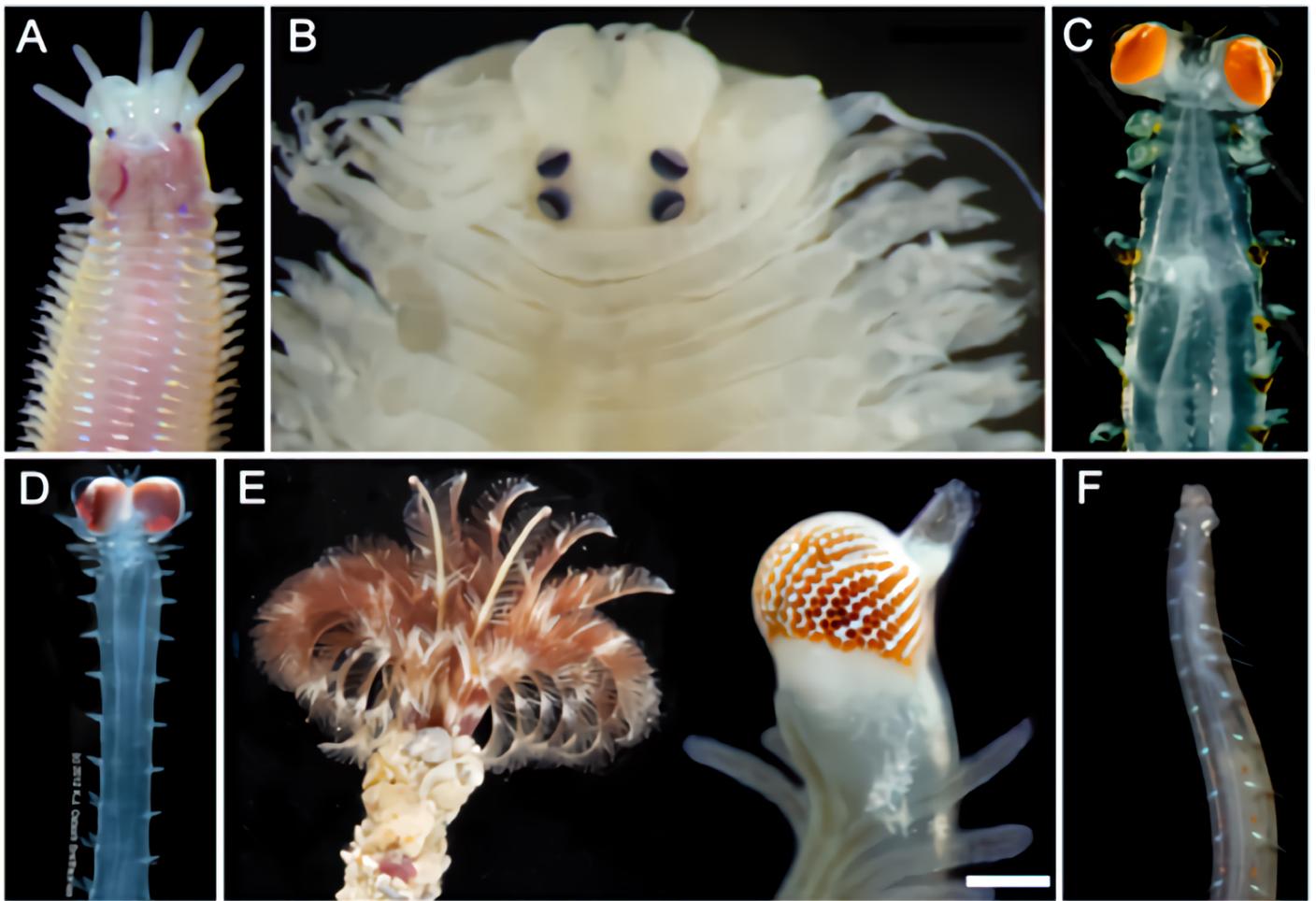


# ¿OJOS U OCELOS?: ÓRGANOS FOTOSENSORES EN ANÉLIDOS MARINOS

**SERGIO I. SALAZAR-VALLEJO**  
El Colegio de la Frontera Sur  
Unidad Chetumal, México

## RESUMEN

Los ojos de los anélidos marinos, especialmente de los poliquetos, pueden ser simples fotosensores u ocelos, u ojos bien desarrollados del tipo de copa de pigmento, con estructura de cámara con cristalino esférico, o ser ojos compuestos, especialmente en algunos sabélidos. Aunque esto parece ser casi conocimiento general, algunos especialistas consideran que los poliquetos no tienen ojos bien desarrollados. En esta contribución se presenta una breve revisión histórica sobre el desarrollo del conocimiento sobre los ojos en donde hay una tradición mayor a dos siglos, tratando de cubrir aspectos estructurales y funcionales. Se enfatiza la relación entre complejidad estructural y resolución y se considera que pese a que los ojos más comunes son los de copa de pigmento, mismos que parecen no tener alta resolución, han sido suficientes para potenciar la evolución de muchos grupos de invertebrados desde el Cámbrico.



**Figura 1.** Ojos en varios poliquetos. A. Eunícido, *Palola*. B. Neréidido, *Neanthes*. C y D. Alciópodos. E. Sabélido, *Acromegalomma* (inserto: acercamiento de ojo compuesto distal). F. Ofélido, *Polyopthalmus* (ojos laterales parduzcos) (A, Luis F. Carrera-Parra; B; Azmi et al., 2021; C, D. Fenolio; D, K. Osborn; E, Michael Bok; F, D. Fenwick).

## INTRODUCCIÓN

**D**urante la evaluación de un manuscrito para publicación que hicimos sobre las especies de gusanos de fuego del género *Chloeia* de los mares tropicales americanos (Yáñez-Rivera & Salazar-Vallejo, 2022), una de las personas que revisó el documento indicó que, salvo quizá algunos anélidos pelágicos de la familia Alciopidae, el resto no tenían ojos sino manchas oculares u ocelos. Dado que estábamos introduciendo el uso del tamaño de los ojos como un atributo relevante para la distinción de especies, organicé una búsqueda sobre el tema, y en esta contribución revisaré el desarrollo de la investigación en los anélidos marinos, especialmente entre los que conocemos como poliquetos. Mi objetivo es confirmar que los poliquetos tienen ojos bien desarrollados y funcionales y que, aunque los ocelos son frecuentes en larvas y algunas formas de la infauna, la mayoría tienen ojos de copa de pigmento. También espero transmitir el consejo de que es preferible indagar sobre un tema cualquiera antes de emitir una opinión lapidaria, especialmente en un terreno que no dominamos.

Debo hacer unas aclaraciones. La primera, como se notará al ojear los títulos de las publicaciones citadas, los estudiosos de los sensores o del sistema nervioso en los anélidos se han referido siempre como ojos a las

estructuras en cuestión. La segunda, es que la palabra ocelo (Lat. *ocellus*, ojito) tiene, según el diccionario de la Real Academia, dos acepciones: a) ojo simple de los que integran un ojo compuesto en los artrópodos, y b) mancha redonda en las alas de algunos insectos o en las plumas de ciertas aves (sin funciones visuales). Algunos autores prefieren el término omatidio, voz latinizada del griego, para referirse a los ocelos (Richter *et al.*, 2010); empero, no me referiré a las manchas oculares como se presentan en aves o mariposas, sino a los órganos fotosensores.

Los anélidos marinos presentan gran variedad en el desarrollo de los ojos. Cierto que hay varios grupos sin ojos (anoftalmos), especialmente aquellos residentes de cuevas o que viven en el mar profundo, pero la mayoría de las especies tienen ojos llamativos (Fig. 1). Puede haber un par de ojos como en los eunícidos (Fig. 1A), también es frecuente hallar dos pares de ojos como en los neréididos (Fig. 1B), y por la posición de las córneas, nos percatamos que tienen distinta orientación: los ojos anteriores apuntan antero-lateralmente, mientras que los posteriores se dirigen postero-lateralmente. Entre los poliquetos con ojos gigantes, mucho mayores que el propio prostomio, destacan los alciópodos (Fig. 1C, D) ya que son más coloridos que su cuerpo transparente. Otro caso que merece destacarse se presenta entre algunos sabélidos como las especies de *Acromegalomma* (Fig. 1E), que tienen ojos compuestos

en la punta de algunos radiolos. Otra forma interesante de ojos son los presentes entre algunos ofélidos, como las especies de *Polyopthalmus*, que además de un par de ojos cerebrales, presentan una serie de ojos, dispuestos en pares en cada segmento del cuerpo (Fig. 1F). La estructura histológica se revisará más abajo, pero ahora procede repasar un poco sobre la historia de la investigación sobre los ojos de los anélidos.

La primera publicación sobre los ojos de los anélidos marinos se realizó hace 200 años. Ranzani (1817) describió una especie que denominó *Phyllodoce maxillosa* (ahora *Polyodontes maxillosus*) (Fig. 2), un acétido que raramente se puede conseguir completo (Fig. 2A) ya que residen en tubos verticales en sustratos mixtos (Fig. 2E), y la boca del tubo se puede colapsar cuando el poliqueto reclusa (Fig. 2D). Cada ojo está en un pedúnculo cilíndrico notorio (Fig. 2B), y se ven cuando el poliqueto se asoma en la abertura del tubo (Fig. 2C). Imágenes de estos animales y sus ojos espectaculares en una oquedad en el sedimento se han popularizado en las redes sociales. Pettibone (1989) realizó la revisión de la familia Acoetidae e indicó que Pflugfelder (1932a, b) detalló la estructura fina de los ojos complejos que había sido informada por Ranzani más de 100 años antes.

Muller (1831, Lám. 4, Figs 6-10) caracterizó los ojos y el sistema nervioso de los neréididos, con unas observaciones sobre la región anterior y los parapódos. Sin embargo, la primera generalización sobre la variación y número de ojos entre los poliquetos fue por von Siebold (1848). Mencionó que había ojos bien desarrollados entre los miembros de los anfinómidos, eunícidos, escamosos, y neréididos,

y complementó la afirmación en una nota al pie para indicar que eran difíciles de ver entre algunos gliceras, orbínidos, arenicólidos y cirratúlidos, pero que se distinguían dos ojos en especies de *Alciopa*, *Eunice* y *Phyllodoce*, y cuatro en especies de *Amphinome*, *Hesione*, *Nereis* y *Syllis* y que, por el tamaño extraordinario, los de *Alciopa* serían apropiados para ser estudiados.

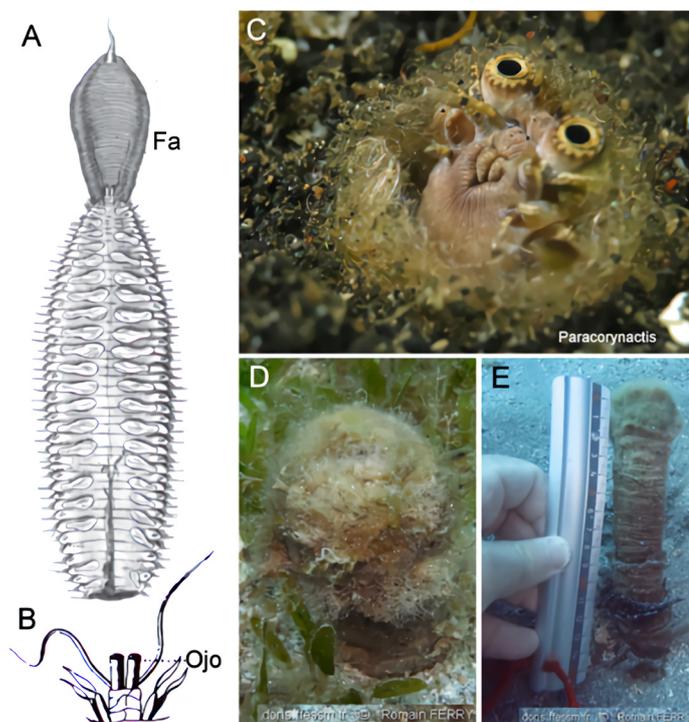
De Quatrefages (1850) secundó las conclusiones de von Siebold. Ante la perspectiva de que no había ojos verdaderos entre los anélidos, estudió los ojos de un nuevo género de alciópido, los ojos pigidiales de un sabélido, y confirmó sus hallazgos previos sobre ofélidos; con esos resultados, concluyó que:

1. Un ojo es fácil de reconocer por la presencia de un lente convergente (cristalino), un receptor de estímulos visuales (retina), y un conector nervioso.
2. La mayor parte de los anélidos tienen ojos cefálicos verdaderos y pueden tener ojos adicionales en otras partes del cuerpo (ambas conclusiones fueron confirmadas por Verger-Bocquet, 1984 y Cronin, 1988).

Dalyell (1853) realizó caracterizaciones e ilustraciones a color de organismos vivos de las especies de Escocia y dedicó un centenar de páginas de su segundo volumen a los poliquetos; en muchos casos, hizo algunos experimentos de regeneración. Entre estos últimos, caracterizó e ilustró los radiolos de los sabélidos y la presencia de ojos en serie simple, o doble, a lo largo de cada uno de ellos. Las ilustraciones realizadas por Dalyell fueron analizadas por Kölliker (1858), y comparadas con sabélidos recolectados en Nápoles y de Escocia. En su publicación, lamentablemente sin ilustraciones, describió *Branchiomma dalyelli* y caracterizó los ojos radiolares de varios sabélidos como ojos compuestos. Los interesados en el tema deberán consultar la revisión espectacular de Bok et al. (2016) sobre los ojos compuestos radiolares.

Graber (1880) compiló la información sobre los ojos de los poliquetos y estudio 6 especies de sendas familias (alciópidos, eunícidos, hesiónidos, néftidos, neréididos y polinoidos), e ilustró las células retinales y las dimensiones de las estructuras oculares en las especies que analizó. Por su parte, Beddard (1888) reportó tres especies, incluyendo una de *Chloëia* y realizó histología de los ojos para confirmar que era un ojo bien desarrollado con cristalino, aunque los esquemas no son tan claros.

Andrews (1892) hizo la primera hipótesis sobre las etapas en la formación de los ojos de 25 especies de poliquetos. Realizó estudios histológicos sobre los ojos de neréididos (4 spp), eunicoideos (4 spp), sílidos (4 spp), hesiónidos (1 sp), escamosos (3 spp), anfinómidos (1 sp), incluyendo la observación de la regeneración del prostomio, filodócidos (3 spp), alciópidos (1 sp), espiónidos (1 sp), tomoptéridos (1 sp), ofélidos (1 sp) y terebélicos (1 sp). Previamente, había estudiado los ojos compuestos de dos especies de sabélidos (Andrews 1891).

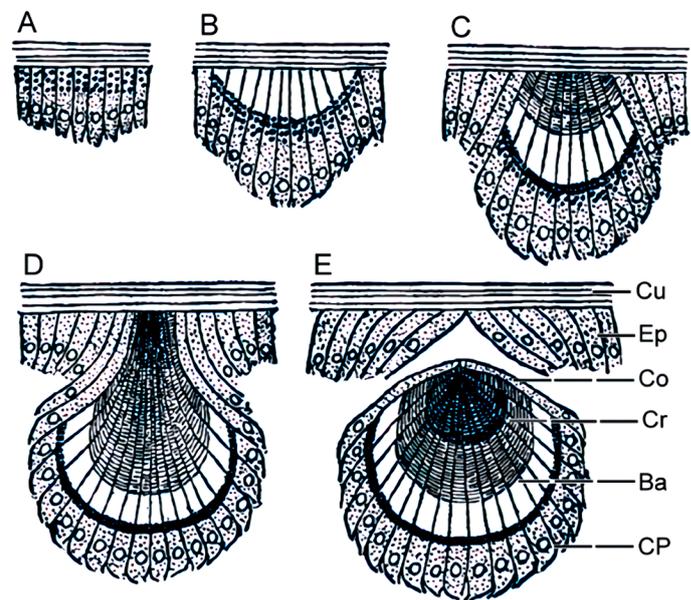


**Figura 2.** Escamosos acétidos. A. Fragmento de *Polyodontes maxillosus*, con la faringe evertida, y sin élitros. B. Mismo, detalle del extremo anterior con ojos pedunculados. C. Extremo anterior de otro acétido, en la abertura del tubo. D. Tubo con abertura cerrada por retracción del acétido. E. Tubo parcialmente excavado para mostrar su grosor y anulaciones (Fa: faringe) (A, B copiados de Ranzani 1817; C, Paracorynactis; D y E, R. Ferry).

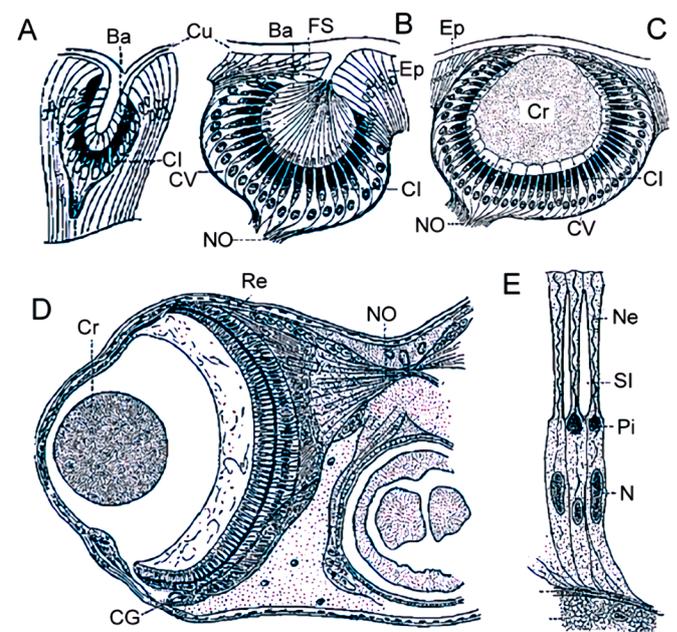
Según Andrews (1892), los ojos surgen a partir de áreas epidérmicas fotosensibles y se presentan en algunas larvas y en los radiolos de algunos serpúlidos (Fig. 3A). La fase siguiente involucra la elongación de las células pigmentarias y la aparición de los bastones (Fig. 3B); este tipo de ojo se presenta durante la regeneración de los ojos y se observan en larvas de poligóridos y juveniles de neréididos. En la siguiente fase (Fig. 3C), las células superficiales se convierten en cuerpos refractarios, lo que puede generar un lente esférico, como se observa en los ojos de sílidos. En la siguiente fase (Fig. 3D), la retina forma una copa en cuyo interior está el lente asociado a la cutícula y se percibe un cuerpo vítreo sobre los bastones; este es el tipo de ojo que observó en varias familias como anfinómidos, eunícidos, filodócidos, hesiónidos, neréididos, polinoidos y sílidos. Para la última fase (Fig. 3E), Andrews consideró que el hundimiento del ojo continuaría hasta separarse por completo de la cutícula y de la epidermis y llegar a cerrarse por completo. En realidad, Andrews trabajó con ojos de alciópodos, pero quizá eran tan grandes que no cupieron en sus cortes y no pudo interpretar que, en esta fase última, el ojo parece saltar del prostomio, apenas delimitado por una córnea muy tenue, lo que sería contrario a un progresivo hundimiento. En efecto, Andrews citó la monografía de Greff (1876, Lám. 3, Fig. 14; Lám. 5, Fig. 43; Lám. 7, Fig. 69) en la que se detalló la histología de los ojos.

La otra conclusión importante de Andrews (1892: 213) fue una diferencia fundamental en el caso de los ojos radiolares de algunos poliquetos; en efecto, como lo había demostrado en su nota previa (Andrews 1891), cada ojo epidérmico contenía un cuerpo refractario separado de los presentes en otros ojos contiguos, por lo que dichos ojos deberían considerarse compuestos sin lente multicelular, sino que cada célula sería un ojo por sí misma. En el mismo sentido, consideró que la estructura formada tendería a elevarse, no a hundirse, como el habría hipotetizado para los ojos entre la mayoría de las familias de poliquetos, y que eso podría explicarse por la presencia de una estructura interna de soporte o esqueleto. Entonces, la contribución de Andrews consiste en considerar que los ojos de los anélidos pueden ser simples o compuestos y que, aunque muchos muestran una tendencia al hundimiento del ojo, en algunos casos pueden desplazarse hacia el exterior como entre los alciópodos, o en los ojos compuestos de algunos sabélidos. Schreiner (1897) y Hesse (1899) confirmaron y profundizaron los hallazgos presentados por otros autores y presentaron detalles finos de la organización celular de los ojos de varias especies de poliquetos.

Tampi (1949) estudió seis especies (2 de eunícidos, 2 de neréididos, 1 de tomoptéridos y un sabélido), y en lo que podría ser lo más interesante, consideró los cambios ontogenéticos en algunas, así como las modificaciones debidas al modo de vida. Comparó especies de eunicimorfos de los géneros *Eunice*, de vida libre, *Diopatra*, tubícola, y de *Marphysa*, que vive dentro del sedimento. Encontró que las larvas de todos tenían ojos, mismos que eran retenidos por las formas libres, pero no por las tubícolas o excavadoras, aunque



**Figura 3.** Hipótesis de Andrews sobre la formación de los ojos de los anélidos. A. Células pigmentarias bajo la cutícula. B. Aparición de la retina, bastones e invaginación de células pigmentarias. C. Mayor invaginación del ojo y aparición de cristalino. D. Progresión en la invaginación y aproximación de las células pigmentarias periféricas, formando una copa. E. Aparición de córnea, separada de la cutícula y limitada separación del estrato epidérmico (Ba: bastones, CP: célula pigmentaria, Co: córnea, Cr: cristalino, Cu: cutícula, Ep: epidermis).



**Figura 4.** Histología de varios tipos de ojos, según Fauvel (1959). A. Quetoptérido, copa. B. Sílido, copa. C. Neréidido, copa. D. Alciópido, cámara. E. Células retinianas de alciópido (Ba: bastones, CG: célula gigante, Cl: célula glandular indiferenciada, Cr: cristalino, Cu: cutícula, CV: célula visual, Ep: epidermis, FS: filamentos secretorios, N: núcleo, Ne: neurofibrilla, NO: nervio óptico, Pl: pigmento; Re: retina, Sl: sustancia intermedia).

en algunos casos los juveniles retenían los ojos por un lapso breve. Entre los neréididos, comparó los acuáticos con una especie semiterrestre; encontró que la última presentaba un engrosamiento de la cutícula y epidermis sobre los ojos y que tenían menos bastones y fibras de soporte que las acuáticas.

Fauvel (1959) realizó la mejor síntesis a mediados del siglo pasado y ligó la complejidad estructural de los fotosensores con los términos adecuados. Repasaré su clasificación para luego considerar los hallazgos más recientes; los interesados pueden ojear la propuesta de Richter et al. (2010) sobre estandarización de términos.

Como se mencionó, Fauvel usó la complejidad estructural para clasificar los ojos en simples, o manchas oculares, cuando carecen de cristalino (Fig. 4A, 5E) por lo que no serían ojos verdaderos. Dichos fotosensores se encuentran en larvas tempranas y en algunos otros poliquetos como anfarétidos. La presencia de cristalino, además de la retina y el nervio óptico, caracterizan a los ojos verdaderos, como indicó de Quatrefages (1850). Fauvel distinguió tres tipos básicos de ojos verdaderos:

- A. ojos en copa cuando la retina se expande y el cristalino está bien desarrollado (Fig. 4B, C);
- B. ojos de cámara, cuando el cristalino forma una esfera perfecta y la complejidad semeja la de los ojos humanos (Fig 4D, E), como los que se presentan entre los alciópodos; y
- C. ojos compuestos, que constan de unidades independientes que portan cristalino y discos refringentes en cada uno de ellos, y como unidades completas, para cada uno de ellos podría usarse el nombre de ocelos (Fig. 5A-C).

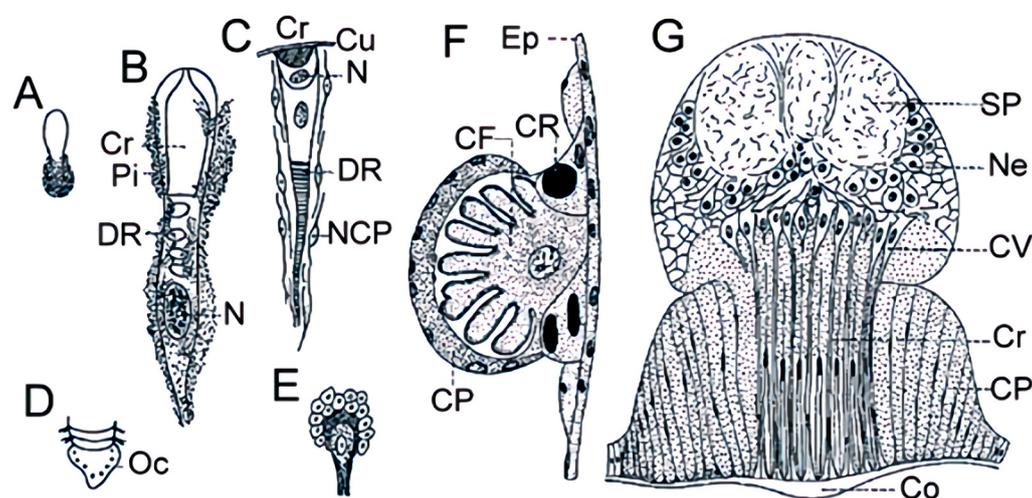
Algunos poliquetos presentan desarrollos oculares en otras regiones del cuerpo. Los ofélidos *Travisia* y *Polyopthalmus* presentan ojos laterales en cada segmento (Fig. 5F), pero por la falta de un cristalino bien definido, serían considerados como ojos simples o manchas oculares. Algunos sabélidos presentan manchas oculares en el pigidio (Fig. 5D), mismos que han sido considerados como los ocelos más simples

entre los poliquetos (Ermak y Eakin, 1976). Entre los eunícidos, durante la epitoquia, la sección que se transforma para la reproducción presenta una mancha ventral cuya estructura parece un ojo (Fig. 5G), en el que se distingue un cristalino cilíndrico, no esférico, por lo que también se consideran como ocelos. Macdonald (1859) los ilustró por primera vez, pero la estructura fina fue revelada por Schröder (1905), y Fauvel tomó la figura de esta última publicación. Es curioso que no se hayan vuelto a estudiar estos ocelos tan peculiares.

Los estudios finos con microscopía de transmisión a partir de la década de los 1960 mejoraron el conocimiento de la estructura subcelular de los ojos, y Purschke et al. (2006) revisaron lo que se conocía hasta entonces y recientemente agregaron otra contribución relevante (Palubitzki y Purschke 2020). Por supuesto, con la mejora de los métodos y técnicas, los resultados fueron cada vez más espectaculares y la lectura de esa revisión es obligada para los interesados en la microanatomía de los ojos de los anélidos. Una revisión más general puede hallarse en la síntesis de Gehring y Seimiya (2010) y Schwab (2018), aunque se concentran en los vertebrados.

Dado que la información presentada no es novedosa y que se han reconocido los ojos de los anélidos marinos desde hace 200 años, intriga la posible razón para el comentario dado durante el arbitraje de nuestra nota. Quizá haya surgido de la perspectiva de que, pese a su conocida complejidad estructural, los ojos de los anélidos no podrían considerarse como tales si no forman imágenes como las que percibimos nosotros. Dicho de otra manera, quizá esa persona consideró que la resolución visual era insuficiente como para asignar el término ojos a lo que presentan los poliquetos. Lamentablemente, también en este rubro hay malas noticias para esa perspectiva.

Desde los años 1970 hubo dos estudios que merecen mencionarse porque midieron la capacidad visual de los ojos de dos grupos de poliquetos. En *Nereis mediator*, un neréidido depredador de la zona de mareas de California y cuyos ojos son del tipo de copa



**Figura 5.** Histología de varios tipos de ojos, según Fauvel (1959). A. Ocelo radiolar del sabélido *Hypticomus*. B. Ocelo radiolar del sabélido *Potamilla*. C. Ocelo radiolar del sabélido *Branchiomma*. D. Pigidio de sabélido con ocelos. E. Ojo simple de anfarétido, *Ampharete grubei*. F. Ojo lateral del ofélido *Polyopthalmus*. G. Ojo ventral de la epitoca del eunícido *Palola viridis* (CF: célula fotoreceptora, CI: células glandulares indiferenciadas; Co: córnea, CP: célula pigmentaria, CR: cuerpo refringente, Cr: cristalino, Cu: cutícula, CV: célula visual, DR: discos refringentes, Ep: epidermis, N: núcleo, Ne: neurona, NCP: núcleo de célula pigmentaria, Oc: ocelo; Pi: pigmento, SP: sustancia punteada).

de pigmento (Figs 2B, 4C), Yingst *et al.* (1972) estudiaron la sensibilidad espectral y notaron que era sensible al amplio rango de 400-500 nm, que tenían un sistema de receptores múltiples y que esto le permitiría distinguir colores. En el otro estudio, Wald y Rapport (1977) abordaron la visión en alciópodos de los géneros *Torrea* y *Vanadis*, con ojos del tipo de cámara; la especie de *Torrea* era de aguas someras y su sensibilidad estaba en 400-560 nm, mientras que la de *Vanadis* era de aguas profundas, y su rango era más estrecho, 460-480 nm; también resaltaron la presencia de retinas accesorias y que tenían 2-3 fotosistemas diferentes.

No obstante, también hubo estudios tempranos para evaluar los cambios en los ojos de copa del neréidido *Platynereis* (ver Figs 2B, 4C), Fischer (1963) realizó cortes del prostomio y demostró que esos ojos se ajustaban a los cambios en la intensidad lumínica por movimientos de la retina y los bastones; de manera que los bastones en ejemplares fijados en la oscuridad eran de unas 20  $\mu\text{m}$ , pero en los fijados expuestos a la luz era de 7  $\mu\text{m}$ , y que en las formas heteronereis era de 46  $\mu\text{m}$  y de 19  $\mu\text{m}$ , respectivamente. Entonces, incluso en ojos con cristalino poco desarrollado, había modificaciones físicas que repercutirían en una mejor resolución de las imágenes captadas. En realidad, Tampi (1949) también había notado estas diferencias remarcables en el tamaño de los bastones en sus ejemplares, por lo que es un hecho y no pueden considerarse como observaciones aisladas.

Por supuesto, la investigación en este terreno también se ha profundizado mucho. Nilsson (2009, 2013) propuso una secuencia evolutiva para la función visual que aunque para fines didácticos parece lineal, es mucho más compleja que eso ya que ha habido regresiones (Fig. 6). Consideró que la evolución estructural de los ojos tenía dos fases terminales; una, la de los ojos en cámara, y la otra, la de los ojos compuestos. También enfatizó que había algunos procesos críticos que irían desde la temprana fotorrecepción no direccional, al presentarse fotorreceptores, a la direccional con el desarrollo de los

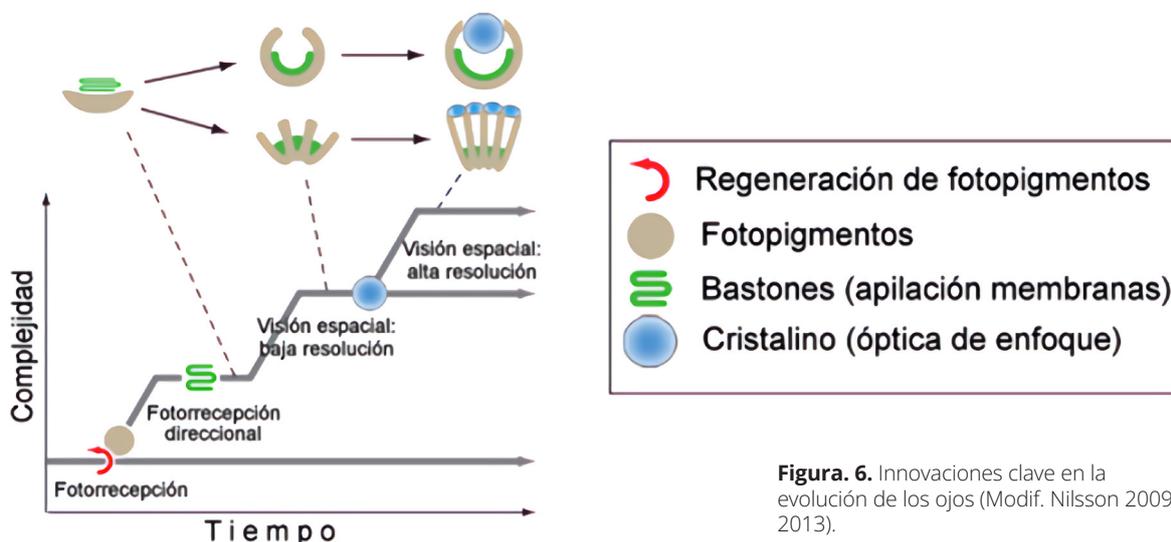
bastones. Luego, con mayor complejidad, al expandirse la retina en los ojos de copa, o multiplicarse en los ocelos que forman ojos compuestos, surgirían la visión espacial de baja resolución, misma que pasaría a la de alta resolución por la incorporación de mecanismos de enfoque (cristalino).

En conclusión, dado que los ojos en copa son los más generalizados, y pese a que se considera que tienen baja resolución por carecer de un cristalino bien definido, debemos preguntarnos ¿cómo es que han sido suficientes para formar imágenes de presas o enemigos potenciales en muchos grupos de invertebrados marinos y desde el Cámbrico? Esto se demostró apenas hace una década (Ma *et al.*, 2012). Dicho de otra manera: si fueran inadecuados por generar imágenes de baja resolución, ¿cómo es que los grupos que los presentan han prosperado por tantísimos millones de años?

La respuesta de Armand de Quatrefages podría haber sido: los ojos de los poliquetos, sean de copa, de cámara o compuestos, son suficientes para permitir la supervivencia de las especies. Superadas las etapas del estudio histológico y sensorial, se ha incrementado la investigación sobre la genética de su desarrollo y de su evolución (Randell y Jékely, 2016, Koenig & Gross, 2020). Espero estas notas orienten a algunos interesados a abordar el problema desde la perspectiva de la biofísica, de la ontogenia, de la genética, o de los estudios comparativos de especies en distintos horizontes ecológicos. Algo que lamentablemente no se está haciendo en nuestro país y quizá tampoco en otro país de América Latina.

## AGRADECIMIENTOS

El Dr. Gabriele Conti, de la Universidad de Cagliari, Sardinia, Italia, compartió una figura difícil de conseguir de la publicación de Muller (1831). La lectura cuidadosa del Dr. Luis F. Carrera-Parra y de un revisor anónimo, mejoraron mucho la claridad de esta contribución.



**Figura. 6.** Innovaciones clave en la evolución de los ojos (Modif. Nilsson 2009, 2013).



## LITERATURA CITADA

- Andrews, E.A. 1891. Compound eyes of annelids. *Journal of Morphology*. 5: 271-299.
- Andrews, E. A. 1892. On the eyes of polychaetous annelids. *Journal of Morphology*. 7: 169-222.
- Azmi, S.S., Ibrahim, Y.S., Angsupanich, S., Sumpuntarat, P. & Sato, M. 2021. Epitokous metamorphosis, reproductive swimming, and early development of the estuarine polychaete *Neanthes glandicincta* Southern, 1921 (Annelida, Nereididae) on the east coast of the Malay Peninsula. *ZooKeys*. 1011: 1-24.
- Beddard, F.E. 1888. Report on annelids from the Mergui Archipelago, collected for the trustees of the Indian Museum, Calcutta, by Dr. John Anderson, F.R.S., Superintendent of the museum. *Journal of the Linnean Society of London*. 21: 256-266.
- Bok, M.J., Capa, M. & Nilsson, D.-E. 2016. Here, there and everywhere: The radiolar eyes of fan worms (Annelida, Sabellidae). *Integrative and Comparative Biology*. 56: 784-795.
- Cronin, T. W. 1988. Vision in marine invertebrates; pp 403-418 In Atema, J., Fay, R.R., Popper, A.N. & Tavolga, W.N. (eds), *Sensory Biology of Aquatic Animals*, Springer, New York, 936 pp.
- Dalyell, J.G. 1853. *The Powers of the Creator displayed in the Creation; or, Observations on Life amidst the various Forms of the humbler Tribes of animated Nature*. Van Voorst, Londres, vol. 2, 359 pp.
- De Quatrefages, A. 1850. Études sur les types inférieurs de l'embranchement des annelés. Mémoire sur les organes des senses des annélides. *Annales des Sciences Naturelles, troisième série, Zoologie*. 13: 25-41, Pl. 2, Figs 16-19.
- Erman, T.H. & Eakin, R.M. 1976. Fine structure of the cerebral and pygidial ocelli in *Chone ecaudata* (Polychaeta: Sabellidae). *Journal of Ultrastructural Research*. 54: 243-260.
- Fauvel, P. 1959. Classe des Annélides Polychètes: Annelida Polychaeta (Grube, 1851); pp 12-196 In *Traité de Zoologie: Anatomie, Systématique, Biologie*. P.P. Grassé (ed.), Vol. 5. Masson et Cie., Paris.
- Fischer, A. 1963. Über den bau und die Hell-Dunkel Adaptation der Augen des Polychaeten *Platynereis dumerillii*. *Zeitschrift für Zellforschung*. 61: 338-353.
- Gehring, W. & Seimiya, M. 2010. Eye evolution and the origin of Darwin's eye prototype. *Italian Journal of Zoology*. 77: 124-136.
- Graber, V. 1880. Morphologische Untersuchungen über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 17: 243-323, Pl. 28-30.
- Greeff, R. 1876. Untersuchungen über die Alciopiden. *Nova Acta der Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinischen Deutschen Akademie der Naturforscher*. 39(2): 34-130, Pl. 2-7.
- Hesse, R. 1899. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren, 5. Die Augen der polychäten Anneliden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 65: 446-516, Pl. 22-26.
- Koenig, K.M. & Gross, J.M. 2020. Evolution and development of complex eyes: a celebration of diversity. *Development*. 147: dev182923, 19 pp.
- Kölliker, A. 1858. Ueber Kopfkriemer mit Augen an den Kiemen. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 9: 536-541.
- Ma, X., Hou, X., Aldridge, R.J., Siveter, D.J., Siveter, D.J., Gabbot, S.E., Purnell, M.A., Parker, A.R. & Edgecombe, G.D. 2012. Morphology of Cambrian lobopodian eyes from the Chengjiang Lagerstätte and their evolutionary significance. *Arthropod Structure & Development*. 41: 495-504.
- Macdonald, J.D. 1859. On the external anatomy and natural history of the genus of Annelida named Palolo by the Samoans and Tonguese, and Mbalolo by the Fijians. *Transactions of the Linnean Society, London*. 22: 237-239, Pl. 41.
- Muller, J. 1831. Mémoire sur la structure des yeux chez les mollusques gastéropodes et quelques annélides. *Annales des Sciences Naturelles*. 22: 5-28, Pl. 3, 4.
- Nilsson, D.-E. 2009. The evolution of eyes and visually guided behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*. 364: 2833-2847.
- Nilsson, D.-E. 2013. Eye evolution and its functional basis. *Visual Neuroscience*. 30: 5-20.
- Von Palubitzki, T. & Purschke, G. 2020. Ultrastructure of pigmented eyes in Onuphidae and Eunicidae (Annelida: Errantia: Eunicida) and its importance in understanding the evolution of eyes in Annelida. *Zoomorphology*. 139: 1-19.
- Pettibone, M.H. 1989. Revision of the aroditoid polychaetes of the family Acoetidae Kinberg (= Polyodontidae Augener) and reestablishment of *Acoetes* Audouin & Milne-Edwards, 1832, and *Euarche* Ehlers, 1887. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 464: 1-138.

- Pflugfelder, O. 1932a. Beschreibung einiger neuer Acoetinae: Mit einem Anhang fiber eigenartige epitheliale Sinnesorgane dieser Formen. *Zoologischen Anzeiger*. 98:281-295, 13 figuras (no visto).
- Pflugfelder, O. 1932b. Ueber den feineren Bau der Augen Freilebender Polychaeten. *Zeitschrift fur Wissenschaftliche Zoologie, Leipzig*. 142:540-586, 24 figuras (no visto).
- Purschke, G., Arendt, D., Hausen, H. & Müller, M.C.M. 2006. Photoreceptor cells and eyes in Annelida. *Arthropod Structure & Development*. 35: 211-230.
- Ranzani, C. 1817. Descrizione di un animale che appartiene ad un nuovo genere della clase degli annelidi. *Opuscoli Scientifici*. 1: 105-109, Lám. 4, Figs 1-6.
- Rendell, N. & Jékely, G. 2016. Phototaxis and the origin of visual eyes. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*. 371: 20150042, 11 pp.
- Richter, S. (+ 20 coautores). 2010. Invertebrate neurophylogeny: suggested terms and definitions for a neuroanatomical glossary. *Frontiers in Zoology*. 7:29, 49 pp.
- Schreiner, K.E. 1897. Histologische Studien über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. *Bergens Museums Aarbog*. 1897(8): 1-30, una lám.
- Schröder, O. 1905. Beiträge zur Kenntnis der Bauchsinnesorgane (Bauchaugen) von *Eunice viridis* Gray sp. (Palolo). *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 79: 132-149, Láms 7, 8.
- Schwab, I.R. 2018. The evolution of eyes: major steps. The Keeler lecture 2017: Centenary of Leeler Ltd. *Eye*. 32: 302-313.
- Tampi, P.R.S. 1949. On the eyes of polychaetes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of India, section B*. 29:129-147.
- Vergèr-Bocquet, M. 1984. Photoreception et vision chez les annelids; pp 289-334 In *Photoreception and Vision in Invertebrates*, NATO Science Series, A, volumen 74, Springer, Nueva York, 858 pp.
- Von Siebold, C.T. 1848. *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellose Thiere*. Veit & Comp., Berlin, 679 pp.
- Yáñez-Rivera, B. & Salazar-Vallejo, S.I. 2022. Revision of *Chloeia* Savigny in Lamarck, 1818 from tropical American seas (Annelida, Amphinomidæ). *Zootaxa*. 5128: 503-537.
- Yingst, D.R., Fernandez, H.R. & Bishop, L.G. 1972. The spectral sensitivity of a littoral annelid: *Nereis mediator*. *Journal of Comparative Physiology*. 77: 225-232.
- Wald, G. & Rayport, S. 1977. Vision in annelids. *Science*. 196: 1434-1439.