, o detritívoros. Su alimento principal son las bacterias y depósitos de algas que cubren las partículas que ingieren (Jumars & Fauchald, 1979; Jumars et al., 2015).

Sistemática

La familia Trichobranchidae fue propuesta por Malmgren (1866) pero como subfamilia en Terebellidae (Trichobranchinae), caracterizada por presentar un prostomio como en Terebellinae, branquias cirriformes, uncinos anteriores aciculares y posteriores aviculares. La mayoría de los autores, entre ellos muchos de los especialistas que han publicado en la última década y con los cuales estamos de acuerdo, los considera como una familia separada y bien estructurada (Holthe, 1986a, b; Hilbig, 2000; Hutchings & Peart, 2002; Rousset et al., 2003; Glasby et al., 2004; Nogueira et al., 2013; Lavesque et al., 2019). Estos autores se basan en la uniformidad de los caracteres presentes entre sus miembros, incluyendo las espinas curvas características del primer setífero que, según Fauchald & Rouse (1997), definen el carácter monofilético de la familia.

Sin embargo, Rouse & Pleijel (2001) no dan soporte a estos argumentos y vuelven a bajar al grupo al rango de subfamilia Trichobranchinae dentro de la familia Terebellidae. Es posible que esta postura se deba a que, la consideración de este grupo de organismos a nivel de familia pueda poner en entredicho la monofilia de la familia Terebellidae tal y como ya lo han referido

Fauchald & Rouse (1997). Una muy buena discusión sobre la sistemática de esta familia y sus relaciones con la familia Terebellidae fue elaborada por Garraffoni & Lana (2004). Sin embargo, recientemente, Nogueira et al. (2013) consideraron que el clado formado por Trichobanchidae, Ampharetidae, Pectinariidae y Alvinellidae crea una parafilia dentro de Terebellidae. Por esta razón, sustentan la hipótesis de que Terebellidae realmente está compuesto por 4 familias.

Hasta el momento, no hay revisiones comprensivas de la familia; Hesse (1917) y Holthe (1986a) son los únicos autores que la han analizado con algo de detalle hasta hoy, mientras que Holthe (1986a) y Garraffoni et al. (2005) presentaron catálogos de esta, tratada como subfamilia en el último trabajo. *Terebellides stroemii* fue considerada durante mucho tiempo como cosmopolita y común en los fondos blandos someros del mundo. Sin embargo, y como ha sucedido con casi todas las especies presuntamente cosmopolitas de las diferentes familias de poliquetos, esta aseveración resultó incorrecta al examinar con detalle los diferentes caracteres propios de organismos supuestamente conoespecíficos, pero originarios de diversas regiones del planeta. Por ello, Williams (1984), en uno de los trabajos pioneros en el desmontaje del mito de las especies cosmopolitas, y posteriormente Solis-Weiss et al. (1991), utilizando caracteres adicionales, describieron nuevas especies del género, y se reconocieron como válidas varias especies anteriormente consideradas sinónimas (Fauchald & Rouse, 1997). Recientemente, se llevó a cabo la revisión detallada de las especies de la familia para aguas francesas (Lavesque et al. 2019), tomando en cuenta argumentos morfológicos y moleculares, lo que actualizó el número de especies dentro de la familia y resolvió algunos problemas de distribuciones erróneamente consideradas amplias para ciertas especies en el Atlántico y Mediterráneo. La misma metodología aplicada a otras regiones del planeta revelará posiblemente una diversidad en el grupo hasta hoy subestimada.

Read & Fauchald (2019) sostienen que sólo tres géneros son válidos para la familia (dentro de la única subfamilia Trichobanchinae.): *Octobanchus* Marion & Bobretzky, 1875,

Terebellides Sars, 1835 y *Trichobanchus* Malmgren, 1866. Otros 7 géneros y sus especies han sido sinonimizados e incluidos dentro de estos tres primeros géneros. De esta forma, la familia consta actualmente de 92 especies y dos subespecies válidas.

Morfología

El prostomio, generalmente cónico y poco conspicuo, se caracteriza por una membrana tentacular amplia y numerosos tentáculos bucales de dos tipos: tentáculos acanalados no retráctiles emergiendo del borde prostomial, y tentáculos bucales normales (Fig. 1A, B).

El peristomio, fusionado en su borde anterior al prostomio, forma labios muy conspicuos: el labio superior puede llegar a formar lóbulos externos (Fig. 1C, D), similares a los presentados en los terebélicos, mientras que el labio inferior puede expandirse para formar una faringe eversible cónica cuya cresta puede estar completamente retraída (Fig. 1D). No se presentan antenas en el prostomio. Los órganos nucales sólo se presentan en *Trichobanchus* Malmgren, 1866, ya que no se han documentado en los demás géneros (McHugh, 1995). La segmentación corporal es muy visible, principalmente en el tórax (Fig. 1B, C, E). Algunas especies pueden presentar lóbulos laterales en algunos setíferos anteriores (Fig. 1C); estos lóbulos, a veces con tamaños diferentes, son similares a las alas laterales que se presentan en los terebélicos, aunque no son tan largos, por lo que se prefiere llamarles lóbulos, en lugar de alas.

El tórax se diferencia del abdomen por tener un número fijo de segmentos (Fig. 1E); es decir, un número de segmentos que varía entre géneros, pero es estable dentro de cada género. El primer segmento, fusionado a la parte cefálica, no presenta parápodos y es aqueto (Fig. 1F, G). El abdomen, a diferencia del tórax, tiene un número variable de segmentos.

Los parápodos son birrámeos, con notópodos rectangulares sólo en la región torácica (Fig. 1B, E), e insertados dorso-lateralmente. Las notosetas son distales formando haces con una o dos hileras; son capilares (Fig. 1J) con diversas

ornamentaciones que, a menudo, sólo son obvias al microscopio electrónico. Generalmente son de dos tamaños y varían en el tórax.

Los neurópodos son estructuras glandulares carnosas alargadas denominadas tori (singular: torus) (Fig. 1B), los cuales están presentes hasta el pigidio; su forma varía a lo largo del cuerpo; los tori llevan ganchos llamados uncinos que sirven para el desplazamiento dentro del tubo; no se presentan cirros ni acículas. Las neurosetas del primer neurópodo son espinas gruesas curvas (Fig. 1K); luego, se presentan como uncinos torácicos aciculares (Fig. 1L, M) o uncinos abdominales aviculares, ambos con varias series horizontales de dientes (Fig. 1N, O).

Las branquias son dorsales y están presentes en todas las especies. Se presentan en dos formas según el género, branquias lameladas con un solo tallo (Fig. 1E), o branquias digitiformes sésiles (Fig. 1F). Las especies del género *Terebellides* presentan una branquia grande con un sólo tallo en el segmento 2, formada típicamente por cuatro lóbulos lamelados (aunque pueden variar de dos a cinco lóbulos) que se unen a dicho tallo (Fig. 1G, H). Dichas lamelas pueden presentar papilas pequeñas y redondas, evidentes en el borde externo (Fig. 1I). Por el contrario, las especies del género *Trichobranchus* presentan 3 pares de filamentos branquiales sésiles cirriformes, en los segmentos 2-4 (Fig. 1F).

Las especies de *Octobranchus* tienen 4

pares de filamentos branquiales sésiles en los segmentos 2-5.

Los metanefridios anteriores tienen función excretora, y los posteriores tienen función reproductora al fusionarse con los gonoductos (mixonefridios). El pigidio (Fig. 1P) es redondo o lobulado y puede presentar pequeños cirros anales, aunque es una condición rara.

Los caracteres que se utilizan para identificar y diferenciar a las especies son: a) Estructura cefálica (prostomio y peristomio), b) Branquias, c) Estructura, distribución y alineamiento de las setas, y d) Número del segmento en que aparecen las primeras setas. Otros caracteres importantes son el número de dientes en los uncinos y el ángulo de curvatura de las espinas del primer neurópodo.

En México se han registrado 2 géneros y 15 especies, incluyendo 2 especies aún sin nombrar, sp. C. y sp. D. por Williams (1984), además de 5 especies ya reconocidas como nuevas, pero aún en etapa de descripción y por ello no se incluyen en la clave (3 por Solís-Weiss et al. para el Golfo de California, y 2 por Londoño-Mesa para el Caribe mexicano).

En las claves, la distribución se indicará con letras: **B** para la costa occidental de Baja California, **P** para el Pacífico oriental tropical, **G** para el Golfo de México y **C** para el Caribe. Una **Q** indica un registro cuestionable por la localidad tipo de la especie.

Clave para especies

- 1 Branquias sésiles pareadas, cirriformes (Fig. 1F) *Trichobranchus* Malmgren, 1866..... 2
- Branquia con un tallo simple sobre la superficie medio-dorsal (Fig. 1E)
 *Terebellides* Sars, 1835 4
- 2(1) Labio inferior expandido, formando una proboscis eversible cónica
 *Trichobranchus hancocki* (Hartman, 1955) (B)
- Labio inferior no expandido 3
- 3(2) Dos pares de branquias *T. bibranchiatus* Moore, 1903 (B, P)
- Tres pares de branquias *T. glacialis* Malmgren, 18661 (P Q)
- 4(1) Lóbulos branquiales libres desde la base (Fig. 1G) 5
- Lóbulos branquiales fusionados en gran parte de su longitud 7

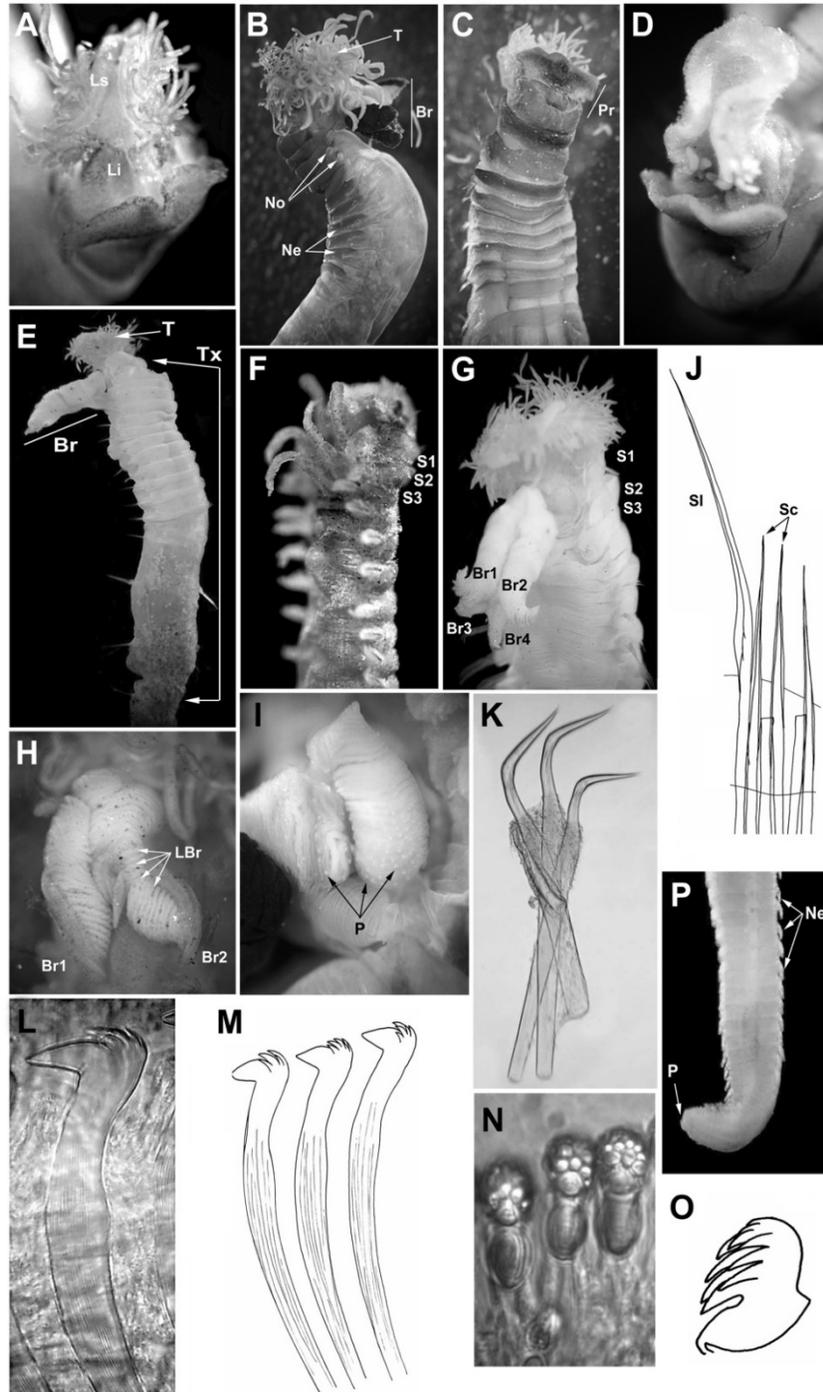


Figura 1. *Terebellides parous*: A) Extremo anterior VF. E) Extremo anterior VL; G) Extremo anterior VD; H) Branquias VD; J) Setas torácicas. K) Espinas primer neurópodo. L, M) Uncinos aciculares. N, O) Uncinos aviculares. *Terebellides* sp.: B) Extremo anterior VL. T. lanai: C) Extremo anterior VV. T. atlantis: D) Extremo anterior VF. *Trichobranchus americanus*: F) Extremo anterior VL. *Terebellides* sp. (sensu Londoño-Mesa): I) Branquias VD. *Terebellides* distinta: P) Abdomen posterior y pigdium. (Abreviaturas: Br= branquia; Br1,2,3,4= número de la branquia; LBr= lamelas branquiales; Li= labio inferior; Ls= labio superior; Ne= neurópodos; No= notópodos; P= pigdium; Pa= papilas; Pr= prostomio; S1,2,3= números de segmentos; Sc= setas cortas; Sl= seta larga; T: tentáculos; Tx= tórax).

- 5(4)** Lamelas branquiales papiladas (Fig. 1I) *T. klemani* Kinberg, 1867 (G, P)
 – Lamelas branquiales lisas (Fig. 1H) **6**
- 6(5)** Lóbulos branquiales gruesos; el par interno con un extremo posterior digitado
 *T. distincta* Williams, 1984 (G)
 – Lóbulos branquiales delgados; sin extremos digitados *T. ehlersi* McIntosh, 1885 (B)
- 7(4)** Primer par de notópodos mayor que los siguientes **8**
 – Primer par de notópodos de tamaño similar o menor que los siguientes **9**
- 8(7)** Setas del primer par de notópodos mayores que las setas del resto de los notópodos y dirigidas dorsalmente; 30-35 segmentos abdominales
 *T. californica* Williams, 1984 (B, P)
 – Setas del primer par de notópodos similares a las setas del resto de los notópodos y dirigidas lateralmente; 27 a 31 segmentos abdominales
 *Terebellides* Tipo C sensu Williams, 1984 (B)
- 9(7)** Abdomen con hasta 38 setíferos **10**
 – Abdomen con 40-55 setíferos *T. reishi* Williams, 1984 (B, P)
- 10(9)** Quinto lóbulo branquial (Fig. 1I), dirigido anteriormente hacia el prostomio
 *Terebellides* Tipo D sensu Williams, 1984 (B)
 – Dos pares de lóbulos branquiales dirigidos posteriormente desde la base (Fig. 1K) sin lóbulo branquial anterior **11**
- 11(10)** Primer par de notópodos menores que los siguientes, con setas más cortas **12**
 – Segundo par de notópodos mayores que los siguientes, con setas similares o más largas que las subsecuentes *T. horikoshii* Imajima & Williams, 1982 (B, P C)
- 12(11)** Región dorsal anterior expandida o con “joroba” (Fig. 1B); todos los lóbulos branquiales del mismo tamaño *T. carmenensis* Solís-Weiss, Fauchald & Blankensteyn, 1991 (G, C)
 – Región dorsal escasamente curva (Fig. 1E); lóbulos branquiales internos más delgados .. **13**
- 13(12)** Espinas del primer neurópodo con un ángulo de 130°; curvatura muy estrecha (Fig. 1K) **14**
 – Espinas del primer neurópodo con un ángulo inferior a 100°; extremadamente curvas a manera de gancho *T. lanai* Solís-Weiss, Fauchald & Blankensteyn, 1991 (G, C)
- 14(13)** Sin lóbulos laterales *T. parvus* Solís-Weiss, Fauchald y Blankensteyn, 1991 (G, C)
 – Con lóbulos laterales en setíferos 1-5, más largos en setíferos 2 y 3
 *T. stroemii* Sars, 18353 (G, C Q)

Comentarios

- 1) Descrita para la Antártida, pero según Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) hay dos registros en el Pacífico mexicano. Los registros son cuestionables y podría haber más de una especie bajo ese nombre.
- 2) El registro regional es cuestionable y podría haber más de una especie bajo ese nombre.
- 3) Descrita en Noruega, pero según Salazar-Vallejo & Londoño-Mesa (2004) hay seis registros en el Pacífico mexicano. Se considera dicha distribución cuestionable y podría haber más de una especie bajo ese nombre.

Agradecimientos

Esta investigación fue realizada gracias al material prestado por Jesús Ángel de León-González, Universidad Autónoma de Nuevo León, México. Igualmente, el respaldo de Leslie Harris, Museo de Historia Natural de Los Angeles y Eric Lazo-Wasem, Museo Peabody, Universidad de Yale, fue indispensable para que uno de los autores (MHLM) pudiera revisar especímenes de sus colecciones. Esta investigación se realizó en parte con fondos de los proyectos Semarnat-2004-C01-0066 y Conacyt 61609. Los autores agradecen muy especialmente a los revisores Sergio Salazar-Vallejo y João Gil, por sus comentarios que contribuyeron a mejorar el presente capítulo.

Referencias

- Christie G 1986 Observations on the reproductive biology of *Trichobranchus glacialis* Malmgren, 1866 (Polychaeta: Trichobranchidae). *Sarsia* 71: 259–263.
- Curtis MA 1977 Life cycles and population dynamics of marine benthic polychaetes from the Disko Bay area of West Greenland. *Ophelia* 16: 9–58.
- Fauchald K & Jumars PA 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol, Annual Rev* 17: 193–284.
- Fauchald K & Rouse G 1997 Polychaete systematics: Past and present. *Zool Scripta* 26: 71–138.
- Garraffoni ARS & Lana PC 2004 Cladistic analysis of Trichobranchinae (Polychaeta: Terebellidae). *J the Mar Biol Ass UK* 84: 973–982.
- Garraffoni ARS, Lana PC & Hutchings P 2005 A catalogue of the Trichobranchinae (Polychaeta: Terebellidae) of the world. *Zootaxa* 1065: 1–27.
- Glasby CJ, Hutchings P & Hall K 2004 Assessment of monophyly and taxon affinities within the polychaete clade Terebelliformia (Terebellida). *J Me Biol Ass UK* 84: 961–971.
- Hartman O 1955 Endemism in the North Pacific Ocean, with emphasis on the distribution of marine annelids, and descriptions of new or little known species. *Essays in Natural Science in honor of Captain Allan Hancock*. Univ So Calif. 39–60 pp.
- Hessle C 1917 Zur Kenntnis der Terebellomorphen Polychaeten. *Zool Bidr Uppsala* 5: 39–258.
- Hilbig B 2000 Family Trichobranchidae Malmgren, 1866. In: JA Blake, B Hilbig & PV Scott (eds) *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and the Western Santa Barbara Channel*. The Annelida Part 4 vol. 7. Santa Barbara Mus Nat Hist. pp. 295–309.
- Holthe T 1986a Evolution, systematics, and distribution of the Polychaeta Terebellomorpha, with a catalogue of the taxa and a bibliography. *Gunneria* 55: 1–236.
- Holthe T 1986b Polychaeta Terebellomorpha. *Marine Invert Scandinavia* 7: 1–192.
- Hutchings PA y Peart R 2000 A revision of the Australian Trichobranchidae. *Invert Tax* 14: 225–272.
- Imajima M & Williams S 1985 Trichobranchidae (Polychaeta) chiefly from the Sagami and Suruga Bays, collected by R/V Tansei-Maruru (Cruises KT-65–76). *Bull Nat Sci Mus* 11(1): 7–18.
- Jumars PA, Dorgan KM & Lindsay SM 2015 Diet of worms emended: An update of polychaete feeding guilds. Appendix A Family-by-Family updates. Supplemental Material: *Ann Rev Mar Sci* 7: 497–520.
- Kinberg JGH 1867 *Annulata nova* [Continuatio]. Öfversigt af Kongl. Vetensk-Akads Förhandl, Stockholm 23: 337–357.
- Lavesque N, Hutchings P, Daffe G, Nygren A & Londoño-Mesa MH 2019 A revision of the French Trichobranchidae (Polychaeta), with descriptions of nine new species. *Zootaxa* 4664(2): 151–190.
- Malmgren AJ 1866 Nordiska Hafs-Annulater. Öfversigt af Kongl. Vetensk-Akad Förhandl, Stockholm 22: 355–410.
- Marion AF & Bobretzky N 1875 Étude des annélides du golfe de Marseille. *Ann Sci Nat, Paris, Série 6, Zoologie et Paléontologie* 2: 1–106, 12 pls.
- McHugh D 1995 Phylogenetic analysis of the Amphitritinae (Polychaeta: Terebellidae). *Zool J Linn Soc* 114: 405–429.
- McIntosh WC 1885 Report on the Annelida Polychaeta collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–76. *Challenger Reports* 12: 1–554.
- Moore JP 1903 Polychaeta from the coastal slope of Japan and from Kamchatka and Bering Sea. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia* 55: 401–490.
- Nogueira JMM, Fitzhugh K & Hutchings P 2013 The continuing challenge of phylogenetic relationships in Terebelliformia (Annelida: Polychaeta). *Invert Syst* 27(2): 186–238.
- Read G & Fauchald K (Ed.) 2019. World Polychaeta database. Trichobranchidae Malmgren, 1866. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=983> el 2019-10-06
- Remane A & Schlieper C 1958 Die Biologie des Brackwassers. *Die Binnengewässer* 22: 1–348.
- Rouse GW & Pleijel F 2001 Polychaetes. Oxford Univ Press, London, 354 pp.
- Rousset V, Rouse GW, Féral JP, Desbruyères D & Pleijel F 2003 Molecular and morphological evidence of Alvinellidae relationships

- (Terebelliformia, Polychaeta, Annelida). Zool Scripta 32: 185–197.
- Salazar-Vallejo SI & Londoño-Mesa MH 2004 Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico Oriental Tropical. An Inst Biol, UNAM, Ser Zool 75: 9–97.
- Sars M 1835 Beskrivelser og lagttagelser over nogle moerkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr IV. Annelidernes, med en kort oversigt over de hidtil af Forfatteren sammesteds fundne Arter og deres Forekommen. Bergen. xii and 81 pp., 15 pls.
- Solís-Weiss V, Fauchald K & Blankensteyn A 1991 Trichobranchidae (Polychaeta) from shallow warm water areas in the Western Atlantic Ocean. Proc Biol Soc Wash 104: 147–158.
- Thorson G 1946 Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). Meddel Komm Danmarks Fisk- Havundersf 4(1): 1–523.
- Williams SJ 1984 The status of *Terebellides stroemi* (Polychaeta; Trichobranchidae) as a cosmopolitan species, based on a worldwide morphological survey, including description of new species. In: PA Hutchings (ed.). Proceedings of the First International Polychaete Conference, Linn Soc New South Wales, pp. 118–142.