

Inv. Pesq.	46 (1)	págs. 29-39	febrero, 1982
------------	--------	-------------	---------------

Reproducción en *Hymeniacion sanguinea* (Grant, 1926): Biología de la larva y primeros estadios postlarvarios *

MARÍA JESÚS URIZ

Instituto de Investigaciones Pesqueras de Barcelona.
Laboratorio de Blanes. Explanada del Puerto, 12 Blanes (Gerona).

Palabras clave: Esponjas, *Hymeniacion sanguinea*, reproducción, desarrollo larvario.

Key words: Porifera, *Hymeniacion sanguinea*, reproduction, larval development.

RESUMEN: Se han estudiado algunos aspectos del comportamiento larvario en la especie *Hymeniacion sanguinea*, en el mar y bajo condiciones experimentales de laboratorio.

Las larvas tienen un corto periodo de vida libre y no se muestran selectivas respecto a la naturaleza y orientación del sustrato: el asentamiento tiene lugar en cualquier tipo de superficie rugosa.

Tampoco se ha observado ninguna respuesta respecto a la luz; sin embargo, presentan un geotactismo negativo durante las primeras horas de vida libre, geotactismo que se convierte en negativo cuando se aproxima el asentamiento. El sistema acuifero de las larvas fijadas comienza a desarrollarse 5 días después del asentamiento, y al cabo de 7 días el *rhagon* ya está completo.

SUMMARY: REPRODUCTION OF *Hymeniacion sanguinea* (GRANT, 1926): LARVAL BEHAVIOUR AND POSTLARVAL DEVELOPMENT. — Larval behaviour patterns of this species have been studied in situ and under experimental conditions. Larval emission occurs in the Costa Brava from August to September.

Larvae have a short period of free life and prove to be unselective to the nature and orientation of the substrate: they settle on any type of rough surfaces.

No response to light gradients has been observed; but during the first hours of free life, larvae display a negative geotaxis which is changed into a positive one at the pre-settlement time.

The aquiferous system begins to develop 5 days after the attachment of the larvae and the *rhagon* structure is completed in 7 days.

INTRODUCCIÓN

A medida que se ha ido estudiando la reproducción en las *Demospongia*, se ha podido comprobar la ayuda que los conocimientos de los estados larvarios pueden aportar a la sistemática del grupo; sin embargo, el número de especies cuyas larvas se conocen actualmente es relativamente pequeño para permitir generalizaciones, especialmente en los órdenes *Halichondrida* y *Haplosclerida*, entre las esponjas incubantes.

* Recibido el 12 de mayo de 1981.

En cuanto a la especie *Hymeniacion sanguinea*, los estudios embriológicos realizados hasta ahora abarcan aspectos parciales. TOPSENI (1911) describe algunas características de la morfología externa de la larva, y LEVÍ (1956) se ocupa de su estructura histológica. En esta nota se aborda el estudio en vivo de las larvas y su comportamiento desde la emisión a partir de los progenitores, hasta la formación del *rhagon*, estado base de organización para el desarrollo del adulto.

Hymeniacion sanguinea es una de las esponjas más frecuentes en los primeros 10 m del litoral rocoso catalán. Aunque ha sido considerada tradicionalmente como especie fotófila, en realidad la intensidad luminosa no parece afectarle demasiado, ya que se encuentra tanto en superficies horizontales, a menos de 1 m de profundidad, como en enclaves semioscuros, desplomes, túneles y zona externa de grutas. Es más probable que la falta de competidores que resistan la luz directa sea la causa de su proliferación en zonas bien iluminadas.

Con frecuencia se encuentra sobre organismos diversos: *Balanus sp.*, *Arca barbata*, *Ostrea edulis*, *Mytilus galloprovincialis*, *Spondylus gaederopus*, *Microcosmus sabatieri*, *Vermetus sp.*, *Spongionella pulchella* y *Codium dichotomum* y, en general, sobre todo tipo de sustrato duro.

Su nicho ecológico está ocupado en otras localidades mediterráneas como Banyuls-sur-Mer, por *Crambe crambe* (BOURY ESNAULT, 1971), esponja *Poecilosclerida*, con la que ha sido confundida en ocasiones.

La época de reproducción de esta especie varía, dependiendo de su localización geográfica: julio-agosto en Roscoff (BRIEN, 1973), agosto-septiembre en la Costa Brava y junio-septiembre en Alicante (observaciones personales). Como la temperatura es el principal factor que regula el período de reproducción, éste puede sufrir, en una misma localidad, ligeras variaciones según los años.

MATERIAL Y MÉTODOS

Durante el año 1980, de una forma continuada, se observó *in situ* la especie *H. sanguinea*, en distintas localidades del Mediterráneo español, entre el cabo Bagur y Alicante. A partir del mes de julio, en el que las futuras larvas comenzaban a diferenciarse, se fueron recogiendo ejemplares para su estudio en el laboratorio.

Las inmersiones se hicieron con particular frecuencia en los meses de agosto y septiembre, época en que se producen las larvas libres, con objeto de estudiar su comportamiento en el medio natural.

Para el estudio en el laboratorio de la fijación, tipos de movimientos nata-torios y estadios postlarvarios, se tomaron directamente del mar alrededor de 100 larvas en estado libre y se colocaron en cristalizadores con el fondo cubierto de portaobjetos, conchas de bivalvos y pequeñas piedras. De esta

forma era relativamente sencillo el examen de las mismas, una vez fijadas al sustrato, con la lupa o el microscopio óptico. El mismo proceso se siguió con otras 200 larvas emitidas ya en cautividad.

Los dibujos se hicieron utilizando una cámara clara incorporada a la lupa binocular.

Con objeto de comprobar en qué momento del desarrollo comenzaban a formarse los elementos esqueléticos, se atacaron larvas y postlarvas con ácido nítrico, según la técnica de RUBÍO (1973).

EMISIÓN LARVARIA

Estando la época de emisión larvaria relacionada principalmente con la temperatura del agua, la mayoría de las esponjas litorales emiten sus larvas en verano y otoño. Sólo algunas lo hacen en primavera y principio del invierno.

En el caso de *H. sanguinea*, ésta comienza en la Costa Brava a principios de agosto, alcanza la mayor intensidad en la segunda mitad de este mes y continúa de forma esporádica hasta finales de septiembre. En Blanes, concretamente los días 26 y 27 de agosto (temperatura superficial del agua 24,5°C, correspondiendo a un verano cálido), tuvo lugar una emisión masiva, pudiendo observarse miles de larvas libres en las zonas próximas a las rocas.

En los meses de junio y julio, los embriones, todavía inmaduros, se encuentran en la parte basal de la esponja y, en muchos casos, quedan adheridos al sustrato cuando se arranca el ejemplar. Una vez formadas, las larvas se trasladan hacia la zona superficial, inmediatamente debajo del ectosoma, y más frecuentemente a los conductos acuíferos próximos a los ósculos.

Las larvas completamente maduras pueden esperar un cierto tiempo en el mesénquima o en los conductos de la esponja madre sin que por ello pierdan fertilidad. Cortes practicados *in situ* a varios ejemplares, dejaban libres larvas que, en contacto con el agua, comenzaban a nadar con normalidad.

El mecanismo por el que las larvas se abren paso a través del mesénquima hasta la zona superficial, se desconoce. BERGQUIST (1978) admite la posibilidad de que las larvas produzcan enzimas, pero también es probable que avancen por los pequeños conductos acuíferos de la base de la esponja hasta los conductos más amplios, ya que tienen una cierta plasticidad y pueden rotar gracias a los cilios, sirviéndose, además, de la corriente de agua que atraviesa continuamente la esponja.

La emisión larvaria va acompañada de un gran hinchamiento de los conductos acuíferos superficiales, hinchamiento que parece producir, al mismo tiempo, una compresión del mesénquima y del coanosoma, que quedan contraídos en pequeñas masas, bien diferenciadas de la parte ectosómica. El aspecto general de los ejemplares en este estado es más translúcido que habi-

tualmente. Algo semejante se ha observado en otras especies (BERGQUIST, SINCLAIR y HOGG, 1970) y se ha dicho que la compresión producida en la masa celular por el sistema acuífero dilatado podría estimular la liberación de larvas.

Una vez terminada la producción larvaria, los ejemplares quedan contraídos, incluso a nivel de los conductos acuíferos superficiales, y apenas sobresalen unos milímetros del sustrato.

En condiciones normales, la emisión larvaria es lenta y no sigue un ritmo uniforme, pudiendo durar varios días en cada ejemplar. El promedio en el laboratorio es de unas 2 larvas por minuto al principio y de 1 larva por hora,

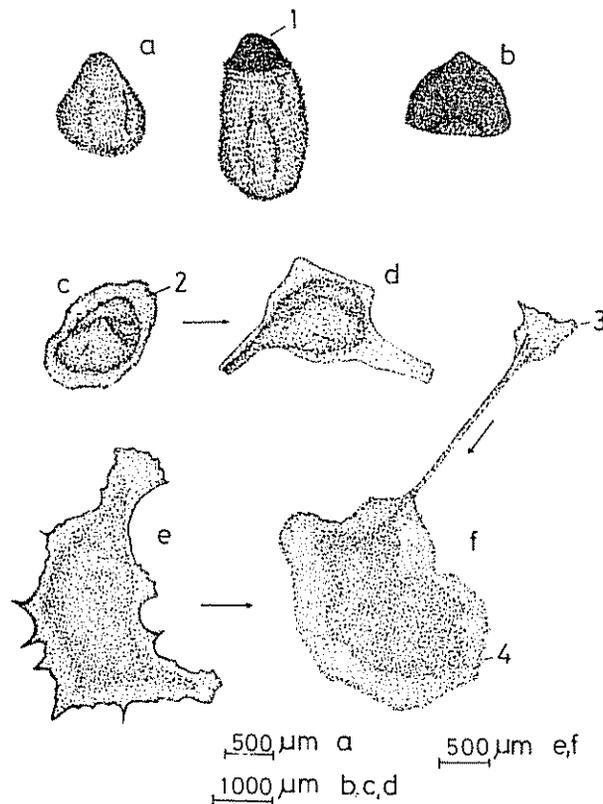


FIG. 1. — a) Tipos larvarios: (1) polo posterior b) Asentamiento de una larva por su polo anterior. c) Fijación larvaria: (2) lámina marginal de crecimiento. d y e) Aplanamiento postlarvario progresivo, 14 y 16 horas después de la fijación. f) Traslación celular del punto 3 al 4 (48 horas después de la fijación). — [a) Larval types: (1) posterior pole. b) Larva settling by the anterior pole. c) Larval attachment: (2) growing marginal membrane d & e) Postlarval progressive flattening, 14 and 16 hours after attaching f) Cellular moving from the point 3 to the point 4 (48 hours after attaching)]

posteriormente, emisión bastante más lenta que en otras especies estudiadas como *Microciona coccinea* (4-5 larvas/minuto) (BERGQUIST *et al.*, 1980).

Determinadas condiciones traumáticas pueden iniciar la emisión o producir una emisión anormal. De hecho, cuando se recolectaban ejemplares que no habían comenzado a liberar larvas en el mar, lo hacían abundantemente en la bolsa de plástico en que se introducían, durante la media hora siguiente a su captura, cesando de liberar cuando se aclimataban en aquarium.

Es probable que el aumento de temperatura que tiene lugar en la bolsa, al sacarla del agua y exponerla al sol, o bien una falta de oxígeno, sean los responsables del proceso, que se interrumpe cuando las condiciones ambientales vuelven a ser las normales. THORSON (1964) afirma que el incremento de temperatura aumenta el metabolismo de las larvas y la rapidez del asentamiento y metamorfosis, en los invertebrados bentónicos en general.

Otros tipos de traumatismos, como un corte en el suministro de agua en los acuarios o el paso brusco de la oscuridad a la luz, provocan la liberación de larvas en la especie *Ophlitaspongia seriata* (FRY, 1971).

Las larvas salen, en los ejemplares estudiados de *H. sanguinea*, principalmente por los ósculos, como ha sido descrito para otras especies, pero también a través de los ostiolos, que se dilatan tanto como el tamaño de la larva, tardando varias horas en recuperar sus dimensiones normales. (He podido observar un comportamiento semejante en la especie *Hamigera hamigera*.)

Aunque es casi imposible contar el número de larvas que produce cada ejemplar, se puede calcular, a groso modo, un promedio de unas 6 larvas/cm² en los ejemplares más densamente poblados; de ellas, al menos 1/3 no alcanza el estado libre, sino que quedan en el mesénquima, donde se reabsorben.

En condiciones experimentales, el máximo número de larvas liberadas por un ejemplar fue de 150 (el ejemplar medía unos 6 cm de diámetro y unos 2,5 cm de grosor).

MORFOLOGÍA DE LA LARVA

Las larvas libres son de tipo parenquímula (larva típica de la mayoría de las *Demospongia*) macizas, con cilios de longitud uniforme (15-20 μm), de color anaranjado vivo, más fuerte que el de la carne de los adultos, y de tamaño considerable aunque variable en los distintos ejemplares.

En todos los casos examinados se distinguen dos categorías claramente diferenciadas:

1) Pequeñas (350-450 μm \times 550-600 μm), subesféricas o cónicas; completamente ciliadas cuando salen, pierden antes de 5 minutos los cilios del polo posterior.

2) Grandes (820-1300 μm \times 350-600 μm), alargadas, ovaladas y algo aplanadas; la mayoría presenta la desprovisto de cilios el polo posterior al salir.

Ambas formas son igualmente viables, aunque las pequeñas parecen tener, en general, mayor movilidad, tardan más tiempo en fijarse y forman rhágones más pequeños.

TOPSENI (1911) y LEVÍ (1956) encuentran también dos tamaños de larvas, aunque bastante más pequeños que los que se dan en los ejemplares de la Costa Brava. Este último autor comenta el no haber hallado una explicación lógica a la existencia de estas dos categorías. La menor movilidad y el polo calvo, de las grandes, hacen pensar que son larvas que han tenido que esperar, una vez maduras, un cierto tiempo hasta ser expulsadas.

Cuando se pierden los cilios del polo posterior, aparece en esta zona un casquete ligeramente abultado, menos coloreado que el resto, y en el que se muestran visibles las células de la masa interna (colencitos) de mayor tamaño que las células ciliadas.

Esta pérdida de cilios no es frecuente en las larvas de *Demospongia* hasta ahora observadas, y no ocurre tampoco en las de la otra especie del género, *Hymeniacidon harauki*, estudiada por BERGQUIST (1980), ni en las del resto de las especies del orden *Halichondrida* cuyas larvas se conocen.

Las larvas presentan una gran plasticidad, pudiendo variar continuamente de forma en el curso de su vida pelágica y siendo frecuentes las invaginaciones y evaginaciones transitorias. Son de consistencia sólida, se desgarran con relativa dificultad y al aplastarlas entre cubre- y portaobjetos, revientan por el polo posterior, es decir, por la zona desprovista de capa epitelial ciliada.

Sólo las larvas de mayor tamaño poseen elementos esqueléticos que, en ningún caso, forman haces tan conspicuos como los descritos por TOPSEN (1911).

COMPORTAMIENTO DE LA LARVA LIBRE

El tiempo de vida libre de la larva es variable y depende de muchos factores, entre ellos del estado de la larva cuando es liberada, de la posible aparición de un obstáculo en su camino, del grado de agitación del agua y, probablemente, de la temperatura (THORSON, 1964).

Una agua completamente quieta facilita la fijación. Una larva asentada, es decir, apoyada en un sustrato, comienza a nadar de nuevo cuando se agita el agua, aunque cada vez por períodos más cortos de tiempo.

Según mis observaciones en el laboratorio, la vida pelágica de las larvas dura entre 3 y 70 horas, aunque la mayoría se fijan antes de las 24 horas y sólo un 10 % tardan en hacerlo 60-70 horas. Estos valores son, con seguridad, inferiores a los que se dan en el mar y superiores a los que aparecen cuando el agua no se mueve en absoluto. Sin embargo, he podido observar en el mar larvas que tropiezan con una rama de briozoo o de hidrozoo y quedan enganchadas, fijándose sin que su vida libre haya durado más de unos segundos.

MOVIMIENTOS, ASENTAMIENTO Y FIJACIÓN LARVARIA

Las larvas no se alejan mucho de la zona en que son emitidas, especialmente si el mar está en calma, ya que el movimiento de sus cortos cilios les da poca autonomía. Aparecen en las proximidades de las zonas rocosas en que se encuentran los adultos, principalmente a una distancia de 1-2 m y como máximo a unos 15 m de ellas.

Por otra parte, según opinión de SARÁ y VACELEF (1973), la emisión larvaria en las *Demospongia* no tendría lugar con aguas demasiado agitadas. Mis observaciones al respecto en *H. sanguinea* son parecidas: la liberación se produjo siempre con aguas tranquilas (especialmente en calma estaban los dos días de la emisión masiva ya mencionada).

Existe en las larvas un movimiento de rotación constante en el sentido de las agujas del reloj y un movimiento de traslación en forma de tirabuzón o semejante a una peonza. El movimiento es más rápido al principio, pero en general hay una alternancia de periodos de movimiento rápido y lento, y la velocidad aumenta al agitar el agua, por lo que es de suponer que la capacidad de desplazamiento es superior en el mar que en condiciones experimentales.

Se pueden presentar, más ocasionalmente, otros movimientos caprichosos, especialmente cuando se aproxima el asentamiento, como el giro en torno a un eje perpendicular a la larva y que pasa por uno de sus extremos.

Los movimientos más rápidos observados en el laboratorio son de 1 vuelta por segundo en torno a un círculo de unos 5 mm de diámetro, durante periodos de 15-20 segundos que alternan con otros de una vuelta cada 5 segundos.

Las larvas no presentan ningún tipo de respuesta respecto a la luz, manteniéndose tanto en zonas sombrías como soleadas. Tampoco en el laboratorio muestran preferencia por zonas oscuras o iluminadas de los cristalizadores. Este comportamiento larvario influye directamente en la distribución de los adultos que, como ya he dicho, viven en condiciones muy variables de iluminación.

Si se observa, por el contrario, un geotactismo negativo en las primeras horas de vida libre, geotactismo que se convierte en positivo cuando se aproxima el asentamiento y la fijación.

Cuando la larva se asienta sobre el sustrato pierde el movimiento de traslación y gira sobre sí misma cada vez más lentamente, hasta que parte de los cilios se paran y el movimiento de los restantes es insuficiente para moverla.

Las irregularidades del sustrato (algas calcáreas, periostraco de bivalvos, pilosidades de crustáceos, etc.) facilitan el asentamiento al retener las larvas que, después de un período de inmovilidad que puede durar varias horas, se fijan y comienzan la metamorfosis.

Una larva ya asentada puede continuar nadando un cierto tiempo si, por cualquier circunstancia, es separada del sustrato.

Un gran número de larvas adoptan momentos antes de comenzar su vida sésil, una forma característica, con una invaginación en el polo anterior y una evaginación en el polo posterior. Estas larvas se fijan al sustrato por el polo anterior, mientras que las pocas que continúan siendo alargadas se fijan lateralmente.

La naturaleza física, la inclinación y la iluminación del sustrato no influyen en la fijación; en condiciones experimentales se fijan tanto sobre el fondo del cristalizador como entre las líneas de crecimiento de *Venus verrucosa*, sobre *Mytilus*, briozoos o bajo piedras, sin discriminación entre los sustratos situados en zonas oscuras o iluminadas.

Ninguna larva se fijó en las paredes del cristalizador ya que son demasiado lisas, pero en el mar son numerosas las que se fijan sobre paredes verticales. El 35 % se colocaron en el ángulo formado por la pared y el fondo del cristalizador, y otras muchas entre el fondo del recipiente y los portaobjetos en él colocados.

El 20 % de las larvas colocadas en un cristalizador en el que no se movió el agua en absoluto, se asentaban en la superficie del agua que actuaba de sustrato sólido gracias a la tensión superficial. El desarrollo no pasaba de la fase de fijación, es decir, se producía un aplanamiento de la larva que acababa disgregándose en varios fragmentos.

Un fenómeno semejante ha sido observado por FRY (1971) en el 15 % de las larvas de *Ophlitaspongia seriata* mantenidas en aquarium.

ESTADIOS POSTLARVARIOS

Con objeto de observar la viabilidad de las larvas antes de su liberación espontánea, se extrajeron 25 larvas de la zona subectosómica de un ejemplar próximo a la emisión larvaria. Solamente 3 larvas comenzaron a nadar al ponerlas en contacto con el agua; 6 más se pusieron en movimiento al agitar el agua, y el resto permaneció en el fondo. Todas menos tres, muy pequeñas y probablemente inmaduras, se habían fijado al cabo de 12 horas.

Las larvas inmóviles carecían de cilios y, sin embargo, se desarrollaron con normalidad. El papel de los cilios parece ser por tanto meramente locomotor, y tal vez colabore en la fijación o adhesión al sustrato.

La fijación se inicia con un aplanamiento de la larva y una pérdida total de los cilios. Los bordes quedan irregulares y comienza la emigración de las células internas al exterior, a través del polo posterior. Se forma así una capa muy fina de células sobre el sustrato, que DELAGE (1892) llama lámina marginal de crecimiento, en torno a una masa central más densa. La postlarva va haciéndose cada vez más plana; el contorno, al principio redondeado, pasa

a ser poligonal y después estrellado. (Estos cambios morfológicos suceden, sin excepción, en todas las postlarvas observadas.)

El paso siguiente es una traslación de la postlarva, que se desplaza unos 5 mm a través de un estrecho puente de células, quedando siempre en la zona inicial algunos restos celulares que degeneran. No he encontrado explicación a este cambio de posición en las postlarvas, sobre el que, por otra parte, no he visto referencias en la bibliografía.

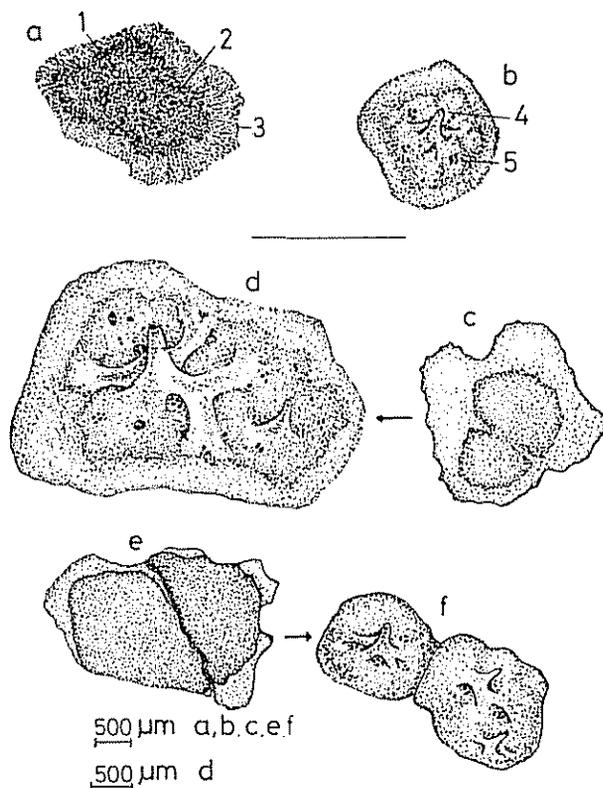


FIG. 2. — Estado postlarvario 5 días después de la fijación de la larva: (1) orificios acuíferos; (2) cámaras vibrátiles; (3) reorganización celular en la zona periférica. b) *Rhagon* desarrollado (12 días después de la fijación): (4) ósculos; (5) ostiolos. c) Confluencia de dos larvas procedentes de un mismo ejemplar. d) *Rhagon* resultante de la confluencia. e) No confluencia entre dos larvas de distintos ejemplares. f) *Rhagons* independientes resultantes. — [a] Postlarval stage 5 days after larval attaching. (1) aquiferous holes; (2) choanocyte chambers; (3) cellular organization in the peripheral area. b) *Rhagon* is completely developed 12 days after larval attaching. c) Confluence of two larvae from the same specimen. d) *Rhagon* as a result of the confluence. e) No-confluence between two larvae from different specimens. f) Two *rhagons* as a result of the no-confluence

Al cabo aproximadamente de 5 días (entre 110 y 125 horas después de la fijación) se observa una reorganización celular en la zona periférica. Las células se disponen formando travéculas con una dirección preferentemente radial, dejando pequeñísimos canales entre ellas. En la zona central pueden verse agrupaciones celulares, pequeñas masas subsféricas de unos 50 μm de diámetro que corresponden a las primeras cámaras vibrátiles; casi al mismo tiempo comienzan a aparecer orificios acuíferos de unos 100 μm de diámetro en la zona central.

A partir de este momento, la postlarva vuelve a adquirir una forma cóncava, desapareciendo la lámina marginal de crecimiento, con lo que disminuye la relación superficie/volumen (ya tiene organizado un esbozo de sistema acuífero para bombear el agua a su interior).

Siete días más tarde, es decir, entre 10 y 12 días después de la fijación, aparece una chimenea osculífera de 300-400 μm de longitud, cónica o cilindrocónica, todavía cerrada. Pocas horas después los ósculos ya se han abierto y se ven además grupos dispersos de ostiolas: el *rhagon* ya está formado.

En días sucesivos, los conductos exhalantes subectosómicos se van haciendo conspicuos y prominentes, adquiriendo un aspecto semejante al que presentan en los adultos.

Una vez completamente desarrollado el *rhagon*, la mortalidad de las postlarvas es en el laboratorio bastante elevada. Comienzan los problemas de alimentación que suelen ser la causa de la difícil supervivencia de las esponjas en cautividad. Las que sobreviven apenas aumentan de tamaño en los 4 meses siguientes, aunque desarrollan una gran riqueza espicular. También en el mar tiene lugar esta fase de crecimiento lento: en el mes de febrero, los jóvenes *Hymeniacidon* no superan los 3-5 mm de diámetro.

En el laboratorio, muchas postlarvas sufren una regresión que sigue un proceso inverso al del desarrollo: desaparición del ósculo, aspecto de larva recién fijada y desintegración.

Un fenómeno que se da con relativa frecuencia (6 % de las larvas observadas) es la confluencia de dos larvas que, procedentes de un mismo ejemplar, se asientan próximas. La fusión entre ellas culmina con la formación de un ósculo común, a veces, situado en la misma zona de confluencia (fig. 2).

Por el contrario, cuando ocasional o artificialmente 2 larvas procedentes de progenitores distintos se colocan próximas, crecen hasta tocarse, pero se mantienen individualizadas, dando lugar a *rhagons* separados.

BIBLIOGRAFIA

- BERGQUIST, P. — 1978. *Sponges*. Ed Hutchinson & Co London: 1-268.
- BERGQUIST, P; SINCLAIR, M E., y HOGG, J. J. — 1970. Adaptation to intertidal existence, reproductive cycles and larval behaviour in Demospongiae. *Symp. zool Soc Lond*, 25: 247-271.
- BERGQUIST, P; SINCLAIR, M E; GREEN, C R., y SHYIN-ROBERTS, H. — 1980. Comparative morphology and behaviour of larvae of Demospongiae *Colloques Internationaux du C.N.R.S.*, 291: 103-111.
- BOURY ESNAULT, N — 1971. Spongiaires de la zone rocheuse de Banyuls-sur-Mer. II. Systematique. *Vie et Milieu*, 22 (2), sér B., 287-350.
- BRIEN, P. — 1973. Les Démosponges. Morphologie et reproduction. En *Traité de Zoologie III. Spongiaires*. Ed. P-P. Grassé. Masson & Cie Paris, 123-461.
- DELAGE, Y. — 1892. Embriogénie des Éponges. Développement post-larvaire des Éponges siliceuses et fibreuses marines et d'eau douce *Arch Zool exp. gén.*, 2 sér., 10: 345-498.
- FRY, W. G. — 1971. The biology of larvae of *Ophlitaspongia seriata* from two North Wales populations. In *Fourth European Marine Biology Symposium*. Ed D. J. Crisp, Cambridge University Press. Cambridge, 155-178.
- LEVÍ, C. — 1956. Étude des Halisarca de Roscoff. Embriologie et systematique des Demosponges. *Arch Zool exp gén.*, 93 (1): 1-181.
- RUBIÓ, M. — 1973. Recolección y primera descripción de esponjas: fijación, conservación y preparación. *Imm. y Ciencia*, 5-6: 37-47.
- SARA, M., y VACELET, J. — 1973. Ecologie des Démosponges. In *Traité de Zoologie III. Spongiaires*. Ed. P-P. Grassé Masson & Cie. Paris, 462-576.
- THORSON, G. — 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, 1 (1): 167-208