

# TENDENCIAS EVOLUTIVAS DEL DESARROLLO CORPORAL DE LOS ESPIÓNIDOS (SPIONIDAE: ANNELIDA). ¿CÓMO SE RELACIONA LA FORMA DEL CUERPO CON EL MODO DE VIDA?

VÍCTOR HUGO DELGADO-BLAS

*Universidad Autónoma del Estado de Quintana Roo, División de Ciencias, Ingeniería y Tecnología, Chetumal, Quintana Roo, 77019, México. [blas@uqroo.edu.mx](mailto:blas@uqroo.edu.mx); <https://orcid.org/0000-0003-0393-5218>*

**RESUMEN:** Se presenta la morfología de una de las familias más complejas y de mayor riqueza de especies de los poliquetos. Se estudia el desarrollo corporal de los espionidos y la relación de la forma del cuerpo con su modo de vida. Se analiza la tendencia evolutiva de cada una de las estructuras morfológicas de los espionidos y se formulan algunas hipótesis. Una de ellas, es que las branquias sin pinas son la condición plesiomórfica, ya que se encuentran en toda la familia, y las branquias con pinas es la condición derivada o apomórfica. Así como también, se analiza la tendencia evolutiva de la fusión de las branquias con respecto a las lamelas notopodales y se proponen tres hipótesis.

**Palabras clave:** evolución, morfología, polychaeta, sistemática, Spionidae.

**ABSTRACT:** This paper presents the morphology of one of the most complex and species-rich families of polychaetes. The body development of spionids and the relationship between body shape and lifestyle are studied. The evolutionary trend of each of the morphological structures of spionids is analyzed, and several hypotheses are formulated. One of these is that branchiae without pinnae are the plesiomorphic condition, as they are found throughout the family, while branchiae with pinnae are the derived or apomorphic condition. The evolutionary trend of branchiae fusion with respect to notopodal lamellae is also analyzed, and three hypotheses are proposed.

**Keywords:** evolution, morphology, polychaeta, systematics, Spionidae.

Recibido: septiembre 2025 Aceptado: enero 2026

## INTRODUCCIÓN

Los espionidos constituyen una de las familias más diversas y abundantes de poliquetos; actualmente incluye alrededor de 600 especies agrupadas en 40 géneros. Los espionidos habitan diferentes tipos de hábitat desde la zona intermareal hasta aguas profundas; existen pocas especies registradas en agua dulce, así como en las vecindades de las fosas hidrotermales. Numerosas especies viven libremente en limo y arena. También, muchas especies viven en madrigueras de sustratos calcáreos o en rocas, y algunas construyen tubos permanentes en sustratos blandos. Algunos espionidos, principalmente polidóridos tienen la capacidad de taladrar sustratos calcáreos, y algunas veces pueden llegar a ser consideradas plagas en la industria de maricultura.

## MORFOLOGÍA

El cuerpo de los espionidos es alargado, subcilíndrico en corte transversal y no está regionalizado. Los segmentos son numerosos, cortos y similares, pero los anteriores normalmente son más anchos y el cuerpo se va adelgazando posteriormente.

La forma del prostomio es variable; puede ser redondeada (Fig. 1A), puntiaguda (Fig. 1B), con forma de campana (Fig. 1C), bilobulado (Fig. 1D) o con proyecciones laterales (forma de T) (Fig. 1E), como si fueran cuernos frontales. Se observan papilas como “protuberancias” (Fig. 1F) en la región anterior del prostomio en algunas especies de *Paraprionospio* EHLERS, 1901 (DAUER 1985; DELGADO-BLAS & CARRERA-PARRA 2018), *Marenzelleria* MESNIL 1896 (VERRILL 1873; DAUER 1997), *Prionospio* MALMGREN, 1867 (MACIOLEK 1985; DELGADO-BLAS 2014, 2015) y *Streblospio* WEBSTER, 1879 (DAUER *et al.* 2003; DELGADO-BLAS *et al.* 2018). Estas papilas pueden estar dispersas aleatoriamente sobre la superficie prostomial o confinadas en cierta ubicación. Las papilas son eversibles y pueden ser de naturaleza sensorial durante la selección o rechazo de partículas de sedimentos (DAUER 1997; DAUER *et al.* 2003); y son de gran importancia

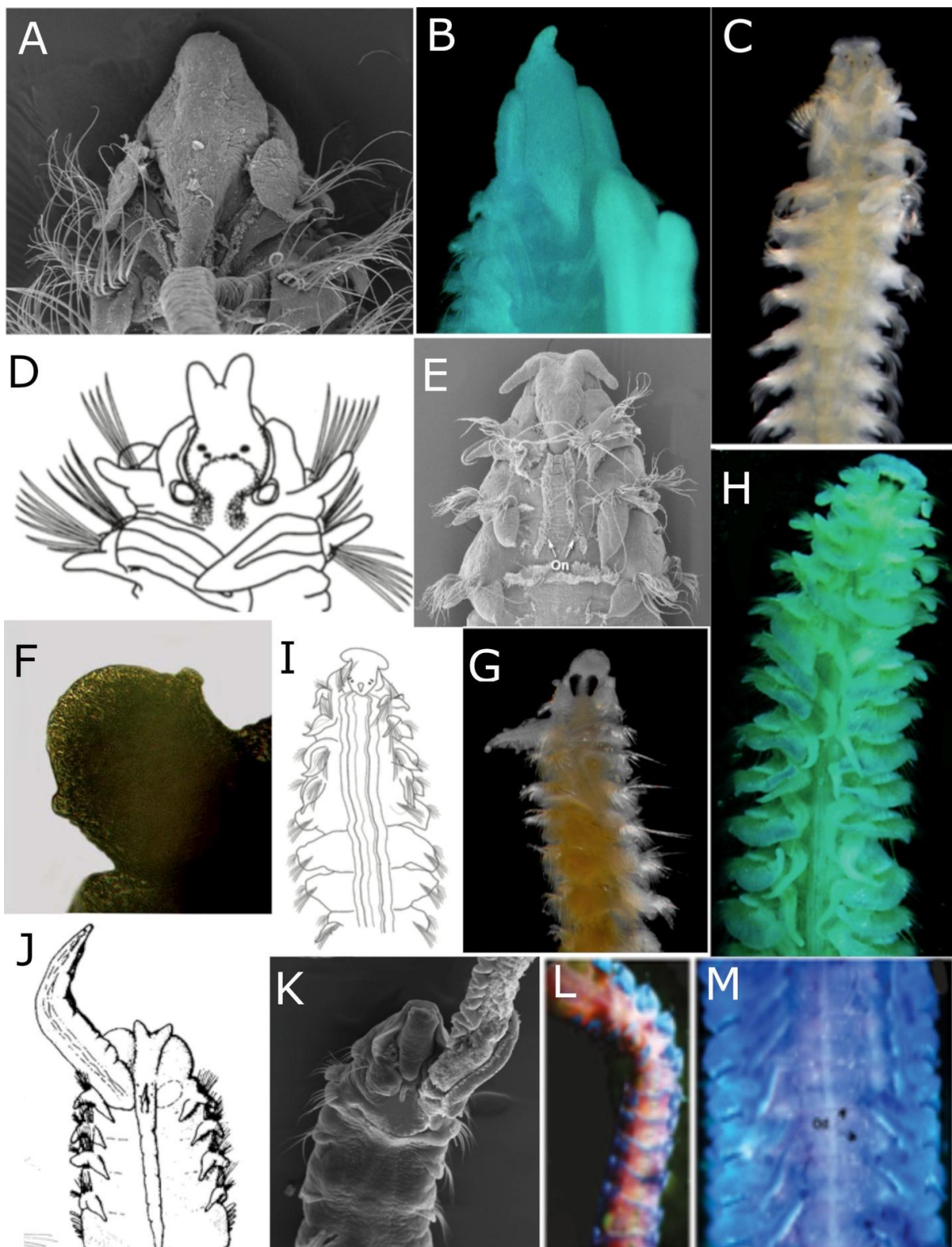


Figura 1. *Prionospio jonatani* A) Extremo anterior, vista dorsal (VD). *Dispio lenislamellata* B) Región anterior (VD). *Apoprionospio sanguarensis* C) Región anterior (VD). *Rhynchospio harrisae* D) Región anterior (VD). *Spiophanes* sp. E) Prostomio con cuernos laterales (VD). *Paraprionospio treadwelli* F) Prostomio mostrando chipotes (VD). *Prionospio gabriellae* G) Región anterior (VD). *Laonice ayseniensis* H) Región anterior, VD. *Spiophanes pulchram* I) Región anterior (VD). *Polydora biooccipitalis* J) Región anterior, VD. *Streblospio eridani* K) Región anterior, VD. L) crestas dorsales en setíferos medios (VD). *Dispio elegans* M) órganos dorsales de segmentos medios (VD). Modificados de: A, DELGADO-BLAS (2015); B, DELGADO-BLAS & DÍAZ-DÍAZ (2016); C, G, DELGADO-BLAS & FONSECA-GONZÁLEZ (2023); D, DELGADO-BLAS & DÍAZ-DÍAZ (2010); E, DELGADO-BLAS (2021); F, DELGADO-BLAS & CARRERA-PARRA (2018); H, DELGADO-BLAS *et al.* (2024); I, L, DELGADO-BLAS *et al.* (2019); J, BLAKE & WOODWICK (1972); K, MUNARI *et al.* (2020); M, DELGADO-BLAS *et al.* (2018).

taxonómica. Los ojos pueden faltar o consistir en varios pares en la región media del prostomio; estos pueden ser manchas pigmentarias negras (Fig. 1G) o rojas, y posiblemente facilitan la ayuda de la fototaxis. En *Scoelelepis squamata* (MULLER, 1806), las manchas oculares se han descrito como compuestas por solo dos células cada una: una célula pigmentaria y una célula receptora rabdomérica (RHODE 1991). Se puede desarrollar una carúncula en la región posterior del prostomio y en algunas especies puede extenderse por varios setígeros (Fig. 1A, B, D, H) y sobre ella puede presentarse un tentáculo occipital (Fig. 1I) (*Laonice* MALMGREN 1867; *Scoelelepis* BLAINVILLE 1828 y *Spiophanes* GRUBE 1860); aunque *Polydora bioceppitalis* BLAKE & WOODWICK 1972 tiene dos antenas sobre la carúncula (Fig. 1J) (BLAKE & WOODWICK 1972). En *Streblospio* WEBSTER 1879, una estructura similar (antena o papila) (Fig. 1K) está separada del prostomio, encontrándose entre las branquias (DELGADO-BLAS *et al.* 2018). En su región posterior, puede estar presente un par de órganos nucales ciliares que varían considerablemente en tamaño y apariencia. Pueden ser cortos, extendiéndose sólo hasta el final de la carúncula (Fig. 1A, D), o pueden continuar por muchos segmentos a lo largo del cuerpo (Fig. 1H, I, L, M). Estos órganos nucales alargados pueden aparecer como un par continuo a lo largo del dorso o ser interrumpidos segmentariamente (Fig. 1L, M); pueden ser rectos, curvos o diagonales (Fig. 1M). Estos tipos de bandas ciliares segmentarias o metaméricas fueron denominadas órganos ciliares dorsales por SÖDERSTRÖM (1920). La disposición y organización de éstos órganos nucales y dorsales, con o sin cilios, son caracteres taxonómicos importantes.

El peristomio es aqueto, puede ser largo y formar un par de lóbulos laterales que se amplían hasta formar alas laterales membranosas erectas (Fig. 1A) (*Paraprionospio* CAULLERY 1914, *Prionospio* MALMGREN 1867); y se extiende antero-ventralmente, alrededor de la boca. En *Paraprionospio* y *Streblospio* el peristomio y el primer segmento están completamente fusionados ventro-lateralmente. Este segmento presenta setas que se pierden durante la metamorfosis de la forma larval al adulto; por el contrario, los adultos de *Prionospio* conservan las setas en el primer segmento, que no está, o sólo parcialmente está fusionado al peristomio (BLAKE *et al.* 2020).

Todos los espiónidos poseen un par de palpos tentaculares (Fig. 1J; 2A, B) que salen de la región posterior dorsal del peristomio; son largos y muy activos, que se usan para recolectar partículas de la columna de agua o de la superficie del sedimento, para la construcción de tubos y/o alimentación (DORSETT 1961). Cada palpo presenta un surco ciliado que actúa como un canal (Fig. 2B) para transportar partículas a la boca e ingerirlas. Según WORSAAE (2003) hay 13 caracteres de cilios palpaes en 10 géneros de espiónidos. Sin embargo, estos patrones ciliares no se han utilizado en análisis filogenético, ni como caracteres taxonómicos. Posiblemente, porque en la mayoría de las especies, cuando son capturadas pierden sus palpos y por lo tanto, no existe suficiente información morfológica. En *Paraprionospio*, hay un par de fundas basales que rodea la base de los palpos y en algunas especies de *Prionospio* (Fig. 2C). Una funda similar está presente en *Scoelelepis*, pero típicamente se fusiona con el palpo y es difícil de discernir (Fig. 2A), y en algunas especies de este género el borde de esta funda puede ser papilado (Fig. 2D).

La división del peristomio con el primer setígero es difícil de distinguir, pero este último es usualmente birrámeo y bien desarrollado (FOSTER 1971). Sin embargo, en muchas especies de géneros (*Polydora* BOSC 1802, *Boccardia* CARAZZI 1893, *Prionospio* y *Scoelelepis*) no hay notosetas en el segmento 1; otros parápodos son birrámeos y constan de crestas pequeñas o almohadillas sin acículas. Hay usualmente lamelas postsetales asociadas a los notópodos y neurópodos de la región anterior (Fig. 2E); todas las lamelas tienden a decrecer en tamaño en la región posterior; en algunos géneros, la lamela postsetal ó lóbulo está bien desarrollada y en ocasiones forma una membrana dorsal (cresta) (Fig. 2F) (*Prionospio* y *Laonice* MALMGREN 1867), que conecta los parápodos de los segmentos inmediatamente después de las branquias, o pueden aparecer en los setígeros medios o posteriores. También, algunas especies presentan crestas ventrales (*Prionospio*, *Laubierellus* MACIOLEK 1981) que se extienden de la lamela neuropodial postsetal; la presencia y forma de éstas tienen importancia taxonómica. Otra estructura similar a las crestas dorsales es la costilla dorsal transversal (gruesa y baja) que se encuentra en el setígero 1 en *Paraprionospio*. En *Streblospio* presenta un collar dorsal membranoso que forma una bolsa en el setígero 2 (Fig. 1K; 2G) y en algunos setígeros

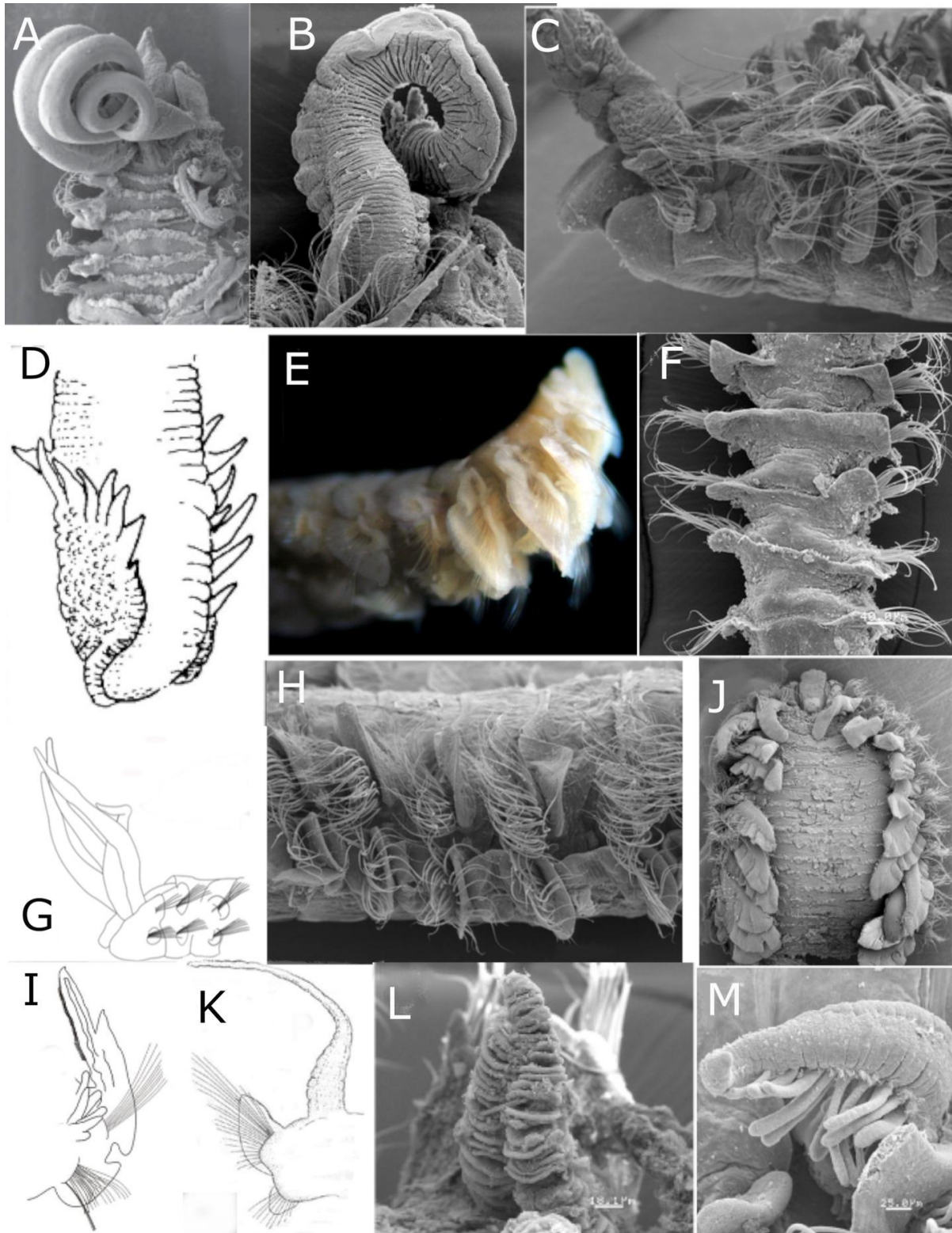


Figura 2. *Scoelepis (S.) lighti* A) Región anterior, vista dorsal (VD). *Prionospio* sp. (VDV) B) Palpo. *Prionospio crassumbranchiata* C) Región anterior, vista dorsal (VL), con funda palpal. *Scoelepis (P.) texana* D) Palpo con papilas. *Prionospio newportensis* E) Región anterior, VL. *Prionospio* sp. F) Cresta y pliegue dorsal (VD). *Streblospio padventralis* G), Región anterior, vista lateral. *Prionospio crassumbranchiata* H) bolsas interparapodiales (VL). *Dispio elegans* I) Parápodo y branquias (VL). *Scoelepis* sp. J) Extremo anterior mostrando branquias fusionadas a las notolamelas (VD). K) Parápodo y branquias cirriforme. *Apoprionospio* sp. L) Branquia con lamelas apiladas. *Prionospio* sp. M) Branquia pinada. Modificados de: A, DELGADO-BLAS (2006); B, DELGADO-BLAS (2021); C, H, DELGADO-BLAS (2015); D, IMAJIMA (1992); E, DELGADO-BLAS (2014); G, I, DELGADO-BLAS *et al.* (2018).

medios de algunas especies de *Spiophanes*. En otros géneros como *Laonice*, *Prionospio*, *Aonidella* y *Spiophanes*, se pueden desarrollar bolsas interparapodiales o membranas interramales (Fig. 2H), algunas veces llamadas bolsas genitales. El inicio de la presencia de estas bolsas y su extensión a lo largo del cuerpo son características taxonómicas importantes. Hay informes de que estas bolsas, a menudo llamadas “bolsas genitales”, desempeñan un papel en la reproducción, pero gran parte de esta información es anecdótica y no está bien fundamentada; se necesitan más estudios para aclarar su función (BLAKE *et al.* 2020).

Con o sin branquias (*Spiophanes*, *Glyphochaeta* BICK 2005 y *Spiogalea* AGUIRREZABALAGA & CEBERIO 2005) cuando están presentes, pueden estar restringidas en pocos setígeros anteriores, sólo en la región posterior, o en la región anterior y media. Las branquias pueden estar parcial (Fig. 2I) o totalmente unidas (Fig. 2J) (*Malacoceros* QUATREFAGES 1843 y *Scoelelepis* BLAINVILLE 1828) o separadas de una lamela postsetal (*Prionospio*) (Fig. 2K); se han reportado branquias ventrales para *Lindaspio* (BLAKE & MACIOLEK 1992). La forma de las branquias es muy variable, pueden ser cirriformes (Fig. 2K), pinadas digitiformes (Fig. 2M), pinadas lamelares apiladas (Fig. 2L), acintadas (Fig. 3A), triangulares (Fig. 3C), arrugadas (Fig. 3B) o combinadas (Fig. 3C). Algunas especies de *Dispio* HARTMAN 1951 presentan branquias laterales o accesorias (Fig. 2I), que se encuentran ramificadas en forma de palma, y surgen directamente de la pared corporal posterior a las lamelas notopodiales. El inicio, fusión y estructura de las branquias tienen gran importancia taxonómica.

Los lóbulos parapodiales están reducidos a una almohada glandular llamada tori, donde emergen las setas. Todas las setas son simples e incluyen lisas y capilares con alas (limbadas) (Fig. 3D) y ganchos cubiertos (Fig. 3E), semicubiertos (Fig. 3F, G) y no cubiertos (Fig. 3H) por una capucha con uno o varios dientes (Fig. 3E) y con setas sable (Fig. 3I) en algunos neurópodos. Se presentan diferentes tipos de ganchos modificados (Fig. 3H, J) en el quinto setígero (*Polydora* y géneros relacionados), setas plegadas curvas en el primer setígero (Fig. 3K) (*Spiophanes*) y espinas modificadas notopodiales posteriores, agujas o ganchos curvos en algunas especies de *Microspio* MESNIL 1896, *Polydora* y *Boccardia* CARAZZI 1893.

El pigidio adopta varias formas (Fig. 3L) incluyendo la presencia de lóbulos romos o cirros alargados, almohadillas, discos, collares y combinaciones de esas formas. Las especies de *Prionospio* tienen tres cirros anales: uno largo y dorsal, y dos lóbulos cortos y ventrales. *Spiophanes* tiene un par de cirros que surgen de un pequeño lóbulo ventral, o hasta 11 cirros en posición dorsal o lateral. En *Microspio* MESNIL, 1896, *Pygospio* CLAPARÈDE 1863 y *Spio* FABRICIUS 1785 pueden presentarse cuatro cirros anales, dos dorsales y dos ventrales. Las especies de *Aonides* CLAPARÈDE 1864, *Malacoceros* QUATREFAGES 1843, *Marenzelleria* MESNIL 1896 y *Rhynchospio* HARTMAN 1936 pueden tener entre 5 y 15 o más cirros anales. Las especies de *Scoelelepis* tienen un pigidio en forma de cojín con almohadillas gruesas, carnosas y redondeadas que rodean la abertura anal. El género *Dispio* tiene un pigidio con colgajo medioventral y dos pares de cirros largos. Los polidóridos presentan una amplia gama de morfologías pigidiales. Los *Boccardiella* BLAKE & KUDENOV 1978 presentan un par de lóbulos redondeados con cirros cortos. Algunas especies de *Boccardia* tienen el ano rodeado de múltiples lóbulos. Los géneros *Dipolydora* VERRILL 1881 y *Polydora* suelen tener la abertura anal rodeada por una delgada estructura discoidal, ya sea entera con una abertura dorsal o dividida en tres o cuatro particiones. La forma y el tamaño de estos pigidios son de importancia taxonómica (BLAKE *et al.* 2020).

Los espiónidos carecen de estructuras duras fosilizables y sus registros se limitan a los icnofósiles. CAMERON (1969) revisó tubos de poliquetos perforadores en conchas del Paleozoico argumentando que *Vermiforichnus*, un fósil encontrado en conchas de moluscos, valvas de braquiópodos, briozoarios, algas y esqueletos de corales rugosos que datan del Devónico (395 MA) y Ordovícico (500 MA), son atribuibles a un espiónido.

Existen dos hipótesis acerca del poliqueto ancestral, ambos coinciden en que el ciclo de vida es bifásico con larva trocófora y adulto béntico (WESTHEIDE *et al.* 1999), y que era:

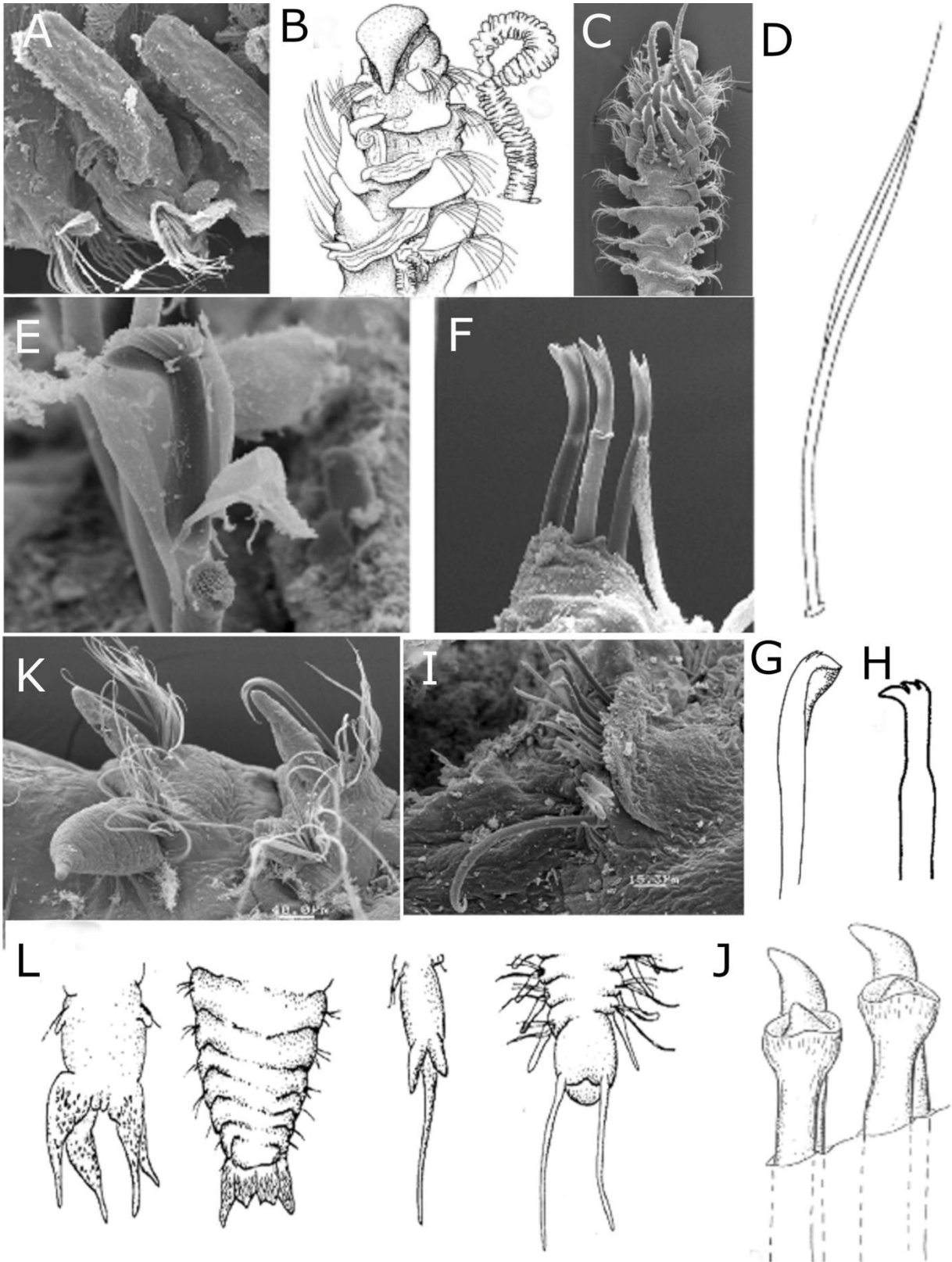


Figura 3. *Polydora* sp. A) Branquias acintadas. *Prionospio lacinoso* B) Extremo anterior con branquias triangulares y arrugadas. *Prionospio oligopinnulata* C) Cresta y pliegue dorsal (VD). *Prionospio jonatani* E) Gancho encapuchado multidentado. *Dispio* sp. F) Ganchos semiencauchados bidentados. *S. anoculata* G) Gancho semiencauchado. *S. berkeleyorum* H) Gancho sin capucha. *Prionospio* sp. I) Seta sable, ganchos encapuchados y setas capilares. *Polydora* sp. J) Espinas del setígero 5. *Spiophanes* sp. K) Primer y segundo parapodo con seta tipo garfio. L) pigidios. Modificados de: B, MACIOLEK (1985); C, E y F, DELGADO-BLAS (2015); A, D, G, I, DELGADO-BLAS (2021); H, HARTMAN (1960); J, PETTIBONE (1962).

1) Un organismo epibéntico con prostomio y apéndices bien desarrollados (antenas y palpos), muchos segmentos similares, parápodos birrámeos o bien desarrollados y numerosas setas bien estructuradas (WESTHEIDE 1984, 1997).

2) Un organismo excavador, con prostomio pequeño sin apéndices, muchos segmentos similares, sin parápodos y pocas setas simples (FAUCHALD 1975).

### LA TENDENCIA EVOLUTIVA EN LOS ESPIÓNIDOS.

El anélido ancestral tenía un órgano muscular simple sobre la pared ventral de la parte anterior del enterón, con el que se recogía detritus; este órgano se retuvo en muchas familias y en otras se transformó, como en los espiónidos, en una faringe radialmente simétrica. Hay dos líneas evolutivas principales en esta división: 1) Spionida, caracterizado por una tendencia hacia la limnivoría, desarrollando palpos cefálicos, permitiéndose que los gusanos viren de la ingestión masiva del fango a la selección de partículas del sustrato. Perdiendo el órgano bucal de la faringe, 2) Phyllodocida, por una tendencia hacia la depredación (SALAZAR-VALLEJO 1998).

**Prostomio.-** Las familias que presentan prostomios puntiagudos como *Scolelepis* y géneros relacionados se encuentran en ambientes arenosos, lodosos, y con su prostomio pueden cavar. *Spiophanes* también presenta una gran variedad de formas tendientes a formar cuernos o prolongaciones laterales aplanadas, que fácilmente podrían ser utilizadas como palas para cavar en arenas gruesas, que es donde viven.

**Palpos.-** La morfología de los palpos alimenticios representan adaptaciones a determinados hábitats, e.g., *Scolelepis squamata* y otras especies de este mismo género, viven en fondos arenosos intermareales y submareales de playas de alta energía, con un par de palpos sin canal alimenticio, colectan partículas exclusivamente arriba de la interfase sedimento agua. Una posible explicación, a la falta de canal alimenticio, en esas aguas turbulentas, como lo comenta DAUER (1983, 1987), es que, si estas especies presentaran palpos con canales, no podrían retener eficientemente las partículas, ya que estas tenderían a lavarse y no podrían alimentarse. Por lo tanto, una de las adaptaciones para seguir viviendo en esas playas, es que los palpos sin canales, presenten muchos cilios y células que secretan moco, y de esta manera las partículas quedan adheridas a los palpos y estos, son contraídos completamente, y aprietan a las partículas que son dirigidas directamente hacia la faringe evertida y son ingeridas. Se ha encontrado en los intestinos de algunas especies de *Scolelepis* que no presentan canal alimenticio, arenas de gran tamaño, varios restos de invertebrados pequeños (embriones, larvas y juveniles) y pelotillas fecales, posiblemente de capitélidos (DAUER 1983).

Una adaptación entre las especies que se alimentan de depósito superficial y los de suspensión, es el tipo de madriguera y la longitud de los palpos. Las especies que se alimentan de suspensión, e.g., *Spio setosa* construyen tubos de arena que se proyectan 4-5 cm por arriba de la superficie del sedimento y sus palpos son más largos, y de esta manera, tienen una mayor área para poder atrapar partículas suspendidas. Las especies que se alimentan de depósito superficial e.g., *Marenzelleria viridis* construyen madrigueras sin proyección sobre la superficie, los palpos son más cortos y su área de alimentación es más pequeña, pero el oleaje acerca el alimento. Los palpos de *S. setosa* se extienden hasta los setígeros 10-15, y en *M. viridis* sus palpos se extienden hasta los setígeros 4-5 (DAUER 2000). Por lo general, los palpos de las especies que se alimentan en suspensión son más largas que las especies que se alimentan de depósito.

**Branquias.-** Para identificar a los espiónidos, tradicionalmente se ha utilizado la forma de las branquias, y la fusión o no de las branquias con las lamelas notopodales. Los espiónidos presentan dos tipos de branquias, a excepción de *Spiophanes*, *Glyphochaeta* y *Spiogalea* que no tienen branquias; esta pérdida posiblemente podría ser un carácter derivado, o por el contrario, puede ser lo más cercano al ancestro espiónido como se explica más abajo.

**Tipo de branquias.-** branquias pinadas y branquias sin pinas, ambas con variaciones morfológicas entre ellas. Las branquias sin pinas son: triangulares, cirriiformes, arrugadas y acintadas, y las branquias pinadas son: pinadas digitiformes y pinadas laminadas apiladas.

Las tres subfamilias reconocidas actualmente son: Spioninae SÖDERSTRÖM (1920), Nerininae SÖDERSTRÖM (1920) y Laonicinae SÖDERSTRÖM (1920), y presentan branquias sin pinas. Sólo la subfamilia Laonicinae presenta géneros con branquias pinadas (*Paraprionospio* y *Aquilaspio*), géneros o grupos de especies con branquias sin pinas (*Minuspio* y *Orthoprionospio*) y otros con branquias mezcladas con pinas y sin pinas (*Prionospio* y *Apoprionospio*).

La hipótesis es que las branquias sin pinas son la condición plesiomórfica, ya que se encuentran en toda la familia, y las branquias con pinas es la condición derivada o apomórfica. Entonces las branquias triangulares lisas dieron origen, posiblemente a las branquias arrugadas y estas a su vez, a las branquias pinadas digitiformes y branquias laminadas apiladas.

El número de branquias es indicativo para apoyar esta hipótesis, ya que las branquias sin pínulas son numerosas (mínimo 4 pares hasta casi ó todo el cuerpo), y las branquias pinadas pueden estar presentes de 2-3 pares. En este sentido la presencia de muchas branquias sería la condición plesiomórfica y pocas branquias la condición derivada. Si estas hipótesis fueran ciertas la subfamilia Laonicinae sería la más reciente.

Con respecto a la tendencia evolutiva de la fusión de las branquias con respecto a las lamelas notopodales se proponen tres hipótesis:

1.- El espiónido ancestral no tenía branquias y estas se originaron a partir de las lamelas notopodales, primero completamente fusionadas a la lamela (e.g. *Scolelepis*) y después se separaron parcialmente de la misma (e.g. *Pygospio*, *Microspio*), dando origen a las branquias sin pinas.

2.- El espiónido ancestral tenía branquias completamente fusionadas a la lamela notopodal y aquí surgieron dos líneas evolutivas: 1) las branquias se separaron de la lamela, manteniéndose como branquias sin pinas; 2) pérdida total de las branquias (*Spiophanes*).

3.- El espiónido ancestral presentaba branquias separadas de las lamelas notopodales y aquí surgen dos líneas evolutivas: 1) branquias sin pínulas siguen separadas, 2) se fusionan parcial y completamente a la lamela notopodal, con tendencias a perder las branquias (*Spiophanes*).

La hipótesis 2 puede ser apoyada por la biología de la reproducción. JÄGERSTEN (1972) mencionó que el medio primitivo de reproducción en los protostomados se originó desovando los gametos libremente al agua de mar, con el desarrollo subsecuente de una larva planctónica. Muchos autores apoyan que el desarrollo larval planctónico es ancestral al desarrollo lecitotrófico (NIELSEN 1998). WILSON (1991) estudió los modos reproductivos de varios poliquetos y encontró que *Spiophanes* presentó ese tipo de desarrollo larval. Aunque también el desove de gametos directamente al agua y con un desarrollo subsecuente planctónico se encontró en varios géneros de las tres subfamilias de espiónidos. Así mismo, esta hipótesis puede ser apoyada por el hecho de que la familia de poliquetos que ha sido considerada más cercana a los espiónidos, que es la Trochochaetidae no presenta branquias, entonces esta sería la condición plesiomórfica. El género *Spiophanes* a partir del setígero 5-15 presenta almohadones o glándulas notopodiales, posiblemente son adaptaciones para el intercambio gaseoso. FAUCHALD (1975) argumentó que decidir cuál de las familias recientes es la más primitiva se hace irrelevante, porque cada familia engloba una mezcla de características primitivas y avanzadas. Es lo mismo que sucede con los géneros de los espiónidos.

Funcionalmente existen dos tipos de setas en los anélidos, las setas larvales y las adultas, las primeras incrementan el área de flotación de la larva y puede decrecer la depredación por el incremento del tamaño aparente de la larva. Las setas adultas son para anclarse en formas cavadoras y tubícolas. Algunas formas errantes que viven en sustratos duros usan sus notosetas como defensas y las neurosetas pueden ser usadas como tracción en el movimiento (FAUCHALD 1975).

**Tipos de setas.-** 1) Capilares simples, largas en forma de cabello, generalmente tienen una vaina hialina, dando la apariencia de una ala. Este tipo de setas es utilizado para arrastrarse dentro del tubo o

sobre el sedimento, ya que algunos espiónidos tienen la capacidad de abandonarlo bajo ciertas condiciones. 2) Ganchos generalmente pequeños, robustos, son setas especializadas con un diente principal y uno o más dientes accesorios, con o sin cubierta hialina. En algunas formas puede haber una cubierta primaria externa y una cubierta secundaria interna, y en otros la cubierta es simple. Posiblemente con este tipo de setas incrementan su tracción, y por su constitución morfológica proporcionan características diagnósticas precisas para la asignación específica. 3) setígero 5 modificado en polidóridos, presentan espinas principales modificadas proyectadas lateralmente, gruesas y largas, estas pueden ser simples, con dientes accesorios, o exhibir una punta distal en forma de cepillo. Estas setas son adaptadas para escarbar en diferentes tipos de sustratos calcáreos; estas espinas son derivadas de las notosetas, que se han movido ventralmente para ocupar una posición intermedia entre el noto- y neurópodo de los otros segmentos y pueden funcionar perfectamente para el raspado. 4) espinas principales modificadas pueden o no estar con setas acompañantes, que generalmente son lanceoladas o con punta de cepillo. Posiblemente tengan la misma función de las setas tipo 3. 5) ganchos en forma de garfios notopodiales modificados, gruesos, o grupo de espinas en forma de agujas; pueden encontrarse en notópodos posteriores de algunos polidóridos. Posiblemente están adaptadas para engancharse al momento de la cópula. 6) el género *Spiophanes* siempre lleva setas dobladas, largas y gruesas en el neurópodo del setígero 1, posiblemente estas son insertadas en el tubo fuertemente cuando se alimentan. Casi todos los géneros se caracterizan por tener setas sable inferiores modificadas en los neurópodos de los setígeros medios y posteriores. Las setas sable probablemente son insertadas como agujas en el tubo y termina anclándose con los ganchos al tubo y también probablemente se utilizan para arrastrarse junto con las setas capilares.

Con respecto a lo anterior posiblemente las características de un espiónido ancestral fueron las siguientes:

1) habitante de fondos blandos, 2) organismo pequeño, 3) todo el cuerpo con branquias pequeñas y sin pínulas, 4) parápodos reducidos y muscularizados, 5) con pocas y pequeñas setas capilares y ganchos simples, sin tanta especialización.

### AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Mónica Abril Quintal Ake por la edición de las figuras y a dos revisores anónimos que mejoraron sustancialmente el trabajo.

### REFERENCIAS

- AGUIRREZABALAGA, F. & CEBERIO, A. 2005. Spionidae (Annelida: Polychaeta) from the Capbreton Canyon (Bay of Biscay, NE Atlantic) with descriptions of a new genus and three new species. *Mar. Biol. Res.* 1: 267–289.
- BICK, A. 2005. A new polychaete genus and species of the Kongsfjorden, Spitsbergen, Svalbard. *J. Nat. Hist.* 39: 2987–2996.
- BLAINVILLE, H. DE. 1828. Dictionnaire des Sciences Naturelles 47: 368-501.
- BLAKE, J. A. & N. MACIOLEK. 1992. Polychaeta from deep-sea hidrothermal vents in the Eastern Pacific. III. A new genus and two new species of Spionidae from the Guaymas Basin and Juan de Fuca ridge with comments on a related species from the Western North Atlantic. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 105(4):723–732.
- BLAKE, J. A. & K. H. WOODWICK. 1972. New species of *Polydora* from the coast of California (Polychaeta: Spionidae). *Bull. S. Calif. Acad. Sci.* 70:72–79.
- BLAKE, J. A. & J. D. KUDENOV. 1978. The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas, with a revision of the genera. *Memoirs of the National Museum of Victoria* 39: 171-280.

- BLAKE, J. A., N. J. MACIOLEK & K. MEISSNER. 2020. *Sedentaria: Sabellida/Spionida*. In: *Annelida. Band 2. Pleistoannelida, Sedentaria II*. Ed. PURSCHKE, G., WESTHEIDE, W. & Böggemann, M., De Gruyter, Berlin and Boston, pp. 1–103. <https://doi.org/10.1515/9783110291681-001>
- BOSC, L. A. G. 1802. Histoire naturelle des vers, contenant leur description et leurs moeurs, avec figures dessinees d'apres nature, volumes 1-3: 1-324. Paris, Deterville.
- CAMERON, B. 1969. Paleozoic Shell-Boring Annelids and their Trace fossils, Department of Geology of University, Boston, Massachussets. *Am. Zoologist* 9: 689–703.
- CARAZZI, D. 1893. Revisione del genero Polydora Bosc, e cenni su due specie che vivono sulle ostriche. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel* 11: 4–45, pl. 2.
- CAULLERY, M. 1914. Sur les polychètes du genre Prionospio Mgn. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 39: 355–361.
- CLAPAREDE, E. 1863. Beobachtungen uber Anatomic und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Kliste von Normandie angestellt. Leipzig, vii + 120 pp., 18 plates.
- CLAPAREDE, E. 1864. Glanures zootomiques parmi les Annelides de Port-Vendres (Pyrenees Orientales). *Memoires de la Societe de physique et d'Histoire Naturelle de Geneve* 17(2): 463-600, 8 plates.
- DAUER, D. M. 1983. Functional morphology and feeding behavior of *Scolecopsis squamata* (Polychaeta: Spionidae). *Mar. Biol.* 77: 279–285.
- DAUER, D. M. 1985. Functional morphology and feeding behavior of *Paraprionospio pinnata* (Polychaeta: Spionidae). *Mar. Biol.* 85:143–151.
- DAUER, D. M. 1987. Systematic significance of the Morphology of Spionid Polychaete Palps. *Biol. Soc. Wash. Bull.* 7: 41–45.
- DAUER, D. M. 1997. Functional morphology and feeding behavior of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae). *Bull. Mar. Sci.* 60: 512–516.
- DAUER, D. M. 2000. Functional Morphology and Feeding Behavior of *Spio Setosa* (Polychaeta: Spionidae). *Bull. Mar. Sci.* 67(1): 269–275.
- DAUER, D. M., H. K. MAHON & R. SARDA. 2003. Functional morphology and feeding behavior of *Streblospio benedicti* and *S. shrubsolei* (Polychaeta: Spionidae). *Hydrobiol.* 496: 207–213. <https://doi.org/10.1023/A:1026196831934>.
- DELGADO-BLAS, V. H. 2006. Partial revision of *Scolecopsis* (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean Region, with the description of two new species and a key to species recorded in the area. *Contr. Zool.* 75(1/2): 75–97.
- DELGADO-BLAS, V. H. 2014. Redescriptions and reestablishments of some species belonging to the genus *Prionospio* (Polychaeta, Spionidae) and descriptions of three new species. *Helgol. Mar. Res.* 68: 113–132.
- DELGADO-BLAS, V. H. 2015. *Prionospio* (Polychaeta, Spionidae) from the Grand Caribbean Region, with the description of five new species and a key to species recorded in the area. *Zootaxa*, 3905(1): 69–90.
- DELGADO-BLAS, V. H. 2021. Spionidae Grube, 1850. En: DE LEÓN-GONZÁLEZ, J.A., J.R. BASTIDA-ZAVALA, L.F. CARRERA-PARRA, M.E. GARCÍA-GARZA, S.I. SALAZAR-VALLEJO, S. SOLÍS-WEISS & M.A. TOVAR-HERNÁNDEZ. Anélidos Marinos de México y América Tropical. Editorial Universitaria. Universidad Autónoma de Nuevo León. ISBN 978-607-27-1558-5

- DELGADO-BLAS, V. H. & L. F. CARRERA-PARRA. 2018. New Phylogenetic Analysis of *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta: Spionidae), with Description of a New Species from the Gulf of Mexico. *Zool. Stud.* 57: 52–84
- DELGADO-BLAS V. H. & O. DÍAZ-DÍAZ. 2010. Description of two new species of *Malacoceros* and *Rhynchospio* spionids (Polychaeta: Spionidae) from the Grand Caribbean region. *Rev. Chilena Hist. Natur.* 83: 249–257.
- DELGADO-BLAS V. H. & O. DÍAZ-DÍAZ. 2016. Redescription of two species and five new species of *Dispio* Hartman, 1951 (Spionidae: Polychaeta) from the Eastern Pacific Coast and Caribbean Sea, with a review of the genus. *Zootaxa.* 4178 (2): 151–181.
- DELGADO-BLAS V. H., O. DÍAZ-DÍAZ & J. M. VIÉITEZ. 2018. New species of *Dispio* Hartman, 1951 and *Streblospio* Webster, 1879 (Polychaeta, Spionidae) from the coast of the Iberian Peninsula. *Zootaxa.* 4410 (3): 525–538. <https://doi.org/10.11646/Zootaxa.4410.3.6>
- DELGADO-BLAS V. H., O. DÍAZ-DÍAZ & J. M. VIÉITEZ. 2019. On the diversity of the genus *Spiophanes* Grube, 1860 (Annelida: Spionidae) in the Spanish peninsular coast, with descriptions of two new species. *Cah. Biol. Mar.* 60: 335–351.
- DELGADO-BLAS V. H., O. DÍAZ-DÍAZ & N. ROZBACZYLO. 2024. *Laonice* Malmgren, 1867 (Annelida: Spionidae) from the Aysén region in southern Chile with description of a new species. *Zootaxa.* 5551(1): 157–166. doi: 10.11646/zootaxa.5551.1.7
- DELGADO-BLAS, V. H. & I. FONSECA-GONZÁLEZ. 2023. Two new species of spionids from the genera *Apoprionospio* Foster, 1969 and *Prionospio* Malmgren, 1867 (Annelida: Spionidae) from the Colombian Caribbean, *Zootaxa.* 5256 (2), 158–172.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5256.2.4>
- DORSETT, D. A. 1961. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 41: 577–590.
- FABRICIUS, O. 1785. Von dem Spio-Geschlecht, einem neuen Wurmgeschlecht *Nereis seticornis* und *Nereis filicornis*, mit Abbildungen. *Schriften Ges. Naturf. Freunde.* 6: 256-270, plate V.
- FAUCHALD, K. 1975. Polychaete phylogeny: a problem in protostome evolution. *Systematic Zool.* 23(4): 493–506.
- FOSTER, N. M. 1971. Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Stud. fauna Curaçao Caribbean Islands.* 37 (129): 1–183.
- GRUBE, A. E. 1860. Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. *Archiv fur Naturgeschichte,* Berlin. 26: 71-118.
- HARTMAN, O. 1936. New species of Spionidae (Annelida Polychaeta) from the coast of California. *University of California Publications in Zoology.* 41(6): 45-52.
- HARTMAN, O. 1951. The littoral marine annelids of the Gulf of Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science* 2: 3–58.
- HARTMAN, O. 1960. Systematic account of some marine invertebrate animals from the deep basins of Southern California. *Allan Hancock Pac. Exped.* 22: 69–215.
- IMAJIMA, M. 1992. Spionidae (Annelida, Polychaeta) from Japan VIII. The genus *Scoelepis*. *Bull. Nat. Sci. Mus. Ser. A (Zoology)* 18: 1–34.

- JAGERSTEN, G. 1972. Evolution of the Metazoan life cycle, a comprehensive theory. Institute of Zoology University of Uppsala, Sweden, Academic Press, London and New York.
- MACIOLEK, N. J. 1981. A new genus and species of Spionidae (Annelida: Polychaeta) from the North and South Atlantic. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 94: 228–239.
- MACIOLEK, N. J. 1985. A revision of the genus *Prionospio* Malmgren, with special emphasis on species from the Atlantic Ocean, and new records of species belonging to the genera *Apoprionospio* Foster and *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta, Annelida, Spionidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 84: 325–383.
- MALMGREN, A. J. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. *Öfver. Kongl. Vetensk.-Akad. Förh.* Sthlm. 24: 127-235.
- MESNIL, F. 1896. Études de morphologie externe chez les annélides. I. Les spionidens des côtes de la marche. *Bull. Sci. Fr. Belg.* 29: 110–287, pls. 7–15.
- MULLER, O. F. 1806. Zoologiae Danica seu Animalium Daniae et Norvegiae ruriorum ac minus notorum, descriptiones et Historia. *Havniae*, pp. 1-1160.
- MUNARI, C., M. A. WOLF, V. INFANTINI, I. MORO, A. SFRISO & M. MISTRI. 2020. Una nueva especie de *Streblospio* (Polychaeta: Spionidae) del norte del Mar Adriático (Mar Mediterráneo). *Zootaxa* 4742 (1), 149-167. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4742.1.10>
- NIELSEN, C. 1998. Origin and Evolution of animal life cycles. *Biol. Rev.* 73:125–155.
- PETTIBONE, M. H. 1962. New species of polychaete worms (Spionidae: *Spiophanes*) from the east and west coast of North America. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 75: 77–88.
- QUATREFAGES, A. de. 1843. Description de quelques especes nouvelles d'Annelides errantes recueillies sur les cotes de la Manche. *Mag. Zool. Paris*, ser. 2. 5: 1-16, plates 1-3.
- ROUSE, G. W. & F. PLEIJEL. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press. Pp. 465
- RHODE, B. 1991. Ultrastructure of prostomial photoreceptors in four marine polychaete species (Annelida). *J. Morphol.* 209: 177–188.
- SALAZAR-VALLEJO, S. I. 1998. Filodocidos, Nereididos, Anfinomidos, Euprosinidos y Eunicidos (Polychaeta) del Caribe Mexicano. Tesis doctoral, Fac. Ciencias, UNAM, 202 p.
- SÖDERSTRÖM, A. 1920. *Studien über die Polychätenfamilie Spionidae*. Inaugural Dissertation, Almquist and Wicksells, Uppsala, 288 pp.
- VERRILL, A. E. 1873. XVIII. Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. *Report on the condition of the sea fisheries of the south coast of New England [later becomes Reports of the United States Commissioner of Fisheries]*. 1: 295–778 pls. 1–38.
- VERRILL, A. E. 1881. New England Annelida. Part 1. Historical sketch, with annotated list of the species hitherto recorded. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences.* 4: 285-324.
- WEBSTER, H. E. 1879. The Annelida Chaetopoda of New Jersey. *New York State Museum of Natural History, Annual Report.* 32: 101-128. (The plates cited were not published until 1886).
- WESTHEIDE, W. 1984. The concept of reproduction in polychaetes with small body size: adaptations in interstitial species. *In: Polychaete Reproduction* Ed. FISCHER, A. & PFANNENSTIEL, H. D. (eds). *Fortschritte der Zoologie* Band 29. Fischer: Stuttgart Pp. 265–287

- WESTHEIDE, W. 1997. The direction of evolution within the Polychaeta. *J. Nat. Hist.* 31:1–15.
- WESTHEIDE, W., D. MCHUGH, G. PURSCHKE & G. ROUSE. 1999. Systematization of the Annelida: different approaches. *Hydrobiol.* 402: 291–307.
- WILSON, W. H. 1991. Sexual reproductive modes in Polychaetes: Classification and diversity. *Bull. Mar. Sci.* 48 (2): 500–516.
- WORSAAE, K. 2003. Palp morphology in two species of *Prionospio* (Polychaeta: Spionidae). *Hydrobiol.* 496: 259–267.