

El desarrollo temprano de los “pinitos de Navidad marinos” (Polychaeta: Serpulidae: *Spirobranchus*)

Juan Pablo Sánchez-Ovando ^{1*}, Francisco Benítez-Villalobos²
& José Rolando Bastida-Zavala¹

Resumen

Spirobranchus es un género de gusanos poliquetos, cuyas especies más grandes son conocidas comúnmente como “pinitos de Navidad marinos”, debido a los llamativos colores y el arreglo en espiral de la corona branquial. Este género pertenece a la familia Serpulidae y existen unas 37 especies válidas a nivel mundial. Los trabajos enfocados en conocer y describir a detalle el desarrollo temprano de estos organismos son relativamente escasos, ya que el conocimiento que existe sobre la reproducción, el desarrollo embrionario y larvario, está basado en sólo 11 especies. En el Pacífico tropical mexicano se han registrado tres especies de *Spirobranchus*, dos de ellas viven frecuentemente en asociación con corales. El principal objetivo de este trabajo fue dar a conocer la información que existe hasta el momento sobre la reproducción de estos organismos y describir de forma general los diferentes estadios del desarrollo temprano que éstos presentan. Las especies de *Spirobranchus* desovan miles de gametos en la columna de agua, donde se lleva a cabo la fecundación de los ovocitos; las células resultantes, o cigotos, pasa por diferentes estadios: división, blástula, gástrula, larva trocófora temprana, larva metatrocófora, larva avanzada o nectoqueta, metamorfosis y juvenil. Recientemente, el desarrollo temprano de dos especies de *Spirobranchus* de México fue estudiado con detalle, siendo el primer trabajo sobre biología del desarrollo realizado en poliquetos serpulidos del Pacífico mexicano. Es menester que se realicen más estudios sobre este tema, en los que se describa a detalle cada uno de los estadios que pre-

Abstract

Spirobranchus is a genus of polychaete worms, its largest species are commonly known as "Christmas tree worms", because of their striking colors and the arrangement of the branchial crown in spirals. This genus is belongs to the Serpulidae family and there are about 37 valid species worldwide. The studies about these organisms focused on knowing and describing in detail the early development are relatively rare, since the knowledge that exists on reproduction, embryonic and larval development, is based on only 11 species. In the Tropical Mexican Pacific there are three species of *Spirobranchus* recorded, two of them frequently live in association with corals. The main objective of this work was to resume the information that exists until now on the reproduction of these organisms and to describe, in a general way, the different stages of the early development that they present. *Spirobranchus* species spawn thousands of gametes in the water column, where fertilization of the oocytes takes place; the resulting cells, or zygotes, go through different stages: cleavage, blastula, gastrula, early trochophore larva, metatrochophore larva, advanced larva or nectochaeta, metamorphosis, and juvenile. Recently, the early development of two species of *Spirobranchus* from Mexico has been studied in detail, being the first work about reproduction biology performed on serpulid polychaetes from the Mexican Pacific. It is necessary to perform more studies on this subject, which describe in detail each of the stages that the different species present during their early development,

¹ Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM), Universidad del Mar (UMAR), campus Puerto Ángel, Ciudad Universitaria, Oaxaca, 70902, México.

² Laboratorio de Ecología del Desarrollo (ECODES), Instituto de Recursos, Universidad del Mar (UMAR), campus Puerto Ángel, Ciudad Universitaria, Oaxaca, 70902, México.

* Autor de correspondencia: jpsaov25@gmail.com (JPSO)

sentan las distintas especies durante el desarrollo temprano, lo que permitirá comprender y conocer mejor su biología reproductiva, con posibles aplicaciones en acuicultura, acuariofilia y ecología de especies incrustantes.

Palabras clave: Embriones, larva trocófora, ovocito, poliquetos, serpúlidos.

which in turn will allow a better understanding and knowledge of their developmental biology, with possible applications in aquaculture, aquarium industry, and fouling species ecology.

Key words: Embryos, trochophore larvae, oocyte, polychaetes, serpulids.

Recibido: 16 de junio de 2021

Aceptado: 03 de agosto de 2021.

Introducción

Las especies más grandes de *Spirobranchus* Blainville, 1818 son poliquetos pertenecientes a la familia Serpulidae Rafinesque, 1815, conocidos comúnmente como “pinitos de Navidad marinos”, debido al arreglo en espiral de la corona branquial y a los llamativos colores que presentan. Los *Spirobranchus* tienen un cuerpo heterómero; es decir, que se puede diferenciar en regiones, presentando así una corona branquial y un opérculo en la región anterior del cuerpo, seguido de una región media llamada tórax, y una posterior llamada abdomen (Bastida-Zavala & Sánchez-Ovando 2021). Como todos los serpúlidos, los *Spirobranchus* son organismos sésiles que viven dentro de tubos de carbonato de calcio, sustancia que es secretada por ellos mismos; algunas especies pueden llegar a vivir entre 10 y 40 años (Nishi & Nishihira 1996) y muchas de estas se encuentran asociadas estrechamente a corales hermatípicos y, al menos en la Gran Barrera Arrecifal de Australia, se ha descrito que la relación entre corales y estos serpúlidos es mutualista (de Vantier *et al.* 1986). Actualmente, hay 37 especies descritas a nivel mundial, las cuales se distribuyen principalmente en aguas someras tropicales y subtropicales (Perry *et al.* 2018, WoRMS 2021).

Debido a sus coloridas coronas branquiales, algunas especies de *Spirobranchus* han sido utilizadas por la industria de la

acuariofilia, como animales ornamentales en acuarios marinos.

Por otro lado, los *Spirobranchus* como muchos invertebrados marinos, después de la fecundación, pasan por diferentes estadios embrionarios: división, blástula y gástrula. Es importante mencionar que los *Spirobranchus* presentan un desarrollo indirecto; es decir, después de haber pasado por estos estadios, se forma una larva planctotrófica; esto es, que se alimentan del plancton (conjunto de organismos que se encuentran a la deriva en la columna de agua), antes de dar lugar al desarrollo de un nuevo individuo. La larva de estos poliquetos se conoce como trocófora, la cual, dependiendo del grado de desarrollo, recibe el nombre de trocófora temprana, metatrocófora y larva avanzada o nectoqueta.

En el Pacífico tropical mexicano se encuentran tres especies de este género: *Spirobranchus incrassatus* Krøyer in Mörch, 1863, *S. minutus* (Rioja 1941) y *S. cf. corniculatus* (Bastida-Zavala 2008, como *S. cf. gaymardi*), de las cuales sólo *S. incrassatus* y *S. cf. corniculatus* serían especies consideradas grandes (1-5 cm y 1.5-11.8 cm, respectivamente), lo cual facilita su manipulación y recolecta para estudios específicos sobre su biología reproductiva.

La mayoría de los estudios realizados en las diferentes especies de *Spirobranchus* son de índole taxonómica y algunos más sobre su ecología; sin embargo, los

estudios que se centran en describir el desarrollo temprano de estos invertebrados son escasos y ninguno de este tipo de estudios en serpulidos se había realizado en el Pacífico mexicano hasta este año. Con el presente trabajo se pretende dar a conocer la información novedosa que existe sobre la reproducción de estos organismos y describir, de manera general, los diferentes estadios del desarrollo temprano que presentan.

Trabajos sobre aspectos reproductivos de *Spirobranchus*

El conocimiento que existe sobre la reproducción, el desarrollo embrionario y larvario de los *Spirobranchus* se basa en el estudio de sólo 11 especies de las 37 que existen (Tabla I). Asimismo, los trabajos que proporcionan información completa y detallada sobre estos aspectos reproductivos son escasos. Hörstadius (1923) fue el primero en experimentar con una especie de *Spirobranchus*, dando a conocer que los ovocitos (células sexuales femeninas en proceso de maduración) de *S. triqueter* (Linnaeus, 1758), tienen un diámetro de 80 micras (una micra es la milésima parte de un milímetro) y que el pH del agua es determinante para que se lleve a cabo la maduración de éstos.

En pocas especies de *Spirobranchus* se ha descrito completamente el desarrollo temprano y larvario (Segrove 1941, Crisp 1977, Lacalli 1977, Groepler 1984, Smith 1984). La mayoría de los trabajos sobre reproducción de estos poliquetos sólo proporcionan algunos detalles sobre el tiempo de desarrollo o sobre las larvas trocóforas, sin caracterizar a fondo los estadios de desarrollo, o sin ilustrarlos (Allen 1957, Lewis 1960, Marsden 1960, 1992, Castric-Fey 1984, Gosselin & Sewell 2012). Otros autores sólo se han enfocado

en describir la gametogénesis (Selim *et al.* 2005), o el desarrollo del sistema nervioso, musculatura y bandas ciliares de las larvas (McDougall *et al.* 2006). Recientemente, Sánchez-Ovando *et al.* (2021) caracterizaron el desarrollo temprano de las dos especies de *Spirobranchus* más grandes del Pacífico mexicano: *Spirobranchus incrassatus* y *S. cf. corniculatus*, usando para ello ejemplares recolectados en Puerto Ángel y Estacahuite, en la costa central de Oaxaca. Cabe resaltar que no se conocía nada sobre el desarrollo de los embriones y larvas de ninguna especie de *Spirobranchus* de todo el Pacífico americano (Tabla I).

Aspectos generales sobre la reproducción

Periodo de reproducción

A partir de diversos estudios se ha observado que las especies tropicales de *Spirobranchus* se reproducen de manera más o menos continua, durante una temporada reproductiva prolongada. Allen (1957) indicó que el periodo reproductivo de *S. giganteus* (Pallas 1766) en Puerto Rico duró desde marzo hasta octubre; Lewis (1960) y Marsden (1960) observaron que el desove de *S. polycerus* (Schmarda 1861) en las Antillas sucede durante el verano, desde mayo a finales de julio; Smith (1984) encontró que, en Australia, los ejemplares maduros de *S. corniculatus* (Grube 1862) desovan durante el verano del hemisferio sur, entre octubre y enero; por su parte, Gosselin & Sewell (2012) encontraron una alta proporción de ejemplares maduros (75-100%) de *S. cariniferus* (Gray 1843) en las costas de la isla Norte de Nueva Zelanda, desde finales de la primavera austral (noviembre) hasta principios del otoño (abril).

Fue apenas en este mismo año que Sánchez-Ovando *et al.* (2021), publicaron sus resultados del desarrollo temprano de

Tabla I. Especies de *Spirobranchus* de las que se han descrito algún aspecto del desarrollo temprano.

Especie estudiada	Localidad	Aspecto estudiado	Referencia
<i>Spirobranchus triqueter</i>	Suecia	Maduración de ovocitos	Hörstadius (1923)
<i>S. triqueter</i>	Plymouth y Yorkshire, Inglaterra	Desarrollo larvario y metamorfosis	Segrove (1941)
<i>S. giganteus</i>	La Parguera, Puerto Rico	Descripción de ovocitos y aspecto de ejemplares maduros	Allen (1957)
<i>S. polycerus</i>	Barbados, mar Caribe	Meses de desove, descripción de ovocitos y de la trocófora temprana	Lewis (1960)
<i>S. polycerus</i>	Barbados, mar Caribe	Meses de desove, descripción de ovocitos y tiempo que dura el desarrollo temprano	Marsden (1960)
<i>S. polycerus</i>	Barbados, mar Caribe	Observaciones sobre la trocófora	Lacalli (1977)
<i>S. kraussii</i> (Baird, 1864) (posiblemente <i>S. sinusper-sicus</i> Pazoki, Rahimian, Struck, Katouzian & Kupriyanova 2020)	Kuwait, Golfo Pérsico	Efecto de la temperatura en el desarrollo y en el asentamiento larvario	Crisp (1977)
<i>S. corniculatus</i>	Australia	Desarrollo temprano y juvenil	Smith (1984)
<i>S. lamarcki</i>	sur de Bretaña, Francia	Periodo del desarrollo larvario	Castric-Fey (1984)
<i>S. triqueter</i>	Heligoland, Alemania	Desarrollo embrionario	Groepler (1984)
<i>S. augeneri</i>	Barbados, mar Caribe	Aislamiento reproductivo	Marsden (1992)
<i>S. cf. tetracerus</i>	Alejandro, Egipto	Gametogénesis y desove	Selim <i>et al.</i> (2005)
<i>S. cf. lamarcki</i>	Plymouth, Inglaterra	Desarrollo del sistema nervioso larvario, la musculatura y bandas ciliares	McDougall <i>et al.</i> (2006)
<i>S. cariniferus</i>	Nueva Zelanda	Reproducción, desarrollo larvario	Gosselin & Sewell (2012)
<i>S. incrassatus</i>	Oaxaca, México	Desarrollo temprano	Sánchez-Ovando <i>et al.</i> (2021)
<i>S. cf. corniculatus</i>	Oaxaca, México	Desarrollo temprano	Sánchez-Ovando <i>et al.</i> (2021)

dos especies de *Spirobranchus* en Oaxaca, encontrando que la mayor cantidad de ejemplares maduros de *S. incrassatus* sucede entre agosto y diciembre; mientras que para *S. cf. corniculatus* se observó que era entre octubre y diciembre.

Patrones de sexualidad y dimorfismo sexual

Se ha documentado que algunas especies

de *Spirobranchus* son gonocóricas; es decir, que tienen los sexos separados en individuos diferentes, como es el caso de *S. augeneri* ten Hove, 1970 (Pocock 1964, Marsden 1992), *S. cariniferus* (Gosselin & Sewell 2012), *S. corniculatus* (Smith 1984), *S. cf. corniculatus* y *S. incrassatus* (Sánchez-Ovando *et al.* 2021) y *S. cf. tetracerus* (Selim *et al.* 2005).

Otras especies de *Spirobranchus* pueden

presentar algún tipo de hermafroditismo, como *S. polycerus*, que presenta hermafroditismo simultáneo (Marsden 1992), en donde un individuo tiene la capacidad de producir, al mismo tiempo, tanto espermatozoides como ovocitos. Mientras que *S. lamarcki* (Quatrefages 1866) y *S. triquetter*, son especies hermafroditas protándricas (Föyn & Gjören 1950, Castric-Fey 1984); es decir, que los individuos durante alguna etapa de su vida primero funcionan como machos, produciendo sólo

espermatozoides, para después volverse hembras y producir sólo ovocitos.

Algunos autores mencionan que la coloración del abdomen de los *Spirobranchus* maduros sirve para diferenciar entre machos y hembras, siendo de color blanco-grisáceo para el caso de los machos y rojo brillante en las hembras. Sin embargo, esto no se puede aplicar de manera general para todas las especies de este género, ya que en varias ocasiones la coloración

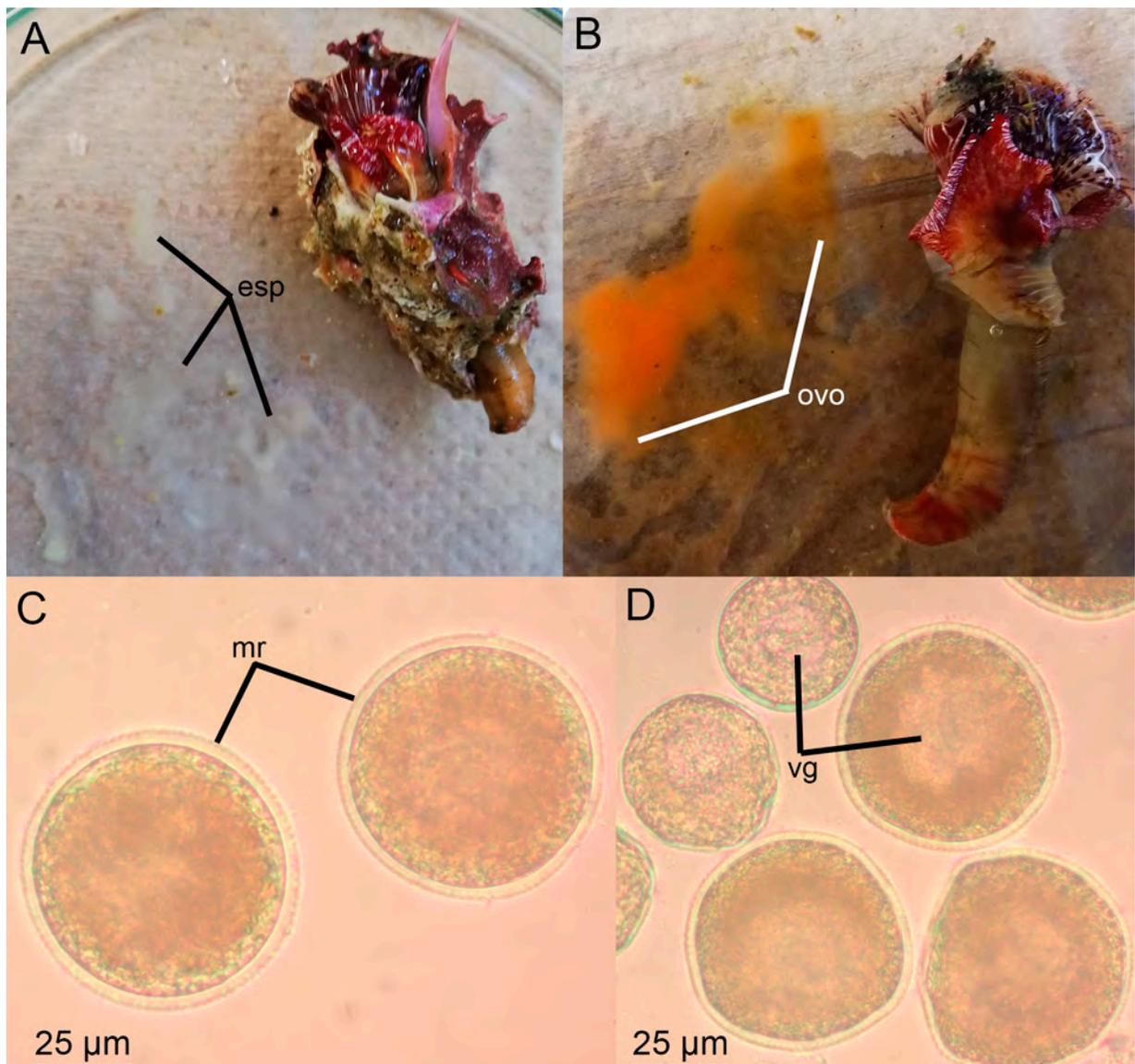


Figura 1. Desove de ejemplares de *Spirobranchus*. A. Macho; B. hembra; C. ovocitos maduros; D. ovocitos inmaduros. Abreviaturas: esp: espermatozoides, mr: membrana reticulada, ovo: ovocitos, vg: vesícula germinal (Figura 1A tomada de Sánchez-Ovando *et al.* 2021).

que deberían presentar los machos, en realidad corresponde a individuos inmaduros o hembras, algo que resulta evidente al momento del desove, cuando nos damos cuenta que esa coloración también la presentan las hembras. De este modo, se puede concluir que estos organismos no presentan un dimorfismo sexual evidente, por lo que la única forma objetiva para diferenciar entre machos y hembras sólo se logra hasta el momento del desove (Fig. 1A-B).

Reproducción sexual, gametos y fecundación

Todas las especies de *Spirobranchus* estudiadas hasta el momento llevan a cabo la reproducción sexual; es decir, la formación de un nuevo individuo inicia por la unión de los gametos masculinos (espermatozoides) con los femeninos (ovocitos). Aún no se conoce de alguna especie de *Spirobranchus* que se reproduzca asexualmente, aunque en otros géneros de serpúlidos, como *Filigrana*, la reproducción asexual ha sido bien documentada (Kupriyanova *et al.* 2001).

Los ovocitos de los *Spirobranchus* son isolécitos; es decir, que contienen poco vitelo (sustancia nutritiva que sirve para alimentar al embrión), pero distribuido uniformemente. Los ovocitos maduros son totalmente esféricos, con un diámetro que va de 60 a 120 micras, y están envueltos por una membrana reticulada que presenta entre 2 y 4 micras de diámetro (Fig. 1C); asimismo, presentan una coloración que va desde el rosa, al rojo-violeta o el naranja. Por el contrario, los ovocitos inmaduros, los cuales se encuentran en proceso de vitelogénesis, se caracterizan por ser más pequeños, de forma irregular y por presentar la vesícula germinal (Fig. 1D). Por otro lado, los espermatozoides

de estos organismos no se han descrito a detalle en la literatura; sin embargo, se sabe que éstos pueden presentar una cabeza esférica o cónica, una zona media que contiene mitocondrias esféricas y un largo flagelo.

La fecundación que llevan a cabo los *Spirobranchus* es del tipo externa, para ello, liberan los gametos en la columna de agua, en donde los espermatozoides fecundan a los ovocitos. Durante este proceso, en el laboratorio, se pueden observar cuerpos polares y el levantamiento de la membrana de fecundación (Fig. 2A-B).

Estadios del desarrollo temprano

Una vez llevada a cabo la fecundación, la célula resultante (cigoto) pasa por diferentes estadios o etapas: división, blástula, gástrula, larva trocófora temprana, larva metatrocófora, larva avanzada o nectoqueta, metamorfosis y juvenil.

La división embriológica es el proceso en el cual el embrión se divide por mitosis. Las células resultantes de las divisiones se conocen como blastómeros. Existen diferentes tipos de divisiones dependiendo de la cantidad y disposición del vitelo. En los *Spirobranchus* la división conocida es del tipo holoblástica, simétrica y con un patrón en espiral. La división holoblástica es característica de las especies que tienen ovocitos con poco vitelo, distribuido uniformemente, y donde se ve afectado todo el embrión; se dice que es simétrica porque durante las divisiones mitóticas todos los blastómeros son del mismo tamaño (Fig. 2C). Una vez que el embrión llega a la sexta división, con un total de 64 blastómeros, se le conoce como mórula, por la similitud que tiene con las moras (fruta) (Fig. 2D).

Después de la división, el embrión pasa

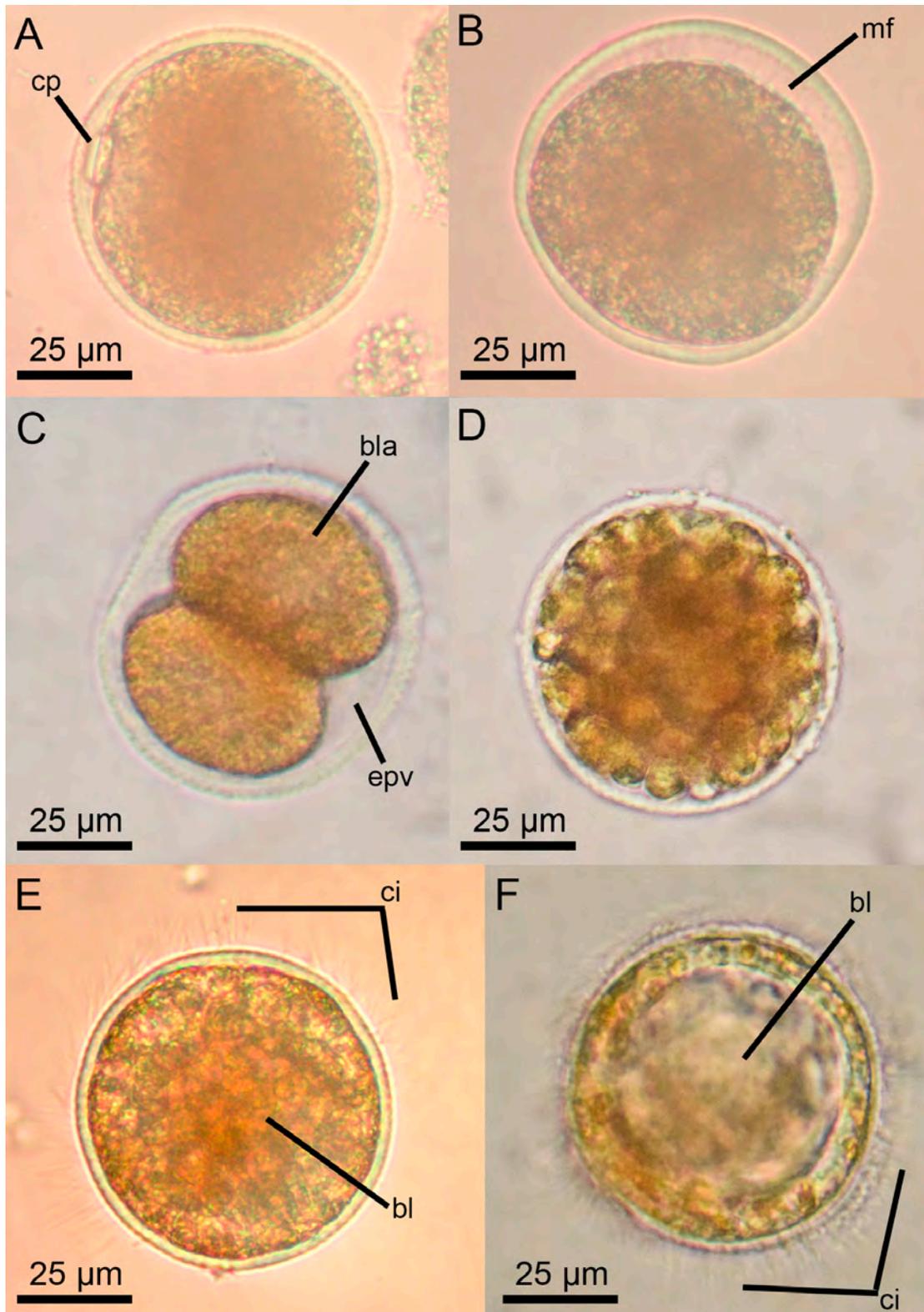


Figura 2. Ovocitos fecundados y desarrollo embrionario de *Spirobranchus*. A-B. Ovocitos fecundados; C-D. primera y sexta división (mórula), respectivamente; E-F. blástula temprana y tardía, respectivamente. Abreviaturas: bl: blastocele, bla: blastómero, ci: cilios, cp: cuerpo polar, epv: espacio previtelino, mf: membrana de fecundación.

a un siguiente estadio conocido como blástula, proceso en el cual los blastómeros se reagrupan para formar una cavidad en el centro del embrión conocida como blastocele. En algunas especies de *Spirobranchus*, como *S. incrassatus* y *S. cf. corniculatus*, se caracterizaron tanto blástulas tempranas como tardías (Sánchez-Ovando *et al.* 2021). La diferencia entre éstas radica en que las blástulas tempranas tienen un blastocele poco desarrollado, son ciliadas y no son nadadoras (Fig. 2E); mientras que las tardías tienen un blastocele completamente formado, son ciliadas y nadan libremente (Fig. 2F).

El estadio de gástrula es el proceso en el cual se forman tres capas embrionarias: el ectodermo (capa externa), el mesodermo (media) y el endodermo (interna). Este estadio ha sido el menos descrito e ilustrado en la literatura; sin embargo, se ha visto en algunas especies de *Spirobranchus* que los embriones pasan, de ser completamente esféricos, a ser ligeramente más largos que anchos. Las células del polo animal migran hacia adentro (proceso conocido como invaginación), dejando una abertura (blastoporo), y formando así el arquenterón; es decir, la cavidad embrionaria que prefigura la futura luz del tubo digestivo (Fig. 3A).

De manera general, la trocófora temprana suele presentar una forma romboide, tiene un penacho ciliar en la región apical y justo arriba de la boca incluye una banda de cilios llamada prototroca. Esta última divide el cuerpo de la trocófora en una región anterior, o episfera, y una región posterior, o hiposfera. Por debajo de la boca se encuentra otra banda ciliada conocida como metatroca; y ventralmente posee una banda ciliar llamada neurotroca (Fig. 3B-C). También es común que posea un penacho perianal de cilios llamado telotroca.

La larva metatrocófora es un segundo estadio larvario, que se caracteriza por presentar una segunda mancha ocular, además de poseer casi el doble del tamaño que la trocófora temprana (Fig. 3D).

La nectoqueta, es una larva avanzada que se caracteriza por presentar una hiposfera más larga que la episfera. La hiposfera está ya dividida en tres segmentos, con un par de setas simples a los lados de cada uno, portando un total de 12 setas (Fig. 4A).

Durante la metamorfosis, las larvas presentan cambios estructurales importantes, por lo cual dejan de ser larvas y pasan a ser metamorfos. Entre esos cambios destacan el desarrollo de una membrana torácica, la aparición de los uncinos abdominales (pequeñas placas que sirven para anclar el cuerpo al tubo) y de rudimentos branquiales. Estos últimos, son los que darán lugar a las coloridas coronas branquiales en forma de espiral que presentan muchas especies (Fig. 4B). En este proceso, los metamorfos tienen una actividad muy reducida, nadando lentamente en el fondo, una señal de que están próximos a asentarse en un sustrato adecuado. Cuando finalmente se asientan, comienza a secretar una sustancia mucosa, para posteriormente iniciar la formación del tubo calcáreo, en donde se terminarán de desarrollar las estructuras típicas del cuerpo juvenil de estos serpúlidos (Fig. 4C).

Cabe mencionar que el tiempo de aparición de cada uno de los estadios descritos con anterioridad suele variar dentro de una misma especie, así como entre las distintas especies de *Spirobranchus*. Esta variación en el tiempo del desarrollo se atribuye a distintos factores, como la temperatura, la salinidad, la disponibilidad de alimento, etc.

Es importante que se realicen más

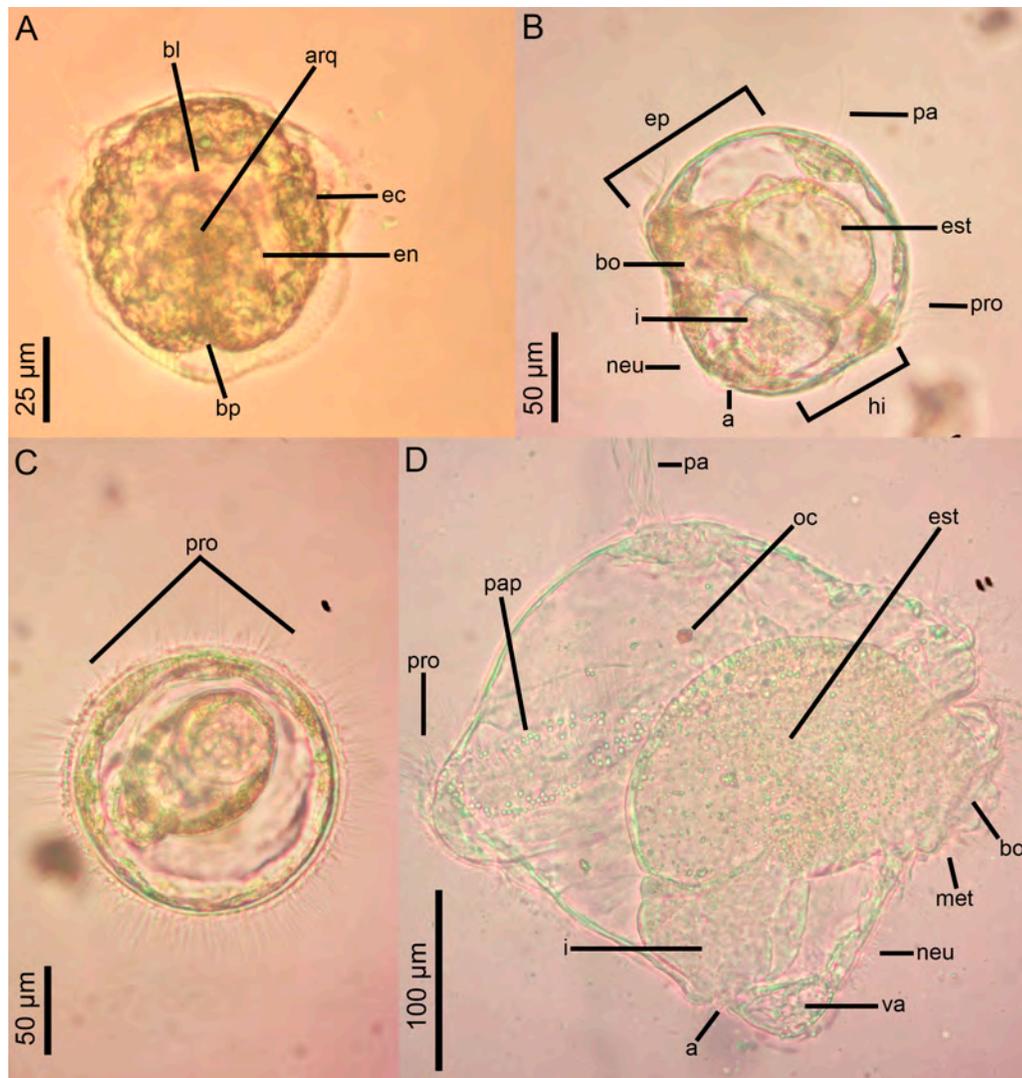


Figura 3. Gástrula y estadios larvarios. A. Gástrula; B. trocófora temprana de tres días, vista lateral; C. trocófora temprana de tres días, vista superior; D. larva metatrocófora. Abreviaturas: a: ano, arq: arquerterón, bl: blastocèle, bo: boca, bp: blastoporo, ec: ectodermo, en: endodermo, ep: episfera, est: estómago, hi: hiposfera, i: intestino, met: metatroca, neu: neurotroca, oc: ocelo, pa: penacho apical, pap: papilas, pro: prototroca, va: vesícula anal.

estudios sobre la reproducción y el desarrollo temprano de los “pinitos de Navidad marinos”, lo que permitirá comprender mejor la biología reproductiva de estos animales, con posibles aplicaciones en la ecología de arrecifes coralinos, o de especies incrustantes, o su posible cultivo para el uso en la acuariofilia marina y/o la experimentación en laboratorio, con lo cual se evitaría su extracción de su hábitat natural.

Agradecimientos

Agradecemos a Luisa Rodríguez, Karen Flores, Isa Flores, Walter Alonso y Uriel Cortés, por el apoyo durante la recolecta de los organismos. A Melany A. Sánchez-González (UMAR, Puerto Ángel), por el apoyo y estímulo que le brindó al primer autor durante la realización de este trabajo. A un árbitro anónimo que proporcionó valiosos comentarios para enriquecer el presente trabajo.

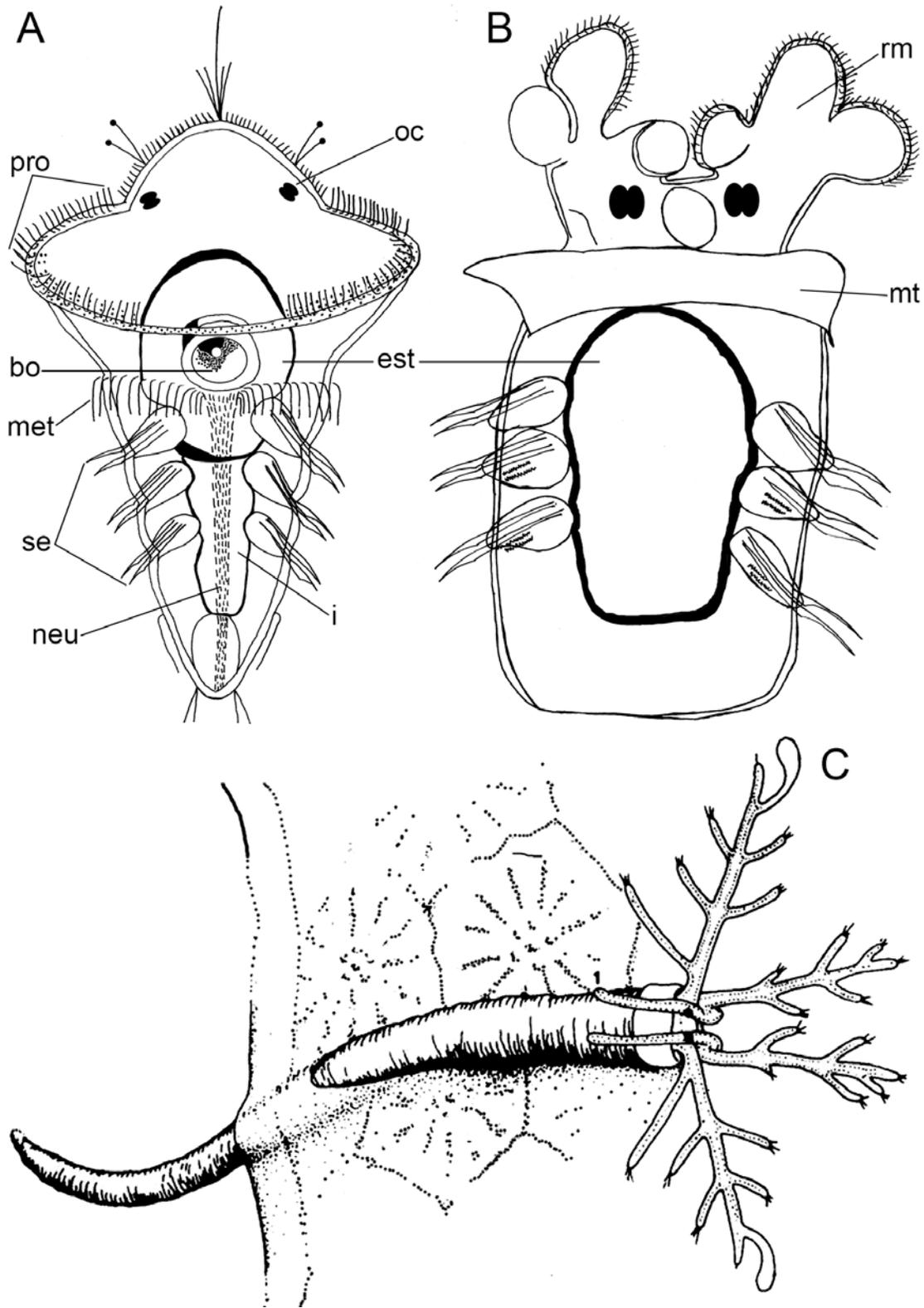


Figura 4. Morfología general de la larva nectoqueta, metamorfo y juvenil. A. Larva nectoqueta; B. metamorfo; C. juvenil dentro de su tubo. Abreviaturas: bo: boca, est: estómago, i: intestino, met: metatroca, mt: membrana torácica, neu: neurotroca, oc: ocelo, pro: prototroca, rm: rudimentos branquiales, se: setas. (Figura C modificada de Smith 1984).

Referencias

- Allen, M.J. 1957.** The breeding of polychaetous annelids near Parguera, Puerto Rico. *Biological Bulletin* 113(1): 49-57. doi:10.2307/1538801.
- Bastida-Zavala, J.R. 2008.** Serpulids (Annelida: Polychaeta) from the Eastern Pacific, including a brief mention of Hawaiian serpulids. *Zootaxa* 1722: 1-61. doi:10.11646/zootaxa.1722.1.1.
- Bastida-Zavala, J.R. & J.P. Sánchez-Ovando. 2021.** Serpulidae Rafinesque, 1815. Pp: 773-883 *In:* de León-González, J.A., J.R. Bastida-Zavala, L.F. Carrera-Parra, M.E. García-Garza, S.I. Salazar-Vallejo, V. Solís-Weiss & M.A. Tovar-Hernández (Eds.), *Anélidos marinos de México y América tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México.
- Castric-Fey, A. 1984.** Contribution à l'étude de la sexualité chez *Pomatoceros lamarckii* et *P. triqueter* en Baie de Concarneau (Sud Finistère). *Annales de l'Institut d'Océanographie Paris* 60(2): 163-187.
- Crisp, M. 1977.** The development of the serpulid *Pomatoleios kraussii* (Annelida, Polychaeta). *Journal Zoology* 183(2): 147-160. doi:10.1111/j.14697998.1977.tb04178.x.
- de Vantier, L.M., R.E. Reichelt & R.H. Bradbury. 1986.** Does *Spirobranchus giganteus* protect host Porites from predation by *Acanthaster planci*: predator pressure as a mechanism of coevolution? *Marine Ecology Progress Series* 32: 307-310.
- Föyn, B. & I. Gjöen. 1950.** Sex and inheritance in the serpulid *Pomatoceros triqueter* L. *Nature* 165: 652-653.
- Gosselin, L.A., & M.A. Sewell. 2012.** Reproduction, larval development and settlement of the intertidal serpulid polychaete *Spirobranchus cariniferus*. *J Mar Biol Assoc U K.* 93(5): 1249-1256. doi:10.1017/S0025315412001701.
- Groepler, C. 1984.** Das Experiment: Entwicklung von *Pomatoceros triqueter* (L.) (Polychaeta, Serpulidae). *Biologie in Unserer Zeit* 14(3): 88-92. doi:10.1002/biuz.19840140306.
- Hörstadius, S. 1923.** Physiologische untersuchungen über die eireifung bei *Pomatoceros triqueter* L. *Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik* 98: 1-9.
- Kupriyanova, E., E. Nishi, H.A. ten Hove & A.V. Rzhavsky. 2001.** Life-history patterns in serpulimorph polychaetes: ecological and evolutionary perspectives. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 39: 1-101.
- Lacalli, T.C. 1977.** Remarks on the larvae of two serpulids (Polychaeta) from Barbados. *Canadian Journal of Zoology* 55(2): 300-303. doi:10.1139/z77-040.
- Lewis, J.B. 1960.** The fauna of rocky shores of Barbados, West Indies. *Canadian Journal of Zoology* 38: 391-435.
- Marsden, J.R. 1960.** Polychaetous annelids from the shallow waters around the Barbados and other Islands of the West Indies, with notes on larval forms. *Canadian Journal of Zoology* 38(5): 989-1020. doi:10.1139/z60-104.
- Marsden, J.R. 1992.** Reproductive isolation in two forms of the serpulid polychaete, *Spirobranchus polycerus* (Schmarda) in Barbados. *Bulletin of Marine Science* 51: 14-18.
- McDougall, C., W.C. Chen, S.M. Shimeld & D.E.K. Ferrier. 2006.** The development of the larval nervous system, musculature and ciliary bands of *Pomatoceros lamarckii* (Annelida): heterochrony in polychaetes. *Frontiers in Zoology* 3(1): 1-13. doi:10.1186/1742-9994-3-16.
- Nishi, E. & M. Nishihira. 1996.** Age-estimation of the Christmas tree worm *Spirobranchus giganteus* (Polychaeta, Serpulidae) living buried in the coral skeleton from the coral-growth band of the host coral. *Fisheries Science* 62(3): 400-403.
- Perry, O., O. Bronstein, N. Simon-Blecher, A. Atkins, E.K. Kupriyanova, H.A. ten Hove, O. Levi & M. Fine. 2018.** On the genus *Spirobranchus* (Annelida, Serpulidae) from the northern Red Sea, and a description of a new species. *Invertebrate Systematics* 32(3): 605-626. doi:10.1071/IS17061.
- Pocock, D. M-E. 1964.** *Spirobranchus giganteus* (Serpulidae, Polychaeta, Annelida): neurosecretion, regeneration, larval rearing, ecology. M.Sc. thesis, McGill University, Montreal.
- Sánchez-Ovando, J.P., F. Benítez-Villalobos & J.R. Bastida-Zavala. 2021.** Early development of two species of *Spirobranchus* Blainville, 1818 (Polychaeta: Serpulidae) from the Southern Mexican Pacific. *Invertebrate Reproduction & Development* XX: 1-13. doi:10.1080/07924259.2021.1932614
- Segrove, F. 1941.** The development of the serpulid *Pomatoceros triqueter* L. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 82: 476-540.
- Selim, S.A., F. Abdel Naby, A. Gab-Alla & A. Ghobashy. 2005.** Gametogenesis and spawning of *Spirobranchus tetracerus* (Polychaeta, Serpulidae) in Abu Kir Bay, Egypt. *Mediterranean Marine*

Science 6(1): 89-97. doi:10.12681/mms.195.

Smith, R. 1984. Development and settling of *Spirobranchus giganteus* (Polychaeta, Serpulidae). Pp: 461-483 In: Hutchings, P.A. (Ed.), Proceedings of the First International Polychaete Conference, Sydney, 1983. Linnean Society of New South Wales.

WoRMS (World Register of Marine Species). 2021. *Spirobranchus* Blainville, 1818. Consultado el 25 de febrero de 2021: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=129582>.