Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela 58(1): 09-28 (2019). 03 Figs., 03 Tabs.

ESTABLECIMIENTO DE RELACIONES SIMBIÓTICAS EN POLIQUETOS DEL MAR CARIBE

Beatriz Ríos

Laboratorio de Biología Marina, Universidad Simón Bolívar

E-mail:beatriz21mcr@gmail.com

RESUMEN: La simbiosis se define como una asociación heteroespecífica donde existe proximidad física entre los organismos involucrados, la cual se sostiene durante una parte importante del ciclo de vida de los mismos, y donde al menos uno de los organismos se ve beneficiado del otro al punto de desarrollar cierto grado de dependencia. La simbiosis en poliquetos es un fenómeno común, y puede alcanzar altos grados de complejidad; sin embargo, el conocimiento de este fenómeno en el Caribe es escaso, a pesar de considerarse una importante región en cuanto a biodiversidad a nivel mundial, por lo cual se estableció el objetivo de analizar las relaciones que los poliquetos establecen con otros organismos en el Caribe, encontrándose que al menos 17 familias de poliquetos, entre las cuales 106 especies están relacionados directa o indirectamente en relaciones simbióticas; entre éstas Syllidae fue la mejor representada con 36 especies; mientras que los Cnidaria representaron el filum hospedero mejor representado con 39 especies; por otro lado, el filum Mollusca presentó un mayor número de especies de poliquetos asociados fue, en el cual se reportan interacciones con 48 especies diferentes de poliquetos simbiontes. Como resultado de esta revisión, se concluye la falta de un enfoque ecológico en los trabajos publicados sobre simbiosis de poliquetos en el Caribe, los cuales tienden a ser de carácter taxonómico y que las relaciones simbióticas no se ajustan a un esquema rígido en la realidad, y se ajustan a un modelo más fluido, en el cual los límites entre tipos de simbiosis no están tan bien definidos y se propone la realización de investigaciones futuras a fin de analizar la naturaleza de las relaciones simbióticas de poliquetos en el Caribe, con miras a aumentar el conocimiento de la diversidad de simbiontes en esta región.

Palabras clave: Simbiosis, poliquetos, Caribe, revisión bibliográfica.

ABSTRACT: Published manuscripts referring to interspecific relation of the polychaetes in the Caribbean Sea were analysed. It was found that 106 species of 17 families presented symbiotic relations, the majority, 36 species belong to Syllidae whereas Cnidaria was the major host phylum with 39 species. The Mollusca phylum was the most associated, interacting with 48 symbotic polychaetes. The published manuscripts about symbiosis of polychaetes in the Caribe mainly report taxonomic information what make necessary, to the future investigation, an ecologic focus based on the analisys of the symbiotic relation of polychaetes with other organisms, in this manner, increase the knowledge of the symbiotic diversity in the Caribe.

Key Words: Simbiosis, polichaets, Caribe, bibliographic revision.

INTRODUCCIÓN

Los poliquetos constituyen unos de los grupos más característicos del bentos marino; exhiben una amplia variedad de hábitos de vida y constituyen generalmente una de las taxocenosis más importantes en cuanto a riqueza, abundancia y biomasa en las comunidades marinas de fondos blandos, desempeñando además un importante papel en la trama trófica (Fauchald & Jumars 1979; Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2011). A pesar de ser generalmente de vida libre, el establecimiento de asociaciones simbióticas con otros organismos marinos es un fenómeno más bien común entre los poliquetos, habiéndose señalado como uno de los grupos más abundantes y diversos que forman asociaciones con otros organismos, las cuales pueden alcanzar altos niveles de complejidad, sin importar si se analizan desde un enfoque taxonómico, biológico, fisiológico, ecológico o etológico (Martin & Britayev 1998; Cárdenas 2010; Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2011).

El término "simbiosis" (del griego "que viven juntos") fue incorporado en el año 1622 (Richardson 1999), e introducido en un contexto biológico por el científico alemán Anton De Bary en el año 1878 durante una conferencia dictada ante los miembros de la Asociación de Naturalistas y Médicos Alemanes y transcrita el año siguiente bajo el nombre de *Die Erscheinung der Symbiose* o "El fenómeno de la simbiosis", en la cual De Bary describió la íntima relación que existe entre las algas o cianobacterias (o ambas) y los hongos filamentosos, los cuales eran objeto de sus estudios (Oulhen *et al*. 2016). La simbiosis, por lo tanto, hace referencia a la relación cercana entre individuos de distintas especies. Existe una gran heterogeneidad de interpretaciones en la bibliografía (Cheng 1967; Collocot 1972; Schiff & Lyman 1982;

Margulis & Fester 1991; Leung & Poulin 2008), las cuales varían en función del enfoque del investigador para cada caso particular, manteniendo sin embargo la premisa anteriormente señalada.

La clasificación de las relaciones ecológicas que se pueden dar entre organismos de distintas especies se ha basado clásicamente en los efectos que tienen dichas interacciones sobre cada parte involucrada, teniéndose entonces que las relaciones interespecíficas clave son la competencia, comensalismo, depredación, parasitismo y mutualismo (Mackenzie *et al*. 1998). Teniendo en cuenta la definición de "simbiosis" como una relación interespecífica en la cual hay cercanía física entre las partes involucradas, las relaciones simbióticas agruparían al comensalismo, mutualismo y parasitismo.

Se han realizado una gran cantidad de investigaciones que han tenido como objeto estudiar las relaciones que se establecen entre numerosas especies de diferentes grupos taxonómicos; sin embargo, para los poliquetos, a pesar de su obvia importancia y el creciente conocimiento que existe sobre su rol ecológico, la literatura sobre el establecimiento de relaciones simbióticas sigue siendo en gran parte anecdótica, con ciertas excepciones; de hecho, gran parte de la información disponible sobre este tópico particular se encuentra dispersa en estudios que siguen otros temas, como sistemática, ecología descriptiva y biología, entre otros (Martin & Britayev 1998; Sigvaldadóttir & Desbruyeres 2003; Liñero-Arana & Díaz -Díaz 2006; Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2011; Lattig & Martin 2011; Ríos *et al*. 2014; Hoecksema & Ten Hove 2017). Los primeros estudios enfocados en una relación simbiótica establecida por una especie de poliqueto fueron realizados por Paris (1955), quien lleva a cabo una primera revisión de todos los casos de comensalismo y parasitismo en poliquetos hasta esa fecha y hace una primera distinción taxonómica de grupos de poliquetos comensalistas y parásitos, y por Clark (1956), quien enfocó su estudio en el comensalismo exhibido por la especie *Capitella capitata*, y quien además llevó a cabo una revisión bibliográfica sobre los registros de comensalismo y parasitismo en poliquetos hasta ese entonces. Cabe destacar los trabajos realizados décadas después por Britayev (1989) y por Martin & Britayev (1998), en los cuales se llevó a cabo una detallada revisión de todas las especies de poliquetos simbiontes conocidas, aportando además información sobre la naturaleza de las relaciones con sus hospedadores.

La exhaustiva revisión realizada por Martin & Britayev (1998) expone la poca cantidad de información disponible para ese entonces sobre las especies de poliquetos simbiontes en el Caribe; la mayor parte de los registros manejados durante dicha revisión corresponden a investigaciones llevadas a cabo en el norte del océano Atlántico y en el océano Índico. La investigación bibliográfica realizada para el desarrollo de esta investigación respalda lo anterior: existe muy poca información relacionada con el fenómeno de la simbiosis en poliquetos en el Caribe, y la que se encuentra disponible tiene un enfoque ecológico, taxonómico o biológico que, si bien contribuye a conocer las especies simbiontes del Caribe, no aporta información relevante acerca de la naturaleza de la relación simbionte-hospedador en la zona. Teniendo en cuenta que la región del Caribe ha sido identificada como uno de los cinco *hot-spots* de biodiversidad marina a nivel mundial (Miloslavich *et al*. 2010), para la cual se han reportado más de 1200 especie de poliquetos (Dean 2012), este vacío de información en la región es remarcable, y podría deberse a la falta de esfuerzo de muestreo, de experticia taxonómica y de divulgación de la información generada sobre el tema (Dean 2012). El objetivo de la presente revisión es analizar el estado del conocimiento de las relaciones simbióticas que establecen los poliquetos con diferentes organismos hospedadores en la región del Gran Caribe.

Generalidades sobre el fenómeno de la simbiosis en poliquetos

Actualmente no existe una definición clara, consistente y generalizada del término "simbiosis". No obstante, en la literatura científica se ha definido como "una asociación heteroespecífica donde existe contacto físico o proximidad estrecha entre dos especies" (Cheng 1967), "una interacción interna entre dos organismos (simbiontes) en la cual las ventajas mutuas superan las desventajas" (Collocot 1972), "asociaciones mutualistas biotróficas" (Schiff & Lyman 1982), "un conjunto de interacciones ecológicas entre organismos no humanos" (Margulis & Fester 1991), y "una interacción íntima entre diferentes organismos, donde al menos una de las partes es obligatoriamente dependiente de esta asociación durante parte de su historia de vida" (Leung & Poulin 2008). Los enfoques de cada autor son variables dependiendo del grupo taxonómico alrededor del cual se desarrolle su investigación, por lo cual es necesario establecer los términos aquí manejados sin dejar de tener en cuenta

la naturaleza de los poliquetos. Para efectos prácticos, y considerando las visiones de los autores referidos anteriormente, se define el término simbiosis como "una asociación heteroespecífica donde existe proximidad física entre los individuos involucrados, que se sostiene durante una parte importante del ciclo de vida de los mismos, y donde al menos uno de estos organismos se ve directamente beneficiado del otro al punto de desarrollar cierto grado de dependencia."

Existen diversos tipos de interacciones simbióticas clasificados de acuerdo a múltiples criterios (Ahmadjian & Paracer 1986; Figueras & Fisher 1988; Barrows 2000), sin embargo, los estándares considerados para definir y hacer distinción entre estas categorías aún están en discusión. Para este trabajo, se establecieron los tipos de interacciones simbióticas de acuerdo a lo establecido por Ahmadjian & Paracer (1986), Figueras & Fisher (1988) y Barrows (2000), teniendo como condición *sine qua non* la existencia de proximidad física entre las partes involucradas en la relación. Además, se han excluido los criterios de clasificación de la simbiosis relacionados con la función que cumplen los productos metabólicos y los productos génicos, por no contarse con información relacionada con poliquetos que ilustre estas clasificaciones.

De acuerdo al tiempo de duración de la asociación, las interacciones pueden ser cíclicas, en las cuales el establecimiento de la asociación física entre las partes involucradas es periódico; y permanentes, en las cuales la asociación física es requerida a lo largo de la historia de vida de cada uno. Uebelacker (1978) describió la relación de parasitismo entre el poliqueto *Labrorostratus luteus* y su hospedador *Haplosyllis spongicola*, en la cual el parásito se separa de su hospedador una vez alcanzada la madurez sexual. Este corresponde a un caso de simbiosis cíclica. No obstante, las asociaciones reportadas para los poliquetos son generalmente de carácter permanente, y los simbiontes completan su ciclo de vida en el interior del hospedador (Pawlik 1983; Simon *et al*. 2014).

De acuerdo a la ubicación del simbionte en el hospedador, la simbiosis puede dividirse en endosimbiosis, en la cual los simbiontes viven dentro de los tejidos del hospedador, bien sea en el espacio intracelular o extracelularmente; y exosimbiosis, en la cual el simbionte vive en la superficie corporal del hospedador, incluyendo la superficie interna del tracto digestivo o de los conductos de las glándulas endocrinas (Das & Varma 2009). La mayoría de los poliquetos simbiontes habitan en la superficie externa de sus hospedadores y son considerados exosimbiontes, como es el caso de los poliquetos tubícolas asociados a las conchas calcáreas de moluscos bivalvos o a la matriz estructural de los corales pétreos (Sigvaldadóttir & Desbruyeres 2003; Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2006; Hoecksema & Ten Hove 2017); sin embargo, los poliquetos asociados a esponjas representan un significativo ejemplo de endosimbiosis (Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2011; Lattig & Martin 2011; Ríos *et al*. 2014).

En cuanto a la clasificación de acuerdo al efecto de la interacción sobre las partes involucradas, además de considerarse el efecto de la interacción sobre los organismos involucrados en la misma, se tienen en cuenta los mecanismos mediante los cuales dicha interacción ocurre.

El comensalismo es la relación que existe cuando uno de los individuos resulta beneficiado sin representar daño o beneficio para la otra parte (Leung & Poulin 2008). Típicamente se utiliza un sistema de símbolos para describir estos tres tipos de interacciones: "+", "-" y "0" indican efectos positivos, negativos y neutros para una determinada interacción, respectivamente. De esta forma, las asociaciones pueden ser representadas como "+0" (comensalismo), "++" (mutualismo), y "+-" (parasitismo) (Martin & Britayev 1998). Las relaciones comensalistas son las más comúnmente reportadas para los poliquetos, en las cuales éstos se ven beneficiados de sus hospedadores sin representar ningún tipo de perjuicio para los mismos (Ten Hove 1989; Miller & Wolf 2008; Orensky & Williams 2009; Lattig & Martin 2011; Martin *et al*. 2015; Hoecksema & Ten Hove 2017).

El parasitismo es la interacción que se da entre un subgrupo de depredadores altamente especializados y sus hospedadores, viviendo ambos en cercana asociación. Los parásitos se caracterizan principalmente por representar un importante gasto energético para sus hospedadores, más allá de la patología asociada a la presencia del mismo (Leung & Poulin 2008), considerándose para esta definición la energía invertida en regeneración tisular y respuesta de defensa como consecuencia del consumo de tejido vivo por parte del parásito (Pawlik 1983), la energía perdida como consecuencia del cleptoparasitismo (Miller & Wolf 2008), o la energía empleada en el movimiento y desplazamiento cuando los simbiontes representan un porcentaje importante de la masa transportada (Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2006). El parasitismo a su vez se pueden clasificar en microparasitismo, en el

cual los parásitos se multiplican en el hospedador, y macroparasitismo, en el cual los parásitos crecen en el hospedador, pero no se multiplican (Mackenzie *et al*. 1998). La infestación de poliquetos en poríferos reportada por Pawlik (1983) y Ríos *et al*. (2014) corresponde a microparasitismo; mientras que el caso del poliqueto *Labrorostratus luteus* parásito de sílido *Haplosyllis spongicola* reportado por Uebeacker (1978) corresponde a macroparasitismo.

Por último, el mutualismo es una relación positiva recíproca entre dos individuos de diferentes especies, siendo el resultado de esto un incremento de la aptitud o *fitness* para ambas partes. El mutualismo puede ser obligatorio, en el cual los organismos involucrados no pueden vivir de forma independiente, y facultativo, el cual es no obligatorio y tiene carácter oportunista (Mackenzie *et al*. 1998). El mutualismo entre poliquetos y hospedadores no ha sido extensivamente estudiado como para tenerse un claro ejemplo de los diferentes tipos de interacciones mutualistas, sin embargo, resulta plausible la mención del posible caso de mutualismo entre las especies de poliqueto *Paramarphysa* sp. y el coral de aguas profundas *Madracis myriaster*; en este caso, la fabricación de tubos en el interior de la matriz calcárea por parte de los poliquetos debilitan la estructura del coral y facilitan su fractura; esto podría parecer perjudicial para el coral; no obstante, esto provoca el crecimiento horizontal de la colonia de *M. myriaster*, de modo que ambas partes involucradas en la relación se ven beneficiadas (López *et al*. 2008).

Resulta de gran utilidad clasificar las relaciones interespecíficas simbióticas de acuerdo a un esquema rígido en el cual los organismos parásitos y los mutualistas se ubican en extremos opuestos de un rango de interacciones, y los organismos comensalistas se encuentran en un punto medio de dicho rango; sin embargo, muy raras veces este esquema constituye un reflejo de la dinámica real de las relaciones simbióticas en la naturaleza, puesto que las interacciones entre los organismos se dan a lo largo de un gradiente fluido, en el cual las líneas que dividen el comensalismo, el mutualismo y el parasitismo no suelen ser tan evidentes: en la práctica, es posible encontrar organismos comensales indistinguibles de organismos parásitos, que causan en sus hospedadores equiparables niveles de patología, y mutualistas que ejercen un muy alto precio por sus beneficios en la asociación, los cuales apenas compensan los efectos negativos ejercidos sobre el hospedador (Leung & Poulin 2008). Los costos y beneficios de la simbiosis para un organismo hospedador no siempre son obvios o fácilmente mensurables, puesto que la relación puede existir en varios niveles y en diferentes formas. En el caso del parasitismo, las estrategias de explotación del parásito hacia el hospedador puede afectar un número de rasgos de la historia de vida del hospedador (Poulin 2007); mientras que para el mutualismo, el simbionte puede ser multifuncional, y eso puede beneficiar al hospedador en diversas formas (Leung & Poulin 2008). En conclusión, la posición de cada tipo de interacción simbiótica dentro del *continuum* teórico de clasificación es altamente variable y circunstancial (Leung & Poulin 2008).

Aspectos específicos sobre la simbiosis en poliquetos: Comensalismo, Mutualismo y Parasitismo

Anteriormente se definieron los términos que se manejan al abordar el tema de la simbiosis, enfatizando la ambigüedad implícita en la clasificación del fenómeno de acuerdo a los efectos sobre las partes involucradas. A continuación, se tratarán más específicamente los aspectos relacionados con las interacciones simbióticas comensalistas, mutualistas y parasíticas en poliquetos, teniendo en cuenta el grupo taxonómico de los hospedadores.

Comensalismo en poliquetos

La mayor parte de las relaciones simbióticas establecidas por poliquetos se han considerado como comensalistas, a pesar de lo dispersa que se encuentra la escasa información disponible; sin embargo, esto está sujeto a cambios: una relación simbiótica reportada como comensalismo puede ser reconsiderada como mutualista o parasítica a raíz del surgimiento de nueva información sobre el tema (Dimock & Dimock 1969; Martin & Britayev 1998).

De acuerdo a Martin & Britayev (1998), existen aproximadamente 292 especies de poliquetos comensales pertenecientes a 28 familias e involucradas en 713 relaciones comensalistas diferentes; el comensalismo está presente en aproximadamente 31% de las familias de poliquetos registradas, y aproximadamente 1,8% de las especies reportadas son comensales. Poco más de la mitad de los poliquetos comensales registrados son simbiontes obligatorios (67%), entre los cuales la familia Polynoidae es la mejor representada. Los poliquetos comensales presentan afinidad con organismos hospedadores que signifiquen para ellos un refugio apropiado, o animales

relativamente grandes cuyas características morfológicas o fisiológicas representen para ellos una clara ventaja (Martin & Britayev 1998; Dean 2012), por lo cual se incluyen dentro de los hospedadores más frecuentes organismos tales como esponjas, equinodermos y cnidarios. Según Martin & Britayev (1998), aproximadamente un 36% de las especies hospedadoras de poliquetos simbiontes pertenecen a alguna clase del filum Echinodermata, y el mismo porcentaje de todos los poliquetos comensales están asociados a alguna especie dentro de este grupo.

En cuanto a la especificidad de comensal-hospedador en la simbiosis de poliquetos, son muchas las hipótesis que se pueden postular, pero es muy poco lo que se sabe con certeza. A pesar que se conocen casos de asociaciones exclusivas entre algunas especies de poliquetos simbiontes y sus hospedadores, como por ejemplo la relación que existe entre la especie *Haplosyllis chamaeleon* y el gorgónido *Paramuricea clavata* (López *et al*. 1996), o la asociación entre *Branchiosyllis oculata* y la esponja *Tedania* (*Tedania*) *ignis* (Pawlik 1983), la mayoría de los poliquetos simbiontes tienen afinidad por múltiples hospedadores que pertenezcan al mismo grupo taxonómico, siempre y cuando ofrezcan el mismo beneficio que obtienen de la asociación: por ejemplo, en la presente revisión, el serpúlido *Spirobranchus giganteus* fue hallado en asociación con 35 especies diferentes de corales pétreos, todos pertenecientes a la clase Anthozoa, sólo en el Caribe, teniendo en común todos los hospedadores la presencia de una matriz calcárea de la cual el poliqueto se beneficia para la construcción de su tubo, y el tipo de hábitat, el cual le garantiza recursos alimenticios. En cuanto a los índices de infestación y de prevalencia, resultan extremadamente variables dentro de los mismos grupos taxonómicos y parecen depender, más que de la naturaleza de las partes involucradas en la asociación, de las condiciones ambientales imperantes en un lugar particular.

Mutualismo en poliquetos

Las asociaciones mutualistas en poliquetos son las más difíciles de detectar y demostrar debido a su complejidad y heterogeneidad de formas, las cuales pueden resultar confusas: de acuerdo a Martin & Britayev (1998), el hecho de que algunas asociaciones comensalistas puedan ser reinterpretadas como interacciones mutualistas puede estar condicionado tanto por un comportamiento específico del hospedador en respuesta a la presencia del simbionte, como por la ausencia de una reacción hostil por parte del hospedador.

Un clásico ejemplo de una relación mutualista demostrada mediante la observación de la respuesta del hospedador ante la presencia y actividad del poliqueto simbionte la constituye la relación reportada por Storch & Niggemann (1967) entre el hesiónido *Oxydromus pugettensis* y el equinoideo *Clypeaster* (*Stolonoclypus*) *humilis*; según estos autores, dicho poliqueto habita entre las espinas del lado oral del equinoideo, y al moverse entre ellas, sus apéndices cefálicos entran en contacto directo con las espinas del hospedador, las cuales se apartan para permitir el paso del simbionte; para otras especies la respuesta fue diferente: las espinas permanecieron inmóviles, impidiendo el paso de los organismos. Tal respuesta de un organismo hospedador sobre sus simbiontes como a la que se hizo referencia en el párrafo anterior puede llegar a carecer de significado ecológico si no es evidente el beneficio que representa la asociación para el hospedador. De acuerdo a Martin & Britayev (1998), los beneficios que un simbionte puede representar para su hospedador incluyen la defensa contra posibles depredadores o limpieza. Un ejemplo clásico de exhibición de comportamiento agonístico de defensa a su hospedador por parte de un poliqueto simbionte lo representa el polynoido *Arctonoe vittata*, cuyo comportamiento agresivo dirigido hacia la estrella de mar *Pisaster ochraceus*, depredadora de su gastrópodo hospedador *Diodora aspera* no es mostrado cuando el poliqueto se encuentra libre, lo cual sugiere que la respuesta del poliqueto está cercanamente relacionada con algún tipo de estímulo que el molusco ejerce sobre su hospedador, bien sea mecánico o químico, que a su vez sería su respuesta ante el estímulo de la presencia del depredador (Dimock & Dimock 1969; Dimock & Davenport 1971; Martin & Britayev 1998).

Parasitismo en poliquetos

De acuerdo a lo reportado por Martin & Britayev (1998), a nivel mundial, existen aproximadamente 81 especies de poliquetos parásitos pertenecientes a 13 familias, involucradas en 253 relaciones diferentes. El parasitismo en poliquetos está presente en aproximadamente 15% de las familias de poliquetos conocidas, y en aproximadamente 0,5% de las especies reportadas. La mayor cantidad de especies parásitas reportadas corresponden a la familia Spionidae (38%), y en esta familia también se incluyen el mayor número de relaciones reportadas (52%), lo cual sugiere que dentro de la familia Spionidae, los parásitos presentan un bajo grado de especificidad. A nivel mundial, la mayoría de

los poliquetos que en principio han sido reportados como parásitos son en realidad simbiontes obligatorios (45%), mientras que el 30% son parásitos permanentes. Los sílidos son la segunda familia mejor representada (14%), y son por lo general parásitos de poríferos, con la especie *Haplosyllis spongicola* como ejemplo más clásico. El mayor número de poliquetos parásitos reportados pertenecen a la familia Oenonidae, los cuales son en su mayoría endoparásitos de otros poliquetos, y exhiben un alto grado de especialización.

Según Martin & Britayev (1998), los poliquetos parásitos infestan 186 tipos de hospedadores diferentes distribuidos en 16 grupos taxonómicos, con una abrumadora mayoría de organismos invertebrados. El mayor porcentaje del total de especies hospedadoras de poliquetos parásitos lo ostentan los moluscos gastrópodos (29%) y bivalvos (23%), y también están involucrados en la mayor cantidad de relaciones (28% y 31%, respectivamente). La mayoría de los poliquetos que infestan a este tipo de hospedadores pertenecen a las familias Sabellidae o Spionidae. Los espiónidos también suelen infestar hospedadores como cirrípedos, briozoarios, poríferos y cnidarios. Los hospedadores pertenecientes al filum Porifera, y los poliquetos hospedadores, también están bien representados, cada uno con un 16% del total de especies registradas, estando los poríferos infestados principalmente por poliquetos sílidos, y los poliquetos hospedadores infestados por organismos pertenecientes a la familia Oenonidae. Los poliquetos hospedadores de poliquetos parásitos pertenecen principalmente a las familias Aphroditidae, Eunicidae, Onuphidae, Terebellidae, Spionidae, Ampharetidae, Syllidae, Nereidae y Sabellidae.

Analizar el grado de especificidad en una relación parasítica en poliquetos puede resultar muy difícil. Según el análisis de los datos disponibles realizado por Martin & Britayev (1998), existe un marcado patrón estenoxeno: el porcentaje de parásitos con un reducido rango de hospedadores supera el 91%; sin embargo, existe un importante sesgo en estas apreciaciones debido a la escasez de información (Martin & Britayev 1998). A medida que se genera nueva información, el espectro de hospedadores tiende a incrementar, como en el caso del oenónido *Labrorostratus parasiticus*, que tiene el mayor número de especies de poliquetos hospedadores conocidas (San Martín & Sardá 1986); este parásito es el más frecuentemente reportado y citado, y se estima que el número de hospedadores es mayor por contarse con más información al respecto. Por otra parte, las relaciones eurixenas se presentan principalmente en poliquetos pertenecientes a la familia Syllidae, citando como ejemplo la gran cantidad de hospedadores de *Haplosyllis spongicola* (Uebelacker 1978; Liñero-Arana & Díaz-Díaz 2011; Ríos *et al*. 2014), la cual ha sido reportada como especie parásita de hasta 21 tipos diferentes de esponjas hospedadoras a nivel mundial (Martin & Britayev 1998).

Los poliquetos parásitos pueden estar altamente especializados, y presentar importantes adaptaciones morfológicas que le permitan desarrollar todas sus funciones vitales en un modo de vida parasítico; tal es el caso del sílido *Branchiosyllis oculata*, el cual exhibe una serie de características morfológicas y fisiológicas que le permite habitar en su esponja hospedera *Tedania* (*tedania*) *ignis*. Al consumir el tejido del hospedador, el poliqueto incorpora en sus tejidos la pigmentación de la esponja, permitiendole confundirse con su entorno y evitar la depredación; además, posee setas falcígeras especializadas articuladas en forma de ganchos que le otorgan una mejor fijación al hospedador. Este constituye un claro ejemplo de las adaptaciones que puede presentar un parásito para desempeñar un estilo de vida específico.

En los últimos años se han llevado a cabo trabajos de investigación que demuestran los avances realizados en cuanto al estudio de la ecología y la evolución de los organismos simbiontes, quedando en evidencia que el abanico de interacciones biológicas consideradas a lo largo de la historia puede no estar tan definido como se ha venido pensando, por lo cual al describir algún tipo de relación interespecífica cercana es necesario utilizar las etiquetas muy cuidadosamente y con precaución (Leung & Poulin 2008). Aunado a la ambigüedad recientemente atribuida a las relaciones simbióticas, el estudio de la simbiosis para el caso particular de los poliquetos adquiere la dificultad inherente a su relativamente escasa incidencia (Martin & Britayev, 1998), y además a las dificultades relativas al estudio de los poliquetos y a los estudios ecológicos en general; las metodologías son extremadamente variables en función de la hipótesis que se intenta probar, y del grupo taxonómico hacia el cual se encuentre enfocada la investigación, por lo cual el conocimiento que se maneja sobre las interacciones entre poliquetos y hospedadores es lamentablemente escaso e inadecuado (Martin & Britayev 1998), restringiéndose por lo general a casos particulares para cada especie.

Poliquetos simbiontes en la región del Caribe

El Caribe es conocido por ser una de las regiones megadiversas del mundo, con muchas especies consideradas endémicas de la zona (Roberts *et al*. 2002), y el reporte de más de 12000 especies realizado por Miloslavich *et al*. (2010) así lo confirma. En cuanto a la diversidad de poliquetos en la región, Dean (2012) reportó más de 1200 especies, demostrando además mediante un modelo de acumulación de especies, que el número de especies de poliquetos en el Caribe puede ascender hasta 1970, por lo cual el autor afirma que existe aún mucho trabajo por hacer para conocer la totalidad de especies de poliquetos en esta región.

Existe una gran cantidad de información sobre poliquetos en el Caribe, generada a partir de estudios con diversos enfoques. Sin embargo, cuando se afina la búsqueda y se compilan los trabajos relacionados directa o indirectamente con el fenómeno de la simbiosis en poliquetos, la cantidad de información disponible disminuye de forma dramática. En la presente investigación se encontraron 27 artículos donde se reportan relaciones entre poliquetos y organismos hospedadores, y de estos, solamente 13 artículos tratan de forma ciertamente directa y detallada la naturaleza de la relación establecida, lo cual refleja el pobre estado actual del conocimiento del fenómeno de la simbiosis en poliquetos en la región del Caribe.

En esta revisión, se encontraron 106 especies de poliquetos involucradas en algún tipo de relación simbiótica, distribuidas en 17 familias, de las cuales las mejores representadas fueron Syllidae, con 36 especies, Serpulidae, con 20, y Eunicidae, con 19 (Fig. 1A), de las cuales la familia involucrada con un mayor número de hospedadores fue Serpulidae, cuyas especies se asocian con 38 especies de hospedadores diferentes. En total, según la información publicada, se obtuvo que los poliquetos establecen relaciones simbióticas con 76 especies diferentes de hospedadores, distribuidas en seis fila, de los cuales el mejor representado fue Cnidaria, con 39 especies hospedadoras reportadas. El filum que presentó un mayor número de especies de poliquetos asociados fue Mollusca, en el cual se reportan asociaciones con 48 especies diferentes de poliquetos simbiontes (Fig. 1B).

En la mayoría de los artículos revisados durante esta investigación no se especifica el tipo de relación reportada, quedando la misma plasmada en la bibliografía como "simbiosis", sin dar detalles del tipo de interacción al que corresponde cada registro. Para estos casos, el tipo de relación fue plasmada como "Desconocido-no especificado". La mayor parte de los reportes revisados entran dentro de esta categoría (104), seguido por los reportes realizados de relaciones comensalistas (99) (Fig. 2).

Comensalismo en poliquetos en el Caribe

En la presente investigación se encontraron 31 especies de poliquetos comensalistas distribuidas en 6 familias, de las cuales la mejor representada fue Eunicidae, con 16 especies. La familia Serpulidae fue la que estuvo involucrada en un mayor número de relaciones interespecíficas, reportándose en 33 especies diferentes

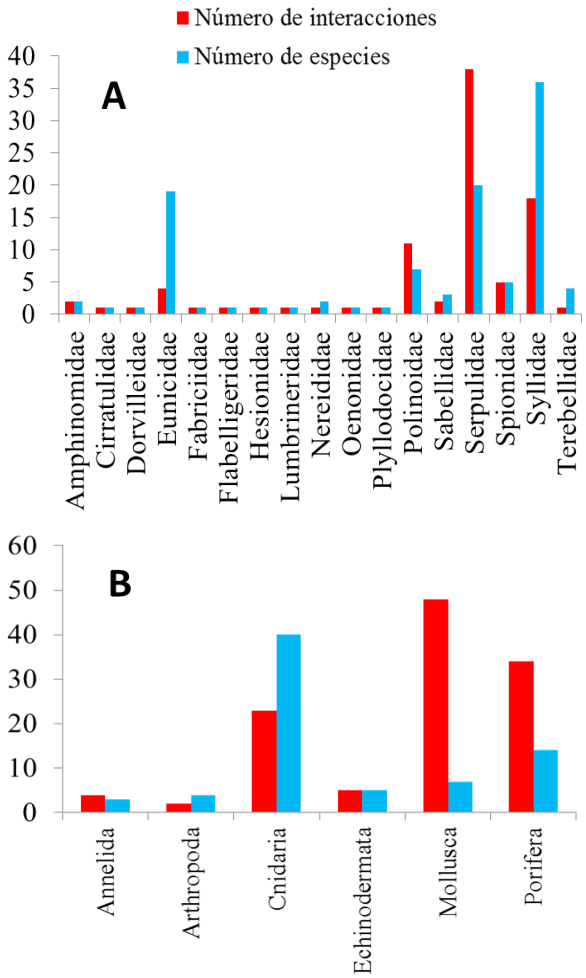

Fig. 1. A: Número de interacciones simbiontes y número de especies simbiontes en las familias de poliquetos del Caribe. B: Número de interacciones simbiontes y número de especies simbiontes en los fila de organismos hospedadores del Caribe.

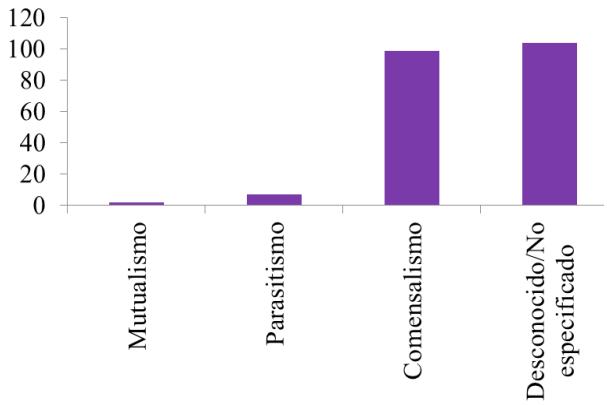

Fig. 2. Reportes de tipos de relaciones simbióticas en poliquetos registradas en el Caribe.

de hospedadores (Fig. 3A). Entre los hospedores (48 especies), el filum Cnidaria fue el mejor representado, con 33 especies y 19 tipos diferentes de poliquetos comensales asociados (Fig. 3B).

Los resultados obtenidos de esta investigación contrastan con lo publicado por Martin & Britayev (1998), quienes afirman que el mayor número de hospedadores, y que están asociados a un mayor número de comensales, son organismos pertenecientes a filum Echinodermata. Sin embargo, existe representación de este tipo de simbiosis en el Caribe. Miller & Wolf (2008) reportaron las asociaciones simbióticas que establecen dos especies de erizo de mar en Las Bahamas con sus poliquetos comensales: *Archeopneustes hystrix* y *Linopneustes longispinus*. El erizo *Archeopneustes hystrix* presentó una importante prevalencia del poliqueto anfinómido *Benthoscolex cubanus*, sin reportarse en los erizos ninguna diferencia entre erizos infestados y no infestados en cuanto a la talla o el índice gonadal, por lo cual los autores sugieren una relación comensalista. Sin embargo, el comensal y el hospedador presentan tipos de alimentación similares, y debido a que el poliqueto habita cerca de la zona oral del erizo, no se descarta un caso de cleptoparasitismo. Por otro lado, el erizo *Linopneustes longispinus* se encontró en asociación con un poliqueto ectosimbionte no identificado perteneciente a la familia Spionidae. De la misma forma se sugirió una relación comensalista, puesto que no se encontraron diferencias considerando las mismas variables.

Otro caso de asociación comensalista entre equinodermos y poliquetos lo constituye la reportada por Gómez & Díaz-Díaz (2017), quienes publicaron la asociación entre el polinoido *Malmgreniella variegata* y el ofiuro *Ophionereis reticulata* en el sur del Caribe. Dichos autores encontraron dos especímenes del ofiuro en asociación con el poliqueto escamoso, con una prevalencia de infestación bastante baja (2,3%). Los autores afirman que se trata de un caso de comensalismo, puesto que no hay evidencia de daño sobre el hospedador, ni de beneficio mutuo.

La mayor cantidad de hospedadores de poliquetos comensalistas fue observada dentro del filum Cnidaria. Una de las especies más características de poliqueto comensalista, *Spirobanchus giganteus*, ha sido reportado numerosas ocasiones como epibionte en corales a lo largo del mundo. Rowley (2008) indica que esta especie está altamente adaptada a este modo de vida, y que la naturaleza de la relación entre este poliqueto y sus corales hospedadores está abierta a investigación futura.

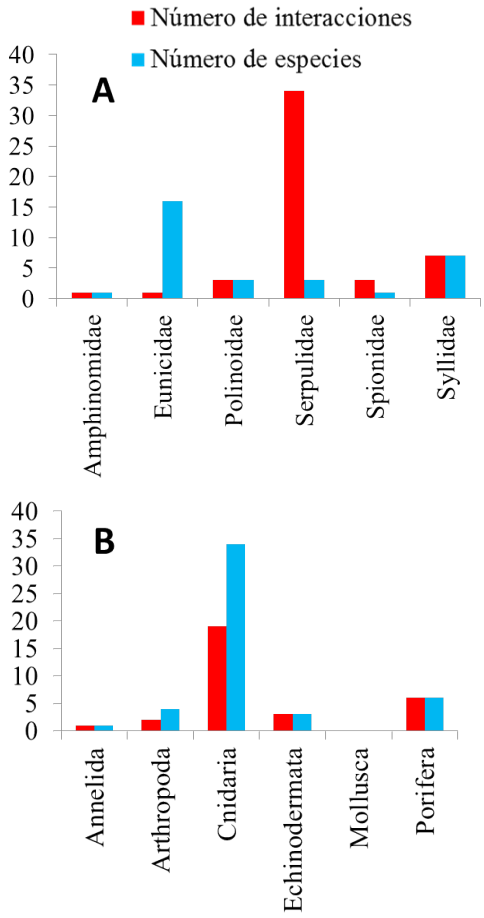

Fig. 3. A: Número de interacciones comensalistas y número de especies comensales en las familias de poliquetos del Caribe. B: Número de interacciones comensalistas y número de especies simbiontes en los fila de organismos hospedadores del Caribe.

Sin embargo, existen fuertes evidencias de una relación comensalista, puesto que muestran una distribución agregada fuertemente relacionada con las características de la especie sobre la cual habite, y además no hay evidencias que indiquen algún tipo de perjuicio sobre el hospedador. De todas maneras, lo más importante al abordar esta clase de relaciones no es la presencia o ausencia de beneficios o daños a cada participante, sino el balance entre los mismos. Hoeksema & Ten Hove (2017) reportaron por primera vez la asociación entre la especie nativa de serpúlido *S. giganteus* y la especie introducida de coral *Tubastraea coccinea* en Curazao. En el mismo estudio, este poliqueto fue reportado como comensal de la especie *Rhizopsammia goesi*, siendo estos los primeros registros de una asociación entre esta especie de serpúlido y corales escleractinidos azooxantelados. La relación entre *S. giganteus* y *T. coccinea* es digna de mención, puesto que este coral no era conocido como hospedador de dicho poliqueto, aun teniendo las dos especies la misma distribución en el Indopacífico.

Entre los reportes realizados en el Caribe sobre relaciones comensalistas entre cnidarios y poliquetos caben destacar el publicado por Fernández *et al*. (2012), en el cual puntualiza la presencia de poliquetos de las familias Eunicidae y Syllidae sobre colonias de *Orbicella annularis* en el Archipiélago de Los Roques y en el Parque Nacional San Esteban. La familia Eunicidae resultó dominante, y los autores atribuyeron dicha dominancia a sus características anatómicas y fisiológicas, que permiten abrirse paso por la matriz calcárea del coral mediante la abrasión mecánica producida sobre la estructura carbonatada del coral por acción de sus desarrolladas mandíbulas y facilitada por la secreción de mucus. Por presentarse cierto perjuicio en la estructura del hospedador como consecuencia de la actividad del eunícido, su denominación de comensalista queda abierta a discusión. Por otra parte, los sílidos poseen una historia de vida muy distinta: no poseen estructuras mandibulares robustas y no parecen perjudicar a su hospedador; se trata de una familia de organismos clásicamente oportunistas, muy bien representada dentro de la criptofauna (Fernández *et al*. 2012).

El comensalismo es un fenómeno relativamente común entre poliquetos, habiendo sido reportado por Liñero & Díaz-Díaz (2011) entre la especie de sílido *Parapionosyllis longicirrata* y el onúfido hospedador *Americonuphis magna*. Andrade & Liñero-Arana (1996) puntualizan la posibilidad que brinda *A. magna* a diversos organismos simbiontes como generador de sustrato colonizable gracias a la construcción de sus tubos, con el cual ofrecen protección contra la depredación y posibilidad de conseguir alimento. Un relación interespecífica comensalista de poliquetos también fue estudiada por Salazar (2013) en el Caribe mexicano, quien reporta la presencia del gusano escamoso *Halosydna hartmanae* asociado a los tubos del terebélido *Thelepus setosus* como un ejemplo de comensalismo, en el cual *H. hartmanae* se beneficia de su hospedador obteniendo alimento. Este autor indica además que el comportamiento comensalista, con tendencia a asociarse con terebélidos, es común entre las especies del género *Halosydna*.

Los reportes de relaciones comensalistas en las cuales el hospedador es un crustáceo han sido realizados por Salazar (2013) y Orensky & Williams (2009). El

Tabla 1. Número de interacciones mutualistas y parasíticas y número de especies mutualistas y parásitas en las familias de poliquetos del Caribe.

Tipo de interacción	Familia simbionte	Número de interacciones	Número de especies
Mutualismo	Eunicidae	1	1
Mutualismo	Sabellidae	1	1
Parasitismo	Oenonidae	1	1
Parasitismo	Syllidae	7	4

Tabla 2. Número de interacciones mutualistas y parasíticas y número de especies en los fila de organismos hospedadores del Caribe.

Tipo de interacción	Phyllum hospedador	Número de interacciones	Número de especies
Mutualismo	Cnidaria	2	1
Parasitismo	Annelida	1	1
Parasitismo	Echinodermata	1	1
Parasitismo	Porifera	3	6

primer autor reporta la presencia del polinoido *Halosydna latior* en la concha habitada por el anomuro *Petrochirus californiensis*, y describe esta relación como comensalista, puesto que el poliqueto probablemente se ve beneficiado por las actividades de alimentación de *P. californiensis*, y no existe evidencia alguna de que la actividad del simbionte perjudique al crustáceo. Orensky & Williams (2009) reportan la presencia del espionido *Polydora nanomon* habitando dentro de tres tipos de conchas de crustáceos anomuros en Jamaica. El espiónido no fue observado habitando en conchas de moluscos vivos; según los autores, este es un ejemplo de comensalismo obligatorio.

Mutualismo en poliquetos en el Caribe

Las relaciones mutualistas son las más difíciles de detectar y estudiar. En la presente investigación, los casos claramente reportados como mutualismo son prácticamente inexistentes, y se encuentran resumidos en la Tabla 1. Solo las familias Sabellidae y Eunicidae mostraron una relación mutualista reportada como tal, con una sola especie cada una, y con un solo tipo de interacción. La única especie reportada como hospedera de poliquetos simbiontes mutualistas perteneció al filum Cnidaria, con solo dos especies simbiontes reportadas (Tabla 2).

López *et al*. (2008) reportan la presencia de tubos biogénicos en la estructura del coral de aguas profundas *Madracis myriaster* en Colombia, correspondientes a las especies *Paramarphysa* sp. y un Fabriciidae no identificado, los cuales no perjudican el desarrollo y la supervivencia del coral, atribuyendo a este caso una relación similar a la reportada por Roberts (2005).

De acuerdo a Roberts (2005), la asociación de corales de ambientes profundos como *Lophelia pertusa y Madrepora ocullata* con invertebrados tubícolas como *Eunice norvegica* ha sido descrita como una relación que le permite a ambas partes obtener beneficios para sobrevivir en este tipo de ambiente; los poliquetos tubícolas, tras implantarse en el tejido coralino, son calcificados e incorporados en la matriz del esqueleto, lo cual les confiere protección y sostén adicional, al mismo tiempo que limpian los pólipos de sedimentos, defienden la colonia contra agresores y estimulan su crecimiento y desarrollo con el intrincado sistema de tubos gradualmente incorporados dentro del esqueleto. Tales estructuras son útiles para el organismo tubícola como protección, ventilación o fuente de alimento, beneficiándose de los detritos, partículas y microorganismos atrapados por los pólipos o en el mucus secretado por el coral. El efecto de los tubos incluidos en el esqueleto coralino, combinado con el incremento de peso por el crecimiento de la colonia, ocasiona su colapso y el rompimiento de ramas adultas, que al caer cerca de la colonia original, constituyen el sustrato de crecimiento horizontal del andamiaje coralino. Eventualmente, los fragmentos o colonias hijas crecen lo suficiente y se fusionan con el resto de la estructura gracias a la capacidad de anastomosis de estos corales, conformando parches coralinos con la forma de anillo característico de ambientes afóticos, cuya parte viva de la estructura coralina se encuentra apoyada sobre fragmentos de coral muerto y sedimentos (Rogers 2004).

Parasitismo en poliquetos en el Caribe

En la presente investigación se encontraron cinco publicaciones en las cuales se trataban relaciones interespecíficas con poliquetos identificadas claramente como parasíticas por sus autores. Se encontraron especies de poliquetos parásitos pertenecientes a dos familias (Oenonidae y Syllidae), entre las cuales los sílidos estuvieron mejor representados con un total de 4 especies parásitas, involucradas entre todas en 7 tipos distintos de interacciones con diferentes hospedadores (Tabla 1). Los organismos hospedadores estuvieron distribuidos en tres fila (Annelida, Echinodermata y Porifera), entre los cuales se reportó para el filum Porifera la mayor cantidad de especies hospedadoras de poliquetos parásitos (6 especies), involucradas en asociaciones con tres especies de poliquetos (Tabla 2).

Clásicamente, cuando se toma en cuenta el tema del parasitismo en poliquetos, se piensa en las relaciones establecidas por las especies pertenecientes a la familia Syllidae y las esponjas hospedadoras, puesto que a nivel mundial este tipo de simbiosis se encuentra muy bien documentado. Para el Caribe, cabe destacar el aporte realizado por Lattig & Martin (2011), quienes reportaron la asociación de diferentes especies de sílidos del género *Haplosyllis* con poríferos en el Caribe. Se observó en los poliquetos ciertas características que podrían constituir fuertes adaptaciones a la vida endosimbionte parasítica, como una alta plasticidad en tipos de reproducción, y altas densidades poblacionales en las esponjas hospedadoras; la especie *Haplosyllis aplysinicola* fue encontrada en densidades de 50 a 200 especímenes por fragmento de esponja (1-5 cm^3). Según los mismos autores, las especies del género *Haplosyllis* son comúnmente encontradas en asociación con esponjas y gorgónidos, y clásicamente se han descrito como especies parásitas, puesto que

modifican la morfología de sus hospedadores y presentan comportamientos cleptoparasíticos; sin embargo, la naturaleza real de su asociación es aún incierta.

El conocimiento sobre el significado ecológico de las relaciones entre las esponjas y las especies del género *Haplosyllis* han sido discutidas por López *et al*. (2001), quienes postularon la posible existencia de dos diferentes estrategias de vida: depredadores de esponjas muy especializados (para especies de poliquetos grandes y de zonas templadas) y endosimbiontes estrictos (para poliquetos pequeños tropicales). Según Lattig & Martin (2011), los *Haplosyllis* tropicales endosimbiontes son comúnmente encontrados en muy altas densidades dentro de su hospedador, y viven dentro de los canales acuíferos de la esponja alimentándose del tejido del hospedador. Aunque clásicamente la relación entre poliquetos sílidos y poríferos ha sido considerada parasítica, no se descarta una posible asociación mutualista. Lattig & Martin (2011) proponen que quizá la esponja, para beneficiarse tróficamente de esta asociación, podría alimentarse de las bacterias asociadas a la materia fecal proveniente de los gusanos.

El ofiuro *Ophiocoma echinata* también fue reportado como hospedador del parásito *Branchiosyllis exilis* en el Caribe por Hendler & Meyer (1982), quienes describieron esta relación como facultativa: el sílido aplica un mecanismo de reconocimiento activo sobre el ofiuro; esta habilidad es típica de los parásitos (Clark 1956). Por su ubicación en el hospedador (cerca de la cavidad oral), se propuso una relación de cleptoprasitismo.

Sobre el futuro del estudio de la simbiosis en poliquetos en la región del Caribe

Como resultado más relevante de esta investigación, se tiene que la escasez de estudios dedicados a ahondar en el conocimiento de la diversidad de especies simbiontes y de tipos de relaciones que establecen con sus hospedadores en el Caribe, así como de la naturaleza de las mismas y los mecanismos que las condicionan es abrumadora, sobre todo considerando la alta biodiversidad registrada típicamente para esta región, y teniendo en cuenta además la gran cantidad de información generada sobre el tema para otras partes del mundo: la mayor densidad de trabajos publicados sobre este tópico se restringen a la costa nororiental del Atlántico y al océano Índico. Teniendo esto en cuenta, se hace hincapié en la necesidad de aumentar la información que se genera sobre la simbiosis en poliquetos en el Caribe. La mayoría de los trabajos revisados en esta oportunidad tienen un enfoque estrictamente taxonómico, por lo cual se sugiere incluir información sobre la ecología de la especie descrita y su hospedadora. Es evidente que existe aún muchísimo trabajo por hacer, y respecto a esto, Martin & Britayev (1998) expresan que existen tantas interrogantes sobre los poliquetos simbiontes que, sin importar el enfoque de su estudio, el esfuerzo dedicado siempre será recompensado.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ahmadjian, V. & S. Paracer. 1986. *Symbiosis*: *An Introduction to Biological Associations*. University Press of New England.

Andrade, J. & I. Liñero. 1996. Macrofauna epibionte de los tubos de *Americonuphis magna* (Andrews, 1891). *Saber* 8(2): 28-35.

Barrows, E. 2000. *Animal Behavior Desk Reference*. *A Dictionary of Animal Behavior*, *Ecology*, *and Evolution*, Second Edition. CRC Press, Boca Raton, Florida.

Britayev, T.A. 1989. *The symbiotic Polychaetes*: *Morphology*, *Ecology and Distribution*. *In*: *Symbiosis among marine animals*. V.A. Sveshnicov (ed), Moscú: A.N. Servertzov Institute, Russian Academy of Sciences, pp. 60-74.

Britayev, T. & T. Antokhina. 2012. Chapter 1: *Symbiotic polychaetes from Nhatrang Bay*, *Vietnam*. T. Britayev y D. Pavlov (Ed), Benthic fauna of the Bay of Nhatrang, Southern Vietnam Volume 2. Moscú, KMK Scientific Press Ltd. 2012.

Cárdenas-Oliva, A. 2010. Poliquetos fitófilos de la costa oriental de Venezuela. Trab. Grad. M. Sc. Ciencias Marinas. Universidad de Oriente, Instituto Oceanográfico de Venezuela.

Carrera, L. & S. Salazar. 1998. A new genus and 12 new species of Eunicidae (Polychaeta) from the Caribbean Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 78: 145-182

Cheng, T.C. 1967. *Marine molluscs as hosts for symbioses with a review of known parasites of commercially important species*. In: F.S. RUSSELL (Ed.). Advances in marine biology. London, Academic Press, vol. 5, XIII, 424 pp.

Clark, R.B. 1956. LII. *Capitella capitata* as a commensal, with a bibliography of parasitism and commensalism in the polychaetes. *Ann. Mag. Nat. Hist.*: *Ser.* 12, 9:102, 433-448, DOI: 10.1080/00222935608655838.

Collocott, T.C. 1972. *Dictionary of Science and Technology*. Barnes & Amp; Noble. New York.

Das, A. & A. Varma. 2009. Chapter 1. *Symbiosis*: *The Art of Living*. En: A. Varma y A.C. Kharkwal (eds.), Symbiotic Fungi, Soil Biology 18, DOI: 10.1007/978□3□540□95894□9_1, Springer□Verlag Berlin Heidelberg.

Dean, H. 2012. A literature review of the Polychaeta of the Caribbean Sea. *Zootaxa* 3596: 1-86.

Dimock Jr, R.V. & D. Davenport. 1971. Behavioral specificity and the induction of host recognition in a symbiotic polychaete. *Biol*. *Bull*. 141: 472-48.

Dimock Jr, R.V. & J.G. Dimock. 1969. A possible "defense" response in a commensal polychaete. *The Veliger* 12: 65-68.

Fauchald, K. & P. Jumars. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanography and Marine Biology. *An Ann*. *Rev*. 17: 193-284.

Fernández, P., D. Bone & C. Rodríguez. 2012. Cryptofaunal polychaetes from oceanic and continental reefs in Venezuela. *Bull*. *Mar*. *Sci*. 88(2): 339-352.

Figueras, A.J. & W.S. Fisher. 1988. *Ecology and evolution of bivalve parasites*. American Fisheries Society Special Publication, American Fisheries Society, Maryland, Virginia, 18: 130-137.

Gherardi, M., A. Giangrande & G. Corriero. 2001. Epibiontic and endobiontic polychaetes of *Geodia cydonium* (Porifera, Demospongiae) from the Mediterranean Sea. *Hydrobiologia* 443: 87-101.

Gómez, M. & O. Díaz-Díaz. 2017. Association between the polynoid *Malmgreniella variegate* (Polychaeta: Polynoidae) and *Ophionereis reticulate* (Ophiuroidea: Ophionereididae) first record to the Southeastern Caribbean. *Rev*. *Biol*. *Trop*. 65(1): 85-91.

Hendler, G. & D. Meyer. 1982. An association of a polychaete, *Branchiosyllis exilis* with an ophiuroid, *Ophiocoma echinata*, in Panama. *Bull*. *Mar*. *Sci*. 32(3): 736-744.

Hoeksema, B. & H. Ten Hove. 2017. The invasive sun coral *Tubastraea coccinea* hosting a native Christmas tree worm at Curaçao, Dutch Caribbean. *Mar*. *Biodiversity* 47:59-65.

Hoeksema, B., M. van Beusekom, H. ten Hove, V. Ivanenko, S. van der Meij & G. van Moorsel. 2017. *Helioseris cucullata* as a host coral at St. Eustatius, Dutch Caribbean. *Mar*. *Biodiversity* 47: 71-78.

Lattig, P. & D. Martin. 2011. Sponge-associated *Haplosyllis* (Polychaeta: Syllidae: Syllinae) from the Caribbean Sea, with the description of four new species. *Sci*. *Mar*. 75(4): 734-759.

Leung, T. & R. Poulin. 2008. Parasitism, commensalism, and mutualism: exploring the many shades of symbioses. *Life Environ*. 58 (2): 107-115.

López, E., G. San Martín & M. Jiménez. 1996. Syllinae (Syllidae, Annelida, Polychaeta) from Chafarinas lslands (Alborán Sea, W Mediterranean). *Misc*. *Zool*. 19(1): 105-117.

López, E., T.A. Britayev, D. Martin & G. San Martín. 2001. New symbiotic associations involving Syllidae (Annelida: Polychaeta), with some taxonomic and biological remarks on *Pionosyllis magnifica* and *Syllis* cf. *armillaris*. *J*. *Mar*. *Biol*. *Ass*. *U.K*. 81(3): 399-409.

López, T., N. Santodomingo & J. Reyes. 2008. Presencia de tubos calcáreos biogénicos en la estructura del coral *Madracis myriaster* (Scleractinia: Pocilloporidae) de aguas profundas en el Caribe Colombiano. *Bol*. *Invest*. *Mar*. *Cost*. 37 (2) 227-233.

Liñero, I. & O. Díaz-Díaz. 2006. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) epibiontes de *Spondylus americanus* (Bivalvia: Spondylidae) en el Parque Nacional Mochima, Venezuela. *Rev*. *Biol*. *Trop*. 54(3): 755-772.

Liñero, I. & O. Díaz-Díaz. 2011. Poliquetos de Venezuela. I. *Aspectos biológicos y ecológicos*. Fondo Editorial de la Universidad de Oriente. Venezuela. 147 pp.

Mackenzie, A., A. Ball & S. Virdee. 1998. *Instant notes in ecology*. Hames, D. (Ed). Bios Scientific Publishers Limited. Springer. New York, USA.

Margalef, R. 1980. Ecología. Barcelona: Ediciones Omega S.A.

Margulis, L. & R. Fester. 1991. Symbiosis as a source of evolutionary innovation: Speciation and morphogenesis. University of Massachusetts Amherst Massachusetts Lynn Margulis MIT Press.

Marsden, J., B. Conlin & W. Hunte. 1989. Habitat selection in the tropical polychaete *Spirobranchus giganteus*. II. Larval preferences for corals. *Mar*. *Biol*. 104: 93-99.

Marsden, J. 1992. Reproductive isolation in two forms of the Serpulid Polychaete, Spirobranchus Polycerus (Schmarda) in Barbados. *Bull. Mar. Sci*. 51(1): 14-18.

Martin, D. 1996. A new species of *Polydora* (Polychaeta, Spionidae) associated with the excavating sponge *Cliona viridis* (Porifera, Hadromerida) in the northwestern Mediterranean Sea. *Ophelia* 45: 159-174.

Martin, D. & T.A. Britayev. 1998. Symbiotic polychaetes: Review of known species. *Oceanogr. Mar. Biol.: An Ann. Rev*. 36: 217-340.

Martin, D., M. Aguado & T. Britayev. 2009. Review of the Symbiotic Genus Haplosyllides (Polychaeta: Syllidae), with a Description of a New Species. *Zool. Sci*. 26(9): 646-655.

Martin, D., J. Gil, C. Abgarian, E. Evans & E. Turner. 2015. *Proceraea janetae* sp. nov. (Annelida, Syllidae, Autolytinae), a scleractinian coral feeder from Grand Cayman Island. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K*. 95(4): 703-712.

Miller, W. & M. Wolf. 2008 .*Crawling with worms*: *A look at two symbiotic relationships between polychaetes and urchins from the Bahamas*. University of Oregon Scholars' Bank (pp. 1-10. https://scholarsbank.uoregon.edu/dspace/handle/1794/6875). Oregon: University of Oregon.

Miloslavich, P., J.M. Díaz, E. Klein, J.J. Alvarado, C. Díaz, J. Gobin, E. Escobar-Briones, J.J. Cruz-Motta, E. Weil, J. Cortés, C. Bastidas, R. Robertson, F. Zapata, A. Martín, J. Castillo, A. Kazandjian & M. Ortiz. 2010. Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PloS ONE* 5(8) e11916: 1-25.

Musco, L. & A. Giangrande. 2005. A new sponge. associated species, *Syllis mayeri* n. sp. (Polychaeta: Syllidae), with a discussion on the status of *S. armillaris* (Müller, 1776)*. *Sci. Mar*. 69(4): 476-474.

Orenksy, L. & J. Williams. 2009. Morphology and ecology of a new sexually dimorphic species of *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) associated with hermit crabs from Jamaica, West Indies. *Zoosymposia* 2: 229-240.

Oulhen, N., Schulz, B. & Carrier, T. 2016. English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech, '*Die Erscheinung der Symbiose*' ('*De la symbiose*'). *Symbiosis* DOI 10.1007/s13199-016-0409-8.

Paris, J. 1955. Commensalisme et parasitismechez les annelids polychètes. *Vie et Milieu* 525-536.

Pawlik, J.R. 1983. A Sponge-Eating Worm from Bermuda: *Branchiosyllis oculata* (Polychaeta, Syllidae). *Mar. Ecol*. 4(1): 65-79.

Pettibone, M. 1991. Polynoid polychaetes commensal with antipatharian corals. *Proc. Biol. Soc. Wash*. 104(4): 714:726.

Poulin, R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*. 2nd ed, Princeton University Press, Princeton.

Richardson, D. 1999. War in the world of lichens: parasitism and symbiosis asexemplified by lichens and lichenicolous fungi. *Mycology Res*. 103:641-650.

Ríos, G. & O. Díaz-Díaz. 2014. Syllidae (Annelida: Polychaeta) asociados a *Tedania ignis* (Porifera: Tedaniidae) en laguna La Restinga, Isla Margarita, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 53(2): 235-240.

Roberts, M.R., C.J. McClean, J.E.N. Veron, J.P. Hawkins J.P., Allen G.R., McAllister D.E., Mittermeier, C.G., Schuelter F.W., Spalding M., Wells F., Vynne C. & Werner T.B. 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295: 1280-1284.

Roberts, J.M. 2005. Reef-aggregating behavior by symbiotic eunicid polychaetes from cold-water corals: do worms assemble reefs? *J. Mar. Biol. Ass. UK* 85: 813-819.

Rogers, A. 2004. The biology, ecology and vulnerability of deep-water coral reefs. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, British Antarctic Survey, Cambridge.13 pp.

Rowley, S. 2008. A critical evaluation of the symbiotic association between tropical tube-dwelling Polychaetes and their Hermatypic coral hosts, with a focus on *Spirobranchus giganteus* (Pallas, 1766). *The Plymouth Stud. Sci*. 1(2): 335-353

Ruiz, J. 2011. Anoplosyllinae y Eusyllinae (Polychaeta: Syllidae) del Gran Caribe, con comentarios sobre materiales tipo y no tipo. *Bol. Invest. Mar. Cost*. 40(2): 271-291.

San Martín, G. & R. Sardá. 1986. Sobre la presencia de un Arabélido (Polychaeta: Arabellidae) parásito de Sílidos (Polychaeta: Syllidae), del género *Labrorostratus* en

las costas españolas. *Bol. r. Soc. Esp. Hist. Nat., Biol.* 82, 141-146.

Salazar, P. 2013. Revision of *Halosydna* Kinberg, 1856 (Annelida: Polychaeta: Polynoidae) from the Tropical Eastern Pacific and Grand Caribbean with descriptions of new species. *J. Nat. Hist.* http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2012.752934.

Schiff, J. & H. Lyman. 1982. *On the origins of chloroplasts*. Elsevier. North Holland, New York-Amsterdam-Oxford.

Sigvaldadottir, E. & D. Desbruyeres. 2003. Two new species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vents. *Cah. Biol. Mar.* 44: 219-225

Simon, C., G. San Martin & G. Robinson. 2014. Two new species of Syllis (Polychaeta: Syllidae) from South Africa, one of them viviparous, with remarks on larval development and vivipary. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 94(4): 729-746.

Storch, V. & R. Niggemann. 1967. Auf Echinodermen lebende Polychaeten. *Kieler Meeres forschungen* 23: 156-164.

Ten Hove, H. 1989. Serpulinae (Polychaeta) from the Caribbean: IV- *Pseudovermilia madracicola sp. n., a symbiont of corals*. Studies in honour of Dr. Pieter Wagenaar Hummelinck. Foundation for Scientific Research in Surinam and the Netherlands Antilles. 123: 135-144.

Tsurumi, M. & M. Reiswig. 1997. Sexual versus asexual reproduction in an oviparous rope-form sponge, *Aplysina cauliformis* (Porifera, Verongida). Invertebrate Reproduction and Development 32: 1-9.

Uebelacker, J. 1978. A new parasitic polychaetous annelid (Arabellidae) from the Bahamas. *J. Parasitol.* 64(1): 151-154.

Williams, J.D. & J.J. McDermott. 2004. Hermit crab biocoenoses: A worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 305: 1-128.

Zimmer, C. 2008. The most popular lifestyle on Earth. *Conserv. Mag.* 9(4): 20-27.

Recibido: Enero 2019
Aceptado: Julio 2019

ANEXO I

Tabla 3. Lista de especies de poliquetos simbiontes y organismos hospedadores en el Caribe.

Especie simbionte	Phyllum hospedador	Clase hospedador	Especie hospedador	Tipo de simbiosis reportada	Fuente
Familia Amphinomidae					
Benthoscolex cubanus	Echinodermata	Echinoidea	*Archeopneustes hystrix*	Comensalismo	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Eurythöe complanata	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	MILLER & WOLF, 2008
Familia Cirratulidae					
Timarete tentaculata	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Dorvilleidae					
Dorvillea cerasina	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Eunicidae					
Eunice cariboea	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Eunice filamentosa	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Eunice romanvivesi	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Eunice rubra	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Eunice sp.	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Eunice vittata	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Eunice websteri	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Fauchaldius cyrtauloni	Porifera	Hexactinellida	*Cyrtaulon sigsbeei*	Desconocido	CARRERA & SALAZAR 1998
Lysidice ninetta	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Marphysa belli	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Marphysa cf. conferta	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Marphysa cf. longula	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Marphysa longula	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Marphysa sp.	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Nematonereis hebes	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Nematonereis sp.	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Palola siciliensis	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Palola sp.	Cnidaria	Anthozoa	*Orbicella annularis*	Comensalismo	FERNANDEZ *et al*. 2012
Paramarphysa sp.	Cnidaria	Anthozoa	*Madracis myriaster*	Mutualismo	LÓPEZ *et al*. 2008

Familia Fabriciidae					
Pseudoaugeneriella sp.	Porifera	Demospongiae	*Ircinia strobilina*	Desconocido	GIANGRANDE *et al*. 2007
Familia Flabelligeridae					
Piromis sp.	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Hesionidae					
Podarke obscura	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Lumbrineridae					
Lumbrineris inflata	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Nereididae					
Nereis splendida	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Nereis riisei	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Oenonidae					
Labrorostratus luteus	Annelida	Polychaeta	*Haplosyllis spongicola*	Parasitismo	UEBELACKER 1978
Familia Phyllodocidae					
Eumidia sanguinea	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Polynoidae					
Antipathypolyeunoa nuttingi	Cnidaria	Anthozoa	*Tanacetipathes tanacetum*	Desconocido	PETTIBONE 1991
Halosydna hartmanae	Annelida	Polychaeta	*Thelepus setosus*	Comensalismo	SALAZAR 2013
Halosydna latior	Arthropoda	Malacostraca	*Petrochirus californiensis*	Comensalismo	SALAZAR 2013
Halosydna leius	Cnidaria Mollusca	Anthozoa Bivalvia	*Corynactis californica* *Mytilus sp.*	Desconocido	SALAZAR 2013
Halosydna leucohyba	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Halosydna riojaenriquei	Mollusca	Bivalvia Gastropoda	*Spondylus limbatus* *Spondylus sp.* *Pinctada mazatlanica* *Hexaplex sp.*	Desconocido	SALAZAR 2013
Malmgreniella variegata	Echinodermata	Ophiuroidea	*Ophionereis reticulata*	Comensalismo	GÓMEZ& DÍAZ -DÍAZ 2017
Familia Sabellidae					
Fabricinae NI	Cnidaria	Anthozoa	*Madracis myriaster*	Mutualismo	LÓPEZ *et al*. 2008
Notaulax nudicollis	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Sabella melanostigma	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Serpulidae					
Hydroides bispinosa	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Hydroides dirampha	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Hydroides elegans	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ -

Hydroides gairacensis	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Hydroides parvus	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Hydroides sanctaecrucis	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Familia Serpulidae					
Hydroides sp.	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Pileolaria militaris	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Protula submedia	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Pseudovermilia holcopleura	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Pseudovermilia madracicola	Cnidaria	Anthozoa	*Madracis decactis* *Madracis pharensis*	Comensalismo	TEN HOVE 1989
Pseudovermilia occidentalis	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Salmacina amphidentata	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Sclerostyla ctenactis	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Serpula sp.	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Spirobranchus giganteus	Cnidaria	Anthozoa	*Acropora palmata* *Agaricia agaricites* *Agaricia humilis* *Agaricia lamarcki* *Colpophyllia natans* *Dendrogyra cylindrus* *Dichocoenia stokesii*	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017
			Diploria labyrinthiformis *Erythropodium caribaeorum*	Comensalismo	HOEKSEMA *et al*. 2015
			Eusmilia fastigiata	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
			Helioseris cucullata	Comensalismo	HOEKSEMA *et al*. 2017
			Madracis auretenra *Madracis decactis* *Madracis formosa* *Madracis pharensis*	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
			Meandrina danae	Comensalismo	HOEKSEMA *et al*. 2017
			Meandrina meandrites	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
			Montastraea annularis	Desconocido	MARSDEN *et al*. 1990
			Montastraea cavernosa	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017

			Montastraea cavernosas	Desconocido	MARSDEN *et al*. 1990
			Oculina valenciennesi	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
			Orbicella annularis	Comensalismo	HOEKSEMA *et al*. 2015; HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
			Orbicella faveolata	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
Familia Serpulidae					
			Orbicella franksi	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
			Plexaura homomalla	Comensalismo	HOEKSEMA *et al*. 2015
			Porites astreoides	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
			Porites branneri	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017
			Porites furcata	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
		Anthozoa			
Spirobranchus giganteus	Cnidaria		*Porites porites*	Comensalismo	MARSDEN *et al*. 1990; HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
			Pseudodiploria strigosa	Desconocido	MARSDEN *et al*. 1990
			Pseudodiploria strigosa *Rhizopsammia goesi* *Siderastrea siderea* *Stephanocoenia intersepta* *Tubastraea coccinea*	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017; HOEKSEMA *et al*. 2017
		Hydrozoa	*Millepora alcicornis*	Comensalismo	TEN HOVE 1989; HOEKSEMA & TEN HOVE 2017
			Millepora complanata	Comensalismo	HOEKSEMA & TEN HOVE 2017
	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Spirobranchus polycerus	Cnidaria	Anthozoa Hydrozoa	*Porites astreoides* *Millepora complanata*	Desconocido	MARSDEN 1992
Spirobranchus tetraceros	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Vermiliopsis annulata	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Vermiliopsis sp.	Cnidaria	Anthozoa	*Helioseris cucullata* *Stephanocoenia intersepta* *Tubastraea coccinea*	Comensalismo	HOEKSEMA *et al*. 2017

Familia Spionidae					
Paraprionospio pinnata	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Polydora nanomon	Arthropoda	Malacostraca	*Calcinus tibicen* *Paguristes sp.* *Phimochirus holthuisi*	Comensalismo	ORENSK& & WILLIAMS 2009
Polydora websteri	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Scolelepis squamata	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Spionidae NI	Echinodermata	Echinoidea	*Linopneustes longispinus*	Desconocido	MILLER & WOLF, 2008
Familia Syllidae					
Branchiosyllis exilis	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis* *Chondrilla nucula* *Ircinia felix*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Familia Syllidae					
Branchiosyllis exilis	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
	Echinodermata	Ophiuroidea	*Ophiocoma echinata*	Parasitismo	HENDLER & MEYER 1982
Branchiosyllis lorenae	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Branchiosyllis oculata	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Parasitismo	RÍOS *et al*. 2014
Exogone dispar	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis* *Ircinia felix* *Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Haplosyllides floridana	Porifera	Demospongiae	*Xestospongia muta*	Desconocido	MARTIN *et al*. 2011; RUIZ 2011
Haplosyllis agelas	Porifera	Demospongiae	*Agelas dispar*	Comensalismo	LATTIG & MARTIN 2011
Haplosyllis aplysinicola	Porifera	Demospongiae	*Aplysina sp.*	Comensalismo	LATTIG & MARTIN 2011
Haplosyllis cephalata	Porifera	Demospongiae	*Ircinia campana*	Comensalismo	LATTIG & MARTIN 2011
Haplosyllis chaetafusorata	Porifera	Demospongiae	*Verongula rigida*	Comensalismo	LATTIG & MARTIN 2011
Haplosyllis gula	Porifera	Demospongiae	*Neofibularia nolitangere*	Parasitismo	LATTIG & MARTIN 2011
Haplosyllis navasi	Porifera	Demospongiae	*Ircinia strobilina*	Comensalismo	LATTIG & MARTIN 2011
Haplosyllis niphatesicola	Porifera	Demospongiae	*Niphates erecta*	Comensalismo	LATTIG & MARTIN 2011
Haplosyllis spongicola	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis* *Chondrilla nucula*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
			Gelliodes sp.	Parasitismo	UEBELACKER 1978
			Ircinia felix	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
			Tedania (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Odontosyllis guillermoi	Mollusca	Bivalvia	*Crassostrea rhizophorae*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Opisthosyllis sp	Mollusca	Bivalvia	*Crassostrea rhizophorae*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Parapionosyllis longicirrata	Annelida	Polychaeta	*Americonuphis magna*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Parasphaerosyllis indica	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Proceraea anopla	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	DÍAZ & RÍOS 2014; RÍOS

Salvatoria clavata	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis* *Ircinia felix*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Salvatoria limbata	Porifera	Demospongiae	*Chondrilla nucula*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Syllis amica	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis* *Chondrilla nucula* *Ircinia felix*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Syllis armillaris	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis* *Ircinia felix*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
			Tedania (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Syllis corallicola	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Familia Syllidae					
Syllis cornuta	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis* *Ircinia felix*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Syllis fasciata	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Syllis garciai	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Syllis gerlachi	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Syllis gracilis	Porifera	Demospongiae	*Aplysina fistularis* *Chondrilla nucula* *Ircinia felix*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Syllis mayeri	Porifera	Demospongiae	*Ircinia strobilina*	Desconocido	MUSCO & GIANGRANDE 2005
Syllis prolifera	Porifera	Demospongiae	*Chondrilla nucula*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Syllis pseudoarmillaris	Annelida	Polychaeta	*Americonuphis magna*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2011
Trypanosyllis parvidentata	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Trypanosyllis prampramensis	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Trypanosyllis vittigera	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Trypanosyllis zebra	Porifera	Demospongiae	*Tedania* (*Tedania*) *ignis*	Desconocido	RÍOS *et al*. 2014
Familia Terebellidae					
Terebella pterochaeta	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Thelepus setosus	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Polycirrus plumosus	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006
Streblosoma hartmanae	Mollusca	Bivalvia	*Spondylus americanus*	Desconocido	LIÑERO-ARANA & DÍAZ - DÍAZ 2006