



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS
DE GRAN CANARIA

TESIS DOCTORAL

**Biología y ecología de tres
especies de nudibranquios de la
familia Polyceridae**

Aketza Herrero Barrencua

Doctorado en Ecología y Gestión de recursos vivos marinos

Facultad de Ciencias del Mar

Universidad de Las Palmas de Gran Canaria

2015

A mi hijo Ander

A mis padres

“Laino guztien gaineratik eta itsaso guztien azpitik”

2015

Agradecimientos

Largo ha sido el viaje hasta llegar a este punto, y mucha la gente encontrada por el camino que de una u otra manera me ha apoyado. A todos ellos, sinceramente, mil gracias.

A todos mis amigos, a los de aquí, a los de allí, a los de más “pallá”, gracias a todos por los ánimos y las risas que nunca han faltado. ¡Cerveza para todos!

Mención aparte se merecen mis padres y hermanos; gracias por todo lo que me habéis dado, por todo lo que me habéis inculcado y enseñado, por todo lo que he aprendido de vosotros... En definitiva, gracias a vosotros soy quien soy, y espero que estéis tan orgullosos de mí como yo de vosotros. ¡Os quiero familia!

A mi queridísima amiga y compañera de fatigas Luzma, por tu inestimable apoyo, por todo lo que me aguantas (y lo que te queda), porque siempre estás ahí para todo aunque a veces no me lo merezca... gracias por todo viejita!

A mi angelito de la guarda Carol, por ser la más todo: la que más me cuida, la que más se preocupa, la que más me rabia y la que más me ayuda y me hace creer en que todo es posible. ¡Eskerrik asko por estar siempre ahí sagutxu!

A mis colegas del Departamento: Vicente, Tono, Lorena, David, Victor, Oscar, Pep, Alex, Alejandro, Tachi, Pablo, Raquel, Ico, Montse, Mayte, Leticia, Lenin, Susi Viera, May Gomez, Fernando Tuya y una larga lista; por todo el apoyo, ayuda, risas, desahogos y demás momentos, que han hecho de este último tramo una experiencia muy grata y divertida. ¡Suerte a todos!

A mi querido amigo Raúl Triay, por toda la ayuda prestada desinteresadamente, por el “currazo” de la histología y mil cosas más, pero sobre todo por tu amistad. ¡Llegarás lejos amigo!

Al Dr. José Mario Pajuelo por la ayuda y los conocimientos brindados, y por lo medios que ha puesto a mi disposición para la realización de la parte histológica de este trabajo.

Al Dr. Angelo Santana, por su inestimable ayuda a la hora de enfocar y resolver las dudas estadísticas. Menuda paciencia...

Al Dr. Leopoldo Moro, por la identificación de especies y por compartir su tiempo y conocimientos con un aprendiz.

Al Dr. Manuel Ballesteros, por brindarme desinteresadamente su ayuda y sus conocimientos.

Al Dr. Javier Aristegui, por resolverme las dudas con los briozoos.

A la Dra. Pilar García, por prestarme su microscopio y por ser tan maja.

A todo el personal y gente de bien de la Universidad en general con la que he convivido este último año apaciblemente.

Por supuesto a mi amigo Juanjo Sanchez Cuervo, por prestarme desinteresadamente valiosa información y poder así completar el capítulo de ecología.

Y como no, a Domingo y Pedro de Pozoscuba, y al resto de animales acuáticos con los que he compartido muchas inmersiones y risas.

Especial agradecimiento a mi inseparable y fiel amigo de cuatro patas Pity, que después de 14 años de aventuras se fue hace poco: gracias por hacerme olvidar todo cuando llegaba a casa y alegrarme lo que quedaba de día.

Y finalmente, a mí estimado amigo y director de Tesis J.J. Castro: porque en todos estos años que nos conocemos (que son muchos) nunca me ha puesto una mala cara ni un “pero” a nada, solamente soluciones. Sereno y tranquilo, con una paciencia a la altura de su humildad y humanidad, siempre me ha transmitido motivación y fuerza para seguir adelante en la consecución de los objetivos. Valores que me han servido no solo para terminar esta Tesis, si no para mejorar como persona y pelear por lo que uno quiere en esta vida de manera optimista y honesta. ¡Muchas gracias de corazón por todo tu apoyo!

Índice

1. CAPITULO 1. INTRODUCCION	
1.1. Generalidades	1
1.2. Clasificación taxonómica	3
1.3. Estructuras anatómicas y sistemas	13
1.4. Mecanismos de defensa	22
1.5. Descripción de las especies	
1.5.1. <i>Plocamopherus maderae</i>	26
1.5.2. <i>Polycera elegans</i>	29
1.5.3. <i>Thecacera pennigera</i>	31
2. CAPITULO 2. PATRONES DE TALLA Y PESO	
2.1. Introducción y objetivos	34
2.2. Material y métodos	37
2.2.1. Características oceanográficas de Canarias	37
2.2.2. Características bioclimáticas de la zona de estudio	39
2.2.3. Recolección de ejemplares y conservación	43
2.2.4. Medidas biométricas	45
2.2.5. Cálculo del índice de Condición (IK)	47
2.2.6. Estimación del crecimiento	47
2.3. Resultados	49
2.3.1. <i>Plocamopherus maderae</i>	49
2.3.1.1. Estructura de tallas	49
2.3.1.2. Patrones de crecimiento	51
2.3.1.3. Análisis de la distribución modal de tallas	53
2.3.2. <i>Polycera elegans</i>	57
2.3.2.1. Estructura de tallas	57
2.3.2.2. Patrones de crecimiento	59
2.3.2.3. Análisis de la distribución modal de tallas	61
2.3.3. <i>Thecacera pennigera</i>	66
2.3.3.1. Estructura de tallas	66
2.3.3.2. Patrones de crecimiento	68
2.3.3.3. Análisis de la distribución modal de tallas	70

2.4. Discusión	75
3. CAPITULO 3. CICLO REPRODUCTIVO	
3.1. Introducción y objetivos	81
3.2. Material y métodos	86
3.3. Análisis histológico	91
3.3.1. <i>Plocamopherus maderae</i>	93
3.3.2. <i>Polycera elegans</i>	95
3.3.3. <i>Thecacera pennigera</i>	93
3.4. Discusión	98
4. CAPITULO 4. COMPORTAMIENTO REPRODUCTOR	
4.1. Introducción y objetivos	101
4.2. Material y métodos	104
4.2.1. Captura de ejemplares y obtención de oviposturas	104
4.2.2. Desarrollo embrionario	105
4.3. Resultados	106
4.3.1. <i>Plocamopherus maderae</i>	106
4.3.2. <i>Polycera elegans</i>	108
4.3.3. <i>Thecacera pennigera</i>	110
4.4. Cortejo y apareamiento	113
4.5. Agrupaciones durante las cópulas	115
4.6. Discusión	116
5. CAPITULO 5. SELECCIÓN DE SUSTRATO	
5.1. Introducción y objetivos	120
5.2. Experimento de los cuatro sustratos	121
5.2.1. Identificación de patrones de comportamiento	123
5.2.2. Relación entre los patrones de comportamiento, la especie y el orden e introducción en el tanque	127
5.2.3. Análisis tomando en consideración los últimos 6 minutos de permanencia en el tanque	128
5.2.4. Análisis tomando en consideración los primeros 9 minutos de permanencia en el tanque	133

5.2.5. Análisis de la secuencia de patrones seguidos por los sucesivos nudibranquios del tanque	135
5.3. Alimentación de <i>Plocamopherus maderae</i>	138
5.4. Resultados	141
5.5. Discusión	142
6. CAPITULO 6. ECOLOGÍA	
6.1. Introducción y objetivos	145
6.1.1. Importancia y usos	146
6.1.2. Simbiosis	147
6.1.3. Parasitismo	148
6.2. Biogeografía	149
6.2.1. Distribución temporal de las especies	150
6.2.2. Distribución latitudinal de opistobranquios	154
7. DISCUSION GENERAL	158
8. CONCLUSIONES	164
9. BIBLIOGRAFIA	168

Índice de figuras

Figura 1. Formas típicas de opistobranquios	5
Figura 2. Cladograma de los Euthyneura según estudios filogenéticos	11
Figura 3. Anatomía externa de: a) Aeolidáceos, y b) Doridáceos	14
Figura 4. Ejemplares de <i>Platydoris argo</i> y <i>Peltodoris atromaculata</i>	23
Figura 5. Ubicación de la zona de estudio	39
Figura 6. Distribución de tallas de las especies; a) <i>Plocamopherus maderae</i> , b) <i>Thecacera pennigera</i> , y c) <i>Polycera elegans</i>	49
Figura 7. Diagramas con las rectas de correlación entre las diferentes variables corporales tomadas en <i>Plocamopherus maderae</i> (peso, área corporal, perímetro corporal, longitud total y anchura)	50
Figura 8. Relación talla-peso de <i>Plocamopherus maderae</i> en aguas de Gran Canaria	50
Figura 9. Variación del índice de condición (IK) de los individuos de <i>Plocamopherus maderae</i> a lo largo del mes de marzo de 2015	51
Figura 10. Media y rango de variación del peso de los individuos de <i>Plocamopherus maderae</i> perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015	52
Figura 11. Media y rango de variación de la talla total de los individuos de <i>Plocamopherus maderae</i> perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015	52
Figura 12. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Plocamopherus maderae</i> del 9 de marzo de 2015	53
Figura 13. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Plocamopherus maderae</i> del 12 de marzo de 2015	53
Figura 14. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Plocamopherus maderae</i> del 14 de marzo de 2015	54
Figura 15. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Plocamopherus maderae</i> del 17 de marzo de 2015	54
Figura 16. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Plocamopherus maderae</i> del 31 de marzo de 2015	54
Figura 17. Curvas de crecimiento de cada una de las cohortes identificadas a partir de las distribuciones de tallas de <i>Plocamopherus maderae</i> a través del método NORMSEP	56
Figura 18. Tasas medias de incremento en talla por intervalos de longitud en <i>Plocamopherus maderae</i>	56
Figura 19. Diagramas con las rectas de correlación entre las diferentes variables corporales tomadas en <i>Polycera elegans</i> (peso, perímetro corporal, longitud total y anchura)	58
Figura 20. Relación talla-peso de <i>Polycera elegans</i> en aguas de Gran Canaria	58
Figura 21. Variación del Índice de Condición (IK) de los individuos de <i>Polycera elegans</i> a lo largo del mes de marzo de 2015	59

Figura 22. Media y rango de variación del Índice de Condición (IK) de los individuos de <i>Polycera elegans</i> perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015	60
Figura 23. Media y rango de variación del peso de los individuos de <i>Polycera elegans</i> perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015	60
Figura 24. Media y rango de variación de la talla total de los individuos de <i>Polycera elegans</i> perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015	61
Figura 25. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Polycera elegans</i> del 5 de marzo de 2015	62
Figura 26. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Polycera elegans</i> del 9 de marzo de 2015	62
Figura 27. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Polycera elegans</i> del 13 de marzo de 2015	62
Figura 28. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Polycera elegans</i> del 16 de marzo de 2015	63
Figura 29. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Polycera elegans</i> del 31 de marzo de 2015	63
Figura 30. Curvas de crecimiento de cada una de las cohortes identificadas a partir de las distribuciones de tallas de <i>Polycera elegans</i> a través del método NORMSEP	65
Figura 31. Tasas medias de incremento en talla por intervalos de longitud en <i>Polycera elegans</i>	67
Figura 32. Diagramas con las rectas de correlación entre las diferentes variables corporales tomadas en <i>Thecacera pennigera</i> (peso, perímetro corporal, área, longitud total y anchura)	67
Figura 33. Relación talla-peso de <i>Thecacera pennigera</i> en aguas de Gran Canaria	68
Figura 34. Media y rango de variación del Índice de Condición (IK) de los individuos de <i>Thecacera pennigera</i> perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015	69
Figura 35. Variación del Índice de Condición (IK) de los individuos de <i>Thecacera pennigera</i> a lo largo del mes de marzo de 2015	69
Figura 36. Media y rango de variación del peso de los individuos de <i>Thecacera pennigera</i> perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015	69
Figura 37. Media y rango de variación de la talla de los individuos de <i>Thecacera pennigera</i> perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015	70
Figura 38. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Thecacera pennigera</i> del 9 de marzo de 2015	71
Figura 39. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Thecacera pennigera</i> del 13 de marzo de 2015	71
Figura 40. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Thecacera pennigera</i> del 17 de marzo de 2015	71
Figura 41. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORMSEP, en la distribución de tallas de <i>Thecacera pennigera</i> del 30 de marzo de 2015	72
Figura 42. Modelo de crecimiento de cada una de la cohortes identificadas a partir de las ditribuciones de tallas de <i>Thecacera pennigera</i> a través del método NORMSEP	73

Figura 43. Tasas medias de incremento en talla por intervalos de longitud en <i>Thecacera pennigera</i>	73
Figura 44. Modelo conceptual de la terminología del ciclo reproductivo	87
Figura 45. Morfología de: a) folículo femenino u ovocisto (Ci: espermatocitos; Es: espermatozoides; Et: espermátidas; Go: espermatogonias), b) folículo masculino o espermatocisto (Ol: ovocito inicial; OP: ovocito previtelogénico; Ov: ovocitos maduros; Ovo: ovogonias; V: granulos de vitelo)	92
Figura 46. Ovogénesis de <i>Plocamopherus maderae</i> : a) Fase de inmadurez; b) Fase de maduración; c) Fase de puesta; y d) Fase de post-puesta. (x10 aumentos)	93
Figura 47. a) Espermatocistos en diferentes estados de madurez (x10); b) Espermatogonias, espermatocitos, y (posiblemente) espermátidas (x20)	94
Figura 48. Ovogénesis de <i>Polycera elegans</i> : a) fase de maduración; b) fase de puesta (x4)	95
Figura 49. a) Espermatocistos en diferentes estados de madurez (x10); b) Espermatogonias, espermatocitos, y espermátidas (x20)	96
Figura 50. Ovogénesis de <i>Thecacera pennigera</i> : a) fase de maduración (x4); b) fase de puesta. (x10)	96
Figura 51. a) Espermatocistos en diferentes estados de madurez (x20); b) Espermatocisto maduro (x40)	97
Figura 52. Desarrollo embrionario de <i>Plocamopherus maderae</i> , a) ovipostura; b) ovicápsulas al microscopio estereoscópico; c) ovicápsulas en estado de blástula	108
Figura 53. Desarrollo embrionario de <i>Polycera elegans</i> , a) ovipostura; b) ovicápsulas al microscopio óptico; c) división celular; d) larvas trocóforas; e) larvas velíger tempranas; f) larva velíger eclosionada	110
Figura 54. Desarrollo embrionario de <i>Thecacera pennigera</i>	112
Figura 55. Cortejo de <i>Felimida purpurea</i> : a) individuos aleatorios; b) primer contacto; c) confrontación; y d) acople	114
Figura 56. Clusters entre grupos de sumas de cuadrados	125
Figura 57. Análisis de correspondencias de los patrones	126
Figura 58. Clusters entre grupos de sumas de cuadrados	129
Figura 59. Clusters entre grupos de sumas de cuadrados	130
Figura 60. Análisis de correspondencias de los patrones	133
Figura 61. Distribución mundial por densidad de especies	157

Índice de tablas

Tabla 1. Tallas modales, e índices de separación, obtenidas para <i>Plocamopherus maderae</i> , a través del NORMSEP, en distintas muestras obtenidas en marzo de 2015	55
Tabla 2. Tallas modales, e índices de separación, obtenidas para <i>Polycera elegans</i> , a través del NORMSEP, en distintas muestras obtenidas en marzo de 2015	64
Tabla 3. Tallas modales, e índices de separación, obtenidas para <i>Thecacera pennigera</i> , a través del NORMSEP, en distintas muestras obtenidas en marzo de 2015	72
Tabla 4. Protocolo para la fijación de muestras histológicas	89
Tabla 5. Protocolo de tinción de muestras histológicas	90
Tabla 6. Estados de madurez de la ovogénesis	91
Tabla 7. Estados de madurez de la espermatogénesis	92
Tabla 8. Medidas de las oviposturas de <i>Plocamopherus maderae</i>	107
Tabla 9. Medidas de oviposturas de <i>Polycera elegans</i>	109
Tabla 10. Medidas de oviposturas de <i>Thecacera pennigera</i>	111
Tabla 11. Combinatoria de réplicas del experimento	122
Tabla 12. Proporción de tiempos en cada sustrato	124
Tabla 13. Observaciones de cada patrón de comportamiento	125
Tabla 14. Observaciones de cada patrón de comportamiento	129
Tabla 15. Observaciones de cada patrón de comportamiento	133
Tabla 16. Combinatoria de patrones, especies y réplicas	143
Tabla 17. Relación de especies censadas en la Playa del Cabrón (este de Gran Canaria) entre 2006 y 2015, indicando los meses del año en que han sido observadas en dicho área	150

Tabla 18. Número de especies censadas según regiones marinas, latitud y grandes zonas climáticas de la Tierra 155



Capítulo 1. Introducción

1.1. Generalidades

Los nudibranquios, comúnmente llamados babosas de mar, se agrupan en un único orden del phylum *Mollusca*, dentro de la subclase *Opisthobranchia* de la clase *Gastropoda*, que engloba unas 70.000 especies vivas y dejando un vasto registro fósil de más de 600 millones de años y 15.000 especies del Cámbrico (Meléndez, 1982).

Siguiendo las clasificaciones tradicionales de los opistobranquios, las características que definen a estos organismos, al igual que al resto de los moluscos, y que los diferencian del resto de los animales, son entre otros: cuerpo no segmentado con simetría bilateral y tres capas celulares, que crea en su interior una cavidad o celoma donde se sitúan los órganos. Poseen una cabeza diferenciada con órganos sensoriales y un pie musculoso en la parte ventral que sirve de medio de locomoción, mientras que en la parte dorsal presentan uno o dos pliegues que forman el manto que protege los órganos formando la cavidad paleal (también se encarga de segregar la concha). La concha es quizás el elemento más conocido de los moluscos, ya que puede adoptar formas muy variadas y suelen ser muy apreciadas por los coleccionistas (Runnegar, 1983; Runnegar y Pojeta, 1985).

Existen 8 clases de moluscos, pero la *clase Gastropoda*, a la que pertenecen entre otros grupos los nudibranquios, se caracteriza principalmente porque durante su evolución sufrieron una torsión de su masa visceral de 90° a 180°, de manera que la parte posterior del tubo digestivo (el ano) y del sistema nervioso, quedan en la parte anterior (Eales, 1949; Morton, 1957; Pennington y Chia, 1985; Goodhart, 1987). No se conoce con certeza las causas que provocaron este cambio, aunque algunos autores apuntan a la protección de la cabeza y otros a que órganos genitales, excretorios y branquias tuvieran contacto exterior (Valdés, 2001). Lo cierto es que esta evolución es importante

ya que los gasterópodos no torsionados actualmente están extinguidos y sólo se dispone de registros fósiles (Runnegar, 1983).

Los nudibranchios conforman el orden *Nudibranchia* dentro de la subclase *Opisthobranchia*, la cual agrupa alrededor de 6.000 especies (Behrens, 1991; Hermsillo *et al.*, 2005), cuya principal característica es estar formada por animales que han sufrido un proceso de detorsión, al ir perdiendo la concha y la limitación que supone su abertura de manera que han ido adquiriendo una simetría bilateral secundaria (Mikkelsen, 1998; Gosliner, 1994). La concha va desapareciendo, siendo en algunos grupos muy fina y en otros es interior (como las liebres de mar). En el caso de los nudibranchios la concha llega a desaparecer por completo durante la metamorfosis larvaria y, por tanto, también la cavidad paleal, cuya desaparición implica dejar las branquias sin protección, desnudas, de ahí el nombre del orden *Nudibranchia* (branquias desnudas).

1.2. Clasificación taxonómica

La subclase *Opisthobranchia* clásica, compuesta por más de 6.000 especies, se divide, dependiendo del grado de reducción de la concha y de su forma y estructura, en 5 órdenes principales, que comprenden todas las babosas de mar (Behrens y Hermosillo, 2005) y que son:

1. ***Cephalaspidea***: son de los opistobranquios más primitivos, normalmente poseen concha y opérculo. Sin embargo, han ido evolucionando hacia una concha interna reducida hasta perderla en algunas especies. Se caracterizan por tener un ensanchamiento en la parte anterior de la cabeza a modo de escudo cefálico bien desarrollado, que el animal emplea para excavar y moverse bajo sustratos blandos. Poseen un pie amplio y parapodios que evitan la penetración de arena y sedimento en la cavidad del manto. Generalmente se alimentan de: foraminíferos, poliquetos, bivalvos, prosobranquios, e incluso de otros opistobranquios. Solamente unas pocas especies son herbívoras (Valdés, 2004). En vez de rinóforos poseen órganos de Hancock.
2. ***Anaspidea***: recientemente renombrado a *Aplysiomorpha*, lo componen un orden bastante homogéneo de especies en su mayoría herbívoras, de tamaño medio a grande, con la concha interna recubierta por los parapodios del manto, que también ejercen funciones natatorias (en algunas especies) y de recubrimiento de las branquias. También existen especies con concha externa, e incluso sin concha, lo que nos da una idea del éxito evolutivo de algunas especies (Eales, 1960; Williams, 1973). Se caracterizan por tener muy desarrollados dos de los cuatro apéndices cefálicos, llamados rinóforos, que se proyectan recordando las orejas de una liebre. Se alimentan principalmente de algas y fanerógamas marinas. Destaca su mecanismo de defensa, que consta de una tinta tóxica (varía de

color según los pigmentos del alga del que se alimente) que expulsan cuando son molestadas (Kandel, 1979).

3. ***Notaspidea***: generalmente de cuerpo masivo, abultado y forma ovoidea, de tamaño mediano a grande y con concha interna, externa o sin concha, que se caracterizan por tener una branquia bipinnada en el lado derecho del manto, no visible a simple vista. Se alimentan normalmente de esponjas y/o tunicados, y como mecanismo de defensa, destaca la liberación de sustancias ácidas (normalmente ácido sulfúrico) a partir de unas glándulas situadas en el manto (Klussmann-Kolb, 1999). Generalmente poseen concha interna ovoidal, y en algunas especies, externa cónica tipo “lapa”. Poseen una rádula robusta y fuerte con la que trituran otros invertebrados sésiles de los que se alimentan. La clasificación de este orden está actualmente en revisión según nuevos análisis filogenéticos, dividiéndolo en los órdenes Pleurobrancomorfos y Umbracúlidos, ya que no poseen antepasados comunes en la secuencia evolutiva. Salvo alguna excepción, todas las especies se encuentran en la zona submareal a escasos metros.
4. ***Sacoglossa***: es un grupo bastante diverso de pequeños herbívoros crípticos (salvo raras excepciones) altamente especializados, cuya rádula termina en un saco ciego, de ahí el nombre de este orden. Su característica principal es que ingieren el contenido celular interno de las algas, pudiendo incluso algunas especies, asimilar y utilizar en sus propios tejidos los cloroplastos vivos que comen, continuando estos con su función fotosintética y proporcionando energía al animal. Este fenómeno se llama kleptoplastia y debido a su alimentación, su coloración es generalmente verdosa (Marín, 2004). Pueden poseer o no concha. Cuando tienen rinóforos, estos suelen ser enrollados, y las branquias no se aprecian o no están presentes.

5. **Nudibranchia:** El orden de los nudibranchios está compuesto por más de 2.000 especies (Valdés, 2004), es el más evolucionado de los opisthobranchios y se divide en cuatro subórdenes. De muy diversos tamaños, formas y colores, se caracterizan por no tener concha en el estado adulto, opérculo ni cavidad paleal y las branquias, secundarias cuando las tienen, completamente desnudas, de ahí el nombre. Algunos subórdenes incluso han perdido las branquias en favor de un sistema de respiración cutáneo y ceratas. Son todos predadores, alimentándose, según la especie, de: esponjas, cnidarios, ascidias, etc. Algunos géneros, como los *Favorinus*, se alimentan exclusivamente de las puestas de otros nudibranchios, por lo que la optimización del sistema digestivo ha llevado a la eliminación del ano, ya que no se crean excrecencias. Sus espectaculares colores avisan del alto grado de toxicidad (Gosliner y Behrens, 1990; Gosliner, 2001).

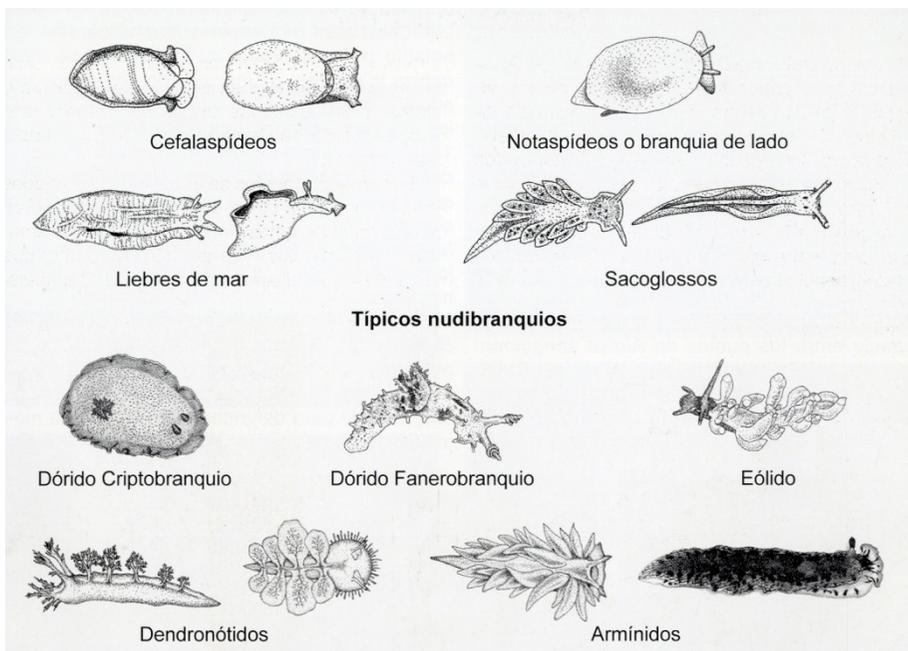


Figura 1. Formas típicas de opisthobranchios.

La clasificación de los nudibranchios tiene una larga historia: al ser organismos que carecen de concha, su presencia ha pasado muy desapercibida a lo largo de la historia de la ciencia, tanto que Linnaeus en 1767, en su doceava edición de "Sistema Naturae", solo describía siete especies. En 1817, Cuvier describió nueve géneros y estableció el grupo con el nombre de nudibranchios. Alder y Hancock (1845-1855) sentaron las bases de la sistemática moderna de los opisthobranchios, y posteriormente Bergh (1892) y Odhner (1939) ampliaron de manera exhaustiva la clasificación. Aunque ha sido a raíz del desarrollo de las técnicas submarinas durante los últimos 60 años, cuando se ha empezado a estudiar concienzudamente a este fascinante grupo de moluscos, por lo que su clasificación siempre está en permanente revisión (Dayrat y Gosliner, 2005).

No obstante, en la presente Tesis Doctoral se utilizará la clasificación tradicional taxonómica (Linné) de moluscos gasterópodos que se ha utilizado desde inicios del siglo XX hasta hace bien poco, que se mantiene todavía en los estudios básicos, y que comprende tres subclases: Prosobranchios (caracoles marinos), Opisthobranchios (babosas marinas) y Pulmonados (caracoles y babosas de tierra). Sin embargo, las técnicas modernas de evaluación filogenética, basadas en aspectos de la biología molecular, están cambiando los aspectos evolutivos de los grupos, reestructurando órdenes y géneros de acuerdo a líneas evolutivas monofiléticas, parafiléticas y polifiléticas, según sea el caso. Por tanto, aceptamos que la taxonomía actual de los gasterópodos es la revisión de Bouchet y Rocroi (2005), reconocida como sistemática de referencia y basada únicamente en descriptores filogenéticos (sin tener en cuenta descriptores morfológicos), que sustituye la revisión anterior (taxonomía de Ponder y Lindberg, 1997), y por la cual se rigen, con diversas puntualizaciones, CLEMAM (Check List of European Marine Mollusca) y WORMS (World Register of Marine Species). En este contexto,

sabiendo que esta nueva y profunda clasificación sigue constantemente discutiéndose y reordenándose, no estando aún del todo consensuada por la comunidad científica, se ha optado por la clasificación tradicional en los aspectos que hacen referencia a la taxonomía de las especies objeto de estudio.

Los dóridos deben su nombre al género *Doris*, descritos por Linné, y que los naturalistas del siglo XIX, como Montagu, utilizaban para clasificar a los nudibranchios descritos. Linné separó el género *Doris* de los moluscos Testáceos para incluirlos en los Vermes, y posteriormente fue Cuvier quien se encargó de establecer el orden Nudibranchia. A partir de aquí, numerosos autores se dedican a estudiar los dóridos y a establecer nuevas clasificaciones, como: Ehrenberg, Alder, Hancock, hasta Bergh, que describen la mitad de los géneros actuales de nudibranchios.

Los nuevos avances en filogenética (una nueva forma de estudiar los animales teniendo en cuenta sus rasgos evolutivos, utilizando estudios genéticos) han revolucionado la clasificación de determinados grupos de animales. En la actualidad los cuatro grupos principales de nudibranchios (antiguos subórdenes **Doridacea**, **Aeolidacea**, **Dendronotacea** y **Arminacea**) se han dividido en dos clados: Euctenidiacea (u holohepáticos) y Dexiarchia (o Actenidiacea).

En el primer clado (**Euctenidiacea**) se han incluido principalmente los dóridos, es decir, con cuerpo alargado en el que se distingue bien el dorso de los flancos, los rinóforos pueden ser retráctiles, el dorso puede ser liso o con tubérculos y el penacho branquial que rodea la papila anal, localizadas en la región posterior del dorso, pueden ser contráctiles o retraerse totalmente.

En el segundo clado (**Dexiarchia**) se incluyen los tradicionales nudibranchios armináceos, eolidiáceos y dendronotáceos, todos ellos

caracterizados por tener el ano en posición lateral derecha y la glándula digestiva ramificada. Para simplificar, son aquellos que tienen extensiones en el manto (cerata), o bien, como en el caso de los armináceos, un manto en forma de escudo, y con branquias laterales. Son un clado más evolucionado que los Euctenidiacea.

En cuanto a los nombres científicos, los géneros *Hypselodoris* y *Chromodoris* han sido revisados y validados recientemente, pasándose a llamar respectivamente *Felimare* y *Felimida* (Jonhson y Gosliner, 2012) en las especies Atlántico-mediterráneas.

De acuerdo con la taxonomía de Bouchet y Rocroi (2005), en la actualidad el sistema clasificatorio de los moluscos más actualizado, los nudibranchios se dividen en los clados Euctinidiacea y Dexiarchia:

Orden Nudibranchia

Suborden Euctenidicacea

Infraorden Doridacea

Superfamilia Polyceroidea

Familia Polyceridae

Géneros *Polycera*

Thecacera

Plocamopherus

Según esta nueva clasificación taxonómica, se cambian de categoría taxonómica (linneana) a los Prosobranquios, Opistobranquios y Pulmonados, ya que se consideran clases parafiléticas. Por tanto, la clase Prosobranchia se constituye por las subclases: Patellogastropoda, Vetigastropoda, Cocculiniformia, Neritimorpha, Caenogastropoda y Neomphalina. Atendiendo a la clasificación del sistema nervioso, se aúnan los Opistobranquios y

Pulmonados bajo el término Euthyneura, integrarían las infraclases de la subclase Heterobranchia, taxón creado por Haszprunar (1985). Las bases de esta nueva clasificación se desarrolla en la inmensa obra taxonómica de Bouchet *et al.* (2005), de manera que el esquema taxonómico actual de los gasterópodos quedaría de la siguiente manera:

Clase Gastropoda (Cuvier, 1795)

Subclase Caenogastropoda (Cox, 1960)

Subclase Cocculiniformia (Haszprunar, 1987)

Subclase Vetigastropoda (SalviniPlawen, 1980)

Subclase Patellogastropoda (Lindberg, 1986)

Subclase Neritimorpha (Golikov y Starobogatov, 1975)

Subclase Neomphalina (McLean, 1981)

Las subclases arriba expuestas pertenecen a grupos de antiguos Prosobranquios, caracoles generalmente marinos de sexos separados con cavidad paleal y branquias clásicas.

Subclase Heterobranchia (Haszprunar, 1985), son gasterópodos con branquias distintas a las del resto de gasterópodos (antiguos Prosobranquios), y comprenden especies de caracoles y babosas, tanto de mar como de agua dulce y terrestre, y comprenderían las siguientes infraclases:

Infraclase Heterobranquios basales (Architectibranchia o Heterostropha en parte) incluye especies de caracoles con concha (marinos y de agua dulce), de relaciones imprecisas que se han considerado tradicionales Prosobranquios u Opistobranquios (Dinapoli A. 2010).

Superfamilia Acteonoidea (d'Orbigny, 1843), ha sido considerada hasta hace poco dentro de los Cefalaspídeos o como Architectibranchia.

Familia Acteonidae (d'Orbigny, 1843)

Familia Aplustridae (Gray, 1847)

Familia Bullinidae (Gray, 1850)

Superfamilia Pyramidelloidea (Gray, 1840), comprendida normalmente como parte de los Opisthobranchios o de los Prosobranchios.

Superfamilia Ringiculoidea (Philippi, 1853), considerados hasta hace poco dentro de los Cefalaspídeos o como Architectibranchia, junto a otras superfamilias de antiguos prosobranchios.

Infraclasse Opisthobranchia (Milne-Edwards, 1848), incluye especies marinas, hermafroditas, con concha externa, interna o sin concha en estado adulto, en las que la masa visceral ha sufrido una detorsión parcial hacia la derecha.

Orden Acochliidae o Acochlidia (Odhner, 1937)

Orden Anaspidea (Fischer, 1883)

Orden Cephalaspidea (Fischer, 1883)

Orden Runcinacea (Burn, 1963)

Orden Gymnosomata (Blainville, 1824) (Pterópodos)

Orden Thecosomata (Blainville, 1824) (Pterópodos)

Orden Nudibranchia (Cuvier, 1817)

Orden Pleurobranchomorpha (Férussac, 1822) (exNotaspídeos)

Orden Umbraculida (Dall, 1899) (exNotaspídeos)

Orden Sacoglossa (Ihering, 1876)

Infraclasse Pulmonata (Cuvier en Blainville, 1814), comprende especies de caracoles y babosas preferentemente terrestres o dulceacuícolas, hermafroditas y cuya cavidad paleal se ha convertido en un pulmón sin branquias, donde el epitelio realiza el intercambio gaseoso.

La figura 2 representa el nuevo cladograma de los Euthyneura consensuado según los últimos estudios multi-locus (Jörger *et al.*, 2014) y filogenéticos (Zapata *et al.*, 2014). Los puntos de apoyo indican un nodo

robusto. Los taxones heterobranquios basales están en cursiva, los opistobranquios en negrita, y los pulmonados tradicionales normalmente. Hay que tener en cuenta que Siphonarioidea a veces eran considerados como opistobranquios y Glacidorbidae como pulmonados basales. Los hábitats están codificados por color; taxones en azul son marinos, taxones en azul claro aparecen en el intermareal, taxones en verde son límnicos y taxones en marrón son terrestres; los colores mezclados indican ambigüedad. Eupulmonata, Amphipulmonata y Systellommatophora se infieren como ancestralmente terrestres o intermareales. El antepasado de los pulmonados no resuelve si los Panpulmonata y Sacoglossos eran acuáticos, probablemente marinos o intermareales. Un asterisco indica taxones con caracoles (o lapas) y babosas, y dos asteriscos marcan los taxones únicamente de babosas marinas.

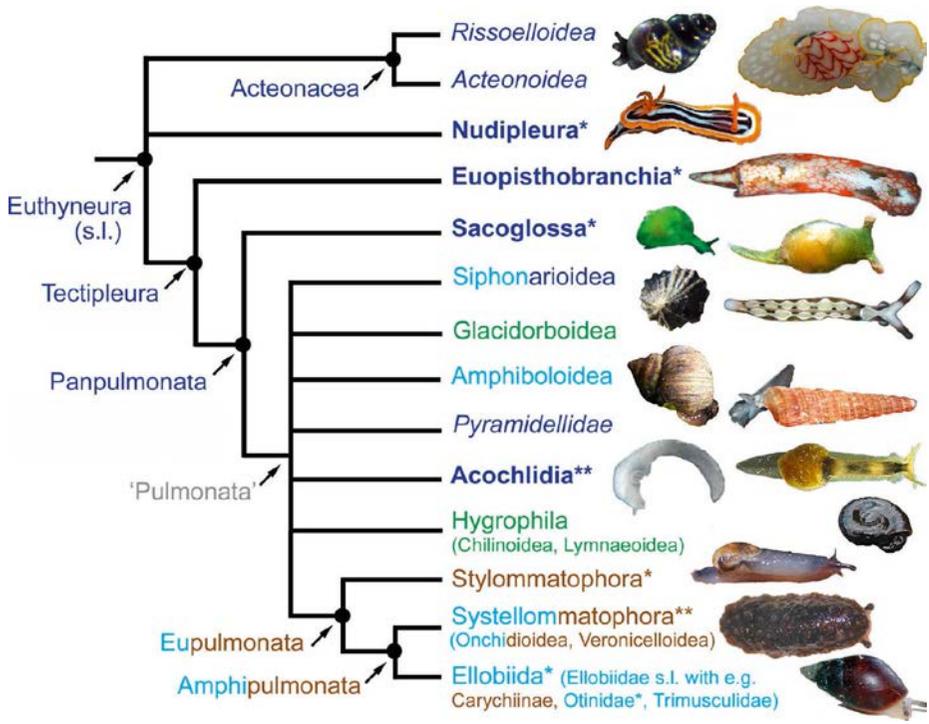


Figura 2. Cladograma de los Euthyneura según los últimos estudios filogenéticos.

Actualmente, Jörger *et al.* (2010) han efectuado un análisis filogenético del pequeño grupo de los Acochlidia para aclarar su origen y sus relaciones con los demás grupos de Heterobranquios. También han estudiado la filogenia de los Eutineuros mediante análisis moleculares, obteniendo resultados significativos en la modificación de los esquemas taxonómicos y filogenéticos más modernos, y las siguientes conclusiones: los Opistobranquios no son un grupo monofilético; los Acteonoideos y los Heterobranquios basales son grupos hermanos de los Eutineuros; los Nudibranchia y los Pleurobranchomorpha forman el grupo monofilético de los Nudipleura (auténticas babosas marinas), que es basal a todos los demás Eutineuros; los Eutineuros comprenden además otros dos grandes grupos o clados; Euopisthobranchia que incluye a la mayoría de los Opistobranquios tradicionales (Umbraculoidea, Runcinacea, Anaspidea, Pteropoda y Cephalaspidea), y otro llamado Panpulmonata, que comprende los Eupulmonata y otros grupos como los Pyramidelloidea, los Sacoglossa y los Acochlidia; el concepto tradicional del taxón Opisthobranchia debería ser abandonado.

Dada la actualidad de este tipo de estudios y las incertidumbres que aún existen dentro del cladograma filogenético, se hacen imprescindibles más análisis moleculares para confirmar, o no, lo anteriormente expuesto, sobre todo en lo referente a la constitución de los clados, Euopisthobranchia y Panpulmonata.

1.3. Estructuras anatómicas y sistemas

Los nudibranquios, el mayor orden dentro de los opistobranquios, carecen de concha y la forma corporal abarca una gran variedad entre las diferentes familias. Sin cavidad paleal, destacan sobre el manto, las branquias o ceras en la parte posterior, y los rinóforos (presentes casi siempre) en la parte anterior. La primera clasificación taxonómica de nudibranquios los divide en 4 subórdenes:

1. Los **dóridos o doriáceos** son generalmente de forma ovoidea alargada, y se caracterizan por un manto grande que abarca toda la superficie dorsal del individuo (noto) hasta el pie. Las únicas estructuras que aparecen en el manto suelen ser los rinóforos en la cabeza, el penacho branquial ramificado en la parte posterior del cuerpo y, en algunas especies cuyas branquias no son retráctiles, pequeñas espinas defensivas. Este manto ha evolucionado en los doriáceos reduciéndose hacia un abultamiento en los laterales, dando lugar al desarrollo de tentáculos paleales a los lados del cuerpo, que cumplen generalmente funciones defensivas. Generalmente son consumidores de esponjas o briozoos y su mecanismo de defensa se basa principalmente en la asimilación de compuestos tóxicos provenientes de su alimentación.
2. El grupo de los **aeólidos o aeolidáceos**, cuya característica principal, además de los rinóforos, es que tienen el dorso cubierto por grupos de apéndices denominados ceras o cerata (formados por la expansión del manto), y en la parte delantera poseen ocasionalmente una serie de tentáculos. En las especies que se alimentan de cnidarios, su mecanismo de defensa se basa en la particularidad de almacenar las células urticantes (cnidocitos) de los cnidarios, que constituyen su presa, en los extremos de los ceratas. Los ceratas también tienen función respiratoria y actúan como

extensiones del aparato digestivo, pudiendo algunas especies deshacerse de ellas como mecanismo de distracción frente a predadores.

3. Los **dendronotáceos**, cuyo nombre significa dorso arbolado, muestran rinóforos ramificados y pares de apéndices dorsales ramificados, cuyo cometido es la respiración. Su alimentación se basa principalmente en cnidarios.
4. Los **armináceos** son un grupo heterogéneo donde se han incluido todas las especies que no encajan en el resto de los grupos. Suelen poseer cuerpo aplanado, con el dorso sin apéndices a modo de escudo, y los rinóforos apenas sobresalen. En vez de branquias poseen unas lamelas a los lados entre el manto y el pie. Suelen alimentarse de cnidarios. Otras especies sin embargo, no se entierran, y las ceras o cerata que poseen es de tipo globoso. Estas especies se alimentan entre otros, de esponjas y briozoos.

De forma habitual se utilizan los dos primeros grupos para describir o clasificar a priori los nudibrancios, diferenciando entre los nudibrancios que solo poseen rinóforos y branquias en la parte dorsal del manto, y los que poseen rinóforos y ceras.



Figura 3. Anatomía externa de: a) Aeolidáceos, y b) Doridáceos.

Los nudibranquios poseen una **cabeza** en la parte anterior del cuerpo, la cual es especialmente difícil de ver en individuos doridáceos al estar recubierta por el manto. Los **ojos** son simples (ocelos), en forma de pequeñas esferas negras dentro de la piel y a la altura del cerebro, que no captan imágenes, solamente cambios de luminosidad.

La **boca** está situada en la parte anterior del cuerpo, y contiene una cavidad llamada bulbo bucal, que contiene la rádula, una especie de lengua de dientes quitinosos en fila que roe y tritura los alimentos. Hasta que surgieron los análisis filogenéticos, la clasificación taxonómica de los nudibranquios se hacía mediante el estudio de la rádula y las formas concretas de los dientes (el número de filas y su disposición). El sistema digestivo se compone, por tanto, de: bulbo bucal, que está conectado al esófago y a un par de glándulas salivares que son las precursoras de la digestión externa. El esófago se conecta al intestino a través del estómago, y éste se une a la glándula digestiva, que hace las veces de hígado y páncreas. En algunos grupos existe un ciego digestivo que conecta el esófago y el estómago. Los productos de desecho son expulsados por la papila anal que se encuentra entre el penacho branquial en los doridáceos, o por el ano lateral en los aeolidáceos.

A nivel ecológico, el estudio de la rádula también es una herramienta interesante para conocer el tipo de alimento de la especie. Así, órdenes como Anaspidea, Sacoglossa y ciertos Cephalaspidea que se alimentan de algas, suelen poseer rádulas extensas con multitud de filas dentales para triturar fácilmente las células, mientras que los nudibranquios carnívoros poseen rádulas más cortas con dientes centrales para poder cortar alimento de naturaleza animal.

Algunos géneros poseen además un par de mandíbulas que les permiten capturar y trocear el alimento. Existen algunas especies de nudibranquios que carecen de rádula, de manera que se alimentan de diferente

manera: unos succionan el contenido celular de las algas, y otros directamente ingieren enteras a sus presas. Ocasionalmente encontramos el velo oral, una extensión del manto en la región frontal de la cabeza, que puede formar prolongaciones digitiformes defensivas.

A pesar de ser un orden con más de 2.000 especies, los hábitos alimenticios de los nudibranquios poseen ciertas características generales comunes a todos ellos. Normalmente son muy selectivos, alimentándose estrictamente de un único género o especie. Generalmente son carnívoros, alimentándose de: esponjas, cnidarios (anémonas, corales, hidrozoos), briozoos, tunicados, ascidias, incluso de otros nudibranquios. También los hay que se alimentan incluso de materia orgánica de sustratos blandos. Debido a su alto grado de especialización, la relación que mantienen con su presa es tan estrecha, que a menudo las especies se encuentran viviendo asociadas y compartiendo ciclos vitales. De esta manera, podemos discernir entre dos tipos de nudibranquios:

1. Los nudibranquios estacionales: son aquellos que se alimentan de presas estacionales (hidrozoos, etc), por lo que su ciclo vital, generalmente corto y de pocos meses, viene asociado a la presencia/ausencia del alimento.
2. Los nudibranquios que no se alimentan de presas estacionales (esponjas, ascidias, etc), presentan ciclos de vida anual o incluso mayores.

De hecho, la metamorfosis larvaria para convertirse en adultos, en muchas especies, viene marcada por la presencia del alimento.

Los **rinóforos**, son los órganos olfativos a modo de tentáculos que detectan las sustancias disueltas en el medio, de manera que los utilizan para localizar alimento y coespecíficos (Mikkelsen, 2002). Suelen presentar formas variadas (forma de pluma, de peine, laminadas, etc) y estar conformados por lamelas, dispuestas unas encima de otras generalmente. Normalmente son

retráctiles para evitar ataques, y en algunos grupos han desarrollado una especie de vaina que los protege. En los grupos *Anaspidea*, *Notaspidea* y la mayoría de los *Sacoglossa*, los rinóforos se encuentran enrollados y se asemejan a orejas de conejo. La cara interior de los rinóforos está ciliada para favorecer la circulación de agua. El epitelio, el tejido de la superficie externa, se encuentra recubierto de terminaciones nerviosas receptoras, y realmente no difiere del resto del cuerpo, salvo por la ausencia de glándulas excretoras. El grupo *Cephalaspidea* no tiene rinóforos, pero sí que posee unos tubos sensoriales externos lamelados, llamados órgano de Hancock que ejercen básicamente la misma función. En el orden *Nudibranchia*, los nervios de los rinóforos aparecen normalmente muy ramificados y conectados directamente con el ganglio cerebral.

Según las especies, encontramos también: **tentáculos orales**, que reconocen el sustrato y supuestamente detectan las sustancias disueltas, como los rinóforos. Suelen ser más largos en los aeolidáceos que en los doridáceos. También existen los **tentáculos propodiales**, que junto con las formaciones digitiformes actúan a modo de defensa (Mikkelsen, 2002).

El **manto**, o noto, conforma el cuerpo, formando la cavidad que alberga los órganos internos, ocasionalmente endurecido por la presencia de espículas calcáreas en el tegumento que proveen soporte a la estructura del cuerpo, y juegan un papel defensivo (Camacho-García *et al*, 2005). Externamente puede presentar diferentes protuberancias (papilas o tubérculos), dándole un aspecto duro, áspero o rugoso a la especie, y como mecanismo de defensa, muchos géneros de nudibranquios han desarrollado unas glándulas denominadas Formaciones Dérmicas del Manto (Mantle Dermal Formations o MDFs) que excretan potentes metabolitos secundarios tóxicos con efecto antipredatorio cuando son molestados.

El **pie**, musculoso, se encuentra en la parte ventral y se encarga de la locomoción. La locomoción de los opistobranquios se produce por la combinación de ondas musculares y el desplazamiento de los cilios del pie. Muchas especies producen un mucus que facilita el movimiento y adherencia al sustrato. La mayoría de las especies son organismos de movimientos lentos, pero unas pocas muestran comportamientos natatorios espectacularmente rápidos gracias a los parapodios, o debido a flexiones dorso-ventrales o laterales del cuerpo completo. Los opistobranquios pelágicos verdaderos tienen en muchos casos prolongaciones especializadas del cuerpo que usan como alas o aletas.

En cuanto al sistema respiratorio, las **branquias** o la corona branquial, se encuentran generalmente dispuestas en la parte dorsal posterior del manto. Tienen función respiratoria como en el resto de los organismos marinos, siendo estructuras fuertemente irrigadas por líquido circulatorio que permiten respirar al animal mediante el intercambio gaseoso, aunque en los nudibranquios este intercambio también puede ser posible en toda la superficie corporal. En los anaspídeos, notaspídeos y cefalaspídeos, las branquias están más desarrolladas, y suelen estar ubicadas bajo el manto e incluso en el interior. Existe una gran variedad, con diferentes grados de ramificación; unipinnadas, bipinnadas, tripinnadas, etc. Al igual que los rinóforos, las branquias pueden retraerse dentro de una vaina y del cuerpo (criptobranquios) para su protección. En los fanerobranquios no existe ni la vaina ni la posibilidad de retraer la branquia. Algunas especies desarrollan en la zona central del individuo unas branquias secundarias entre el manto y el pie.

Los aeolidáceos carecen de branquias, y la función respiratoria la suplen con las **ceras** o **cerata**, estructuras respiratorias secundarias a modo de protuberancias redondas o alargadas de piel fina rellenas de líquido circulatorio, que permiten el intercambio gaseoso. Rellenas de líquido

circulatorio, crecen a lo largo del manto y poseen dos funciones más; en la parte basal contienen ramales del sistema digestivo y en la parte apical suelen contener cnidocitos acumulados mediante alimentación, que pasan sin degradarse por el sistema digestivo para poder utilizarlos como mecanismo de defensa. Las ceratas pueden ser autotomizadas (desprendidas) por el animal también como mecanismo de distracción. Esto no supone pérdida de material digestivo ni líquido circulatorio, porque el punto de inserción de la cera se sella inmediatamente. Posteriormente, la cerata se regenera al cabo de pocos días.

Algunos géneros de opistobranquios poseen un solo ctenidio (branquia) reducido y una sola aurícula, deduciendo por tanto, que pueden haber derivado por homología de grupos ancestrales de prosobranquios. Sin embargo, la tendencia evolutiva de los opistobranquios es la de perder la cavidad paleal debido a la reducción y desaparición de la concha. Por consiguiente, muchas especies carecen de ctenidios y por tanto dependen de la superficie del cuerpo o de las branquias para llevar a cabo el intercambio gaseoso.

El sistema circulatorio de los nudibranquios, como el de los gasterópodos en general, está bien desarrollado y es abierto, de manera que la hemolinfa (que contiene hemocianina en vez de hemoglobina) circula por el cuerpo transportando nutrientes y desechos gracias al bombeo de un corazón de dos cámaras y al movimiento del cuerpo. Como resultado de la torsión, la cavidad pericardial y el corazón se desplazaron de la posición posterior original a la posición anterior, originando solamente un atrio, cavidad que recibe la hemolinfa de las branquias. Desde el ventrículo salen dos aortas, una anterior y una posterior, o una única que rápidamente se ramifica en dos. La rama anterior irriga la cabeza y el pie; debido al papel hidrostático que juega la sangre en el desplazamiento y movilidad del animal, el sistema arterial desaparece para formar unos senos en los que se encuentra la sangre; esto no ocurre en la zona de la masa visceral, donde la sangre únicamente tiene la

función de transporte de sustancias. Antes de pasar por las branquias de retorno al corazón atraviesa el nefridio para eliminar las impurezas.

El sistema excretor generalmente consiste en un riñón conectado a la cavidad pericárdica por el canal pericárdico, con una vesícula pericárdica asociado a él. La abertura externa del riñón está generalmente situada cerca de la abertura anal.

El sistema nervioso, que muestra una tendencia evolutiva hacia la concentración y cefalización, está compuesto por un anillo de ganglios localizados alrededor de la región anterior del esófago, unido por comisuras y tejido conectivo. Debido al proceso de detorsión, el sistema nervioso de los opistobranquios que nos conciernen, es de forma paralela y rectilínea (eutineria), formado por 6 tipos de ganglios interconectados entre sí mediante cordones nerviosos (Brusca y Brusca, 2005):

1. Los ganglios cerebroideos se localizan en la parte posterior del esófago, y se encuentran conectados mediante cordones nerviosos, a los ojos, tentáculos, estatocistos y otros ganglios.
2. Los ganglios bucales, se ubican delante de los ganglios cerebroideos, los cuales se encargan de enervar el bulbo bucal.
3. Los ganglios pedios, presentes en la zona media del pie, se encuentran conectados con el ganglio cerebral mediante cordones nerviosos que van a cada lado del esófago.
4. Los ganglios pedios secundarios se encargan de inervar el músculo del pie.
5. Los ganglios pleurales se ubican en la parte anterior del individuo y están conectados con el ganglio cerebral por medio de cordones nerviosos. Estos ganglios pleurales inervan el manto (tejido que recubre la parte dorsal de la masa visceral y que se encarga de la formación de la concha) y el músculo columelar, que es el encargado de sujetar el cuerpo del animal a la concha.

6. Los ganglios viscerales están conectados por medio de cordones nerviosos con los ganglios pleurales y generalmente se encuentran en uno de los lados de los gasterópodos. En los gasterópodos que tienen una detorsión, este par de ganglios se encuentran de forma rectilínea y paralelos entre sí. Los cordones nerviosos que salen de los ganglios viscerales inervan los órganos de esta región. Los ganglios parietales, que se localizan entre los ganglios pleurales y viscerales, inervan las branquias.

1.4. Mecanismos de defensa

El auge y moda que han experimentado las babosas de mar en los últimos años, debida a la explosión del buceo recreativo y la fotografía submarina, se debe sin duda a la fascinación que producen estos pequeños seres debido a su diversidad de formas corporales y patrones de color. Este abanico de combinaciones, abarca desde especies que pasan totalmente desapercibidas en el entorno, a otras con unos patrones cromáticos totalmente llamativos y extravagantes. Al igual que lo hacen las aves, los insectos o los peces tropicales, entre otros, la elección de estrategias tan dispares, responde a un instinto fundamental de defensa y supervivencia, derivado de la pérdida de la concha que evitaba la predación (Gosliner y Behrens, 1990; Gosliner, 2001).

Los principales depredadores son las arañas de mar, los picnogónidos, y algunas especies de opistobranquios del género *Navanax* y *Gymnodoris*, aunque también algunos peces y cangrejos podrían ocasionalmente alimentarse de ellos (Bain, 1991; Arango *et al.*, 2003). Las especies aeólidas del género *Favorinus*, de colores llamativos y altamente tóxicos, solamente se alimentan de puestas de otras especies de nudibranquios.

Por tanto, y estrechamente relacionada con la alimentación, los nudibranquios han desarrollado 5 estrategias de defensa diferentes:

1. Con el fin de evitar la predación, muchos nudibranquios presentan **comportamientos activos**. Entre ellos, una actividad nocturna en vez de diurna, un alto dinamismo en algunas especies en comparación con otros opistobranquios, cambiar de color, o protegerse encerrándose sobre sí mismos de manera que solo exponen la cerata y las espículas defensivas. Sin embargo, el comportamiento más general es el de huida. Ésta se hace mediante un pie musculoso potente que segrega un mucus lubricante que

facilita el escape, o bien mediante movimientos de flexión u ondulación dorso-ventral o lateral del cuerpo, o el aleteo de los parapodios (Newcomb *et al.*, 2012), como ocurre en algunos nudibrancos como *Marionia blainvillea*.

2. Las especies de movimientos lentos que no son capaces de nadar o escapar de los potenciales predadores, prefieren usar el **camuflaje** para pasar desapercibidos en el entorno. Este comportamiento de defensa pasivo, llamado cripsis o criptosis, está ampliamente extendido en el reino animal, tanto marino como terrestre. Se trata de fundirse con el entorno adoptando formas y colores parecidos al de los sustratos en los que habita o de los que se alimenta (homocromía alimentaria) para pasar inadvertidos, como por ejemplo en doridáceos como *Platydoris argo*.

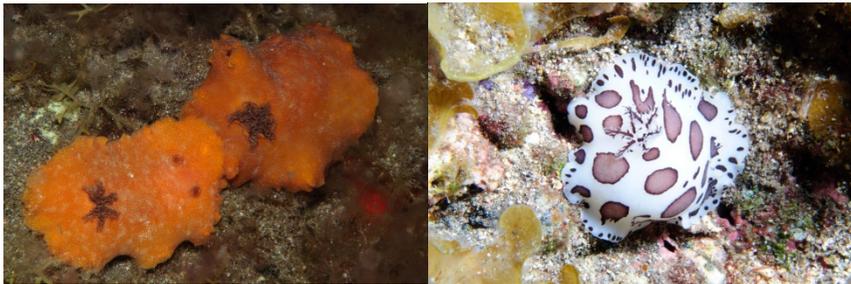


Figura 4. Ejemplares de: a) *Platydoris argo* y b) *Peltodoris atromaculata*.

También utilizan diseños disruptivos o contrasombreados con el fin de desdibujar o romper la silueta corporal confundiendo con el ambiente, volviéndose invisibles a los ojos de los predadores (Todd, 1981; Gosliner y Behrens, 1989; Trowbridge, 1993), como por ejemplo en *Peltodoris atromaculata*.

3. El **aposematismo** consiste en todo lo contrario que el camuflaje: se trata de otro mecanismo de defensa pasiva, pero esta vez los colores son muy destacables, advirtiendo al potencial predador de su toxicidad, sabor desagradable, o de que posee algún tipo de defensa. El predador, tras su primer ataque, relacionará y recordará el patrón de colores llamativos con su toxicidad o mal sabor, evitando nuevos ataques. Este tipo de mecanismo de defensa está muy extendido entre los nudibrancos de la familia *Chromodoridae*. Junto con este tipo de defensa, aparece otra estrategia parecida: es el mimetismo, que tiene dos variantes; el mimetismo *batesiano*, que es cuando especies no tóxicas adoptan patrones cromáticos de especies tóxicas, y el mimetismo *mulleriano*, en el que diferentes especies tóxicas evolucionan hacia un mismo patrón de color con el fin de simplificar el aprendizaje de los predadores y evitar así mayor número de ataques (F. Aguado Gimenez, 2000).
4. Dentro de las defensas activas, encontramos que muchas especies son capaces de asimilar o capturar los componentes tóxicos de su alimentación, acumulándolas en su cuerpo y utilizándolas para evitar ser predadas. Mediante esta **defensa química**, algunas especies son capaces de incorporar, sin digerir, los nematocistos de sus presas (cnidarios) y transferirlos a las puntas de las ceras intactas. En cuanto se produce un roce, los arpones de los nematocistos se disparan, descargando la carga tóxica y produciendo un efecto urticante inmediato. Otros segregan, mediante glándulas dispuestas por el manto, sustancias tóxicas asimiladas de la alimentación o bien sintetizadas por el propio organismo (F. Gimenez Casalduero, 1997). La mayoría de estos compuestos son alomonas con un papel directo antidepredador, incluyendo entre otras, actividades ictiotóxicas, neurotóxicas y disuasión alimentaria (Wägele *et al.*, 2006). Otros componentes sin embargo, son feromonas, involucradas en roles indirectos de defensa, como feromonas de alarma, o incluso en roles no

defensivos, como la atracción sexual. En algunas especies, los metabolitos secundarios están involucrados en la regeneración de partes autotomizadas durante los ataques de depredadores, y otros compuestos simplemente cumplen un papel antibacteriano y fungicida.

5. La principal **defensa física** de los opistobranquios, es la concha. Sin embargo, la evolución ha hecho que en los nudibranquios esta haya desaparecido (se pierde durante la metamorfosis larvaria), por lo que han tenido que adoptar otros mecanismos físicos de defensa mecánica. Las principales defensas son pequeñas espículas calcáreas que sobresalen del manto. Estas espículas, junto con la cerata, pueden sufrir un proceso de autotomía cuando hay roce, consistente en desprenderse de ellas de manera que confunden y distraen al predador permitiendo una oportunidad de huida.

1.5. Descripción de las especies

Etimológicamente, el término Polyceridae significa; muchos (poli-) apéndices (ceridae), o ceratas o cuernos, por lo que los opistobranquios de la familia Polyceridae, se caracterizan por ser doridáceos fanerobranquios limaciformes, con noto reducido para formar un velo frontal que a menudo lleva papilas alargadas situadas lateralmente y en el margen frontal. Los rinóforos son lamelados, y ocasionalmente surgen de vainas bien desarrolladas, aunque generalmente carecen de este tipo de vainas. La cabeza posee lóbulos orales aplanados, o tentáculos orales ranurados. Se alimentan generalmente de briozoos incrustantes o erectos, y suelen presentar mandíbulas quitinosas, a menudo exhibiendo un velo oral prominente. La masa bucal no posee una bomba muscular. El pene tiene numerosas espinas ganchudas. (Thompson, 1988).

Gosliner *et al.* (2008), añade que esta familia se distingue por tener tentáculos orales a lo largo de la parte anterior del cuerpo, y apéndices laterales extrabranquiales.

1.5.1. *Plocamopherus maderae* (Lowe, 1842)

Sinónimos:

Plocamopherus Rüppell & Leuckart, 1828

Peplidia maderae, Lowe 1842

Nombre común:

Babosa marina luminosa



La descripción morfológica inicial de la especie, la describe como un nudibranquio de color naranja o amarillo-anaranjado, con numerosas pequeñas manchas de color marrón oscuro a lo largo del individuo, y de manera menos definida, manchas parcheadas de color naranja (Bacallado *et al*, 1984). En individuos jóvenes, la coloración es amarilla translúcida con manchas de color marrón rojizo, similar al patrón cromático de *Thecacera pennigera* (Ortea *et al.*, 1996).

El borde del manto tiene tres pares de papilas ramificadas; uno detrás del penacho branquial, otro delante y el tercero en la parte posterior media del manto. Estos están marcados con un pigmento blanco, que aparece en cantidad variable a lo largo del borde del manto y detrás de las branquias. Estas papilas son órganos bioluminiscentes que emiten pulsos cortos de procesos luminiscentes. La cola, musculada, es larga y aplanada, terminando en forma de quilla dorsal, que utiliza para la natación mediante flexión lateral del cuerpo (Newcomb, 2012). Las branquias son grandes, poco ramificadas y se mantienen erguidas. Los rinóforos tienen las puntas laminadas con un tallo cónico, y son similares en color al cuerpo. El tamaño máximo es de unos 50 mm. Este nudibranquio normalmente es nocturno, escondiéndose debajo de rocas en aguas poco profundas durante el día (Lowe, 1842; Eliot, 1906; Ortea, 1992; Herrero *et al.*, 2014; Palomar, 2014).

La característica más relevante de esta especie es su bioluminiscencia. A lo largo de la línea media posterior, desde el límite posterior del borde del manto hasta la punta de la cola, posee una línea fosforescente que emite flashes de luz cuando el individuo es perturbado o se aleja nadando. Los bordes de las branquias poseen el mismo efecto, al igual que las papilas laterales, emitiendo una potente luminiscencia intermitente cuando el individuo es molestado.

Esta bioluminiscencia es intrínseca, lo que significa que la producción de luz depende de los propios procesos bioquímicos del animal, sin asociación simbiótica con bacterias. Existe solamente otra especie bioluminiscente (perteneciente al mismo género), denominada *Kaloplocamus ramosus*, cuya reacción química de bioluminiscencia tiene lugar dentro de las células luminiscentes o fotóforos (luminiscencia intracelular), mientras que en la especie *Plocamopherus maderae*, la reacción química de productos químicos luminiscentes, se produce fuera de las células (luminiscencia extracelular) (Vallés *et al.*, 2006).

La explicación más coherente para este proceso de bioluminiscencia solamente cuando son molestados es, según Wilbur y Yonge (1966), para distraer temporalmente la atención de los depredadores potenciales. Sin embargo, en mi opinión personal, la bioluminiscencia se observa a menudo en inmersiones nocturnas, en individuos que *a priori* no están siendo perturbados, por lo que puede que sea un mecanismo de comunicación entre individuos de la misma especie con fines reproductores.

Esta especie fue descrita por primera vez en Madeira, y posteriormente se ha reportado en las Islas Canarias y Cabo Verde, por lo que su distribución se circunscribe a la unidad biogeográfica conocida como Región Macaronésica (Bacallado *et al.*, 1984).

De hábitos marcadamente nocturnos (de día se esconden debajo de las piedras), normalmente se encuentra a poca profundidad (entre -5 m y -30 m), aunque ocasionalmente se han reportado registros de hasta -100 m de profundidad (Wirtz, 1999).

1.5.2. *Polycera elegans* (Bergh, 1894)

Sinónimos:

Polycera Cuvier, 1816

Greilada elegans Bergh, 1894

Polycera messinensis Odhner, 1941

Polycera atlantica Pruvot-Fol, 1956

Palio espanyoli Tejedo, 1994



En 1894, Bergh describió un nuevo género y especie de nudibranquio en el Adriático bajo el nombre de *Greilada elegans* (Bergh, 1894). Posteriormente, Odhner (1941) describió varios individuos de una especie encontrada sobre *Zoostera* en Messina (Mediterráneo) en 1888. Concluyó que el género *Greilada* debía ser abandonado y considerado dentro del género *Polycera*, y su nombre sería *Polycera messinensis* (Odhner, 1941). En 1956, Pruvot-Fol describió un único individuo de *G. elegans* procedente de Banyuls (Mediterráneo). Ante la evidencia de más material encontrado en Arcachon (Golfo de Vizcaya), Pruvot-Fol concluyó que el género *Greilada* debía ser abandonado. También concluyó provisionalmente que el material de Arcachon debía ser clasificado como nueva especie *Polycera atlantica* (Pruvot-Fol, 1956). Algunos autores tratan *Greilada* como un subgénero de *Polycera*, pero para ser un género consistente, sería necesario también tratar a *Palio* como subgénero, por lo tanto el término *Greilada* se usará como género hasta que este grupo esté totalmente revisado.

En esta especie de dórido fanerobranquio de color distintivo, el rango de color varía de amarillo a naranja brillante con manchas conspicuas azules brillantes de borde más oscuro, esparcidas sobre el dorso y laterales del

cuerpo liso. Ocasionalmente aparecen pequeñas manchas rojas en los puntos azules. Frente a la papila anal dispone de 5 a 7 robustas branquias tripinnadas, con iridiscentes líneas azules y verdes en las nervaduras centrales de las branquias, ocasionalmente acompañadas por unas protuberancias cortas a los laterales (Thompson y Brown, 1984).

A cada lado de los rinóforos (formados por 12-15 anillos completos) hay una cresta que marca el borde del manto. Es de color blanco con pequeñas manchas de color azul, y se une con el otro lado de la línea media dorsal justo detrás de las branquias, y desde allí una sola línea corre por la línea media posterior a la punta posterior del pie. En la parte anterior alrededor de la cabeza, el manto forma un faldón redondeado con un máximo de 22 digitaciones en el borde (Herrero *et al.*, 2012).

Esta especie, al igual que *Thecacera pennigera*, se alimenta de las siguientes especies del género *Crisularia* (anteriormente *Bugula*): *B. flabellata*, *B. turbinata* y *B. plumosa* (McDonald, 1997).

Se ha llegado a registrar un individuo de 48 mm de largo en Islas Británicas, pero en el Mediterráneo rara vez superan los 20 mm de largo (Edmund, 1961).

Su distribución es, desde las costas de Inglaterra e Irlanda, Francia, Azores, hasta las Islas Canarias, pasando por el Mediterráneo occidental hasta el este de Italia.

1.5.3. *Thecacera pennigera* (Montagu, 1815)

Sinónimos:

Doris pennigera Montagu, 1815

Thecacera pennigera Fleming, 1828

Thecacera maculata Eliot, 1905

Thecacera lamellata Barnard, 1933



Nombre común: Thecacera alada

Pequeña y críptica babosa marina hermafrodita, de color blancuzco traslúcido y tegumento liso, con pequeñas manchas irregulares de color naranja y puntos negros de densidad variable. La parte anterior del cuerpo es más ancha que la posterior, que se estrecha en un pie delgado y largo que termina con una quilla lateral a cada lado (Herrero *et al.*, 2013).

Los puntos negros son de menor tamaño pero aparecen en mayor número. Los individuos del Atlántico difieren de los del Pacífico en cuanto a color, densidad y tamaño de las manchas. Los especímenes de El Cabrón presentan mayor densidad media de puntos que en especímenes de otros países como Baba (1964) y Jung (2013) indican. Ocasionalmente aparecen individuos con las manchas naranjas más grandes de lo normal, se desconoce el motivo. Diversos autores informan que esta especie varía entre los 15 mm y los 30 mm de longitud (Dekker, 1986; Picton y Morrow, 1994).

La cabeza es corta, roma y amplia, sin digitaciones ni tentáculos orales, pero con dos tentáculos propodiales antero-laterales en la parte delantera del pie, de carácter sensorial, que utiliza para localizar y orientar, en las distancias cortas, el alimento hacia la boca (Burn, 1978). Al igual que el resto de especies del género *Thecacera*, posee un par de rinóforos lamelados con la misma

coloración que el resto del cuerpo, situados en el interior de vainas acampanadas que no los cubren por completo.

La corona branquial, en forma de herradura, está compuesta por 3 a 5 branquias bipinnadas o tripinnadas no retráctiles, que forman un círculo alrededor de la papila anal. Se ubican en la parte media del dorso, justo delante de dos procesos glandulares postbranquiales conspicuos dorso-laterales de coloración similar al resto del cuerpo. La función de estas dos digitaciones postbranquiales es defensiva (Picton y Morrow, 1994).

La distribución de esta especie de clima templado, con amplia tolerancia térmica, es cosmopolita (Thompson, 1976), abarcando: desde el sur y oeste de las Islas Británicas y la costa oeste de Irlanda, costa occidental de Europa, Mediterráneo, región macaronésica (Wirtz, 1999), África Occidental, África del Sur, Brasil, el este de Estados Unidos desde Massachusetts a Florida (posiblemente discontinua), Brasil, Pakistán, Japón, Corea, en el este y el sur de Australia y Nueva Zelanda (Willan 1976; Gosliner 1987; Picton y Morrow 1994; Valles, 2000).

En cuanto al hábitat de esta especie considerada rara o críptica donde se encuentra, los registros abarcan desde el intermareal hasta los -36 m (Swennen, 1961; Willan y Coleman, 1984). Especie carnívora, altamente especializada, que se alimenta exclusivamente de ciertas especies del briozoo arborecente del género *Bugula* y recientemente redeterminada *Crisularia*: *B. plumosa*, *B. neritina*, *B. flabellata*, *B. turrita* o *B. stolinifera* (McDonald y Nybakken, 2009). Aparece fuertemente asociada a dichas poblaciones, donde las puestas acintadas blancas y estrechas que aparecen en este briozoo, son a menudo el mejor indicador de su presencia (Willan y Coleman 1984, Dekker 1986). Generalmente se encuentra en bajas densidades, hasta que las condiciones ambientales favorables desencadenan episodios masivos que reclutan gran cantidad de individuos nuevos.

La especie *Thecacera pennigera* se encuentra ampliamente distribuida en todo el mundo. Willan (1976) sugiere que la especie se ha extendido más allá de su rango de distribución original, debido al transporte por medio marítimo. Se han estudiado especímenes de diversas poblaciones mundiales, y no se han hallado diferencias morfológicas significativas entre las muestras procedentes de otros países, excepto en el tamaño y el número de manchas del manto. (Jung Lee Kim, 2013).



Capítulo 2. Patrones de Talla y Peso

2.1. Introducción y objetivos

Una representación matemática de la relación existente entre la talla y el peso, de individuos de diferentes tamaños presentes en una zona particular, es una herramienta muy útil para el estudio de la dinámica poblacional de una especie dada (Beverton y Holt, 1957; Le Cren, 1951). Así, cualquier desviación en esta relación indica variaciones en la ecología del hábitat o en la fisiología del animal, o ambas (Jaiswar y Kulkarni, 2002; Urhicke *et al.*, 2004).

A la hora de estudiar el crecimiento y el desarrollo corporal de cualquier organismo, huelga decir que los parámetros más importantes son la talla y el peso. Por supuesto, los nudibranchios no son una excepción, y sólo con estas dos características de una población, o una parte de la misma, se pueden establecer conclusiones que permitan profundizar en el conocimiento de la estructura poblacional. De esta manera se pueden obtener, mediante la distribución de los datos de tallas, las interacciones que se dan en las tasas de crecimiento, la mortalidad y la reproducción entre otras (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998). Además, el conocimiento de las relaciones e índices surgidos de la consideración de ambas medidas conjuntamente, es también de gran importancia teórica y práctica. En este sentido, la relación talla-peso y el Índice de Condición (IK), son especialmente útiles en el estudio de la biología de las especies. La talla y el peso constituyen, además, una base segura para la determinación del crecimiento de un organismo (Anderson y Gutreuter, 1983).

Las variaciones en la representatividad de las diferentes clases de tallas que conforman una población de una determinada especie, son el reflejo, entre otras cuestiones, de la relación que esa especie mantiene con su entorno, a través de procesos de reproducción, reclutamiento y mortalidad. En este último

caso, incluso son el reflejo de la actuación de procesos selectivos, como la pesca, sobre determinadas clases de talla, que pueden poner en evidencia la existencia de situaciones de sobreexplotación genética (cuando por alguna razón se seleccionan determinados genes asociados a ciertas tallas, por ejemplo los individuos de mayor tamaño con madurez más tardía) (Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998; Kenchington, 2003). Estos procesos selectivos, pueden desembocar en una alteración de la proporcionalidad entre las diferentes clases de talla, o edades, llegando incluso a adelantar de forma significativa la edad media de maduración de la población, con todas sus consecuencias.

La selección sobre determinadas características corporales de ciertos individuos de una población natural, no son únicamente asociables a las actividades humanas, como la pesca o caza, también ocurre en las relaciones predador-presa. Por ejemplo, algunos individuos de una especie de espinoso del Canadá presentan ciertas diferencias en la estructura del esqueleto pélvico y en el número de costillas. Estos peces son las presas preferidas por los lucios, por lo que han desarrollado un comportamiento evasivo más acusado de cara a no ser detectados por los predadores (Reist, 1980). Por tanto, las variaciones temporales y espaciales de las relaciones talla-peso, o de las distribuciones de tallas, pueden ser indicativos de variaciones en la abundancia de alimento disponible o en la presión de predación más o menos selectiva.

Igualmente, la sobrepesca de crecimiento (Gulland, 1983; Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998), ocurre cuando se capturan principalmente ejemplares con tallas inferiores a la talla que genera la máxima producción por recluta, lo cual además del impacto ecológico negativo tiene importantes consecuencias económicas (Pauly, 1994; Najmudeen y Sathiadhas, 2008).

Es más, las variaciones temporales del Índice de Condición, como relación entre variables corporales medibles y esperadas, pueden también

indicar cambios importantes en la fisiología de los organismos, poniendo en evidencia procesos estacionales singulares, como la preparación para la puesta con acumulación previa de elementos de reserva en el organismo (aumentando el peso) o la verificación de la freza (pérdida de peso). También pueden poner en evidencia la existencia de procesos anómalos o periodos de inanición, por falta de acople con los ciclos productivos entre predadores y sus presas por situaciones climáticas anómalas.

El objetivo de este apartado es estudiar las variaciones en la distribución de tallas, así como las relaciones talla-peso y los parámetros que las definen, de las especies de nudibranchios presentes en aguas del este de Gran Canaria, como forma de describir la dinámica de las poblaciones y la evolución del crecimiento de dichas especies. Igualmente, se pretende aportar información sobre los cambios temporales que tienen lugar en dichas relaciones, a través del Índice de Condición, para, en lo posible, definir los periodos reproductivos de estas especies en el área de estudio.

2.2. Material y métodos

2.2.1. Características oceanográficas de Canarias

Las islas Canarias se ubican próximas al límite norte del Atlántico Centro-oriental, a escasos kilómetros de la costa del Sahara Occidental (entre 27° 37' y 29° 25' N y 13° 20' y 18° 10' O), formando parte de la unidad biogeográfica conocida como Región Macaronésica (Bacallado *et al.*, 1984). Canarias está constituida por un conjunto de ocho islas habitadas y varios islotes, todas ellas son de carácter oceánico (Bas *et al.*, 1995).

El conjunto del archipiélago se caracteriza por su naturaleza volcánica y su orografía muy montañosa, con la existencia de estrechas plataformas insulares con taludes que ganan profundidad rápidamente, alcanzándose los -200 m a poca distancia de la costa y con grandes profundidades entre islas, de hasta 3000 m (Bacallado *et al.*, 1984; Carracedo, 1984; Bas *et al.*, 1995).

Las características oceanográficas del Archipiélago se ven influenciadas directamente por la corriente de Canarias (rama descendente de la corriente del Golfo), que fluye en dirección sur-suroeste y transporta aguas más frías procedentes de latitudes más septentrionales. Además, la proximidad de las islas al continente africano, ocasiona que las islas estén relativamente bajo la influencia del potente afloramiento de aguas profundas de dirección este-oeste que se produce en la costa sahariana (Bas *et al.*, 1995; Aristegui *et al.*, 2009). A su vez, las islas funcionan como barreras para los flujos atmosféricos (vientos alisios) y oceánicos (corriente de Canarias), lo que induce a la formación de estructuras como remolinos entre islas y estelas cálidas a sotavento de las mismas (Aristegui *et al.*, 1994; Sangrá *et al.*, 2009), que influyen y delimitan las posibles áreas de importante producción y acumulación de biomasa planctónica (Gómez-Cabrera, 1991), a la vez que

actúan como mecanismo de concentración y/o dispersión larvaria de peces e invertebrados, así como de zooplancton (sensus Lobel y Robinson, 1986; 1988) (Rodríguez *et al.*, 1999; 2004).

La corriente de Canarias circula entre las islas, siendo su presencia más intensa en las islas orientales, alcanzando en los canales de separación entre estas los valores máximos de velocidad que oscilan entre 60 y 75 cm/s (Bacallado *et al.*, 1983; Pérez-Sánchez y Moreno-Batet, 1991; Bas *et al.*, 1995).

Por otro lado, el afloramiento norteafricano muestra una clara influencia sobre las islas más orientales (Bas *et al.*, 1995; Pelegrí *et al.*, 2005), aunque sus efectos también se dejan sentir, en la época de máxima intensidad, en la parte más oriental del Archipiélago (Molina y Laatzén, 1986; 1989). Esta influencia se hace más patente a través de remolinos superficiales que se desprenden del afloramiento norteafricano y que actúan, puntualmente, como mecanismo de transporte de larvas de peces e invertebrados hacia las islas (Rodríguez *et al.*, 1999; Pelegrí, 2005). Además, entre la costa africana y las islas más occidentales se genera un fuerte gradiente térmico que influye en la distribución de ciertas especies, e incluso actúa a modo de barrera impermeable para otras (Bas *et al.*, 1995; Cuyás *et al.*, 2004). Igualmente, también hay que tener en cuenta el progresivo calentamiento estacional que experimentan las aguas oceánicas, progresando desde el centro del Atlántico hacia la costa Africana, a partir del mes de julio y hasta noviembre, al tiempo que las aguas frías del afloramiento restringen su influencia a la franja más próxima al continente (Bas *et al.*, 1995; Castro y Ramos, 2002). Este calentamiento está relacionado con la convergencia intertropical y el anticiclón de las Azores.

Para el Archipiélago Canario, y a nivel general, la temperatura del agua oscila entre 22 °C y 23 °C en verano y 17 °C y 18 °C en invierno, pudiéndose encontrar para una misma época del año una diferencia de hasta 5 °C entre las

islas más occidentales y las más orientales, siendo estas últimas las que presentan las temperaturas más frías. Sin embargo, la temperatura del agua sobre la plataforma africana próxima puede ser de hasta 5 °C más fría que en las islas orientales (Bas *et al.*, 1995).

2.2.2. Características bioclimáticas de la zona de estudio

La playa de El Cabrón, ubicada en el este de la isla de Gran Canaria, en el municipio de Agüimes, es famosa en el ámbito del submarinismo por la presencia de una alta diversidad biológica, tanto en comunidades ícticas como de invertebrados vágiles, en aguas someras (menos de 30 m de profundidad). Comprende una zona de aproximadamente dos kilómetros lineales de franja de buceo, siendo el epicentro de las zonas de inmersión la zona conocida como “El Agujero”, ubicado en las coordenadas: 27° 52′ 26” N y 15° 22′ 55” E.

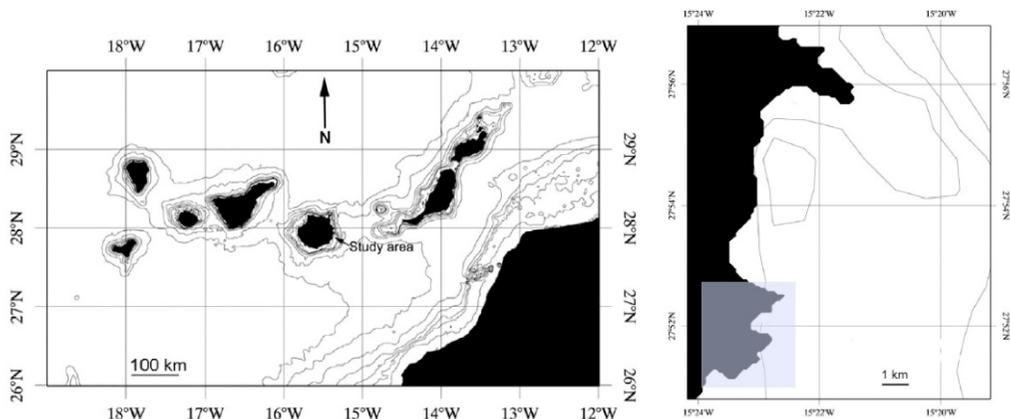


Figura 5. Ubicación de la zona de estudio.

El Cabrón limita, por el norte, con la amplia Bahía de Gando y al igual que ésta, presenta varias unidades ambientales que van desde la cota de 0 metros hasta -30 m de profundidad: banda de macroalgas fotófilas (*Cystoseira*

abies-marina principalmente), blanquizales, arenales, praderas marinas de fanerógamas (*Cymodocea nodosa*) y ambientes esciáfilos debido a presencia de un veril de pendiente abrupta, parte de un paleoacantilado submarino, que da lugar a cornisas, túneles, arcos y cuevas, hasta el lecho arenoso a 15-20 metros de profundidad. Por el sur, el veril termina en la propia playa de El Cabrón, con una pendiente media suave y formada de arena fina de color marrón y naturaleza basáltica. Es una playa encajada, estable, al abrigo de los vientos y corrientes del sur por la Punta de Arinaga, donde se ubica el faro, justo delante del Roque de Arinaga, límite geográfico norte del núcleo urbano de Arinaga.

El área de estudio comprende tres zonas:

1. **La Punta de la Sal**, donde la playa de Vargas termina en su extremo sur con una estructura de costa rocosa de origen volcánico. En esta zona dominan las estructuras rocosas jalonadas por pequeñas playas de arena, muy encajonadas entre los cantiles, y que son usadas para el baño por algunos visitantes. La estructura de cantiles posee numerosos charcones en la zona intermareal y pequeños charcos en la supralitoral, los cuales han sido colmatados por las salpicaduras del oleaje. Debido a la orientación norte, el oleaje y el viento no siempre permiten el buceo en esta zona.
2. **El Agujero**, zona central con mejor acceso a la zona de buceo y que da opción a realizar dos rutas a lo largo del veril: (i) hacia el norte (Punta de la Sal) donde la profundidad puede llegar cerca de los -30 m y está constantemente expuesta a corrientes de marea y, debido a esto, es menos visitada por los buceadores; y (ii) hacia el sur, se localizan diversas cuevas y arcos rocosos a cuyo pie se desarrolla un fondo arenoso.
3. **La Punta de las Monjas**, hacia el sur, parte final del paleoacantilado y a partir de la cual se forma una pequeña bahía que da lugar a la playa de El Cabrón. Entre esta punta y El Agujero se localiza un veril prácticamente

vertical, que en su parte alta forma una plataforma somera donde se asientan las bandas algales y poblaciones dispersas de esponjas fotófilas. La zona norte de este veril está limitada por una suave pendiente de cascajos que desembocan en el arenal a unos -16 m de profundidad. El veril serpentea hacia el sur hasta la Punta de las Monjas, dando lugar a diversas cuevas, grietas y arcos que conforman un relieve geológico singular.

Las circunstancias oceanográficas y climáticas que se establecen en la zona para que El Cabrón sea el lugar con mayor diversidad ecológica de toda la isla, vienen dadas básicamente por dos condicionantes: (i) la existencia del veril anteriormente descrito, con una compleja estructuración tridimensional que da lugar a una alta variedad de ambientes, y (ii) por otro lado, las variables meteorológicas y oceanográficas, con constante exposición al oleaje y al viento dominante del NE en la zona, que restringen poderosamente explotación pesquera de la zona.

Como consecuencia de estos condicionantes, la zona de El Cabrón se ha convertido en una de las áreas marinas de mayor biodiversidad de Gran Canaria, dado su buen estado de conservación y variedad de hábitats. Concretamente, hasta el presente, se han censado en la zona 153 especies de macroalgas, 1 fanerógama marina, 189 especies de invertebrados y 106 especies de peces. Sin duda, sólo se trata de cifras aproximadas, sobre todo en el caso de los invertebrados y especies ícticas, ya que últimamente se están observando poblaciones más o menos estables de especies que no se habían citado para la zona hasta la fecha. Además, en la zona infralitoral comprendida entre las dos puntas, se encuentran representados todos los ecosistemas submarinos someros existentes en la isla (franja de algas pardas, substratos duros, fondo de arena, praderas marinas, ambientes oscuros, circalitoral, etc), lo que permite que la diversidad biológica adquiera niveles destacables (Portillo y Pérez-Fernandez, 1998).

La zona alberga también uno de los seabadales más característicos de la isla, a la vez que exhibe una importante representación y abundancia de especies incluidas en la Lista Roja de la Fauna Marina Amenazada, tales como: meros (*Ephinephelus marginatus*), corvinas (*Sciaena umbra*) o romeros (*Labrus bergylta*). Además, presenta alta abundancia de especies de interés pesquero como: abades (*Mycteroperca fusca*), viejas (*Sparisoma cretense*) o sargos (*Diplodus* spp.) y un considerable número de especies invertebradas endémicas y poco frecuentes como: la langosta del país (*Scyllarides latus*), la oreja de mar (*Haliotis canariensis*), el ostrón (*Spondylus senegalensis*) y corales (*Gerardia savaglia*) entre otros muchos grupos. Destaca sobre manera, que la alta abundancia de especies limita el crecimiento poblacional del erizo *Diadema africanum*, que queda restringido a oquedades y grietas, permitiendo que la franja de macroalgas se extienda hasta los 10-12 m de profundidad (PIOT de GC, Sosa *et al.*, 2003).

La zona concreta donde se han realizado los muestreos biológicos de las tres especies de polycéridos objeto de estudio en esta tesis, está ubicada a unos 40 m de la entrada de El Agujero en dirección este, a una profundidad de 14 ± 2 m. Se localiza sobre el veril vertical rocoso, con presencia de oquedades que baja hacia el Arco Chico, donde la población de *Crisularia gracilis* (antes *Bugula gracilis*) es notable desde los meses de invierno hasta la entrada de la primavera. La pared, que se encuentra orientada hacia el norte, discurre sobre una pendiente suave de piedras pequeñas vegetadas hasta llegar a un arenal, sobre los 16 m de profundidad aproximadamente. Aunque la zona de El Cabrón dispone de varios veriles y cornisas con poblaciones de *Crisularia gracilis*, se ha optado por la zona arriba descrita en concreto debido a la cercanía al punto de más fácil acceso a la zona de inmersión, a la comodidad de la pared que se asienta sobre el fondo y, principalmente, a que no hay una población importante del citado briozoo, similar a la presente en otras zonas más expuestas.

2.2.3. Recolección de ejemplares y conservación

Los ejemplares de *Polycera elegans*, *Thecacera pennigera* y *Plocamopherus maderae*, han sido recogidos mediante buceo autónomo con botella de aire, durante las noches del mes de marzo de 2015, ya que en años anteriores se ha observado que en esas fechas el número de puestas de *Thecacera pennigera* y de *Polycera elegans* es máximo. Con respecto a *Plocamopherus maderae*, su pico de máxima actividad en esta zona se produce un poco más tarde, aunque en estas fechas es cuando se observan los individuos más grandes. A lo largo del resto del año la abundancia de las primeras especies es mucho más escasa, incluso nula.

Se realizaron 4 campañas de recolección de individuos (360 minutos de inmersión), una por semana, capturando a los distintos ejemplares de forma manual, una vez localizados en diferentes sustratos, e introducidos en botes con agua de mar, separados por especies. También se recolectaron individuos de *Crisularia gracilis* junto con las muestras de *Thecacera pennigera* y de *Polycera elegans*, y muestras de *Lophocladia trichocladus* junto con los individuos de *Plocamopherus maderae*. Además, se recolectaron puestas naturales de estas especies para observar si su desarrollo difería con las que se depositasen en el laboratorio. Por otra parte, se tomó información sobre las condiciones ambientales y las características del lugar de recogida de cada uno de los individuos, tales como: temperatura del agua, sustrato de localización, densidad de ejemplares por m², etc.

El transporte de los ejemplares capturados hasta el laboratorio del Departamento de Biología (ULPGC) se llevó a cabo en recipientes de plástico de 5 litros de capacidad, llenos con agua de mar recogida *in situ*. Además, en el caso de las especies *Thecacera pennigera* y *Polycera elegans*, se les

transportó con *Crisularia gracilis* recolectada en la zona de estudio. En el caso de *Plocamopherus maderae*, y ante el desconocimiento de su dieta, se optó por recoger *Lophocladia trichocladus* ya que gran parte de los animales recolectados se encontraban sobre dicha alga.

Desde que los especímenes salieron del agua hasta que llegaron al laboratorio transcurrió menos de una hora. Estos fueron instalados en tanques de observación, con aireación constante, de 30×20×20 cm, ubicados en una zona en penumbra del laboratorio habilitada para ello. Una vez en el laboratorio, cada ejemplar fue pesado y fotografiado, intentando manipularlos lo menos posible, y posteriormente devueltos a los tanques de observación antes descritos.

Una pequeña parte de los ejemplares capturados fueron sacrificados, tras someterlos a un golpe de frío, y conservados en formaldehído tamponado al 4% y almacenados en refrigeración, para el posterior estudio histológico del sistema reproductor.

Por otra parte, unos pocos individuos de *Plocamopherus maderae* fueron fijados en etanol al 70%, inmediatamente después de ser recolectados, con objeto de estudiar el contenido estomacal. Además, los individuos de las tres especies utilizados para el estudio de la filogenia fueron también conservados en etanol al 70%, inmediatamente después de salir del agua para evitar la contaminación por otros ejemplares y especies. Estos ejemplares fueron almacenados en condiciones controladas de luz y temperatura.

El resto de individuos estudiados, fueron liberados a la noche siguiente en el mismo punto en el que fueron recogidos.

2.2.4. Medidas biométricas

En el transcurso de este estudio se han pesado y medido un total de 1171 individuos, repartidos de la siguiente manera por especies: 412 individuos de *Polycera elegans*, 526 individuos de *Thecacera pennigera* y 233 individuos de *Plocamopherus maderae*. Sin embargo, al presentar estos organismos un cuerpo blando, retráctil y sin estructuras rígidas que mantengan las dimensiones corporales fijas, la toma de medidas morfométricas ha sido más complicada. Las medidas corporales han sido tomadas a través del análisis fotográfico de los distintos organismos. Para ello, se colocó a cada individuo en una placa Petri sobre papel milimetrado y se tomaron tres fotografías (la dimensión fue la media de la obtenida entre las tres fotografías). Posteriormente, y mediante el procesado fotográfico, se limpiaron las fotografías y se aislaron las imágenes de los individuos junto con la escala, y se tomaron varias medidas corporales mediante el software FIJI (un desarrollo avanzado del software ImageJ). Así, se obtuvo el área, el perímetro corporal, la anchura máxima y la longitud máxima de cada individuo.

Para obtener una medida del peso húmedo de cada ejemplar, después de fotografiarlos, estos fueron depositados brevemente sobre un papel secante para eliminar el exceso de agua y seguidamente pesados en una balanza de con una precisión de 0,0001 g.

Las series de datos de tallas y pesos fueron analizadas con objeto de obtener las correspondientes relaciones morfométricas y, particularmente, las curvas de talla-peso descriptivas del modelo de crecimiento de cada especie.

Sin embargo, en estos organismos con cuerpos no-rígidos, se realizaron diversos ensayos con las diferentes aproximaciones a la talla (i.e. área, perímetro, anchura máxima y longitud máxima), escogiéndose aquella medida que presentase menor dispersión en cada caso. Generalmente fue la

longitud máxima la que presentó una menor dispersión de los datos en la construcción de las correspondientes curvas, mostrando una mejor correlación con el peso húmedo.

El cálculo de la relación entre la longitud máxima (L_m) y el peso húmedo (W), por especie, se realizó mediante regresión lineal, calculando los valores de a y b de la ecuación $W=aL_m^b$ (Granado-Lorencio, 1996). Debido a que la longitud es una magnitud lineal y el peso es igual al cubo de la talla, si un individuo mantiene su forma al crecer, entonces el crecimiento es isométrico ($b=3$). Cuando $b>3$, los individuos de mayor talla han incrementado su peso en mayor proporción que su longitud, presentando crecimiento alométrico positivo. En cambio, cuando $b<3$, los individuos incrementan preferencialmente su longitud relativa más que su peso (Cifuentes *et al.*, 2012).

El concepto de alometría relacionado con diversos aspectos de la vida de los animales, ha sido muy utilizado para el análisis de las variaciones de las diferentes partes en el estudio del crecimiento relativo. Las relaciones alométricas no son, en general, válidas para todo un ciclo vital ni para todas las especies por igual (vertebrados *versus* invertebrados), sino que se ajustan, con mayor o menor exactitud, durante periodos más o menos largos de la vida del animal. Entonces, cada uno de estos periodos podrá venir representado por una relación alométrica determinada entre las dos medidas o partes en estudio. La variación de esos valores alométricos es de gran importancia en la comprensión de cómo evoluciona la forma a lo largo del ciclo vital (Bas, 1964; Lorenzo-Nespereira, 1992).

2.2.5. Cálculo del Índice o Factor de Condición (IK)

Una vez obtenidos los valores teóricos del peso a partir de los valores de la relación talla-peso, se calculó el Factor de Condición, o Índice de Fulton, como la relación entre el peso de los ejemplares y el peso teórico medio. Existen diversas modificaciones de esta relación, aunque todas se orientan a determinar las modificaciones temporales del buen estado de los individuos bajo la influencia de factores externos (ambiente) o internos (fisiológicos), independientemente de la longitud (Granado-Lorencio, 1996). Similarmente a la constante isométrica, si el valor del Factor de Condición es mayor que la unidad, los peces han ganado peso, y si es menor lo han perdido. Para el factor de condición se usó la siguiente expresión:

$$IK= W/Wt$$

donde, Wt es el peso del individuo obtenido a partir de la ecuación talla-peso (Anderson & Gutreuter, 1983).

2.2.6. Estimación del crecimiento

Se determinó el crecimiento de las tres especies de nudibranquios estudiadas a través del análisis de progresión modal de las frecuencias de tallas. El análisis de progresión modal es un método que infiere el crecimiento a partir del aparente cambio en las modas o medias de la serie temporal de las muestras de frecuencias de tallas (Sparre y Venema, 1997). El análisis de progresión modal presenta tres fases: (i) descomposición de la distribución de tallas en sus componentes de tallas medias identificadas; (ii) identificación subjetiva y "unión" de las medias asumiendo que pertenecen a una misma

cohorte; y (iii) utilizando los incrementos de crecimiento en talla por clase de edad resultado de la unión se estiman los parámetros de crecimiento.

En el programa FiSAT II (Gayanilo *et al.*, 2005) se utilizan dos métodos para descomponer las distribuciones de frecuencia de talla: el método Bhattacharya y el método NORMSEP. En este caso, se ha utilizado este último. El método NORMSEP es un software diseñado para separar frecuencias en componentes normalmente distribuidos con técnicas de máxima verosimilitud (Hasseblad y Tomlison, 1971).

Para ello, las tallas de los ejemplares medidos fueron agrupadas en intervalos de longitud de 2 mm y sus frecuencias se distribuyeron por periodo de muestreo en el mar. A las frecuencias de talla, así distribuidas y expresadas en porcentajes, se les aplicó el método NORMSEP, donde se ajustaron al nivel de confianza del 95%, incluido en el software FiSAT II (Gayanilo *et al.*, 2005). Las tallas modales obtenidas se hicieron corresponder a distintas cohortes, teniendo en cuenta las longitudes medias mayoritarias.

Para estimar los parámetros de crecimiento se utiliza la rutina ELEFAN I, también contenida en el programa FiSAT II, que emplea el análisis de la progresión modal, previa descomposición de la frecuencia de longitudes según el paquete estadístico antes descrito y optimización de las estimaciones de L_{∞} y k mediante el método de Powel (1979) y Wetherall (1986). Para la estimación de la curva de crecimiento del modelo de von Bertalanffy, fue estimado el t_0 con la aplicación de la fórmula de Pauly (1979):

$$\text{Log}_{10}(-t_0) = -0,3922 - 0,2752\text{Log}_{10}(L_{\infty}) - 1,038\text{Log}_{10}(K)$$

2.3. Resultados

2.3.1. *Plocamopherus maderae*

2.3.1.1. Estructura de tallas

La plasticidad del cuerpo de los *Plocamopherus maderae* (y de los nudibranchios en general), adquiriendo múltiples formas y, consecuentemente, retrayendo o estirando el cuerpo en función de la presencia de factores externos estresantes para el animal, hacen que las medidas de longitud presenten una alta variabilidad. De las medidas corporales obtenidas tras el procesado fotográfico de cada nudibranchio (longitud total, anchura, área y perímetro corporal), la longitud total o talla fue la que presentó una menor dispersión de los datos cuando fueron representados frente al peso (Fig. 7). Así, la relación talla-peso mostró un coeficiente de correlación de Pearson $R=0,72$, siendo la relación entre ambos parámetros altamente significativa ($p<0,0001$), explicando la misma el 52% de la variabilidad de los datos (coeficiente de determinación $R^2=0,52$) (Fig. 8).



Figura 6. Distribución de tallas de las especies; a) *Plocamopherus maderae*, b) *Thecacera pennigera*, y c) *Polycera elegans*.

2. Patrones de Talla y Peso

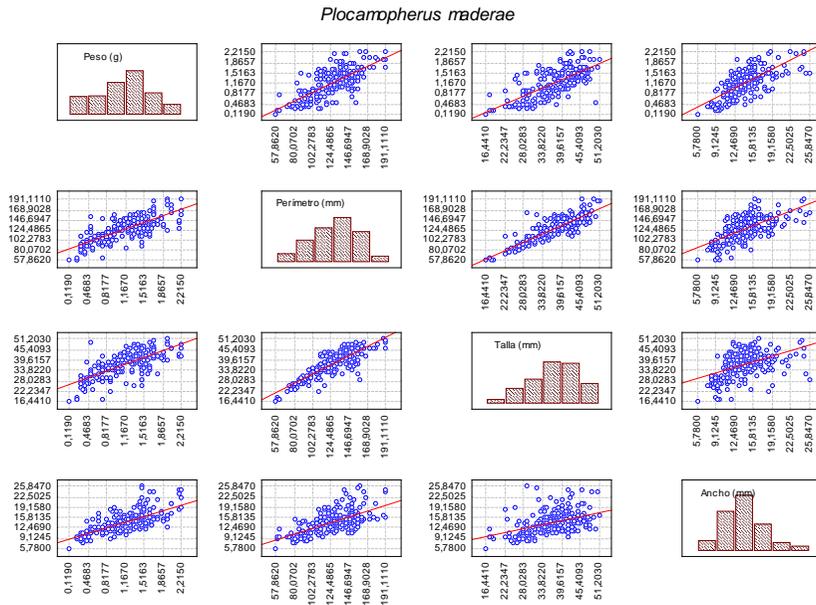


Figura 7. Diagramas con las rectas de correlación entre las diferentes variables corporales tomadas en *Plocampherus maderae* (peso, área corporal, perímetro corporal, longitud total y anchura).

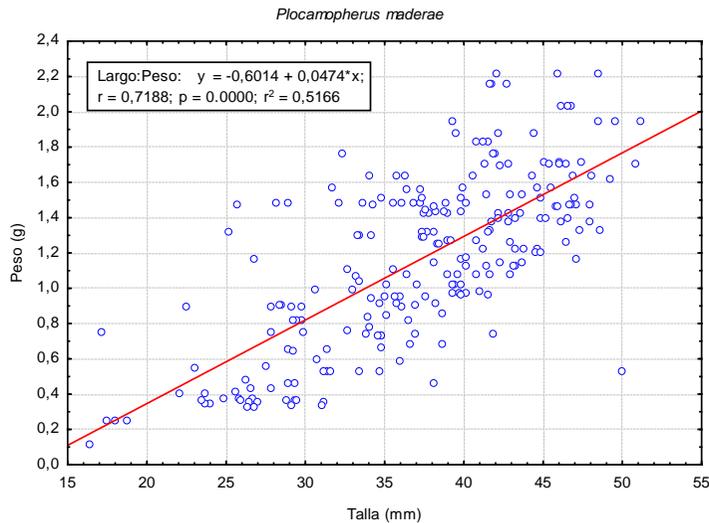


Figura 8. Relación talla-peso de *Plocampherus maderae* en aguas de Gran Canaria.

2.3.1.2. Patrones de crecimiento

Durante el periodo de muestreo se observó que el Factor de Condición (IK) se incrementó entre los días 9 y 17 de marzo (0,79; 1,01; y 1,19, respectivamente) para luego descender, en promedio, hacia final de mes (0,94). En general, se observa que los individuos de esta especie tienden a mostrar un incremento de peso, respecto al correspondiente a la relación talla-peso, para luego mostrar mayoritariamente un comportamiento opuesto, con una importante pérdida de peso corporal (Fig. 9). Las diferencias en peso medio observadas entre muestras fueron significativas (Kruskal-Wallis ANOVA; $H=49,56$; $N= 233$; $p<0,0001$; Fig. 10). Esta variación temporal del Factor de Condición y del peso también se correspondió con un descenso significativo en la talla media (Kruskal-Wallis ANOVA; $H=17,87$; $N= 233$; $p=0,0005$; Fig. 11).

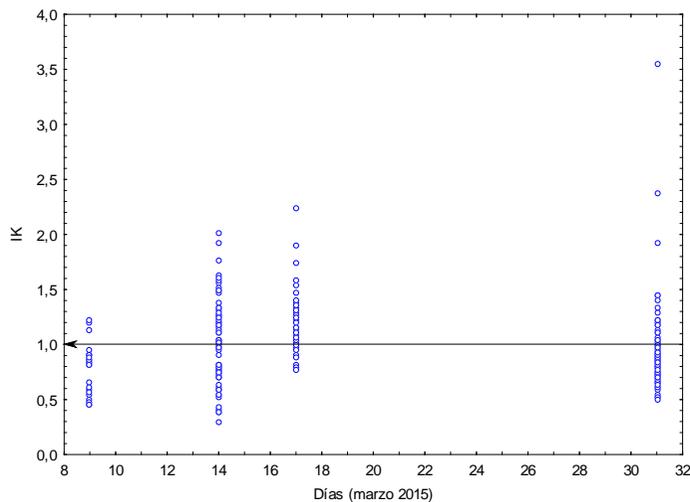


Figura 9. Variación del Índice de Condición (IK) de los individuos de *Plocamopherus maderae* a lo largo del mes de marzo de 2015.

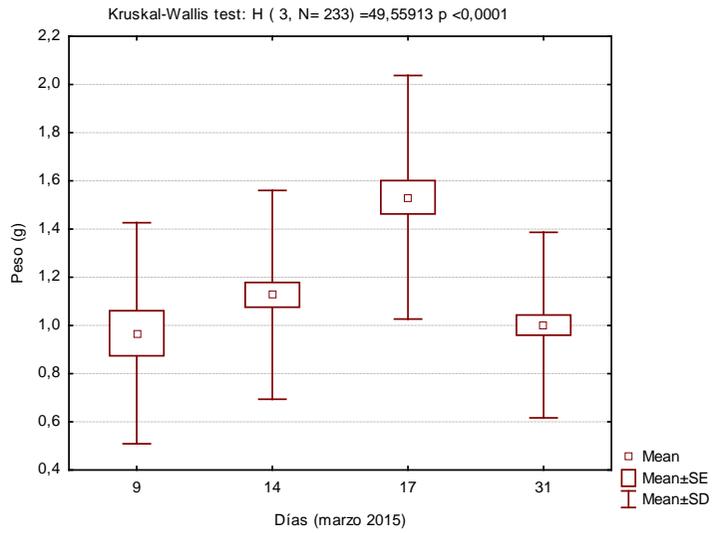


Figura 10. Media y rango de variación del peso de los individuos de *Plocamopherus maderae* perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015.

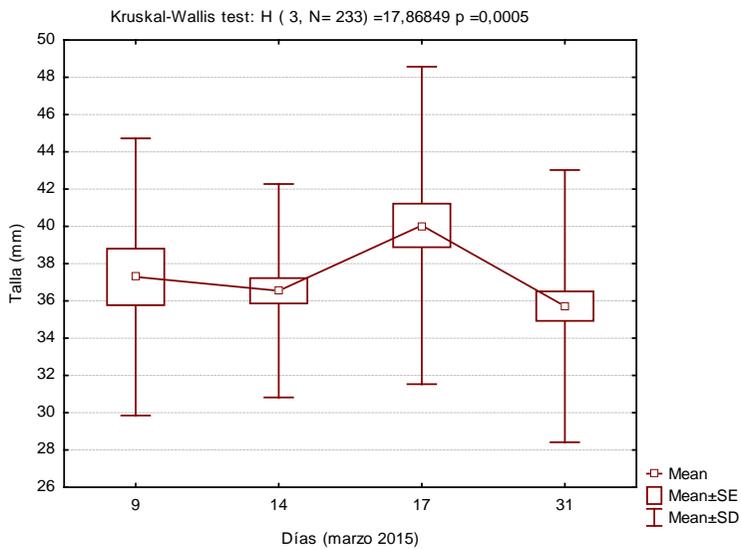


Figura 11. Media y rango de variación de la talla total de los individuos de *Plocamopherus maderae* perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015.

2.3.1.3. Análisis de la distribución modal de tallas

La distribución de tallas de cada uno de los muestreos realizados indicó la presencia de varias cohortes, entre 3 y 4. Así, en el muestreo del 9 de marzo el método NORSEP pudo identificar la presencia de 3 grupos modales, entre 28 y 47 mm (Fig. 12), mientras que en la muestra del día 12 se identificaron la existencia de 4 grupos modales, entre 30 y 49 mm (Fig. 13). Igualmente, en la distribución de tallas de la muestra del 14 de marzo, se visualizan nuevamente 3 cohortes, entre 30 y 43 mm (Fig. 14), para posteriormente identificar la presencia de 4 cohortes el día 17, pero en un rango de 18 a 47 mm (Fig. 15). Finalmente, el método NORSEP identifica 3 clases modales, entre 27 y 46 mm, en el muestreo del 31 de marzo (Fig.16) (Tabla 1).

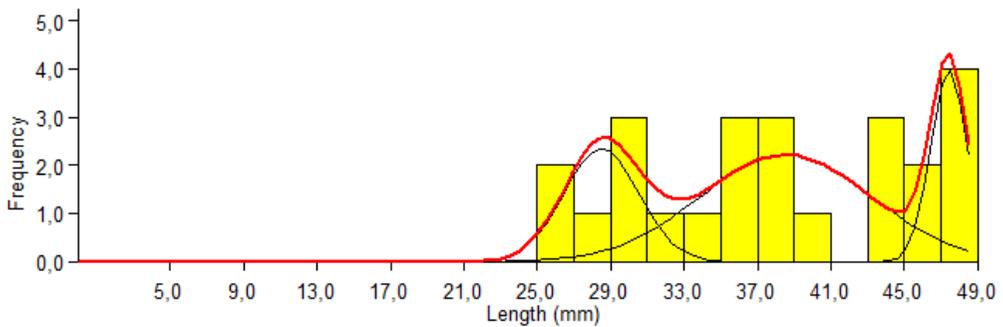


Figura 12. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Plocamopherus maderae* del 9 de marzo de 2015.

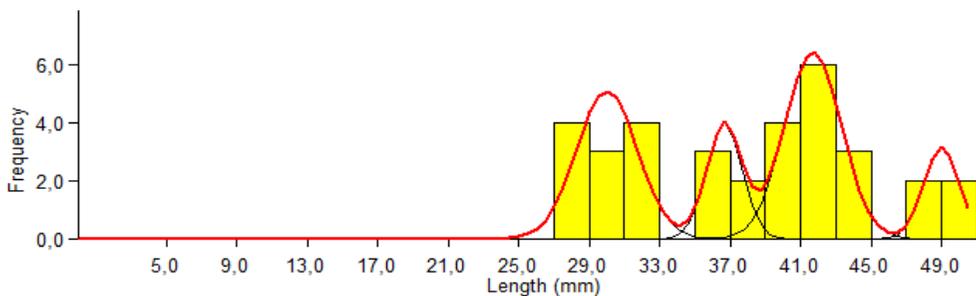


Figura 13. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Plocamopherus maderae* del 12 de marzo de 2015.

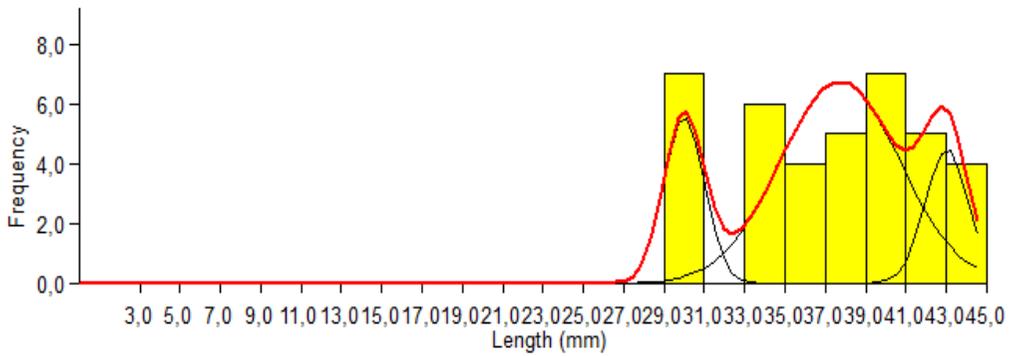


Figura 14. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Plocamopherus maderae* del 14 de marzo de 2015.

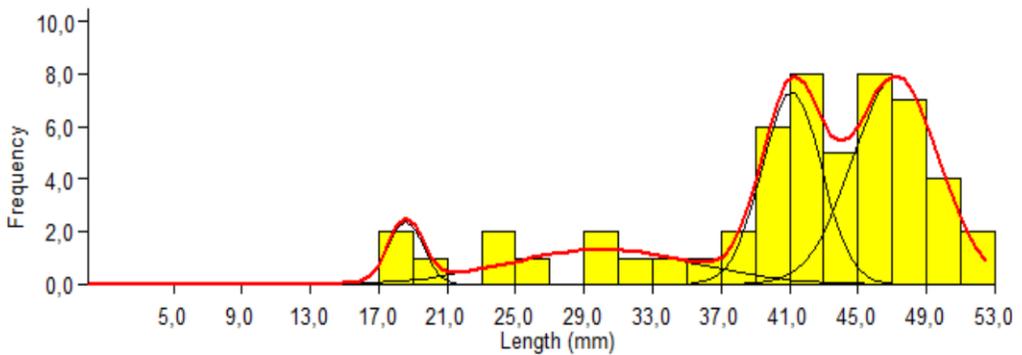


Figura 15. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Plocamopherus maderae* del 17 de marzo de 2015.

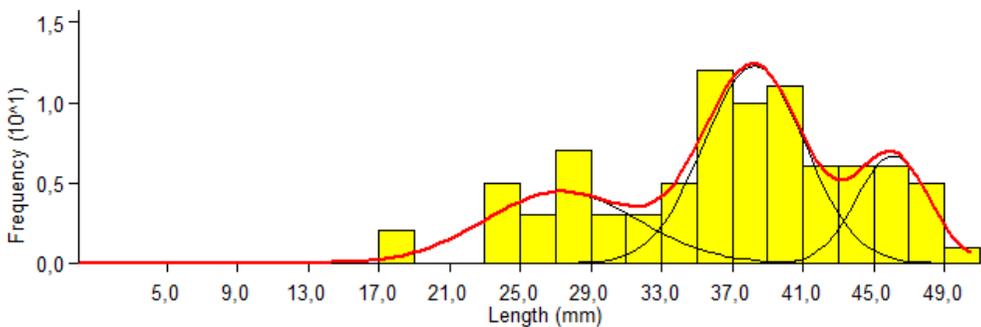


Figura 16. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Plocamopherus maderae* del 31 de marzo de 2015.

Tabla 1: Tallas modales, e índices de separación, obtenidas para *Plocamopherus maderae*, a través del NORMSEP, en distintas muestras obtenidas en marzo de 2015.

Fecha	Cohorte	Media	Desv. Standard	Muestras	Índice separación
09/03/2015	1	28,49	2,04	6	n.a.
	2	38,53	4,67	13	2,99
	3	47,43	1	5	3,14
12/03/2015	1	30,01	1,72	11	n.a.
	2	36,69	1	5	4,91
	3	41,71	1,61	13	3,85
	4	49	1	4	5,59
14/03/2015	1	30	1	7	n.a.
	2	37,74	2,96	25	3,91
	3	43,03	1,07	6	2,63
17/03/2015	1	18,57	1	3	n.a.
	2	30	5,43	9	3,56
	3	41,14	1,74	16	3,11
	4	47,22	2,52	25	2,85
31/03/2015	1	27,32	4,3	24	n.a.
	2	38,24	2,86	44	3,05
	3	46,09	2,03	17	3,21

La identificación subjetiva y unión de las tallas modales, asumiendo que pertenecen a una misma cohorte, permitió establecer el patrón de crecimiento de *Plocamopherus maderae* a lo largo del mes de marzo (Fig. 17). En la figura 18, donde se representan los incrementos medios de crecimiento en talla por cohorte, se observa que el ritmo de incremento se ralentiza con el crecimiento, aunque estas variaciones no son significativas (Kruskal-Wallis ANOVA: $H=4,97$; $N=9$; $p=0,17$).

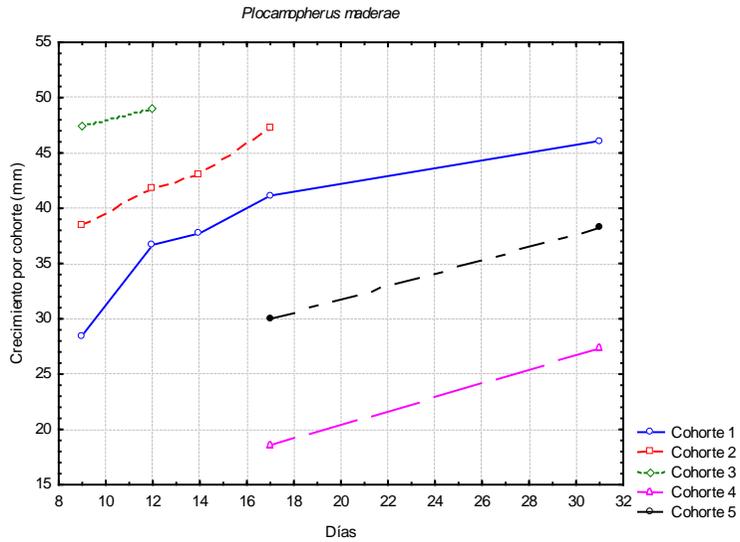


Figura 17. Curvas de crecimiento de cada una de la cohortes identificadas a partir de las ditribuciones de tallas de *Plocamopherus maderae* a través del método NORMSEP.

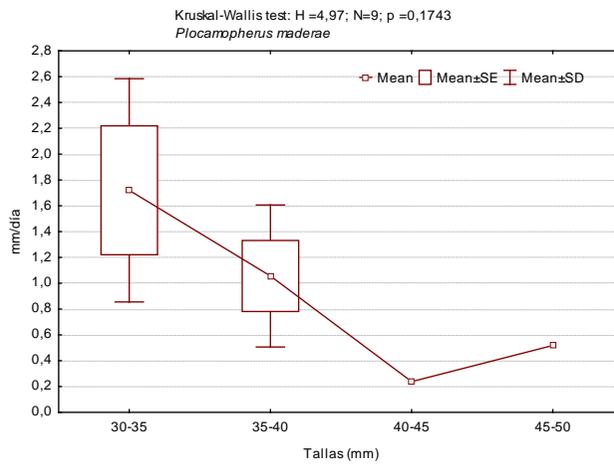


Figura 18. Tasas medias de incremento en talla por intervalos de longitud en *Plocamopherus maderae*.

La rutina ELEFAN I, también contenida en el programa FiSAT II, a partir del análisis de la progresión modal, previa descomposición de la frecuencia de longitudes permitió estimar los parámetros de crecimiento, dando una estimación de $L_{\infty} = 56,70 \text{ mm}$ y $k=0,4$.

2.3.2. *Polycera elegans*

2.3.2.1. Estructura de tallas

Al igual que el caso de *Plocamopherus maderae*, *Polycera elegans* muestra una alta plasticidad en la forma corporal, retrayendo o estirando el cuerpo en función de la presencia de factores externos estresantes, con lo que las medidas de longitud presentan una alta variabilidad. De las medidas corporales longitudinales obtenidas tras el procesado fotográfico de cada nudibranchio (longitud total, anchura, área y perímetro corporal), la longitud total o talla fue la que presentó una menor dispersión de los datos cuando fueron representados frente al peso (Fig. 19). Así, la relación talla-peso mostró un coeficiente de correlación de Pearson $R=0,73$, siendo la relación entre ambos parámetros altamente significativa ($p<0,0001$), explicando la misma el 53% de la variabilidad de los datos (coeficiente de determinación $R^2=0,53$) (Fig. 20).

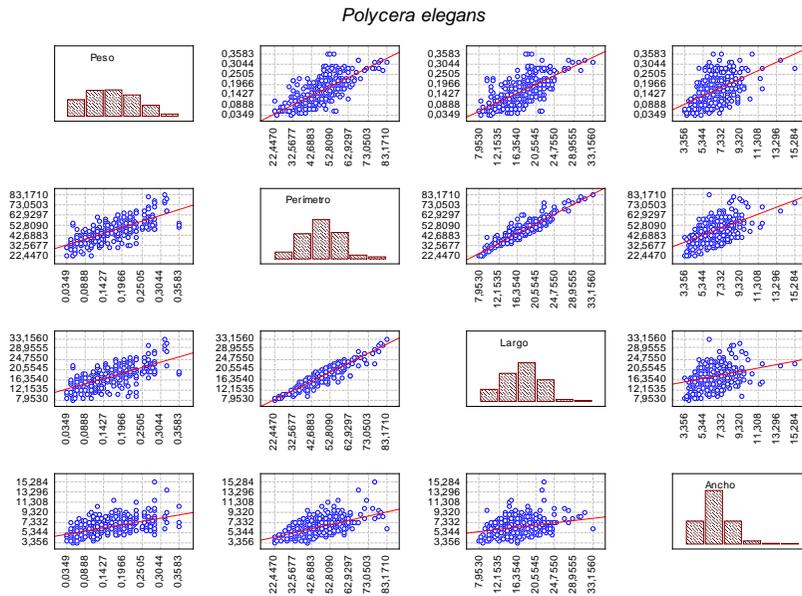


Figura 19. Diagramas con las rectas de correlación entre las diferentes variables corporales tomadas en *Polycera elegans* (peso, perímetro corporal, longitud total y anchura).

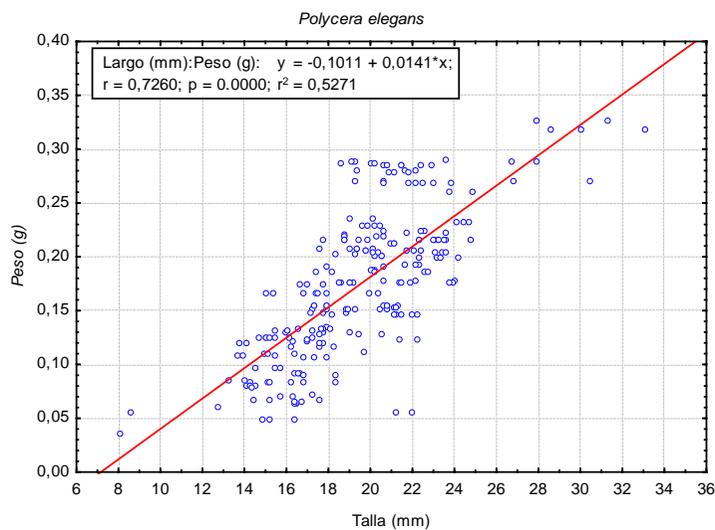


Figura 20. Relación talla-peso de *Polycera elegans* en aguas de Gran Canaria.

2.3.2.2. Patrones de crecimiento

Durante el periodo de muestreo se observó que el Factor de Condición (IK) disminuyó progresivamente de principios a finales del mes de marzo, pasando de valores promedios de 1,32 a 0,82. En general, se observa que los individuos de esta especie tienden a mostrar una pérdida de peso progresiva, respecto al correspondiente a la relación talla-peso, a lo largo del periodo de muestreo (Fig. 21). Las diferencias en peso medio observadas entre muestras fueron significativas (Kruskal-Wallis ANOVA; $H=142,79$; $N= 371$; $p<0,001$; Fig. 22). Esta variación temporal del Factor de Condición se correspondió con un descenso significativo en el peso medio de los ejemplares (Kruskal-Wallis ANOVA; $H=10,57$; $N= 371$; $P=0,005$; Fig. 23), pero sin embargo la talla media de los ejemplares mostró un comportamiento inverso (Kruskal-Wallis ANOVA; $H=26,6$; $N= 371$; $p<0,0001$; Fig. 24).

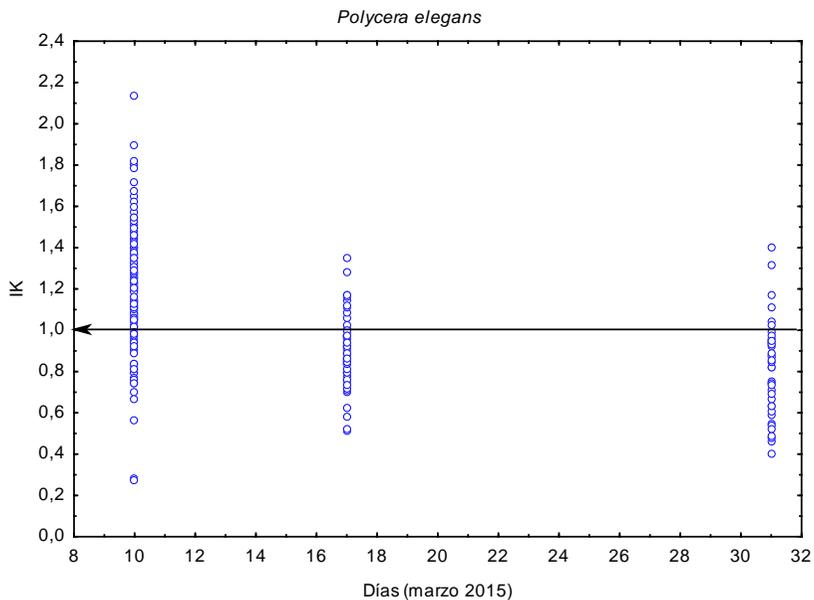


Figura 21. Variación del Factor de Condición (IK) de los individuos de *Polycera elegans* a lo largo del mes de marzo de 2015.

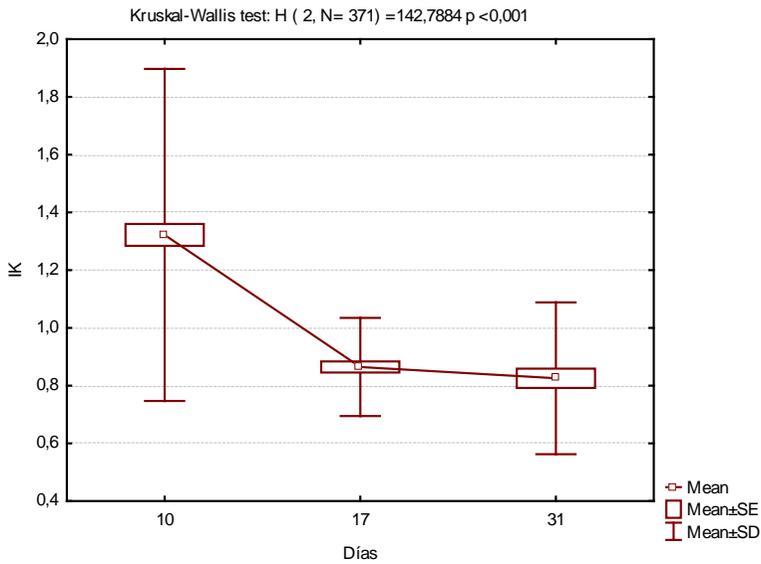


Figura 22. Media y rango de variación del Factor de Condición (IK) de los individuos de *Polycera elegans* perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015.

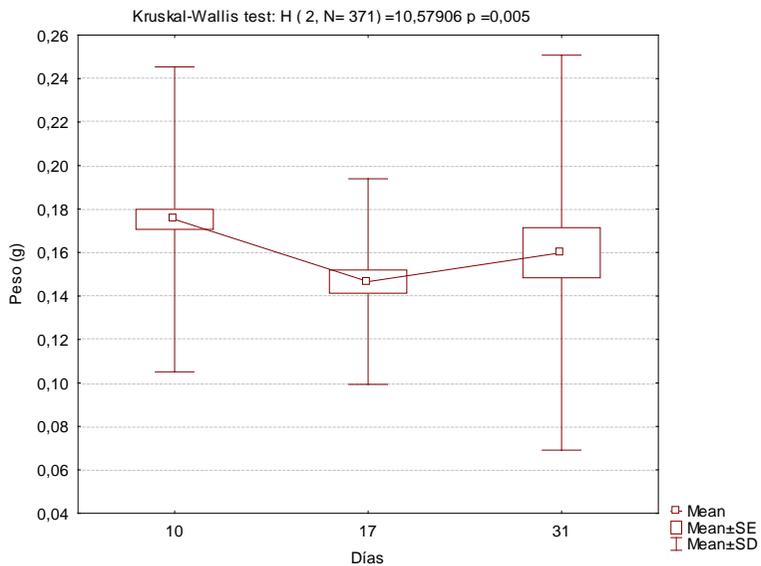


Figura 23. Media y rango de variación del peso de los individuos de *Polycera elegans* perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015.

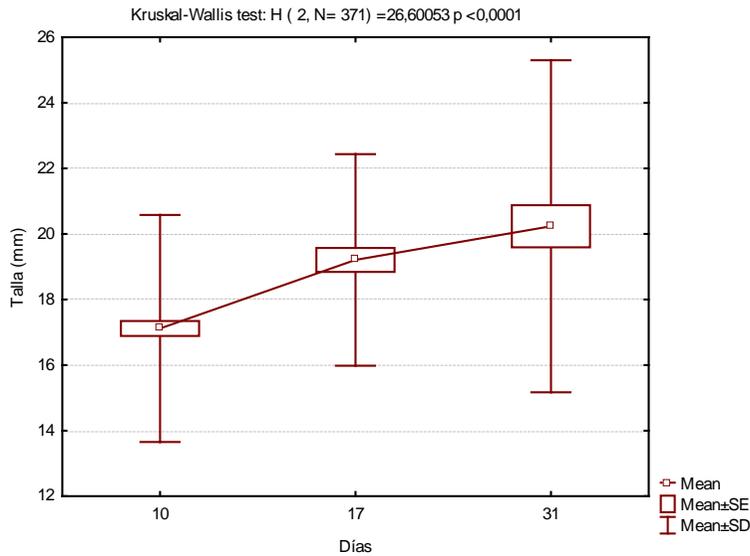


Figura 24. Media y rango de variación de la talla total de los individuos de *Polycera elegans* perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015.

2.3.2.3. Análisis de la distribución modal de tallas

La distribución de tallas de *Polycera elegans* a lo largo del mes de marzo indicó que la población está compuesta por varias cohortes, oscilando entre 2 y 4 según el periodo de muestreo. Así, en el muestreo del 5 de marzo el método NORSEP identificó la presencia de 3 grupos modales, entre 17 y 38 mm (Fig. 25), pasando a 4 cohortes el día 9, entre 11 y 22 mm (Fig. 26). Igualmente, en la distribución de tallas de la muestra del 13 de marzo se visualizan sólo 2 cohortes, entre 13 y 17 mm (Fig. 27), para posteriormente identificar la presencia de 3 cohortes los días 16 y 31, pero en un rango de 17 a 24 mm y 16 a 29 mm, respectivamente (Figs. 28 y 29) (Tabla 2).

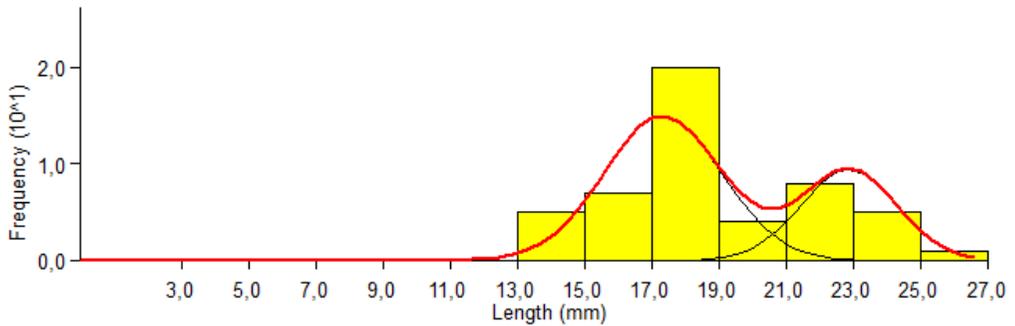


Figura 25. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Polycera elegans* del 5 de marzo de 2015.

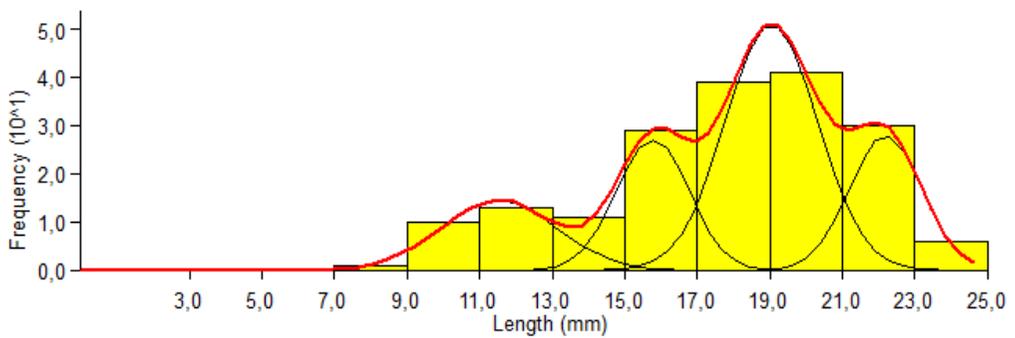


Figura 26. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Polycera elegans* del 9 de marzo de 2015.

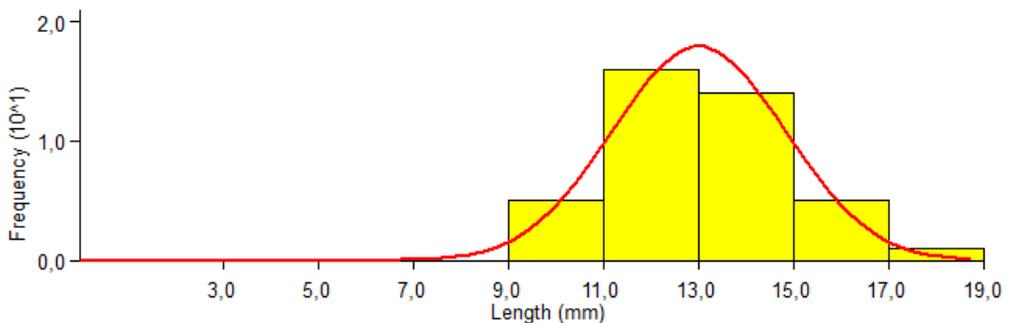


Figura 27. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Polycera elegans* del 13 de marzo de 2015.

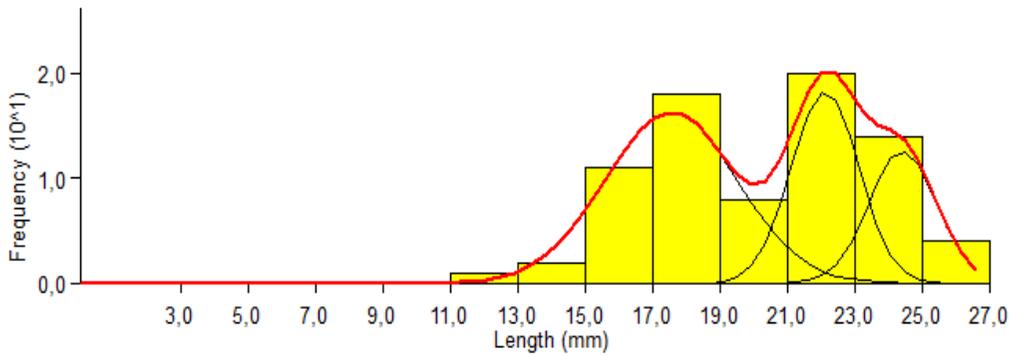


Figura 28. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Polycera elegans* del 16 de marzo de 2015.

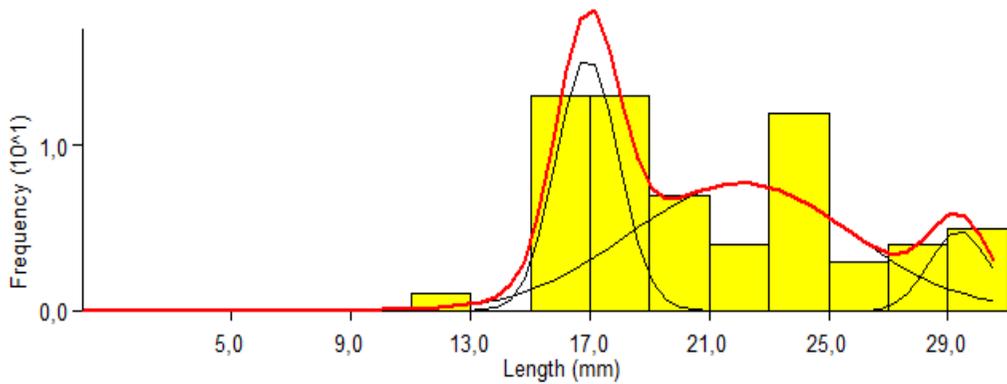


Figura 29. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Polycera elegans* del 31 de marzo de 2015.

Tabla 2. Tallas modales, e índices de separación, obtenidas para *Polycera elegans*, a través del NORSEP, en distintas muestras obtenidas en marzo de 2015.

Fecha	Cohorte	Media	Desv. Standard	Muestras	Índice separación
-------	---------	-------	----------------	----------	-------------------

Fecha	Cohorte	Media	Desv. Standard	Muestras	Índice separación
05/03/2015	1	17,33	1,75	33	n.a.
	2	22,87	1,43	17	3,48
	3	38,35	1,63	0	10,12
09/03/2015	1	11,54	1,59	29	n.a.
	2	15,77	1,00	34	3,27
	3	19,04	1,27	81	2,88
	4	22,19	1,00	35	2,78
13/03/2015	1	13,01	1,82	41	n.a.
	2	17,66	1,00	0	3,3
16/03/2015	1	17,54	1,95	40	n.a.
	2	22,11	1,00	23	3,1
	3	24,42	1,01	16	2,3
31/03/2015	1	16,92	1,04	20	n.a.
	2	22,05	3,71	36	2,16
	3	29,38	1	6	3,11

La identificación subjetiva y unión de las tallas modales, asumiendo que pertenecen a una misma cohorte, permitió establecer el patrón de crecimiento de *Polycera elegans* a lo largo del mes de marzo (Fig. 30). En la figura 31, donde se representan los incrementos medios de crecimiento en talla por cohorte, se observa que el ritmo de incremento se ralentiza con el crecimiento, aunque estas variaciones no son significativas (Kruskal-Wallis ANOVA: H= 3,20; N=5; p=0,20).

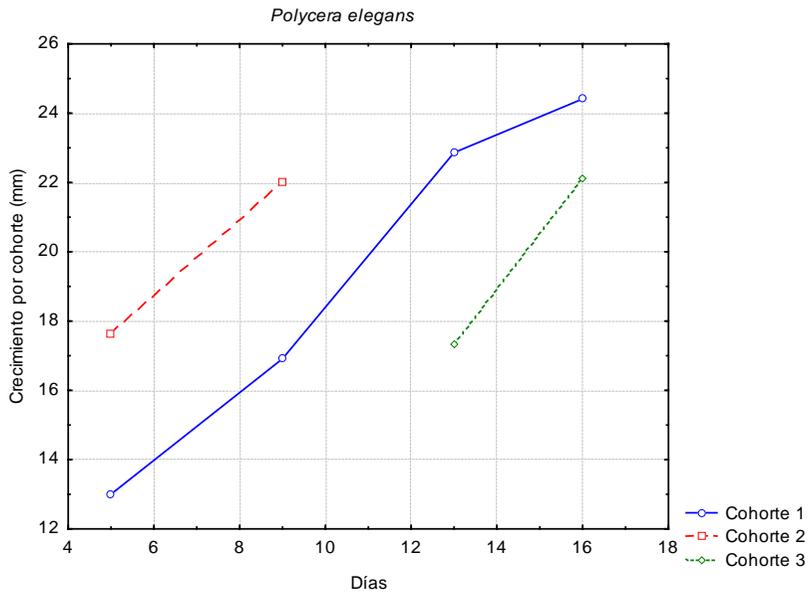


Figura 30. Curvas de crecimiento de cada una de la cohortes identificadas a partir de las ditribuciones de tallas de *Polycera elegans* a través del método NORSEP.

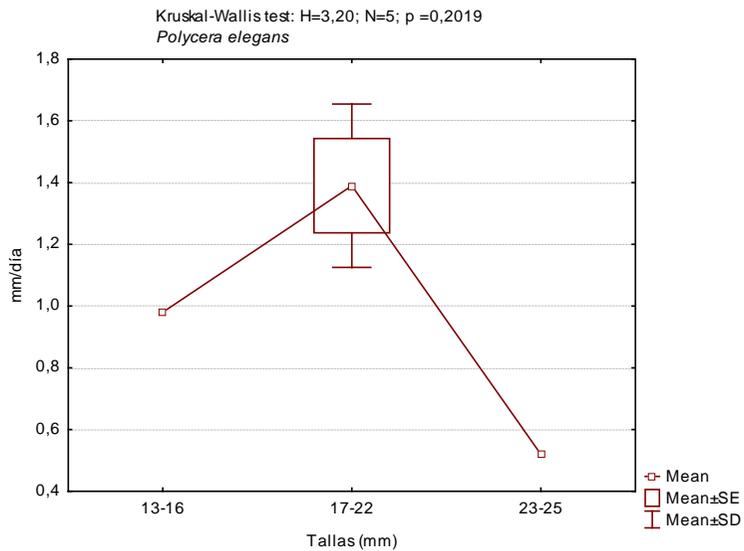


Figura 31. Tasas medias de incremento en talla por intervalos de longitud en *Polycera elegans*.

La rutina ELEFAN I, también contenida en el programa FiSAT II, a partir del análisis de la progresión modal, previa descomposición de la frecuencia de longitudes permitió estimar los parámetros de crecimiento, dando una estimación de $L_{\infty} = 31,50$ mm y una constante K muy alta, de 5,8 .

2.3.3. *Thecacera pennigera*

2.3.3.1. Estructura de tallas

Como en el caso de las dos especies de nudibranquios descritas anteriormente, *Thecacera pennigera* muestra una alta plasticidad en la forma corporal, retrayendo o estirando el cuerpo en función de la presencia de factores externos estresantes, con lo que las medidas de longitud presentan también una alta variabilidad. De las medidas corporales longitudinales obtenidas tras el procesado fotográfico de cada individuo de esta especie (longitud total, anchura, área y perímetro corporal), la longitud total o talla fue la que presentó una menor dispersión de los datos cuando fueron representados frente al peso (Fig. 32). Así, la relación talla-peso mostró un coeficiente de correlación de Pearson $R=0,83$, siendo la relación entre ambos parámetros altamente significativa ($p<0,0001$), explicando la misma el 69% de la variabilidad de los datos (coeficiente de determinación $R^2=0,69$) (Fig. 33).

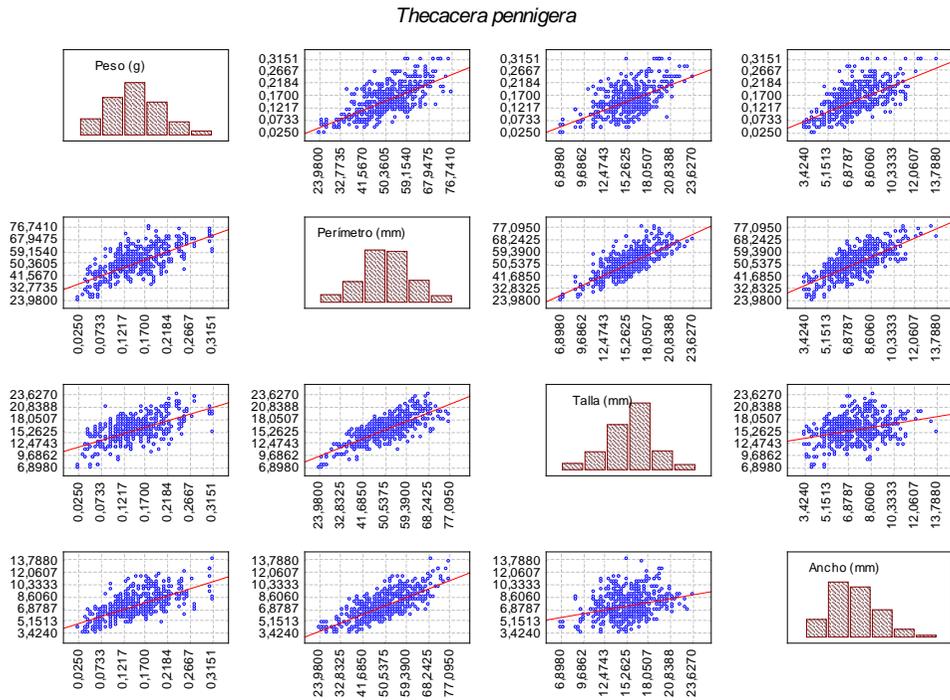


Figura 32. Diagramas con las rectas de correlación entre las diferentes variables corporales tomadas en *Thecacera pennigera* (peso, perímetro corporal, área, longitud total y anchura).

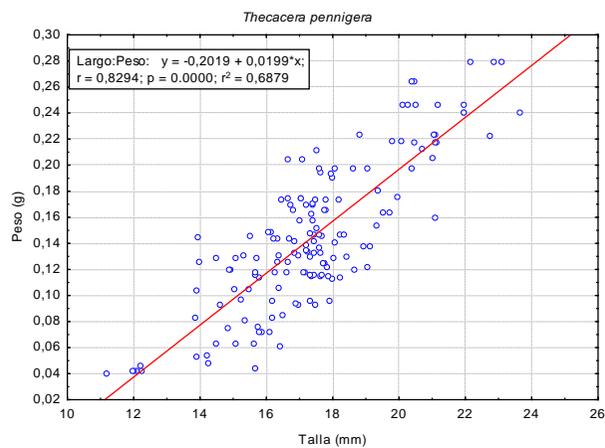


Figura 33. Relación talla-peso de *Thecacera pennigera* en aguas de Gran Canaria.

2.3.3.2. Patrones de crecimiento

Durante el periodo de muestreo se observó que el Factor de Condición (IK) disminuyó progresivamente de principios a finales del mes de marzo, pasando de valores promedios de 1,65 a 1,12 (Kruskal-Wallis ANOVA, $H=16,75$; $N=511$; $p=0,0008$; Fig. 34). En general, se observa que los individuos de esta especie tienden a mostrar una pérdida de peso progresiva, después de un repunte inicial, respecto al correspondiente a la relación talla-peso teórica (Fig. 35). Las diferencias en peso medio observadas entre muestras fueron significativas (Kruskal-Wallis ANOVA; $H=142,19$; $N= 512$; $p<0,001$; Fig. 36) y, al igual que el Factor de Condición, muestra un aumento inicial y luego una disminución progresiva. Un comportamiento similar se observa en con la variación en talla a lo largo del periodo de muestreo (Kruskal-Wallis ANOVA; $H=63,11$; $N= 562$; $p<0,0001$; Fig. 37).

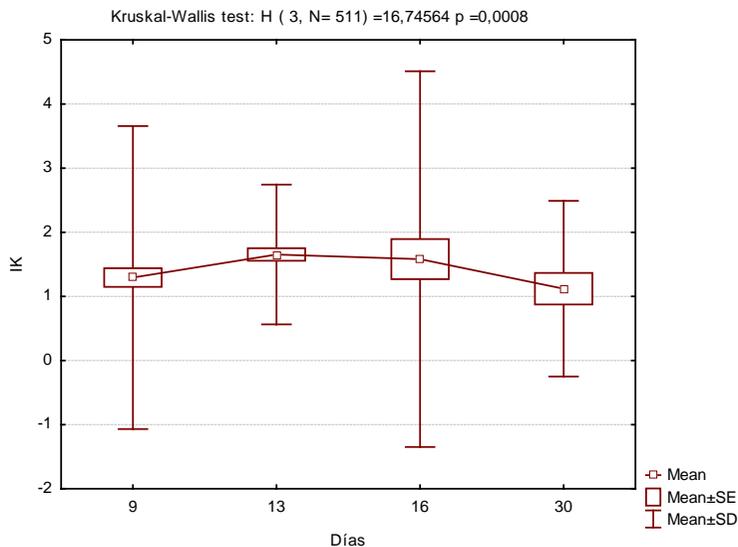


Figura 34. Media y rango de variación del Factor de Condición (IK) de los individuos de *Thecacera pennigera* perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015.

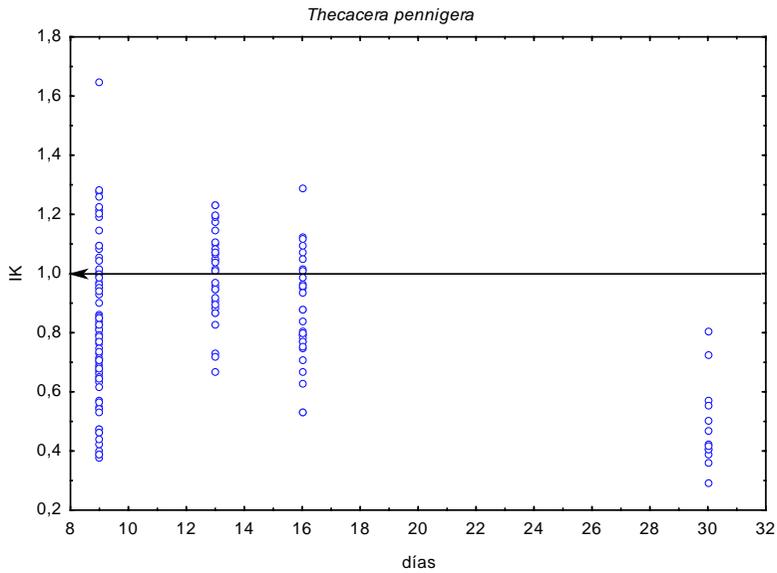


Figura 35. Variación del Factor de Condición (IK) de los individuos de *Thecacera pennigera* a lo largo del mes de marzo de 2015.

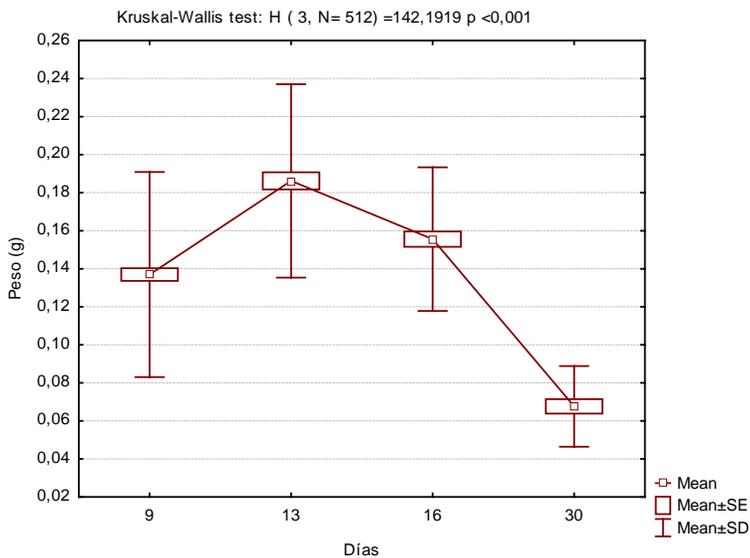


Figura 36. Media y rango de variación del peso de los individuos de *Thecacera pennigera* perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015.

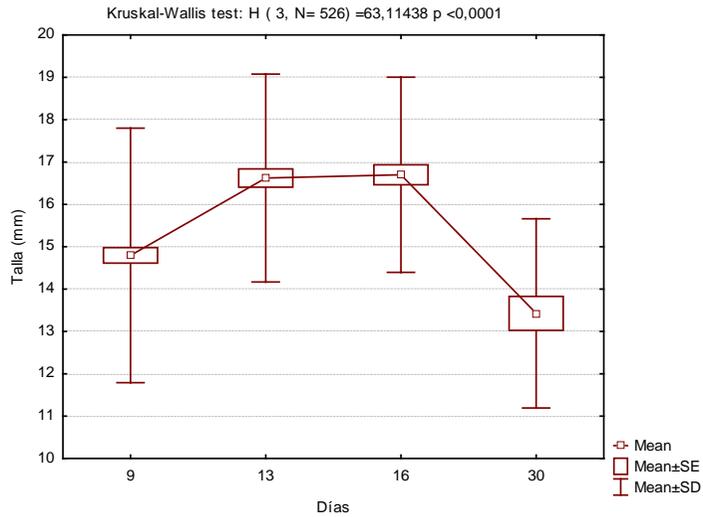


Figura 37. Media y rango de variación de la talla de los individuos de *Thecacera pennigera* perteneciente a las diferentes muestras de marzo de 2015.

2.3.3.3. Análisis de la distribución modal de tallas

La distribución de tallas de *Thecacera pennigera* a lo largo del mes de marzo indicó que la población está compuesta por al menos dos cohortes, aunque en algunos momentos se han detectado 3 cohortes. Así, en el muestreo del 9 de marzo el método NORSEP identificó la presencia de 3 grupos modales, entre 12 y 21 mm (Fig. 38), y a partir de este momento únicamente se identificaron 2 cohortes que oscilaron entre los 17 y 22 mm, en los días 13 y 17 (Figs. 39 y 40), y entre 11 y 15 mm el día 30 (Fig. 41) (Tabla 3).

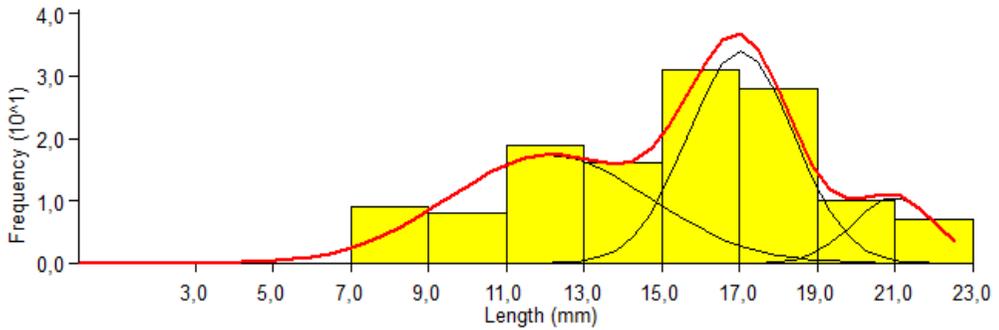


Figura 38. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Thecacera pennigera* del 9 de marzo de 2015.

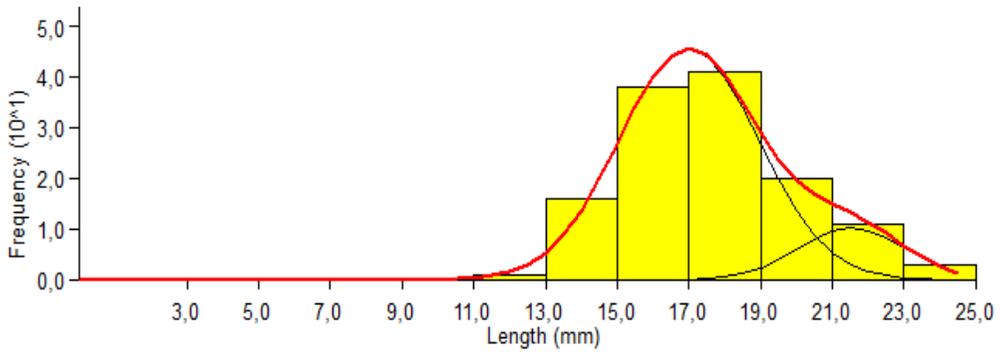


Figura 39. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Thecacera pennigera* del 13 de marzo de 2015.

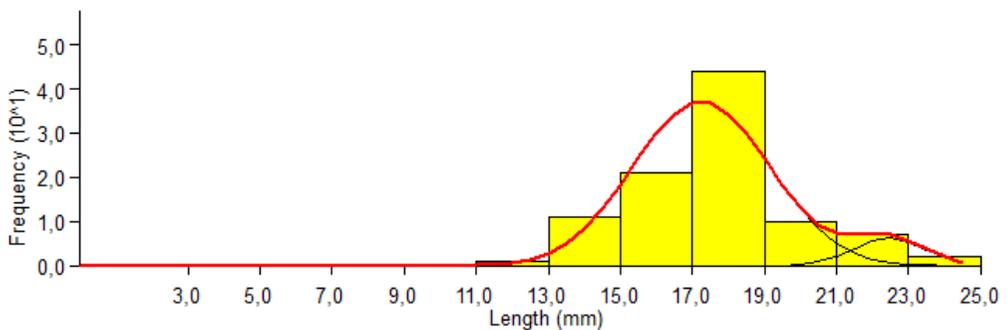


Figura 40. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Thecacera pennigera* del 17 de marzo de 2015.

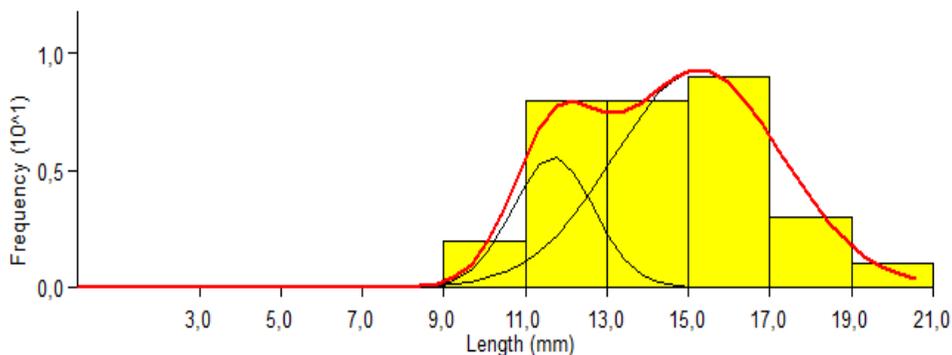


Figura 41. Identificación de las clases modales, obtenidas a través del NORSEP, en la distribución de tallas de *Thecacera pennigera* del 30 de marzo de 2015.

Tabla 3. Tallas modales, e índices de separación, obtenidas para *Thecacera pennigera*, a través del NORSEP, en distintas muestras obtenidas en marzo de 2015.

Fecha	Cohorte	Media	Desv. Standard	Muestras	Índice separación
09/03/2015	1	12,09	2,58	56	n.a.
	2	17,03	1,36	58	2,51
	3	20,97	1,06	14	3,26
13/03/2015	1	17,00	1,94	111	n.a.
	2	21,55	1,48	19	2,66
17/03/2015	1	17,25	1,88	88	n.a.
	2	22,45	1,00	8	3,61
30/03/2015	1	11,68	1,00	7	n.a.
	2	15,25	2,06	24	2,33

La identificación subjetiva y unión de las tallas modales, asumiendo que pertenecen a una misma cohorte, permitió establecer el patrón de crecimiento de *Thecacera pennigera* a lo largo del mes de marzo (Fig. 42). No obstante, el

reducido número de cohortes identificadas no permite establecer una descripción adecuada del crecimiento de la especie, ya que las variaciones encontradas en el ritmo de crecimiento no fue significativo (Mann-Whitney U test, $p > 0,05$; Fig. 36).

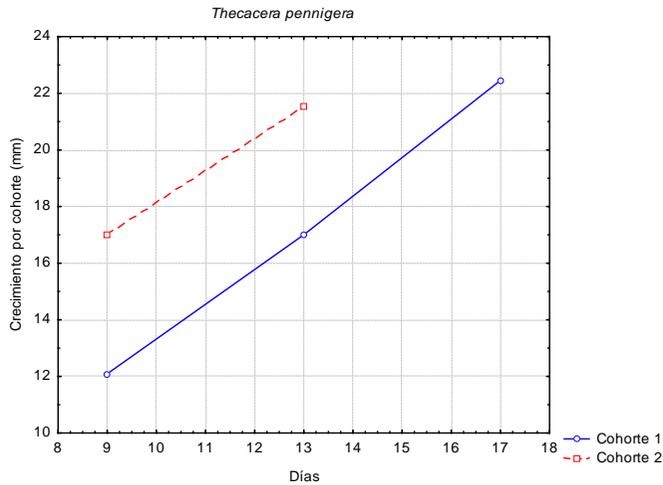


Figura 42. Modelo de crecimiento de cada una de la cohortes identificadas a partir de las ditribuciones de tallas de *Thecacera pennigera* a través del método NORSEP.

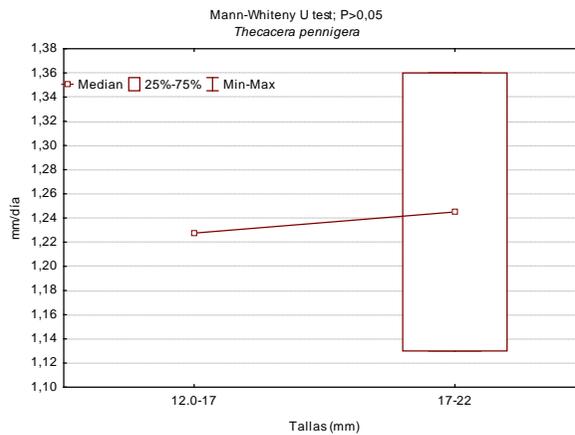


Figura 43. Tasas medias de incremento en talla por intervalos de longitud en *Thecacera pennigera*.

La rutina ELEFAN I, también contenida en el programa FiSAT II, a partir del análisis de la progresión modal, previa descomposición de la frecuencia de longitudes permitió estimar los parámetros de crecimiento, dando una estimación de $L_{\infty} = 25,20$ mm y $K=1,2$.

2.4. Discusión

El crecimiento, que es una característica específica de cada individuo, constituye una de las particularidades más complejas del organismo (Sussman, 1960; Clark, 1974; Gerrard y Grant, 2006), pero de forma muy simple se puede definir como el incremento en peso o talla con el tiempo. Además, un patrón de crecimiento, determinado a partir de una muestra representativa de ejemplares, puede extrapolarse al conjunto de individuos de una misma población que habitan en una zona específica (con características ambientales definidas) y, por lo tanto, es posible representar modelos de crecimiento para esa población (Brey y Mackensen, 1997). La tasa de crecimiento de un organismo proporciona información ecológica esencial, siendo éste un parámetro fundamental para describir su dinámica poblacional (Jennings *et al.*, 2001; King, 2007).

En los invertebrados, la edad y el crecimiento se pueden determinar de diferentes formas en función del organismo, y en el caso de los moluscos, a través de estructuras como la concha como ocurre en los gasterópodos (Haskin, 1954; Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998) o de los estatolitos y pico córneo en el caso de los cefalópodos (Lipinski, 1986; Guerra, 1992; Raya *et al.*, 1998; Hernández-López *et al.*, 2001). Pero también a través de la evolución de las estructuras de tallas a lo largo del tiempo (Hernández-García y Bas, 1993; Felix-Pico *et al.*, 2015; Gosling, 2015). En los gasterópodos, la secreción de una o dos conchas calcáreas está asociada al crecimiento del propio individuo, donde se pueden observar marcas o bandas de crecimiento que indican o permiten determinar la edad de los individuos (Santarelli y Gros, 1985; Gendron, 1992; Shigemiyá y Kato, 2001; Gosling, 2015).

El crecimiento de la concha de los gasterópodos puede ser continuo o estacional, y cada especie puede mostrar un modelo de crecimiento propio que viene condicionado por factores genéticos y ambientales. En general, especies con espinas tienden a crecer a pulsos, de manera que existen periodos en los que crece la concha en tamaño, y otros periodos donde secreta las púas (Kessel, 1933; Gosling, 2015). En el caso de los opistobranquios, al carecer de concha, su crecimiento no viene condicionado por la misma, y por lo tanto su crecimiento no se asemeja al resto de los gasterópodos con concha. Al carecer de estructuras rígidas, su crecimiento se asemeja más al que muestran algunos cefalópodos, como por ejemplo el pulpo, que tienen ciclos de vida cortos y unas tasas de crecimiento altas (Hernández-López, 2001; Hernández-López *et al.*, 2001). No obstante, en cefalópodos, y posiblemente también en nudibranchios, varios autores han observado que la talla no es un adecuado indicador de la edad en los animales capturados (Mangold y Boletzky, 1973; Hixon, 1980) debido a que ésta varía enormemente dependiendo de factores ambientales, tales como la alimentación y la temperatura del agua (Van Heukelem, 1979; Mangold, 1983). Así, los cefalópodos muestran una gran variabilidad morfológica con la latitud, lo cual se atribuye a la influencia del ambiente sobre el desarrollo (Hernández-García y Castro, 1998), y posiblemente también en la longevidad (Hernández-López *et al.*, 2001).

En general, el ritmo de crecimiento de los individuos va disminuyendo progresivamente al aumentar la edad, pero en el caso de los peces y también en cefalópodos éste no cesa totalmente con el paso del tiempo (Pitcher y Hart, 1982; Forsythe y Van Heukelen, 1987; Hernández-López *et al.*, 2001).

Generalmente, la tasa de crecimiento es mayor inmediatamente después del nacimiento y cae casi exponencialmente a medida que crece el cuerpo. Sin embargo, en las especies de nudibranchios a estudio, se observa que la tasa de crecimiento permanece prácticamente constante en casi todos sus rangos de tallas. Después de un período inicial de elevado crecimiento, se aprecia una lógica disminución de la tasa de crecimiento con la edad, pero este descenso no es tan pronunciado al que se observa en otros animales con estructuras esqueléticas, internas o externas (Castro y Hernández-García, 1995).

La relación de tallas no es el único factor que influye en la tasa de crecimiento, también los parámetros bióticos y ambientales influyen en la actividad del organismo y en el crecimiento a través de sus efectos en el metabolismo (Brett, 1979). Las tasas de crecimiento y la eficiencia no están sólo influenciadas por la actuación de cada uno de estos factores de forma independiente. La relación de tallas influye fuertemente en el ritmo de crecimiento, pero la temperatura modera esta influencia y cambia la respuesta (Forsythe y Van Heukelen, 1987). Por lo tanto, la mayoría de las especies inicialmente tienen una alometría positiva que los hace crecer más en talla que en peso, para llegar cuanto antes a la talla de escape y evitar así la predación. Una vez que han alcanzado esta talla, tienden a crecer más en peso, donde sus máximos se dan con la madurez sexual, haciendo acopio de reservas energéticas para la gametogénesis.

Como se ha indicado anteriormente, en gasterópodos el estudio del crecimiento se realiza fundamentalmente a través del conteo de las marcas observadas en la concha (Gosling, 2015), técnicas de marcado y recaptura para estimar las tasas de crecimiento (Tarr, 1995; Henry y Jarne, 2007), pero en el caso de los nudibranquios sólo es posible determinar este crecimiento a través del análisis de la progresión modal de la distribución de tallas. Así, el método NORMSEP, contenido en el programa FiSAT (Gayanilo *et al.*, 2005), muestra que en el este de Gran Canaria, y en el rango de tallas estudiado, *Polycera elegans*, *Thecacera pennigera* y *Plocamopherus maderae* presentan un ritmo de crecimiento muy alto y casi lineal, pero acorde al descrito por el modelo de von-Bertalanffy (Sparre y Venema, 1998). No obstante, la gran plasticidad en la forma corporal de estos animales, al carecer de estructuras rígidas, genera una alta variabilidad en los datos de medidas morfométricas y, por tanto, en la precisión de la determinación del crecimiento. Esto se observa claramente en la alta dispersión de los datos en torno a las relaciones talla-peso y curvas de crecimiento.

En el caso de *Plocamopherus maderae*, el análisis de la progresión de las tallas modales pone en evidencia que el ritmo de crecimiento de esta especie es relativamente alto ($K=0,4$), similar al descrito para *Octopus vulgaris* o *A. tehuelchus* (Guerra, 1979; Storero *et al.*, 2010). Además, *Plocamopherus maderae* presentó en la población de 3 a 4 cohortes que interactúan de forma simultánea en la zona, y cuya evolución temporal indica que la especie puede alcanzar un talla máxima (L_{∞}) de 56,70 mm.

Algo similar a lo descrito para *Plocamopherus maderae* ocurre con las otras dos especies de nudibranchios estudiadas. *Polycera elegans* mostró entre 2 y 4 cohortes simultáneamente, cuya progresión en el tiempo ponen también en evidencia un ritmo de crecimiento muy alto ($K=5,8$). En este caso, este valor muy alto es posible que esté muy condicionado por la escasa precisión de los datos de tallas o por la falta de individuos de las tallas más grandes de la población. En este sentido, la talla máxima obtenida para esta especie ($L^\infty = 31,50$ mm) es sensiblemente más baja que la descrita previamente para *P. maderae*.

Igualmente, *Thecacera pennigera* presentó una tasa de crecimiento también relativamente alta ($K=1,2$), aunque no tanto como en *P. maderae*. Además, la longitud máxima determinada para esta especie fue la más baja de las obtenida para las tres especies estudiadas ($L^\infty = 25,20$ mm). No obstante, la tasa de crecimiento obtenida para *T. pennigera* es idéntica a las dadas para *Octopus aegina* en la costa sureste de la India (Boby *et al.*, 2011) u *Octopus vulgaris* en la costa de Túnez (Jabeur *et al.*, 2012), lo que pone en evidencia que estas tasas de alto crecimiento no son anormales en moluscos.

Sin embargo, y a pesar de que estas altas tasas de crecimiento son muy posibles en moluscos, máxime cuando no presentan estructuras esqueléticas como ocurre con los pulpos, en el caso de *Thecacera pennigera* el método NORSEP sólo fue capaz de identificar la presencia de 2 ó 3 cohortes en los diferentes muestreos (una menos que en las otras dos especies de nudibranchios estudiadas), lo que puede estar indicando también que los individuos de tallas más grandes no han estado accesibles a los muestreos. Por tanto, es altamente probable que tanto para *T. pennigera* como para *Polycera elegans* haya una cierta segregación espacial de los diferentes grupos de tallas, de modo que los individuos de mayor tamaño se localicen en niveles más profundos de los muestreados.

Por otra parte, la evolución temporal del Índice de Condición (IK) pone en evidencia que la presencia de estas tres especies de nudibrancios en aguas someras de El Cabrón esté relacionada con procesos reproductivos. Así, se observa que los individuos de *Plocamopherus maderae* muestran un incremento de peso (superior al descrito por la curva talla-peso), que no siempre se acompaña con un incremento en talla, posiblemente asociado a la gametogénesis y el incremento en peso de las gónadas. No obstante, al final de este periodo el comportamiento del IK se invierte, poniendo de manifiesto que el periodo reproductivo llega a su fin tras la verificación de la puesta. Esta pérdida de peso del individuo está claramente asociada al desgaste metabólico que significa la freza. Un comportamiento similar se observa para *Polycera elegans* y *Thecacera pennigera*, donde el IK muestra una tendencia decreciente a lo largo del periodo de muestreo, lo que se traduce en que ambas especies se encuentran en plena fase reproductiva. Además, esto quedó perfectamente demostrado al observar cómo las estructuras arborescentes del briozoo *Crisularia gracilis* se encontraban repletas de puestas de ambas especies.



Capítulo 3. Ciclo reproductivo

3.1. Introducción y objetivos

Entre los organismos vivos, la función más común, básica e importante es la reproducción. Y la enorme diversificación que experimentó el grupo de los moluscos, asociada a la conquista de nuevos hábitat y modos de vida, posibilitaron el desarrollo de nuevas y diversas estrategias reproductivas (Webber, 1977). Entre todos estos modos y patrones de reproducción, se pueden observar entre otros: la fecundación interna, el hermafroditismo, el desarrollo de cubiertas de protección de los embriones (ovicápsulas), la adición de nutrientes intracapsulares o extraembrionarios y la aparición de diversos tipos de cuidados parentales (Strathmann, 1978; Perron, 1981; Todd y Doyle, 1981; Brown, 1982, Rawlings, 1994; Voltzow, 1994; Miloslavich, 1996; Gallardo y Penchaszadeh, 2001; Chaparro, 2008).

Las estrategias reproductivas de los gasterópodos son muy diversas y variables, en comparación al resto de las clases de moluscos (Webber, 1977). Los patrones reproductivos varían desde la fecundación externa, en la cual los espermatozoides y oocitos maduros son liberados al medio exterior (sin ninguna modificación secundaria), la fecundación interna con depósito de huevos dentro de ovicápsulas, hasta el patrón de ovoviviparidad en el cual la hembra retiene los huevos ya fecundados en unas ovicápsulas, hasta que los embriones completan su desarrollo y eclosionan como individuos de vida libre (Webber, 1977).

En el caso de los opistobranquios, la estrategia adoptada fue el hermafroditismo simultáneo. A diferencia de los moluscos gasterópodos hermafroditas, donde los gametos de ambos sexos se desarrollan en órganos diferenciados, por lo que poseen en un mismo gonoporo (órganos sexuales masculinos y femeninos a la vez) en los opistobranquios un único órgano o

gónada desarrolla ambos gametos simultáneamente (ovotestis). Normalmente la gónada se encuentra en el lado derecho del cuerpo, junto al gonoporo (donde se produce el intercambio de esperma), cerca de la cabeza.

Generalmente la cópula es cruzada o recíproca (rara vez se produce la autofecundación), de manera que los dos individuos donan y reciben espermátóforos. Por tanto, no se distingue al macho de la hembra durante la cópula. La mayoría de los opistobranquios copulan en parejas, exceptuando algunos géneros en los que se pueden observar apareamientos múltiples.

El hermafroditismo supone una ventaja adaptativa en este tipo de organismos, ya que normalmente los individuos maduros se encuentran bastante dispersos y la frecuencia de encuentros suele ser muy baja. De esta manera, ante un encuentro, cada individuo es un compañero potencial de cópula, lo que aumenta las posibilidades de proliferación, maximizando así el esfuerzo reproductivo, ya que cada individuo puede donar y recibir esperma y, por lo tanto, depositar una ovipostura, mejorando y mucho la capacidad de supervivencia de las especies. La autofecundación es viable en multitud de especies, pero inusual, debido al empobrecimiento de material genético que conlleva. Para evitar este problema, la estrategia utilizada es la fecundación externa. Aunque los gametos masculinos y femeninos maduros coexisten, tanto en la gónada como en los conductos reproductores, los espermatozoides no son viables hasta que pasan al individuo receptor (Thompson, 1976).

Aunque los nudibranquios son animales monoicos, poseen aparatos reproductores complejos, generalmente en la parte derecha del cuerpo, y con un número variable de aberturas dependiendo del linaje. Las formas más basales tienen una sola abertura, mientras los géneros más evolucionados tienen hasta tres aberturas. Poseen una sola gónada que produce a la vez espermatozoides y óvulos, ya que se abre en un conducto que está generalmente dividido, por pliegues longitudinales, en un espermiducto y en un

oviducto, y una ampolla que almacena los gametos. Esta sección conduce al gonoducto, y generalmente hacia las secciones masculina y femenina dispuestas en una variedad de formas distintas. El oviducto tiene numerosas glándulas de gran tamaño asociadas, que asisten en la producción de la masa de huevos. La sección masculina consta de una glándula prostática y un pene, y la sección femenina de una vagina y de uno o más sacos espermáticos con diferentes funciones. En las formas más derivadas puede haber numerosas glándulas accesorias y espinas, u otras estructuras rígidas, que están asociadas con el pene o la vagina y asisten durante la cópula. Este conducto acaba en un poro, que se encuentra cerca de la entrada de la cavidad paleal, en el lado derecho del cuerpo. Como el pene no está cerca del poro genital, un canal ciliado es el encargado de conducir los espermatozoides por la superficie del cuerpo hacia el pene, situado más anteriormente. Como resultado hay dos gonoporos: uno femenino y otro masculino asociado al pene.

En algunos nudibranquios se observa una nueva complicación, consistente en que un poro copulador especial que permite la entrada a una bolsa copuladora, que está conectada con el oviducto por un conducto interno. Por tanto, en estas babosas marinas existen tres poros genitales: un gonoporo masculino asociado al pene, un gonoporo femenino, a través del cual salen los óvulos, y un poro copulador por el que entran los espermatozoides en la cópula.

La gónada madura de los nudibranquios ocupa normalmente un amplio volumen de la región posterior del cuerpo, pero puede variar su posición entre individuos de la misma especie (Pruvot-Fol, 1960). Sin embargo, se pueden definir claramente dos esquemas organizativos de las gónadas a nivel histológico y anatómico: los doridáceos, por un lado, con las gónadas estrechamente ligadas a los acinos de la glándula digestiva (Thompson, 1966;

1976). Y, por otro lado, los aeolidáceos que tienen las gónadas claramente separadas de la glándula digestiva (Baba, 1966; 1967).

En los doridaáceos, los folículos gonádicos no están dispuestos tan regularmente como en los aeolidáceos, ya que aparecen presionados por la glándula digestiva, de manera que es más difícil de reconstruir la anatomía interna mediante la histología.

El ciclo gametogénico habitualmente involucra: (i) la acumulación de nutrientes que serán utilizados en la gametogénesis, (ii) el proceso de gametogénesis, (iii) la acumulación de gametos maduros y, finalmente, (iv) la evacuación (Giese y Pearse, 1974). Ocasionalmente, después de esta última etapa, suele darse un periodo de baja actividad o reposo, aunque excepcionalmente la presencia del estado de reposo puede estar relacionada con factores ambientales (Webber, 1977).

Existe escasa información acerca de los factores que inducen la sincronización de la actividad gametogénica y evacuación de los gametos. Se sugiere que los factores intrínsecos (endógenos) y extrínsecos (exógenos) influyen y controlan los patrones del ciclo de vida y su evolución. Los factores endógenos se centran principalmente en aquellos que coordinan el sistema endocrino (Schroeder, 1987), aunque en gasterópodos ha sido demostrado en pocos trabajos. Como factores exógenos se consideran la temperatura, nutrientes, fotoperiodo, salinidad y las mareas. La influencia de la temperatura en la modulación de los eventos reproductivos suele ser uno de los factores exógenos más aceptados y estudiados (Giese y Pearse, 1974; Fretter y Graham, 1994). A su vez, el fotoperiodo podría ejercer también cierto control de la gametogénesis en invertebrados. Webber y Giese (1969) sugieren la posibilidad de que los periodos con días de 12 horas o más de luz podrían estimular la gametogénesis en ciertos gasterópodos, si la gónada no está del todo madura. Los cambios en el fotoperiodo también pueden actuar como el

factor principal que determinaría la época de oviposición y desarrollo gonadal (Bigatti et al., 2008). Por otro lado, Sternberg et al. (2010) avalan la hipótesis de una regulación de la reproducción del tipo endócrina-ambiente.

Mientras que el fotoperiodo aparece como el factor ambiental predominante que regula el tracto reproductivo, reactivándolo para reanudar la actividad, los factores secundarios (la temperatura y el estado nutricional) controlarían el momento de la eclosión, cópula y oviposición. Todas estas señales ambientales juegan un papel importante en la generación de la periodicidad involucrada en la reproducción. Esto provoca, mediante mecanismos fisiológicos propios del individuo, cambios metabólicos que regulan el progreso de la gametogénesis (Webber, 1977). De esta manera, los gametos maduros están disponibles en la estación apropiada, con la seguridad que la energía invertida represente una inversión exitosa (Schroeder, 1987).

3.2. Material y métodos

El proceso de diferenciación de los gametos femeninos se divide en dos fases claramente diferenciadas: (i) la previtelogénesis o crecimiento citoplasmático y nuclear, donde todavía no se distinguen gránulos de vitelo. Este periodo engloba los cambios producidos desde la transformación de la ovogonia en ovocito, antes de la incorporación de vitelo; (ii) la vitelogénesis (maduración, puesta y postpuesta), es el periodo que incluye todos los estados de desarrollo del ovocito a partir de la incorporación del vitelo, incluyendo todas las fases de acumulación de vitelo, hasta el estado de maduración final.

En la espermatogénesis por el contrario, las transformaciones celulares más destacables se dan en el proceso de espermatogénesis, donde la espermátida se transforma en espermatozoide. A lo largo de este proceso es posible diferenciar hasta 5 etapas, en función del estado de condensación cromatínica del núcleo de las espermátidas, de manera que núcleos iniciales prácticamente esféricos, se van transformando para dar núcleos con la cromatina totalmente condensada. Durante la espermatogénesis, aparecen varios episodios del desarrollo acrosómico, dando lugar a los espermatozoides, compuestos por: vesícula acrosómica, filamento acrosómico y componente lamelar (Medina, 1986).

Debido a la proliferación de innumerables estudios de reproducción, con sus consecuentes escalas de clasificación gonadales, se hace necesario estandarizar y englobar en una clasificación más sencilla las fases del ciclo reproductivo y los procesos de desarrollo y madurez gonadal, tanto para la ovogénesis como para la espermatogénesis, con una terminología sencilla y universal, de fácil aplicación y comprensión con el fin de poder comparar los estudios entre sí.

Por tanto, para la presente tesis, se ha optado por seguir un esquema de estandarización como el presentado para peces por Brown-Petersen *et al.* (2011), en el que se destacan los 5 procesos principales involucrados en la reproducción y desarrollo gonadal que, aunque difieren en el tiempo de una especie a otra, son conceptos afines a todas:

1. Fase de inmadurez
2. Fase de desarrollo
3. Fase de desove
4. Fase de regresión
5. Fase de regeneración

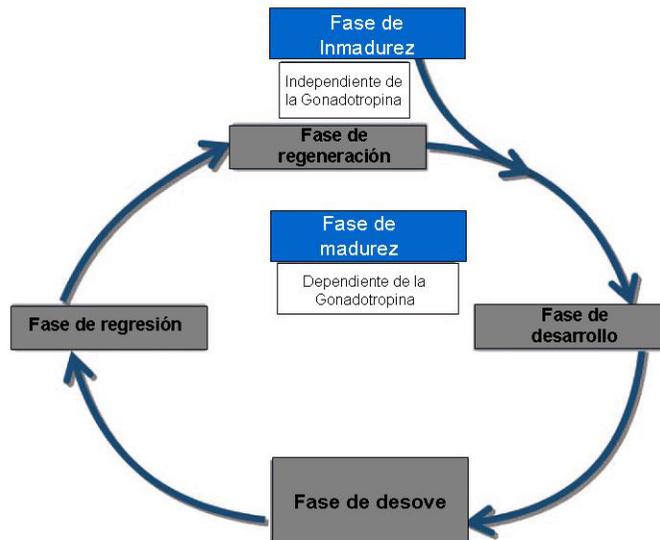


Figura 44. Modelo conceptual de la terminología del ciclo reproductivo (modificado de Brown-Petersen *et al.*, 2011).

La fase de inmadurez sólo ocurre una vez en la vida, desde que el individuo nace hasta que empiezan a desarrollarse sus gónadas, proceso que

ocurre cuando la gonadotropina da lugar al inicio de la espermatogénesis y ovogénesis y, por tanto, el individuo entra en la etapa de madurez.

La fase de desove incluye a los individuos con el desarrollo de las gónadas lo suficientemente avanzado como para poder permitir el desove y, por tanto, la reproducción *in sensu stricto*.

Una vez los gametos han sido expulsados al exterior, las gónadas entran en una fase de regresión a su estado inicial y reabsorción de los gametos no expulsados.

Ocasionalmente, entre las fases de regresión y de regeneración, se produce una etapa de reposo donde los gametos se recuperan del stress reproductivo.

Existen principalmente dos estrategias de desove: por un lado se encuentran las especies semélparas (son aquellas que invierten toda su energía y esfuerzo reproductor en una sola puesta, y después mueren) y, por otro lado, se encuentran las especies iteróparas, que son aquellas que se reproducen más de una vez. La iteroparidad es la estrategia reproductiva predominante en los gasterópodos (Voltzow, 1994), aunque entre los géneros de nudibranquios podemos encontrar tanto especies semélparas como iteróparas.

Estas especies iteróparas, a su vez, se pueden clasificar en: desovadoras totales, que son aquellas especies que desovan todas sus células reproductivas de una sola vez y, por el contrario, las desovadoras parciales, que son las que desovan toda la puesta a pulsos o en tandas (Murua, 2003).

Para el estudio del ciclo gametogénico de las tres especies de nudibranquios objeto de esta Tesis, se recolectaron 30 individuos de cada una de ellas a lo largo del mes de marzo de 2015 (varios individuos por semana), en la zona de El Cabrón (en el punto 2.2.1. se ha descrito ampliamente la

ubicación y características oceanográficas, con sus hábitats y singularidades más remarcables).

Una vez recogidos los ejemplares, y transportados rápidamente al laboratorio, los individuos fueron medidos, pesados y después de un golpe de frío, se mantuvieron en formaldehído tamponado al 4% para su posterior tinción, fijación y estudio histológico (Luna, 1968). Para ello, primeramente se deshidrataron las muestras en varias soluciones alcohólicas y se lavaron con xileno, como muestra la siguiente tabla:

Tabla 4. Protocolo para la fijación de muestras histológicas.

Reactivo	Tiempo
1.- Alcohol al 70%	1.- 3 horas
2.- Alcohol al 90-96%	2.- 2 horas
3.- Alcohol al 90-96%	3.- 2 horas
4.- Alcohol al 90-96%	4.- 1 hora
5.- Alcohol al 100%	5.- 1 hora
6.- Alcohol al 100%	6.- 2 horas
7.- Alcohol al 100%	7.- 2 horas
8.- Xilol al 100%	8.- 30 minutos
9.- Xilol al 100%	9.- 30 minutos
10.- Xilol al 100%	10.- 1 hora
11.- Parafina	11.- 3 horas
12.- Parafina	12.- 7 horas + 2 h. de vacío

Tras el procesamiento de la muestra se procedió a incluir el tejido en un bloque de parafina. Para ello, se extrajo el tejido procesado del cassette y se depositó en una pequeña cubeta metálica, con la mejor parte del tejido hacia el fondo. A continuación, se añadió parafina, se colocó el cassette en la parte superior y se depositó sobre la placa fría para que el bloque se solidificara (se dejó enfriar como mínimo 1 hora).

Posteriormente, y una vez estuvo formado el bloque, se realizaron los cortes con un microtomo. En primer lugar, se cortaron bloques a paso grueso

(tallado, 15-20 micras) hasta llegar al tejido. Cuando se llegó al tejido, se dejó enfriar nuevamente y se cambió la cuchilla de tallado por la de cortes finos. Se cortó el bloque a un paso de 5 micras y se recogieron los cortes, que se depositaron en un baño maría a 45 °C. Los cortes se colocaron sobre un portaobjetos y se introdujeron en una estufa a 60 °C, durante 24 horas, o bien a 100 °C, durante 1 hora.

Una vez preparados los cortes, se eliminó la parafina y, posteriormente, se tiñeron con eosina y hematoxilina. Finalmente, una vez teñido el tejido, se cubrió con un cubreobjetos. El proceso de tinción de los cortes se realizó siguiendo el protocolo recogido en la tabla siguiente:

Tabla 5. Protocolo de tinción de muestras histológicas.

Reactivo	Tiempo (minutos)
1.- Xilol al 100%	1.- 2 minutos
2.- Xilol al 100%	2.- 2 minutos
3.- Alcohol al 100%	3.- 2 minutos
4.- Alcohol al 100%	4.- 2 minutos
5.- Alcohol al 70%	5.- 2 minutos
6.- Agua destilada	6.- 2 minutos
7.- Agua destilada	7.- 2 minutos
8.- Agua destilada	8.- 2 minutos
9.- Hematoxilina*	9.- 15 minutos
10.- Alcohol clorhídrico*	10.- -----
11.- Agua amoniacal*	11.- (15 minutos)
12.- Eosina	12.- 4 minutos
13.- Alcohol al 96%	13.- 2 minutos
14.- Alcohol al 96%	14.- 2 minutos
15.- Alcohol al 100%	15.- 2 minutos
16.- Alcohol al 100%	16.- 2 minutos
17.- Xilol al 100%	17.- 2 minutos
18.- Xilol al 100%	18.- 2 minutos
19.- Xilol al 100%	19.- 2 minutos

En el caso de las muestras a estudio, se realizaron cortes histológicos transversales y longitudinales a diferentes longitudes del cuerpo, con el fin de poder observar el estado de madurez de cada individuo.

3.3. Análisis histológico

En total se han analizado 392 cortes histológicos, pertenecientes a las tres especies objeto de estudio, mediante un microscopio óptico con diferentes aumentos (x4, x10, x20 y x40). Igualmente, se han realizado un total de 474 fotografías con el fin de clasificar la espermatogénesis y la ovogénesis.

Para el estudio de la ovogénesis, las gónadas femeninas fueron clasificadas de acuerdo a su estado de desarrollo en la gametogénesis. Partiendo de una escala estandarizada basada en el trabajo de Brown-Petersen *et al.* (2011), se propone la clasificación descrita en la tabla 6.

Tabla 6. Estados de madurez de la ovogénesis

Estado	Madurez	Descripción
Estado I	Inmaduro	Ovocitos previtelogénicos
Estado II	Madurando	Ovocitos previtelogénicos y en vitelogénesis temprana
Estado III	Capaz de desovar	Ovocitos previtelogénicos y ovocitos maduros
Estado IV	Desovados	Ovocitos vacíos

El ovocito más avanzado es el que determina el estado de madurez del individuo.

En el caso de las gónadas masculinas se determinó el estado de desarrollo espermatogénico de acuerdo al espermatozoide más avanzado. A cada individuo, se le asignó sólo un estado gonadal, en base a la clasificación basada en Brown-Petersen *et al.* (2011), tal y como se describe en la tabla 7.

Tabla 7. Estados de madurez de la espermatogénesis.

Estado	Madurez	Descripción
Estado I	Inmaduro	Espermatogonias
Estado II	Maduro	Espermatocitos y espermátidas

Al no disponer de microscopio electrónico, los individuos sólo han podido ser clasificados en maduros o inmaduros y si están activamente en reposo o no, ya que un microscopio óptico no permite diferenciar claramente las estructuras celulares. Para ello, se han identificado las estructuras en el interior de los espermatocistos, observando en el borde de las mismas, la presencia de estructuras principales como: espermatogonias, espermatocitos, y espermátidas, que al ir madurando, migran hacia el centro del espermatocisto, y dan lugar a los espermatozoides.

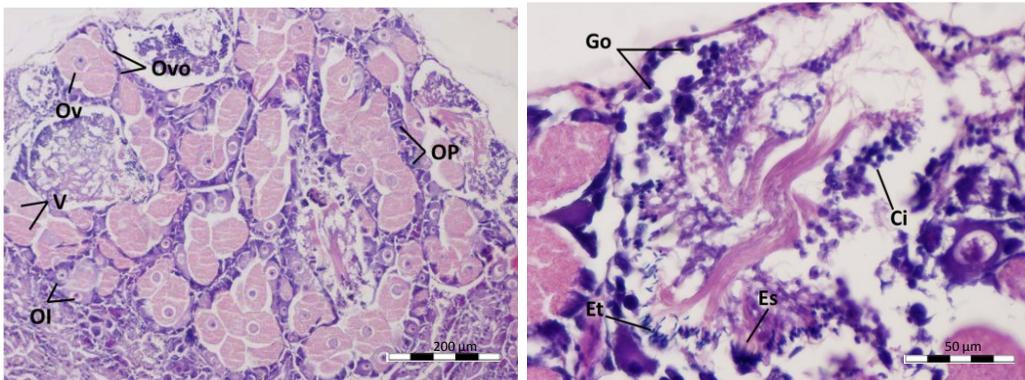


Figura 45. Morfología de: a) folículo femenino u ovocisto (OI: ovocito inicial; OP: ovocito previtelogénico; Ov: ovocitos maduros; Ovo: ovogonias; V: granulos de vitelo); b) folículos masculino o espermatocisto (Ci: espermatocitos; Es: espermatozoides, Et: espermátidas; Go: espermatogonias),

3.3.1. *Plocamopherus maderae*

De los 30 individuos de la especie *Plocamopherus maderae* estudiados, 4 de ellos se encontraban en la fase I (inmaduros), 7 de ellos se encontraban en fase IV (desovados), 9 individuos en fase II (madurando), y 10 en fase III (capaces de desovar), ya que tenían los gametos maduros. No se encontró ningún individuo en regresión.

En los individuos de esta especie, se observan generalmente dos cohortes de ovocitos: unos pocos ovocitos en los estados I y II, que coexisten dentro del ovocisto con otros ovocitos normalmente en estado III. Por ello, se deduce que es una especie semélpara (reproductora parcial) ya que desova a pulsos, puesto que aparecen claramente diferenciadas dos modas de ovocitos (*sensus* Murua y Saborido-Rey, 2003).

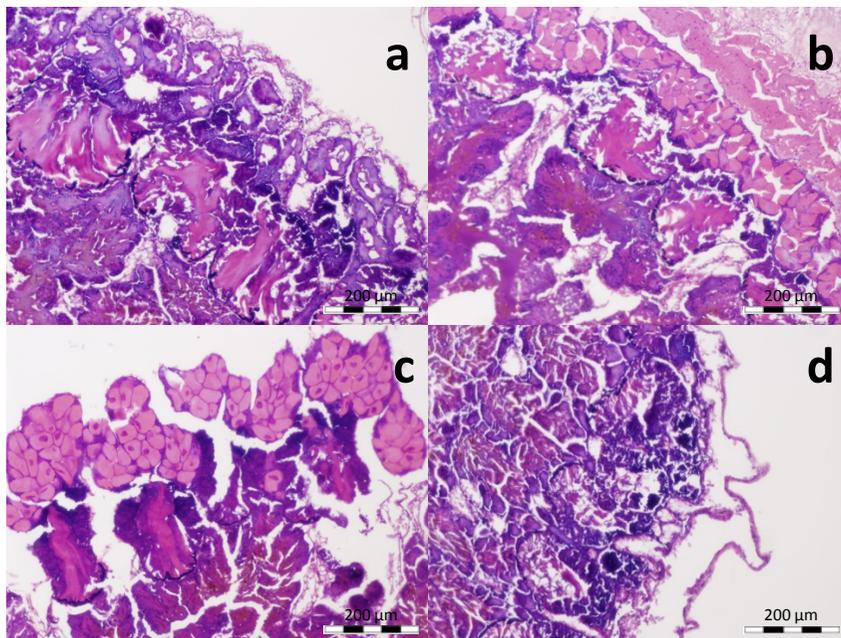


Figura 46. Ovogénesis de *Plocamopherus maderae*: a) Fase de inmadurez; b) Fase de maduración; c) Fase de puesta, y d) Fase de post-puesta. (x10 aumentos).

En cuanto a la espermatogénesis, los 30 individuos son maduros, ya que todos presentan las mismas estructuras de espermatocistos (estructuras donde se forman y maduran los espermatozoides). La espermatogénesis es asincrónica porque los espermatocistos se encuentran en diferentes estados, de manera que los individuos siempre están produciendo espermatozoides.

En la figura 47 a, se pueden apreciar las siguientes estructuras: espermatogonias, espermatocitos, y espermátidas. En la imagen b, se observa lo mismo pero mucho más avanzado, formando espermatozoides en el interior, porque se ve una espermátida mucho más grande, y en la otra mucho más pequeño.

Si el espermatocisto no está madurando sólo se deberían observar las estructuras de espermatogonias, y si acaso espermatocitos.

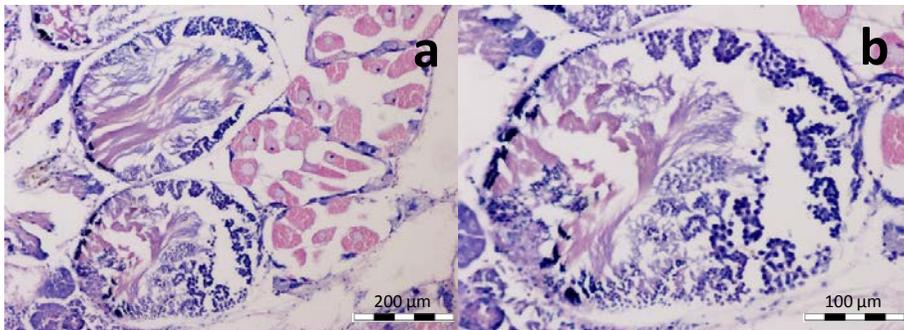


Figura 47. a) Espermatocistos en diferentes estados de madurez (x10) b) Espermatogonias, espermatocitos, y (posiblemente) espermátidas (x20)

3.3.2. *Polycera elegans*

De los 30 especímenes estudiados, la mitad se encontró en la fase II (madurando) y la otra mitad en la fase III (capaces de desovar). No se encontró ningún individuo desovado o en regresión.

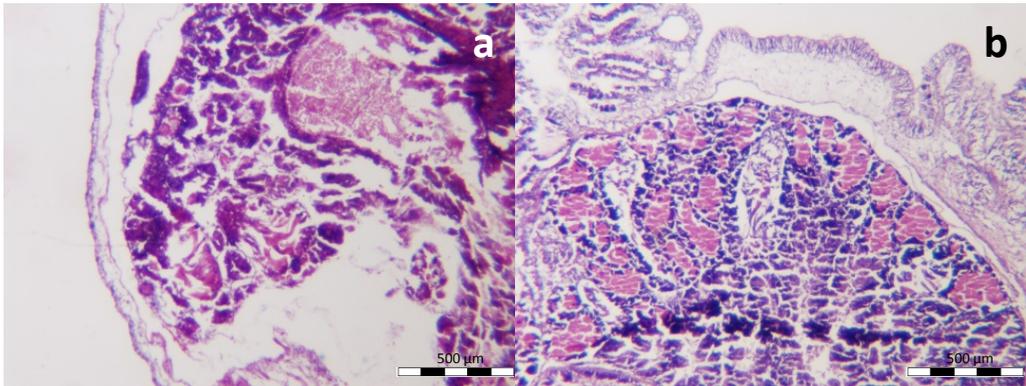


Figura 48. Ovogénesis de *Polycera elegans*: a) fase de maduración, b) fase de puesta.

Se observan dos cohortes de ovocitos diferenciadas: una cohorte en estado previtelogénico que coexiste dentro del ovocisto y otra cohorte en vitelogénesis. Por ello, se deduce que es una posible especie semélpara, (reproductora parcial ya que desova a pulsos) puesto que aparecen claramente diferenciadas dos modas de ovocitos.

En cuanto a la espermatogénesis, los 30 individuos son maduros, ya que todos presentan las mismas estructuras de espermatocistos. La espermatogénesis es asincrónica porque los espermatocistos (estructuras donde se forman y maduran los espermatozoides) se encuentran en diferentes estados, de manera que los individuos siempre están produciendo espermatozoides.

En la figura 49 se pueden observar espermatogonias, espermatocitos, y espermátidas. En el otro folículo se observa lo mismo pero mucho más avanzado, formando espermatozoides en el interior. Es decir, se distingue una espermátida mucho más grande, y en la otra, más pequeña.

Si el espermatozoida no está madurando sólo se deberían observar las estructuras de espermatogonias y, si acaso, espermatozoidas.

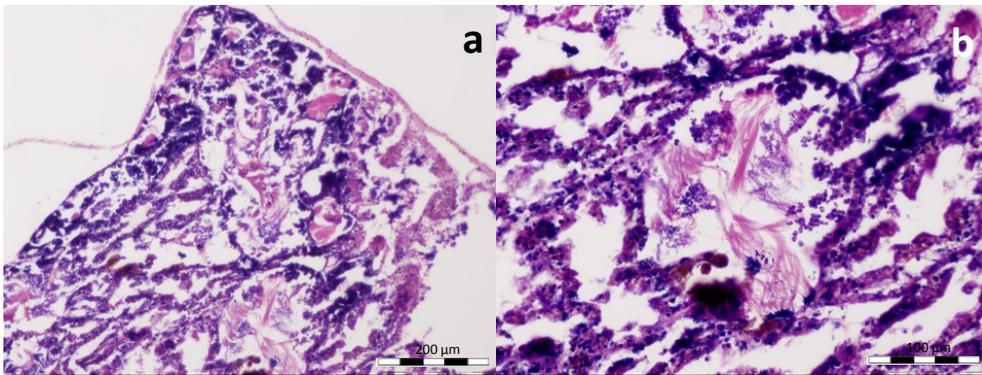


Figura 49. a) Espermatozoidas en diferentes estados de madurez (x10); b) Espermatogonias, espermatozoidas, y espermátidas (x20)

3.3.3. *Thecacera pennigera*

De los 30 individuos de *Thecacera pennigera* estudiados, 8 de ellos se encontraban en fase II (madurando), y 17 individuos se encontraban en fase III (capaces de desovar), ya que tenían los gametos maduros. No se encontró ningún individuo en las restantes fases. No se encontró ningún individuo en las restantes fases y tampoco ningún individuo desovado o en regresión.

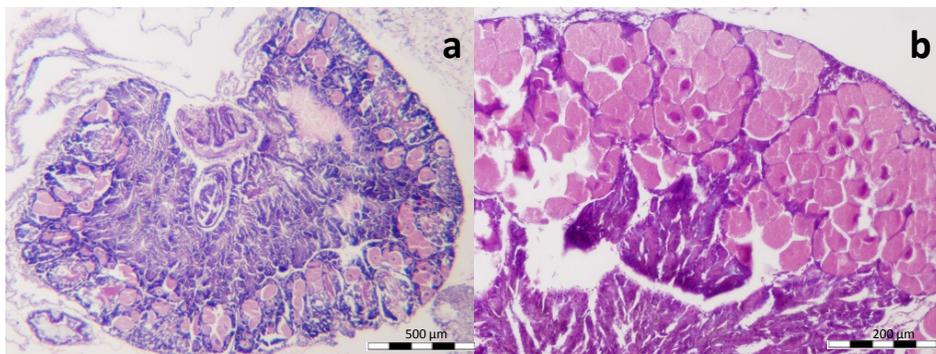


Figura 50. Ovogénesis de *Thecacera pennigera*: a) fase de maduración (x4); b) fase de puesta. (x10)

Como se puede observar en la figura 50, coexisten al menos tres cohortes de ovocitos: ovocitos previtelogénicos, ovocitos vitelogénicos tempranos y ovocitos vitelogénicos maduros. Por lo tanto, se deduce que es una posible especie semélpara, reproductora parcial ya que desova a pulsos, y es asincrónica porque aparecen múltiples cohortes de ovocitos en diferentes fases de maduración.

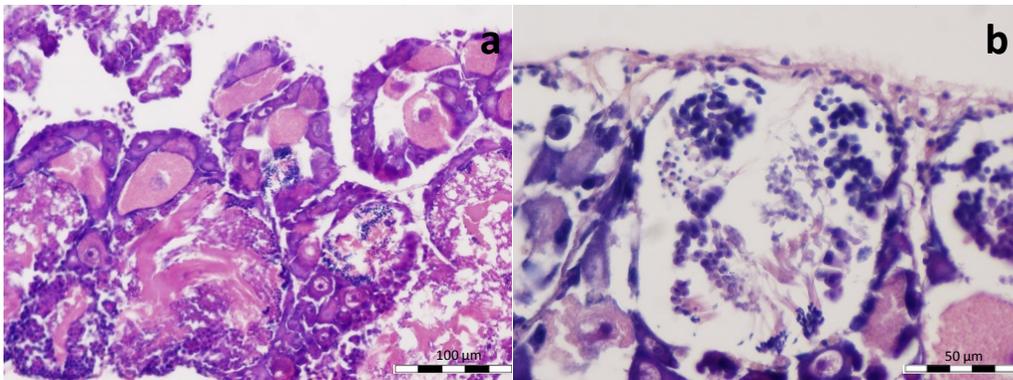


Figura 51. a) Espermatocistos en diferentes estados de madurez (x20) b) Espermatocisto maduro (x40).

La espermatogénesis es asincrónica porque los espermatocistos (estructuras donde se forman y maduran los espermatozoides) se encuentran en diferentes estados, de manera que los individuos siempre están produciendo espermatozoides. En este sentido, en la figura 51 a, es posible observar espermatogonias, espermatocitos, y espermátidas. En la imagen b, se observa lo mismo pero mucho más avanzado, formando espermatozoides en el interior, apreciándose una espermátida mucho más grande, y en la otra imagen más pequeña. Si el espermatocisto no está madurando solo se deberían observar las estructuras de espermatogonias, y si acaso espermatocitos.

3.4. Discusión

A la vista de los resultados observados en los cortes histológicos, se puede concluir que, respecto a la gametogénesis femenina, no existen evidencias para decir que las tres especies de Polyceridae no sean especies semélparas. Tampoco se tienen evidencias para decir que son iteróparas. Es decir, para que fuesen iteróparas debería de haber algún corte histológico de un individuo en regresión, y debería de observarse que los animales siguen viviendo durante tiempo una vez realizadas las oviposturas. Por tanto, todos los datos apuntan a especies semélparas, ya que no se observa regresión ni supervivencia a largo plazo.

En cuanto al estudio de la espermatogénesis, se puede asegurar que las tres especies estudiadas se encuentran en un proceso en continua madurez. Además, y aunque en las tres también se han observado algunos espermatozoides inmaduros, todos los individuos son maduros y, por tanto, plenamente funcionales para el proceso de fecundación.

Sólo queda confirmar en el medio marino, según otro experimento para cada especie, que la falta de alimento o las condiciones artificiales del laboratorio no sean las que estén ocasionando la mortandad de los individuos estudiados. Para ello, se ha de diseñar un experimento, por medio del cual se pueda aislar, *in situ* y con jaulas, a un pequeño número de individuos de cada especie en una zona de *Crisularia fragilis* (para las especies *Polycera elegans* y *Thecacera pennigera*), o en rasas de detrito (para *Plocamopherus maderae*), que son los hábitats más frecuentados por estas especies. El grupo sería observado diariamente y se retirarían las oviposturas puestas en el día. Si al cabo de varios días no se observaran más puestas, y los individuos siguieran vivos, entonces se irían retirando uno cada día y mediante el estudio histológico se procedería a confirmar la presencia de gónadas en regresión,

reposo o regeneración, para establecer finalmente si se trata de especies iteróparas o no.

Podría darse el caso, de que no haya regeneración o ésta sea muy rápida, por lo que los individuos pasarían directamente a un estado de inmadurez. Pero, si por el contrario se observa que una vez concluido el periodo de puesta los individuos mueren, confirmaría que se trata de especies semélparas.

Los resultados que se han obtenido, apuntan a una escala de 4 estados, donde no se representa el estado de regresión porque no ha sido observado histológicamente, y apoyándonos en la evidencia de que los individuos mueren en el laboratorio y desaparecen en el medio natural. No obstante, y ante la duda expuesta, cabría demostrar si, con una mejora en las condiciones de alimentación en cautividad, el animal sigue alimentándose después de la puesta y sigue viviendo un mayor lapso de tiempo.

Por otra parte, hay evidencias de que las tres especies objeto de estudio desaparecen del área completamente en ciertas épocas del año, lo que indica que esa cohorte o generación se ha extinguido. Por lo tanto, y aunque no se puede ser concluyente respecto a que las especies estudiadas sean semélparas, los indicios recolectados apuntan a ello. Por ello, los estados de la escala de madurez 5 y 6 (regresión y regeneración, respectivamente) se obvian completamente, ya que no hay muestras histológicas que confirmen la presencia de estos estados.

Las estructuras del ovario crecen y se hinchan notoriamente, de manera que cuando ese ovario compacto entra en regresión, esa estructura se queda flácida y, por tanto, hay que recomponerla. Además, suelen aparecer ovocitos que no han sido puestos, que tienen que ser fagocitados (atresia) para poder ser reabsorbidos, y que en los cortes histológicos se observan como los

denominados “cuerpos marrones” (estructuras enquistadas que indican un ovario desorganizado estructuralmente). La presencia de estas estructuras podría indicar al menos un estado de reposo previo a la regeneración, pero no ha sido el caso en ninguno de los individuos estudiados. Por lo tanto, se puede decir que no se observa ningún estado de regresión ni regeneración, y tampoco se ha observado que ningún individuo sobreviva a la puesta, ya que tienden a morir después de la misma.

Normalmente las especies buscan o siguen una estrategia para conseguir siempre la mayor supervivencia de los descendientes, por lo que cuando tienen una puesta única, lo que hace es tener muchísimos descendientes para que los depredadores causen bajas pero escapen una gran parte. Cuando las especies se reproducen por pulsos o puestas sucesivas, la estrategia que siguen es repartir la descendencia en lugares diferentes para aumentar las probabilidades de reducir el impacto de la depredación sobre las puestas.

Para las especies desovadoras por pulsos sería interesante estudiar, en un futuro, si los tiempos de desarrollo embrionario entre las puestas es el mismo o si por el contrario aparecen cambios significativos en la calidad, tiempo, tamaño de los descendientes, etc.

Por lo general, la estructura gonadal se adecua bastante a la que poseen otras especies del género (Wägele et al., 2006; Wägele y Cervera, 2001; Leubane, 1991) y de los nudibranchios en general (Medina, 1986), con los folículos masculinos en la parte externa y los folículos femeninos en el interior.



Capítulo 4. Comportamiento reproductor

4.1. Introducción y objetivos

Las estrategias de desarrollo embrionario y larvario que utilizan los opistobranquios son muy variadas, abarcando tanto, el desarrollo planctotrófico, lecitotrófico como el desarrollo directo (Smith, 1967; Thompson, 1967; Bonar, 1978; Switzer-Dunlap y Hadfield, 1977; Gibson y Chia, 1989).

El tiempo medio de vida de estos organismos varía según las especies, siendo generalmente de un año o menos. De acuerdo con la duración de su ciclo de vida, los opistobranquios se clasifican en tres grupos:

1. Especies subanuales: son especies oportunistas (r) que se reproducen varias veces a lo largo del año, por lo que se dan grandes concentraciones de individuos en un periodo corto de tiempo. Suelen alimentarse de organismos efímeros, de vida corta, como hidrozooos, algas u otras especies de opistobranquios.
2. Especies anuales: son especies de equilibrio (k) que suelen presentar una sola generación a lo largo del año y se alimentan de organismos presentes también a lo largo de todo el año; briozoos, ascidias y esponjas (Nybakken, 1974).
3. Especies bianuales: unas pocas especies presentan un solo periodo de reproducción con la muerte de los individuos adultos, generando una alta diversidad pero muy bajas densidades (Todd, 1981).

Como la mayoría de los nudibranquios, *Polycera elegans*, *Thecacera pennigera* y *Plocamopherus maderae*, son organismos hermafroditas simultáneos con fecundación cruzada interna (Todd y Doyle, 1981), donde una vez intercambiados los paquetes espermáticos, se fecundan los huevos y se ponen las puestas.

Tras la cópula, ocasionalmente precedido por un complejo cortejo, el individuo almacena el esperma en unas estructuras especiales diseñadas para tal fin, como se ha descrito anteriormente.

El resultado de la fecundación es la oviposición (puesta de huevos) agrupadas en masas gelatinosas que pegan a las rocas, algas, briozoos o cualquier objeto prominente cercano, en fila o agrupados en hileras, en forma de cinta vertical o aplanadas (Fernández-Ovies, 1981). Normalmente en espiral hacia la izquierda y hacia afuera para favorecer el intercambio gaseoso de las cápsulas, que pueden poseer desde uno hasta una docena o más de huevos según la especie. Aunque el color de la puesta suele ser blanca, en función de la alimentación puede tender hacia tonos del alimento, para que al ser depositada sobre él o en sus cercanías, pase desapercibida para los predadores. El tamaño, forma y color de la puesta de los nudibranquios es de una gran diversidad de una especie a otra, por lo que, a menudo, es una ayuda en la búsqueda, identificación y clasificación de las especies. A menudo también es la única manera de advertir la presencia de ciertas especies de nudibranquios en algunos ambientes, de forma que tras el encuentro de una puesta, solamente una búsqueda exhaustiva del entorno permite encontrar a los individuos adultos.

Desde el punto de vista morfogénético, el desarrollo de las larvas puede ser de dos tipos: la mayoría de los opistobranquios presentan un desarrollo indirecto o incompleto, dando lugar a la eclosión de una etapa larvaria planctónica y libre, conocida como *Veliger*. Estas larvas, que se caracterizan por poseer una pequeña concha, suelen nadar libremente durante varias semanas alimentándose de fitoplancton (desarrollo planctotrófico). Si al eclosionar el huevo, la larva nadadora libre, se alimenta únicamente de sus reservas de vitelo, el desarrollo será de tipo lecitotrófico. Este estado larvario

suele ser de corta duración y la metamorfosis a etapa juvenil se produce rápidamente para poder alimentarse de forma activa.

Generalmente, cuando en el medio se dan los factores ambientales favorables para ello, se produce la metamorfosis, perdiendo la concha y pasando a una vida bentónica, con algunas variaciones cromáticas y en los hábitos alimentarios con respecto a sus congéneres adultos.

Solamente unas pocas especies presentan un desarrollo directo de la eclosión, es decir no tienen fase planctónica. La larva veliger se mantiene dentro de la ovicápsula sin liberarse al medio, por lo que estas especies no tienen fase planctónica, dando lugar después de la eclosión a individuos juveniles idénticos a los adultos.

En las especies con desarrollo indirecto y dispersión planctónica de la larva veliger, las ovicápsulas son pequeñas y el periodo embrionario es breve. Sin embargo, en las especies con desarrollo directo, el tamaño de la ovicápsula suele ser mayor, ya que es fundamental que contenga suficientes nutrientes para alimentar al embrión a través de la etapa juvenil, de manera que en ocasiones pueden observarse pequeñas agrupaciones y, a medida que van creciendo y madurando, se van dispersando.

El objetivo de este capítulo es describir los distintos estados del desarrollo embrionario y larvario temprano de las tres especies, en condiciones controladas de laboratorio, y establecer la estrategia de desarrollo que siguen.

4.2. Material y métodos

4.2.1. Captura de ejemplares y obtención de oviposturas

Con el objetivo de describir y determinar el tiempo de desarrollo embrionario y larvario temprano de las tres especies de polycéridos en estudio, se recolectaron durante los primeros tres meses del año, al azar, mediante buceo autónomo con escafandra y en horario nocturno, un grupo de 10 individuos de cada una de las especies que fueron trasladados al laboratorio para forzar la obtención de oviposiciones. Estos fueron capturados en la zona de El Cabrón (Gran Canaria), anteriormente descrita en el Capítulo 2 (2.2.2. Características bioclimáticas de la zona de estudio), a una profundidad de -14 m aproximadamente. Dispuestos en botes separados por especies, fueron trasladados seguidamente al laboratorio. Una vez allí, cada ejemplar fue pesado y fotografiado, intentando manipularlos lo menos posible, y posteriormente introducidos en los tanques de observación, de 30×20×20 cm y con aireación, temperatura (16-17° C) y salinidad (35 ‰) constantes y similares a las del medio en esa época. Los individuos fueron separados por especies y ubicados en una zona en penumbra del laboratorio, habilitada para ello, con fotoperiodo natural.

Las puestas obtenidas de las tres especies presentaron forma acintada, enrollada en espiral, y de idéntico color al de los individuos adultos. Cada día se retiraban las puestas, y se disponían en vasos de precipitado con aireación, temperatura y salinidad constante. Cada 24 horas aproximadamente se les hacían fotografías para observar su desarrollo.

4.2.2. Desarrollo embrionario

Las puestas se pesaron y se les midió la longitud total y anchura de los extremos y de la zona central. Para estimar los datos reproductivos (número de ovicápsulas, embriones por ovicápsula y fecundidad total), se trabajó con una muestra de $2 \times 2 \text{ mm}^2$, obtenida de la zona media de cada ovipostura, y que fue observada en un microscopio invertido Olympus CK40 con software Jenoptik Progres.

Para determinar la fecundidad total (número total de huevos), se utilizó la siguiente ecuación:

$$F = \frac{C \times A_2}{A_1}$$

donde F es la Fecundidad total, C es el número total de embriones en la muestra, A_1 es el área ocupada por la muestra (mm^2) y A_2 es el área total de la ovipostura (mm^2).

La estimación del tiempo de desarrollo larvario, se tomó a partir del día de la colección de individuos en el medio.

4.3. Resultados

4.3.1. *Plocamopherus maderae*

El tiempo de pre-desove, considerado desde la captura de los animales en el medio hasta el inicio de la ovipostura, tuvo una variabilidad de entre 13 y 44 horas, obteniéndose un total de 3 oviposiciones viables entre los 10 individuos.

Las oviposturas presentaron forma acintada, enrolladas en espiral, con hasta cinco vueltas y de color naranja rojizo intenso. Según la clasificación morfológica de las oviposiciones propuesta por Fernandez-Ovies (1981), ésta se corresponde al tipo A₁, constituidas por una matriz de consistencia gelatinosa en la cual se encontraban embebidas las ovicápsulas. Estas puestas fueron todas encontradas adheridas a las paredes verticales del acuario.

Los tamaños de las oviposturas fueron variables en dimensiones y peso, oscilando este último entre 0,1674 y 0,2406 g. La anchura varió entre 2,5 y 3 mm, y la longitud varió desde 94 mm, la más corta, y a 155 mm la más larga.

Las ovicápsulas eran de forma esférica ligeramente achatadas, con un solo embrión por cápsula, excepto en los extremos donde aparecieron cápsulas vacías. El tamaño de estas ovicápsulas varió entre 0,1 y 0,07 mm de diámetro, con un tamaño medio de 0,08 mm (Tabla 8).

Tabla 8. Medidas de las oviposturas de *Plocamopherus maderae*.

Puesta n°	Peso Total (g)	Peso muestra	Longitud (mm)	Anchura (mm)	Área (mm ²)	Huevos muestra	Huevos Totales
1	0,2406	0,0049	124	3	372	1050	51557
2	0,2244	0,0048	155	3	465	1242	58064
3	0,1674	0,0053	94	3	282	1263	39892

En las condiciones de laboratorio, la mayoría de las oviposiciones se contaminaron pronto y fueron colonizadas por comunidades de ciliados del género *Euplotes*. Las oviposturas que más duraron, llegaron a los 6 días de desarrollo embrionario, por lo que no ha sido posible observar y describir el desarrollo embrionario y larvario de esta especie. Únicamente se observaron durante los dos primeros días las fases de división celular hasta la mórula. El desarrollo intracapsular, hasta donde llegó, fue en general sincrónico, aunque se registraron un número significativo de cápsulas con desarrollo asincrónico o simplemente vacías, posiblemente debido a la contaminación y colonización de los ciliados antes mencionados.

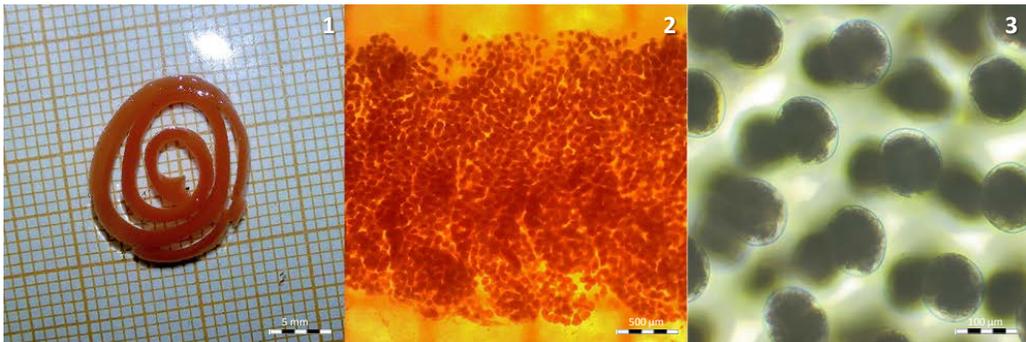


Figura 52. Desarrollo embrionario de *Plocamopherus maderae*, a) ovipostura; b) oöcápsulas al microscopio estereoscópico; c) oöcápsulas en estado de blástula

La fecundidad total teórica estimada, varió entre 39.892 y 58.064 oöcápsulas por oviposición (media= 49.837,7±9.207,2) (Tabla 8).

4.3.2. *Polycera elegans*

El tiempo de pre-desove, considerado desde la captura de los animales en el medio hasta el inicio de la puesta, tuvo una variabilidad de entre 2 y 68 horas, obteniéndose un total de 9 puestas viables entre los individuos.

Las oviposturas de esta especie, de color naranja suave, varían morfológicamente entre las observadas en el medio y las primeras inducidas en condiciones de laboratorio. Las primeras son de forma acintada, enrollada en espiral, con hasta dos vueltas, del tipo A₁ (Fernández-Ovies, 1981). Las segundas, más pequeñas y con forma de media luna, corresponden al tipo A₄ (Fernández-Ovies, 1981). Ambos tipos de oviposiciones estaban constituidas por una matriz de consistencia gelatinosa en la cual se encontraban embebidas las ovicápsulas. Estas puestas fueron todas encontradas adheridas a las paredes verticales y en el fondo del acuario.

Los tamaños de las oviposiciones fueron bastantes variables en dimensiones y peso. El peso varió entre 0,0299 y 0,078 g. La anchura varió entre 1,5 y 2 mm, y la longitud varió desde 21 mm la más corta hasta los 31 mm la más larga (Tabla 9).

Las ovicápsulas eran de forma esférica, con un solo embrión por cápsula, con un tamaño que varió entre 0,04 y 0,08 mm, arrojando un tamaño medio de 0,06 mm de diámetro.

Todas las oviposturas estuvieron conformadas por dos capas de ovicápsulas, de manera que la fecundidad total estimada, varió entre 12.195 y 28.803 embriones por ovipostura (media= 19.327,6±6.289,2) (Tabla 9).

Puesta n°	Peso Total (g)	Peso muestra	Longitud (mm)	Anchura (mm)	Área (mm ²)	Huevos muestra	Huevos Totales
1	0,0472	0,0049	30	2	60	633	12195
2	0,0324	0,002	25	1,5	37,5	519	16816
3	0,0335	0,0031	27	2	54	672	14524
4	0,0299	0,002	24	2	48	509	15219
5	0,0369	0,0032	22	2	44	711	16397
6	0,0303	0,0029	22	2	44	802	16759
7	0,0328	0,0019	31	1,5	46,5	829	28622
8	0,0326	0,0012	29	1,5	43,5	453	24613
9	0,078	0,0041	21	2	42	757	28803

Tabla 9. Medidas de oviposturas de *Polycera elegans*.

Durante las primeras 50 horas de desarrollo embrionario, se produjeron las divisiones celulares hasta la fase de mórula. El 9º día se produjo la formación de larva trocófora, y el 11º día se produjo la fase de veliger temprana. Finalmente, el día 21º se produjo la eclosión de la larva veliger. En general, el desarrollo intracapsular fue sincrónico, con un número pequeño de ovicápsulas con desarrollo asincrónico o sin desarrollo (normalmente en los extremos de la oviposición). El número de estos últimos fue prácticamente despreciable frente al total de la oviposición.

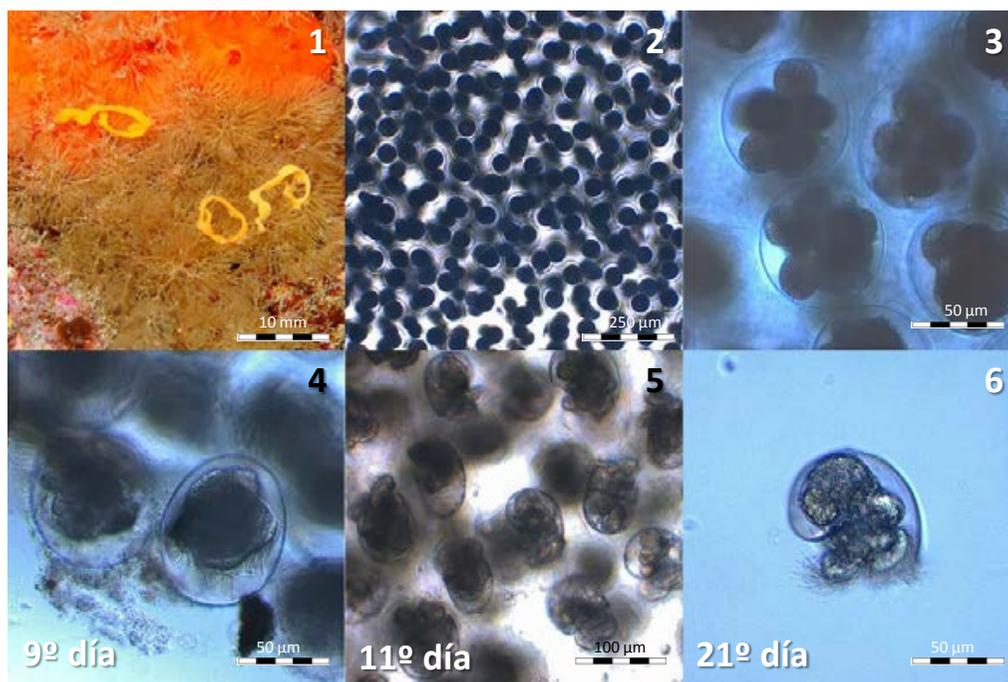


Figura 53. Desarrollo embrionario de *Polycera elegans*, a) ovipostura, b) ovicápsulas al microscopio óptico; c) división celular; d) larvas trocóforas; e) larvas veliger tempranas; f) larva veliger eclosionada

4.3.3. *Thecacera pennigera*

El tiempo de pre-desove, considerado desde la captura de los animales en el medio hasta el inicio de la oviposición, tuvo una variabilidad de entre 1 y 56 horas, obteniéndose un total de 8 oviposturas viables entre los individuos.

Las oviposturas, de color cremoso, varían morfológicamente entre las observadas en el medio y las inducidas en condiciones de laboratorio. Las primeras son de forma acintada, enrollada en espiral con hasta dos vueltas, del tipo A₁ (Fernández-Ovies, 1981). Las segundas, más pequeñas y con forma

de media luna, corresponden al tipo A₄ (Fernández-Ovies, 1981). Todas ellas constituidas por una matriz de consistencia gelatinosa en la cual se encontraban embebidas las ovicápsulas. Todas las puestas están conformadas por dos capas de ovicápsulas. Estas puestas fueron todas encontradas adheridas a las paredes verticales y en el fondo del tanque.

Los tamaños de las oviposturas fueron homogéneos en dimensiones y peso, oscilando entre 0,0468 y 0,0705 g. La anchura de todas las puestas fue de 2 mm, y la longitud varió desde 25 mm, la más corta, hasta los 44 mm, la más larga (Tabla 10).

Puesta n°	Peso Total (g)	Peso muestra	Longitud (mm)	Anchura (mm)	Área (mm ²)	Huevos muestra	Huevos Totales
1	0,0705	0,0035	41	2	82	864	34807
2	0,0574	0,0042	40	2	80	695	18997
3	0,0468	0,0034	30	2	60	908	26599
4	0,0498	0,0034	30	2	60	941	27566
5	0,0635	0,0047	39	2	78	903	24400
6	0,0602	0,0038	25	2	50	988	31304
7	0,0636	0,0043	40	2	80	1150	34019
8	0,0603	0,0043	44	2	88	1184	33207
9	0,0543	0,0047	32	2	64	866	20010

Tabla 10. Medidas de oviposturas de *Thecacera pennigera*.

Las ovicápsulas eran de forma esférica ligeramente achatadas, con un solo embrión por cápsula excepto en los extremos donde aparecieron cápsulas vacías, con tamaños que variaron entre 0,04 y 0,06 mm, y un tamaño medio de 0,05 mm de diámetro máximo.

La fecundidad total estimada, despreciando estas cápsulas vacías, varió entre 18.997 y 34.807 embriones (media= 27.878,8±5.921,0) (Tabla 10).

Durante los dos primeros días de desarrollo embrionario, se produjeron las divisiones celulares hasta la fase de mórula. Entre el 10^o y 11^o día se

produjo la formación de larva trocófora, y entre los días 11^o y 12^o se produjo la fase de veliger temprana. Finalmente, entre los días 19^o y 20^o se produjo la eclosión de la larva veliger.

En general, el desarrollo intracapsular fue sincrónico, aunque con mayor número de ovicápsulas con desarrollo asincrónico que en el caso de la especie *Polycera elegans*.

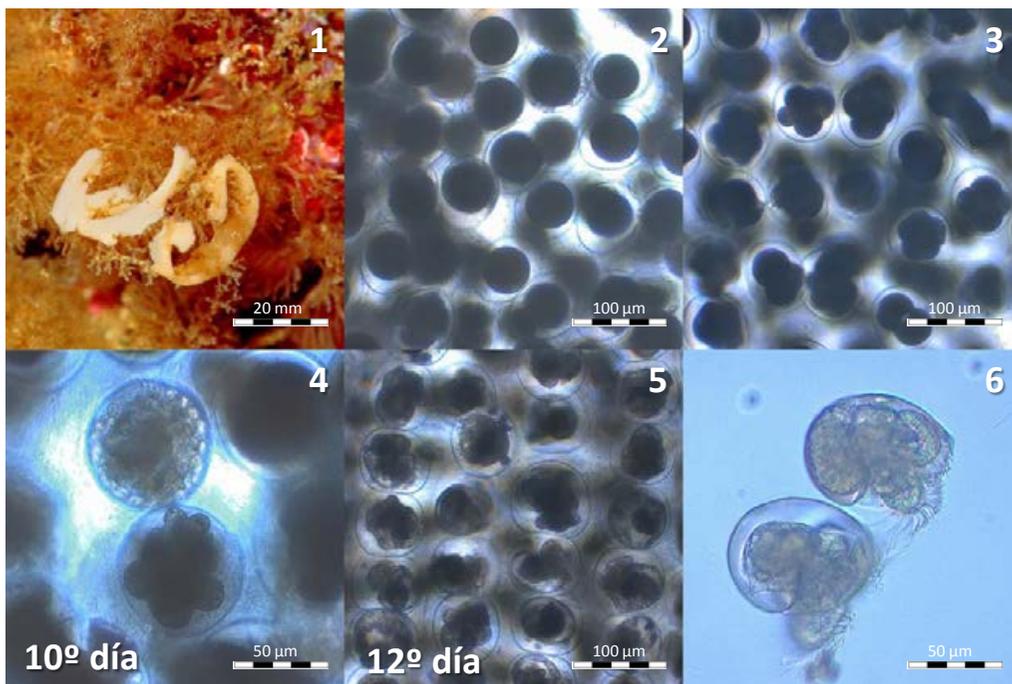


Figura 54. Desarrollo embrionario de *Thecacera pennigera*, a) ovipostura; b) ovicápsulas al microscopio óptico; c) ovicápsulas en división d) ovicápsulas en estado de mórula y blástula; e) larvas trocóforas; f) larvas veliger eclosionadas

4.4. Cortejo y apareamiento

Las especies *Polycera elegans*, *Thecacera pennigera* y *Plocamopherus maderae* muestran comportamientos copulativos típicos de los nudibranquios (Longley y Longley, 1984), donde después de un primer contacto en cualquier parte del cuerpo por parte de dos individuos, estos suelen girarse para confrontarse cara a cara. Seguidamente tienden a desviarse hacia la izquierda de cada individuo y avanzan hasta que los dos individuos tienen sus gonoporos alineados. Este comportamiento de cortejo sencillo es relativamente rápido y tarda generalmente menos de 2 minutos.

En las parejas estudiadas de las especies *Polycera elegans* y *Thecacera pennigera*, se observó que los penes podían evertirse simultáneamente o bien que la eversión de un individuo puede estimular la del otro, transfiriendo los paquetes espermáticos (espermátóforos) desde la punta del pene a la apertura del oviducto en cada individuo. En el caso de la especie *Plocamopherus maderae*, al poseer arborescencias, no se pudo observar la transferencia de paquetes espermáticos correctamente.

En el caso de la especie *Thecacera pennigera*, las cópulas suelen durar por término medio 12-13 minutos, con movimientos esporádicos y regulares de bombeo en S, como consecuencia de la transferencia de paquetes espermáticos.

Polycera elegans suele tener un promedio temporal de cortejo y cópula relativamente corto (entre 7 y 8 minutos), pero sin embargo los individuos copulan con diferentes parejas seguidas.

Los individuos de la especie *Plocamopherus maderae* mantienen cópulas más largas que las otras dos especies, de entre 13 y 18 minutos, aunque no es posible corroborarlo porque no se pudo observar si realmente durante todo este tiempo hubo transferencia de paquetes espermáticos o simplemente se trató de asociaciones intraespecíficas de otra naturaleza.

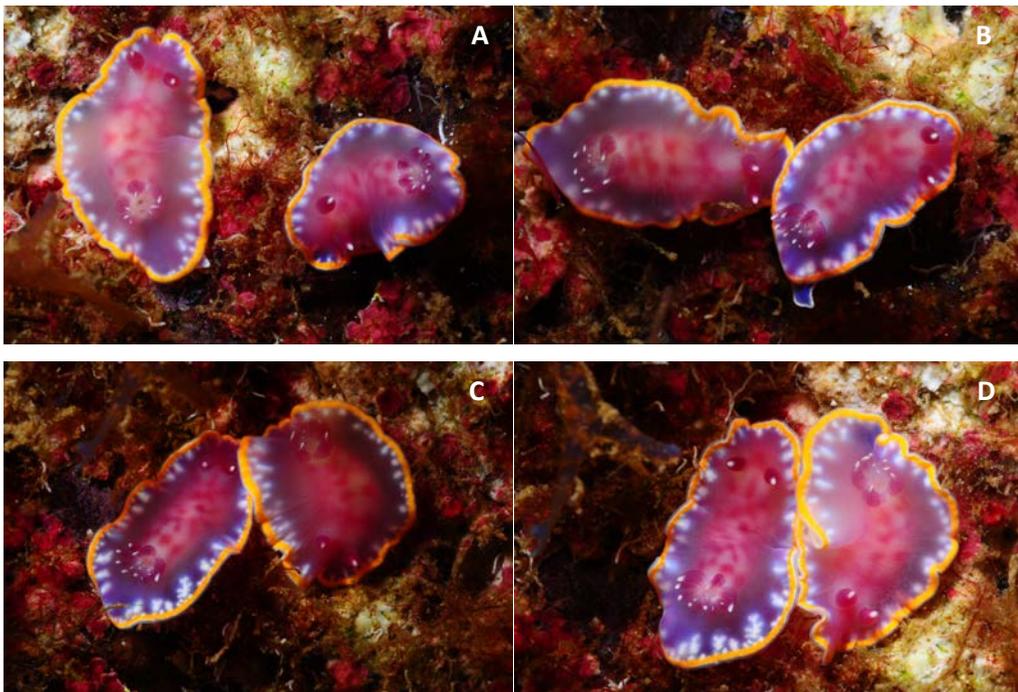


Figura 55. Cortejo de *Felimida purpurea*: a) individuos aleatorios. b) primer contacto. c) confrontación, y d) acople.

4.5. Agrupaciones durante las cópulas

Con el objetivo de observar y estudiar el tipo de cópula y la duración de las mismas en cada especie, así como de establecer las temperaturas críticas que desatan la reproducción, se sometieron a las 3 especies de polycéridos, a tres rangos de temperatura (15, 18 y 21 °C) y se midieron los tiempos que tardaba en acoplarse y de qué manera lo hacían.

Durante el cortejo y la cópula, en el 59,57% de las observaciones, los individuos de *Plocamopherus maderae* se agregaban en parejas, pero el 29,79% de las veces lo hacían en tríos y el 21,28% en cuartetos, incluso en grupos de 5 o más individuos (2,13% de las observaciones). De forma similar, el 78,72% de las observaciones de cortejo y cópula de *Polycera elegans* fueron de parejas, siendo el resto agrupaciones de tres individuos. No obstante, y a diferencia de *P. maderae*, no se observaron agrupaciones reproductivas conformadas por más de tres individuos en *P. elegans*. Por otra parte, en el caso de *Thecacera pennigera*, y al igual que en las otras dos especies, de forma mayoritaria, las cópulas se realizaban entre dos individuos solamente (84,09%), pero en determinados momentos se pudieron observar agrupaciones reproductivas más numerosas (9,09% de tríos, 2,27% de quintetos y hasta un 4,55% de sextetos).

En ninguno de los ensayos realizados con las tres especies se observó una influencia clara (estadísticamente significativa) de la temperatura en la duración de los cortejos y cópulas, así como en el número de individuos que participaban en los procesos reproductivos.

4.6. Discusión

Polycera elegans, *Thecacera pennigera* y *Plocamopherus maderae* son organismos hermafroditas simultáneos, con fecundación cruzada interna (Todd y Doyle, 1981), que presentan la capacidad, al igual que muchos otros moluscos, de mantener los paquetes espermáticos, intercambiados con otros ejemplares durante la cópula, hasta que los óvulos del individuo están maduros y se fecundan, dando lugar a la puesta. Tras la cópula, el individuo almacena el esperma en el gonoducto, una estructura especialmente diseñada para tal fin. Por este mismo motivo, los tiempos de puesta que hemos obtenido en nuestros ensayos en laboratorio han sido muy variables en las tres especies, oscilando entre 1 y 68 horas. Únicamente los ejemplares de *P. elegans* mostraron tiempos iniciales de puesta algo más largos, 13 horas.

Son muchos los estudios que apuntan a que bajo situaciones de estrés, los organismos tienden a verificar la puesta (Moal *et al.*, 2008; Pourhosein *et al.*, 2012, entre otros), incluso antes de que ésta esté aún totalmente madura y todos los huevos/embriones sean viables. Es posible que ésta sea una respuesta automática como parte de los mecanismos instintivos orientados a perpetuar a la especie. Por ello, en este contexto y bajo las condiciones de mantenimiento en cautividad, es muy posible que las puestas obtenidas de *Plocamopherus maderae* fuesen una respuesta al estrés causado por la manipulación y aún no estuviesen fecundadas o alcanzado el nivel óptimo de madurez, lo que las hizo no viables.

Las oviposturas de las tres especies fueron muy similares en forma, con aspecto acintado y enrolladas en espiral, diferenciándose ligeramente en el número de vueltas de la espiral y en el color (naranja rojizo intenso en *Plocamopherus maderae*, naranja suave en *Polycera elegans* y cremoso en

Thecacera pennigera). No obstante, este último aspecto, el color, no tiene valor taxonómico en sí mismo, ya que está muy influenciado por la dieta del animal (Millen y Hermosillo, 2012). También, según la clasificación morfológica de las oviposiciones propuesta por Fernández-Ovies (1981), las tres especies presentan puestas tipo A₁, aunque *T. pennigera* puede presentar segundas puestas de tipo A₄, más pequeñas y con forma de media luna.

En lo relativo al tamaño de las oviposturas también se observó cierta convergencia adaptativa, con masas de huevos variables en dimensiones y peso en las tres especies. Además, en las tres especies, las ovicápsulas presentaron forma esférica ligeramente achatadas, con un único embrión por cápsula (en los extremos de la puesta fue posible encontrar cápsulas vacías). No obstante, y aunque el tamaño de las ovicapsulas fue también similar en los tres casos, algunas ovicápsulas de *Plocamopherus maderae* pudieron alcanzar tamaños algo más grandes que el resto. En general, las ovicápsulas de *Thecacera pennigera* fueron las más pequeñas. Curiosamente, de las tres especies estudiadas es *Polycera elegans* la que presenta una menor fecundidad media de 19.327,6 huevos por puesta, frente a los 49.837,7 de *P. maderae* o los 27.878,8 de *T. pennigera*.

Por otra parte, el comportamiento copulativo observado en las tres especies fue un comportamiento típico descrito para los nudibranchios (Longley y Longley, 1984), mediado a través de un cortejo sencillo y relativamente rápido. En los ejemplares de *Polycera elegans* y *Thecacera pennigera*, los penes podían evertirse simultáneamente, o bien que la eversión de un individuo estimulaba la del otro, transfiriendo los paquetes espermáticos (espermatóforos) desde la punta del pene a la apertura del oviducto en cada individuo.

Desgraciadamente, la estructura morfológica de *Plocamopherus maderae* no permitió comprobar este aspecto. Además, las cópulas de *T. pennigera* y *P. maderae* suelen ser prolongadas (en torno a los 15 minutos), durante la cual los individuos convulsionan el cuerpo para transferir los paquetes espermáticos. Contrariamente, los individuos de *Polycera elegans* tienen un tiempo de cortejo y cópula más corto que las otras dos especies (menos de 10 minutos), pero copulan con un mayor número de parejas de forma seguida.

En definitiva, las tres especies mostraron un comportamiento reproductor relativamente homogéneo, en el que participaban de forma mayoritaria sólo dos individuos tanto en el cortejo como en la cópula posterior. Pero, también se pudo observar un comportamiento agregativo durante las cópulas en determinados momentos, participando en las mismas tres o más individuos (hasta seis). Este tipo de comportamiento gregario en la reproducción parece indicar que, posiblemente en situaciones de estrés (como las dadas en el laboratorio por la manipulación de los individuos), las tres especies desarrollan una estrategia conocida como de carrera competitiva (Maier, 2001), donde los individuos buscan aparearse con el mayor número posible de otros individuos, sin que medie ningún proceso selectivo asociado al cortejo.



Capítulo 5. Selección de sustrato

5.1. Introducción y objetivos

Con el fin de conocer si los nudibranquios siguen el rastro químico generado por otros individuos, de su misma especie o de otras afines, a la hora de seleccionar un sustrato donde alimentarse o refugiarse, se ha llevado a cabo el diseño de un experimento de selección de sustratos. Para ello, se diseñó el siguiente experimento para tres especies de la familia Polyceridae: *Plocamopherus maderae*, *Polycera elegans* y *Thecacera pennigera*. Se trata de determinar si la presencia de un individuo (sea de la misma especie o no) condiciona el comportamiento del siguiente individuo. De las tres especies, dos de ellas, *Polycera elegans* y *Thecacera pennigera*, comparten generalmente sustrato y alimento (*Crisularia* spp.) en el mismo periodo de tiempo. La especie *Plocamopherus maderae* suele coexistir en el tiempo con las otras dos especies, cuando éstas están a punto de desaparecer, pero no en los mismos sustratos ni alimento normalmente.

5.2. Experimento de los cuatro sustratos

En un tanque rectangular de 30×20×20 cm y con aireación, se preparan cuatro tipos de sustratos que, tras diversas observaciones de campo, se consideran como no preferenciales para ninguna de las tres especies, con objeto de que los mismos no condicionen de inicio la selección que realicen los individuos y que ésta sólo esté motivada por el rastro químico dejado por el individuo antecesor. Cada sustrato fue ubicado en un cuadrante del tanque, ocupando superficies similares. Dos de dichos sustratos estuvieron tapizados por algas (*Ulva lactuca* y *Corallina elongata*) y dos por arena de diferente granulometría (arena gruesa y arena fina), en posiciones opuestas, dos a dos, según la diagonal del acuario, con un pequeño círculo libre de sustrato en el punto de intercepción, donde se colocaba inicialmente al individuo a estudiar.

Observaciones iniciales sugirieron la consideración de un quinto sustrato conformado por las paredes de plástico del tanque, que en algunos casos eran utilizadas por los nudibranquios para desplazarse entre distintas posiciones del mismo. Por tanto, a efectos estadísticos, en este quinto sustrato (PCF) se han incluido todas aquellas observaciones que comprenden los tiempos sobre las paredes, en el centro del tanque inmóvil o cuando los individuos flotan en superficie.

Al inicio de cada ensayo, el individuo fue situado en el centro del tanque, sobre el círculo sin sustrato, y registrados todos sus movimientos dentro del tanque durante 15 minutos. Tras dicho intervalo de tiempo, el individuo era extraído y seguidamente se introducía un nuevo espécimen realizando las correspondientes observaciones en el mismo intervalo de tiempo antes descrito. Y así sucesivamente.

El desarrollo del experimento se realizó introduciendo tres individuos de la misma especie de manera consecutiva, tras los cuales el tanque fue lavado con agua y jabón para eliminar las posibles señales químicas o rastros de los nudibrancios utilizados, y posteriormente se introdujeron nuevos sustratos. Este experimento se repitió tres veces en las mismas condiciones. Igualmente, el experimento se realizó con 4 individuos de la misma especie introducidos sucesivamente, y posteriormente con 12 ejemplares de la misma especie para determinar la posible existencia de un umbral de saturación de señales. También se repitieron los mismos experimentos pero introduciendo individuos de diferentes especies, cambiando el orden de introducción según las combinaciones posibles (Tabla 10b). Tras cada ensayo, el tanque fue limpiado y los sustratos cambiados de la forma antes descrita.

Tabla 11. Combinatoria de réplicas del experimento.

Orden	Réplica 1	Réplica 2	Réplica 3	Réplica 4	Réplica 5	Réplica 6
1	P. maderae	P. elegans	T. pennigera	P. maderae	P. elegans	T. pennigera
2	P. elegans	T. pennigera	P. maderae	T. pennigera	P. maderae	P. elegans
3	T. pennigera	P. maderae	P. elegans	P. elegans	T. pennigera	P. maderae

El número total de ensayos realizados fue de 45, y se reparten de la siguiente manera:

- Tres experimentos, uno por cada especie, de 12 individuos de la misma especie.
- Dos tandas de las 6 réplicas arriba expresadas pero con 4 individuos iniciales de la misma especie y luego dos individuos de especies diferentes.
- Tres tandas de las 6 réplicas arriba expresadas pero con 3 individuos iniciales de la misma especie y luego dos individuos de especies diferentes.
- Dos tandas de las 6 réplicas arriba expresadas.

En total se han utilizado para este experimento 234 nudibranquios, 78 individuos de cada especie.

5.2.1. Identificación de patrones de comportamientos

En primer lugar se procedió a agrupar los valores de cada periodo de seguimiento de 15 minutos de duración, con el objetivo de determinar los patrones de comportamiento detectados en la muestra de nudibranquios. Con este fin, se describió el patrón de comportamiento de un individuo durante los 15 minutos de observación mediante un vector de 5 componentes, cada una de las cuales especifica la proporción de tiempo que permanece el nudibranquio en cada uno de los sustratos. Para aclarar el concepto se puede observar, por ejemplo, que los datos del primer ejemplar son:

Individuo	Réplica	Orden	Especie	Min	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	A	1	P. maderae	5	4	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

Se mide el tiempo (en minutos) que ha permanecido en cada sustrato:

Coralina elongata	Ulva lactuca	Arena Gruesa	Arena Fina	PCF
0	13	0	2	1

Y dividiendo por 15 intervalos se obtiene la proporción de tiempo que ha estado en cada sustrato:

C. elongata	U. lactuca	A. Gruesa	A. Fina	PCF
0	0,8125	0	0,125	0,0625

Procediendo del mismo modo con todos los individuos de la muestra, se obtienen los patrones de cada uno. Así, los patrones exhibidos por los primeros 6 individuos de la muestra fueron:

Tabla 12. Proporción de tiempos en cada sustrato.

C. elongata	U. lactuca	A. Gruesa	A. Fina	PCF
0,0000	0,8125	0,000	0,125	0,0625
0,3750	0,5000	0,125	0,000	0,0000
0,9375	0,0000	0,000	0,000	0,0625
1,0000	0,0000	0,000	0,000	0,0000
1,0000	0,0000	0,000	0,000	0,0000
0,0000	0,8125	0,000	0,125	0,0625

Para simplificar el análisis se trató de identificar un número reducido de patrones de comportamiento en la muestra. Para ello, se llevó a cabo un análisis cluster, utilizando la distancia euclídea entre los vectores definidos anteriormente.

Para determinar el número óptimo de clusters se buscó la posición del “codo” del scree plot siguiente:

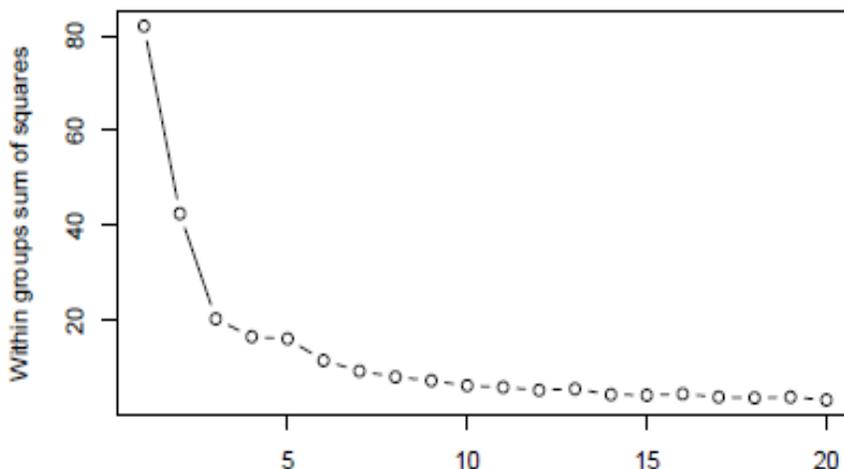


Figura 56. Clusters entre grupos de sumas de cuadrados.

El gráfico sugiere tomar algún valor entre 3 y 10. Se eligen en principio formar **6** clusters, que corresponderán a 6 distintos **patrones de comportamiento**; se puede caracterizar cada uno de estos patrones (clusters) mediante la proporción de tiempo que permanecen, por término medio, los individuos de ese cluster en cada sustrato, y determinamos cuántas observaciones hay en cada cluster:

Tabla 13. Observaciones de cada patrón de comportamiento.

	C. elongata	U. lactuca	A. gruesa	A. fina	PFC	Cluster size
Patrón 1	0,0170	0,8608	0,0284	0,0185	0,0753	44
Patrón 2	0,8053	0,0072	0,0316	0,0136	0,1422	87
Patrón 3	0,1239	0,0866	0,0493	0,0373	0,7029	57
Patrón 4	0,1719	0,0781	0,5156	0,0000	0,2344	8
Patrón 5	0,0833	0,0625	0,0000	0,5833	0,2708	3
Patrón 6	0,1595	0,4591	0,1185	0,0086	0,2543	29

Esta tabla permite dar una primera interpretación de estos patrones:

- **Patrón 1:** el sustrato principal de permanencia es *U. rígida*.
- **Patrón 2:** el sustrato principal de permanencia es *E. elongata*.
- **Patrón 3:** el sustrato principal de permanencia es *PCF* seguido de *E. elongata*.
- **Patrón 4:** el sustrato principal de permanencia es Arena Gruesa, seguido de *PCF* y *E. elongata*.
- **Patrón 5:** el sustrato principal de permanencia es Arena Fina, seguido de *PCF* y *E. elongata*.
- **Patrón 6:** comportamiento menos definido; gran parte del tiempo en *U. rígida* o *PCF*, seguido de *E. elongata* y Arena Gruesa.

Se utiliza el análisis de correspondencias para “visualizar” la relación de cada patrón con las proporciones de tiempo de permanencia en cada sustrato:

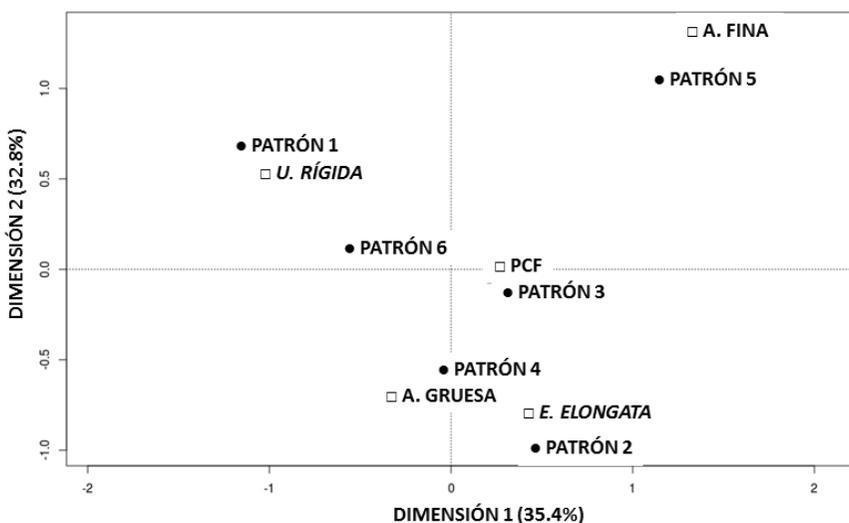


Figura 57. Análisis de correspondencias de los patrones.

5.2.2. Relación entre los patrones de comportamiento, la especie y el orden de introducción en el tanque

La siguiente tabla muestra, para cada especie, la frecuencia con que ha exhibido cada patrón de comportamiento en función del orden de introducción en el tanque (solamente las 5 primeras observaciones, ya que sólo hay tres ensayos con más de 5 observaciones):

Plocamopherus

maderae

	Patrón					
Orden	1	2	3	4	5	6
1	5	9	0	0	0	1
2	4	5	3	0	0	3
3	3	10	1	0	0	1
4	2	5	1	1	0	2

Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)

$$X^2 = 15,405, \text{ p-valor} = 0,52$$

Polycera elegans

	Patrón					
Orden	1	2	3	4	5	6
1	0	4	8	1	0	2
2	2	1	9	2	0	1
3	3	2	8	0	0	2
4	1	1	7	0	1	1
5	3	1	4	0	0	3

Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)

$$X^2 = 19,694, \text{ p-valor} = 0,49$$

Thecacera pennigera

	Patrón						
Orden	1	2	3	4	5	6	
1	3	8	3	0	0	1	Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas) $X^2 = 20,035$, p-valor = 0,47
2	3	4	4	0	2	2	
3	1	11	1	1	0	1	
4	3	4	2	0	0	2	
5	1	6	1	1	0	2	

Ninguno de los Tests realizados resulta significativo, por lo que no existen evidencias para afirmar que el patrón de comportamiento de los individuos de ninguna de las especies cambie según el orden en que se introducen en el tanque.

Nota: el Test Chi-cuadrado se ha realizado mediante simulación ya que las tablas tienen un exceso de ceros que invalida la aplicación del test Chi-cuadrado estándar.

5.2.3. Análisis tomando en consideración los últimos 6 minutos de permanencia en el tanque

En el análisis anterior, los patrones de ocupación de los sustratos se han calculado considerando todo el periodo de observación (15 minutos). Podríamos pensar, no obstante, que una vez que el espécimen es depositado en el centro del tanque, estará un cierto tiempo explorando su entorno para buscar el sustrato que más le convenga, por lo cual la auténtica preferencia del animal sólo se manifestará tras un cierto tiempo. En lo que sigue prescindiremos de los datos de los primeros 9 minutos (considerándolos fase exploratoria), y nos ocuparemos exclusivamente del comportamiento en los últimos 6 minutos de observación.

Y el scree plot resultante no difiere mucho del anterior:

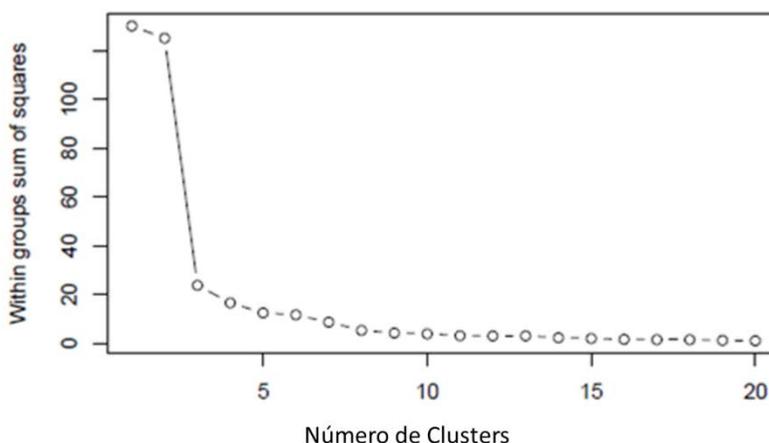


Figura 58. Clusters entre grupos de sumas de cuadrados.

Al igual que se hizo antes, se forman 6 clusters, que corresponderán a 6 distintos patrones de comportamiento; durante los últimos 6 minutos de observación. El promedio de permanencia en cada sustrato para cada uno de estos clusters es:

Tabla 14. Observaciones de cada patrón de comportamiento.

	C. elongata	U. lactuca	A. gruesa	A. fina	PFC	Cluster size
Patrón 1	0,0274	0,9204	0,0224	0,0025	0,0274	67
Patrón 2	0,9227	0,0034	0,0120	0,0052	0,0567	97
Patrón 3	0,0189	0,0818	0,0126	0,0189	0,8679	53
Patrón 4	0,0833	0,0000	0,9167	0,0000	0,0000	4
Patrón 5	0,0000	0,0000	0,0000	0,9167	0,833	4
Patrón 6	0,0000	0,0556	0,4444	0,1111	0,3889	3

Esta tabla permite interpretar estos patrones, que como pueden comprobarse están más claramente definidos que cuando se consideraba el periodo completo de 15 minutos:

- **Patrón 1:** el sustrato principal de permanencia es *U. rígida*.
- **Patrón 2:** el sustrato principal de permanencia es *E. elongata*.
- **Patrón 3:** el sustrato principal de permanencia es *PCF*.
- **Patrón 4:** el sustrato principal de permanencia es Arena gruesa.
- **Patrón 5:** el sustrato principal de permanencia es Arena fina.
- **Patrón 6:** este patrón se caracteriza ahora por permanecer entre Arena (gruesa o fina) y *PCF*.

De este modo se puede utilizar el análisis de correspondencias para “visualizar” la relación de cada patrón con las proporciones de tiempo de permanencia en cada sustrato:

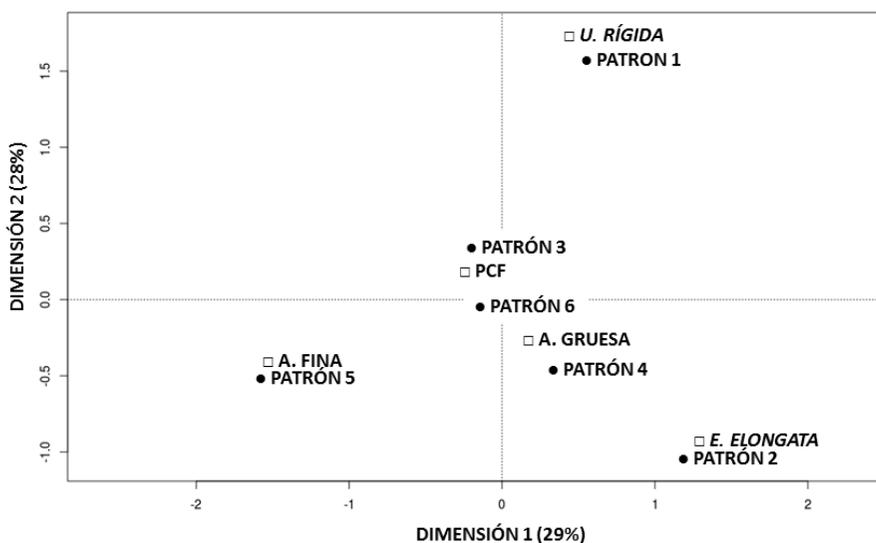


Figura 59. Análisis de correspondencias de los patrones.

Esta gráfica muestra una correspondencia obvia entre cada sustrato y cada patrón de comportamiento.

Se construye a continuación una tabla que muestre el número de sujetos de cada especie que siguen cada patrón según el número de orden en que fueron introducidos en el acuario:

Plocamopherus maderae

Patrón Final						
Orden	1	2	3	4	5	6
1	6	7	2	0	0	0
2	6	5	3	0	1	0
3	3	11	1	0	0	0
4	3	7	1	0	0	0
5	3	7	1	0	0	0

Polycera elegans

Patrón Final						
Orden	1	2	3	4	5	6
1	3	5	7	0	0	0
2	3	3	7	1	0	1
3	5	3	7	0	0	0
4	2	0	7	0	1	1
5	4	2	5	0	0	0

Thecacera pennigera

Patrón Final						
Orden	1	2	3	4	5	6
1	5	8	2	0	0	0
2	4	5	3	0	2	1
3	2	11	1	1	0	0
4	5	5	1	0	0	0
5	3	7	0	1	0	0

Se observa que *P. maderae* y *T. pennigera* en sus últimos 6 minutos en el tanque se decantan fundamentalmente por *U. lactuca* o *C. elongata*; a veces se quedan flotando, en la pared o en el centro; en cambio, *P. elegans* parece preferir quedarse en PCF; ninguna de las tres especies parece mostrar interés por terminar en la arena (sólo hay 1 *P. maderae*, 4 *P. elegans* y 5 *T. pennigera* que hayan pasado sus últimos 6 minutos en arena).

Aparentemente estos comportamientos ocurren siempre independientemente del orden en el que se introduce cada animal en el acuario. En cualquier caso, se vuelve a utilizar el test de la Chi-cuadrado para comprobar si la distribución de los patrones adoptados al final del experimento (últimos 6 minutos), se asocia con el orden de introducción en el tanque:

Plocamopherus maderae

Patrón Final				
Orden	1	2	3	5
1	6	7	2	0
2	6	5	3	1
3	3	11	1	0
4	3	7	1	0
5	3	7	1	0

Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)
 $X^2 = 8,9286$, $P = 0,79$

Polycera elegans

Patrón Final							Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)
Orden	1	2	3	4	5	6	
1	3	5	7	0	0	0	$X^2 = 17,504$, p-valor = 0,70
2	3	3	7	1	0	1	
3	5	3	7	0	0	0	
4	2	0	7	0	1	1	
5	4	2	5	0	0	0	

Thecacera pennigera

Patrón Final							Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)
Orden	1	2	3	4	5	6	
1	5	8	2	0	0	0	$X^2 = 21,536$, p-valor = 0,36
2	4	5	3	0	2	1	
3	2	11	1	1	0	0	
4	5	5	1	0	0	0	
5	3	7	0	1	0	0	

Tampoco ahora se detecta significación en ningún caso, de donde cabe decir que una vez pasados los diez minutos iniciales, el sustrato en el que se colocan los nudibranquios durante los últimos 6 minutos de observación, no muestra diferencias significativas dependiendo del orden en que se hayan introducido en el acuario.

Se repite el análisis Chi-cuadrado anterior, considerando solamente la distribución de patrones en la primera introducción en el acuario frente a la distribución de patrones acumulada de los individuos que se introdujeron como segundo, tercero, etc, y tampoco se detecta significación en ningún caso.

5.2.4. Análisis tomando en consideración los primeros 9 minutos de permanencia en el tanque

Ahora se comprueba si los primeros 9 minutos muestran realmente un comportamiento menos definido de los nudibranchios.

Repitiendo el proceso anterior, los 6 clusters identificados en este caso muestran los siguientes patrones de permanencia en cada sustrato.

Tabla 15. Observaciones de cada patrón de comportamiento.

	<i>E. elongata</i>	<i>U. rígida</i>	A. gruesa	A. fina	PFC	Cluster size
Patrón 1	0.0108	0.8757	0.0432	0.0000	0.0703	37
Patrón 2	0.8382	0.0147	0.0456	0.0118	0.0897	68
Patrón 3	0.0642	0.1170	0.0528	0.0358	0.7302	53
Patrón 4	0.0571	0.1071	0.5929	0.0000	0.2429	14
Patrón 5	0.0000	0.0000	0.0333	0.4667	0.5000	3
Patrón 6	0.3283	0.2094	0.0396	0.0434	0.3792	53

Utilizando el análisis de correspondencias para “visualizar” la relación de cada patrón con las proporciones de tiempo de permanencia en cada sustrato:

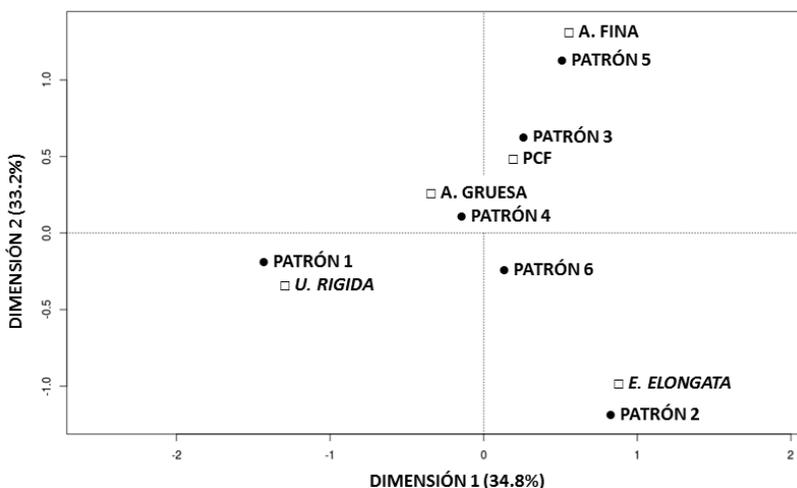


Figura 60. Análisis de correspondencias de los patrones.

Plocamopherus maderae

	Patrón Inicial					
Orden	1	2	3	4	5	6
1	4	9	1	0	0	1
2	4	5	2	0	0	4
3	1	9	0	1	0	4
4	3	4	1	1	0	2
5	2	4	2	0	0	3

Polycera elegans

	Patrón Inicial					
Orden	1	2	3	4	5	6
1	1	2	7	1	0	4
2	2	1	9	1	0	2
3	2	3	7	1	0	2
4	0	2	6	0	0	3
5	2	2	4	1	0	2

Thecacera pennigera

	Patrón Inicial					
Orden	1	2	3	4	5	6
1	3	4	4	0	0	4
2	2	1	3	1	2	6
3	1	6	0	2	0	6
4	1	2	2	0	1	5
5	1	6	1	3	0	0

y se repiten los test Chi-cuadrado:

Plocamopherus maderae

	Patrón Inicial					
Orden	1	2	3	4	6	
1	4	9	1	0	1	
2	4	5	2	0	4	
3	1	9	0	1	4	
4	3	4	1	1	2	
5	2	4	2	0	3	

Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)

$$X^2 = 12,677, \text{ p-valor} = 0,74$$

Polycera elegans

	Patrón Inicial					
Orden	1	2	3	4	6	
1	1	2	7	1	4	
2	2	1	9	1	2	
3	2	3	7	1	2	
4	0	2	6	0	3	
5	2	2	4	1	2	

Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)

$$X^2 = 6,3853, \text{ p-valor} = 0,99$$

Thecacera pennigera

	Patrón Inicial						
Orden	1	2	3	4	5	6	Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor
1	3	4	4	0	0	4	simulado (basado en 10.000 réplicas)
2	2	1	3	1	2	6	$X^2= 28,647$, p-valor = 0,087
3	1	6	0	2	0	6	
4	1	2	2	0	1	5	
5	1	6	1	3	0	0	

5.2.5. Análisis de la secuencia de patrones seguidos por los sucesivos nudibranchios del tanque

En esta sección se analiza el comportamiento sólo de los tres primeros individuos de cada réplica (se hace esto para aprovechar todas las réplicas, ya que hay algunas en las que sólo se probaron tres nudibranchios).

La tabla siguiente (tabla 15), muestra la réplica, las especies que se probaron, si los tres individuos eran o no de la misma especie, cuál fue el patrón global (calculado sobre los 15 minutos) seguido por cada uno de los animales (pg1, pg2 y pg3), cuáles fueron los patrones iniciales y finales de cada uno de los tres nudibranchios, y por último una serie de variables indicativas que evalúan si los patrones sucesivos fueron diferentes; así dif12 vale 1 si los patrones (globales) del individuo 1 y del individuo 2 fueron distintos, y vale 0 si fueron iguales; idif23 se define de modo similar y dif123 vale 1 si los tres patrones fueron distintos y 0 si al menos dos patrones fueron iguales. Por último findif12, findif23 y findif123 se definen de modo similar pero

considerando los patrones de los 6 últimos minutos para cada individuo. (Tabla 15. Combinatoria de patrones, especies y réplicas. Ver Anexo)

Si se considera el patrón global de comportamiento de los primeros individuos, no se aprecian diferencias significativas con los patrones globales de los segundos especímenes (se combinan todas las especies):

Patrón		Patrón Final											
Orden	1	2	3	4	5	6	Orden	1	2	3	4	5	6
1	8	21	11	1	0	4	1	0,1778	0,4667	0,2444	0,0222	0,0000	0,0889
2	9	10	16	2	2	6	2	0,2000	0,2222	0,3556	0,0444	0,0444	0,1333

Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)

$$X^2 = 7,6213, \text{ p-valor} = 0,16$$

Tampoco con los patrones finales (últimos 6 minutos):

Patrón		Patrón Final											
Orden	1	2	3	4	5	6	Orden	1	2	3	4	5	6
1	14	20	11	0	0	0	1	0,3111	0,4444	0,2444	0,0000	0,0000	0,0000
2	13	13	13	1	3	2	2	0,2889	0,2889	0,2889	0,0222	0,0667	0,0444

Test de Pearson de Chi-cuadrado con p-valor simulado (basado en 10.000 réplicas)

$$X^2 = 7,6886, \text{ p-valor} = 0,13$$

El hecho de que sean siempre más los individuos que tuvieron un comportamiento distinto que los que tuvieron el mismo comportamiento, ¿quiere decir algo? Se ha de tener en cuenta que al haber seis patrones de comportamiento distinto es más fácil que el segundo nudibranquio elija un comportamiento alternativo. Se puede contrastar si los comportamientos son

independientes calculando la probabilidad de cada sucesión de posibles comportamientos bajo la hipótesis de independencia y comparando dicha probabilidad con las secuencias observadas de comportamientos mediante un test Chi-cuadrado:

Test Chi-cuadrado para las probabilidades dadas con p-valor simulado (basado en 2.000 réplicas)

$$X^2 = 56,616, \text{ p-valor} = 0,085$$

El p-valor obtenido indica que no hay evidencia de que el comportamiento del primer individuo condicione de alguna manera el comportamiento del segundo (al menos el patrón global). Podemos realizar la misma comprobación comparando los comportamientos de los últimos 6 minutos del primero con los últimos 6 minutos del segundo:

Test Chi-cuadrado para las probabilidades dadas con p-valor simulado (basado en 2.000 réplicas) $X^2 = 37,716$, p-valor = 0,23

Incluso se podría comprobar si el comportamiento global seguido por el primer espécimen condiciona los 9 primeros minutos del segundo:

Test Chi-cuadrado para las probabilidades dadas con p-valor simulado (basado en 2.000 réplicas) $X^2 = 27,037$, p-valor = 0,62

O si el comportamiento de los últimos 6 minutos del primer nudibranquio condiciona el comportamiento en los primeros 9 minutos del segundo:

Test Chi-cuadrado para las probabilidades dadas con p-valor simulado (basado en 2.000 réplicas) $X^2 = 59,835$, p-valor = 0,073

Como se puede ver, en ningún caso se detecta significación. Por lo que no hay evidencia de que el comportamiento de un individuo condicione el comportamiento del siguiente.

5.3. Alimentación de *Plocamopherus maderae*

La especie *Plocamopherus maderae* (Lowe, 1842) ha sido descubierta relativamente hace poco tiempo, por lo que apenas se sabe algo de su biología y ecología. De hecho, en el trabajo de recopilación bibliográfica sobre alimentación de nudibranchios realizado por Gary McDonald (List of the Worldwide Food Habits of Nudibranchs, 1997) no aparece una sola mención a los hábitos alimentarios de esta especie macaronésica.

Sabiendo de la gran importancia que tiene el conocimiento de la dieta alimentaria de estos organismos, y con el fin de profundizar un poco más en la valiosa información que aportan estos sustratos alimentarios tan específicos (en muchos casos monoespecíficos) y ampliarla al respecto, se ha estudiado esta especie desde dos puntos de vista diferente. Primero se procedió a estudiar mediante un experimento, la preferencia alimentaria para observar si existía alguna elección significativa de sustrato.

Para ello, se eligieron tres sustratos potenciales (dos algas y un hidrozoo) donde la especie *Plocamopherus maderae* había sido observada mayormente:

1. *Lobophora variegata* (alga parda)
2. *Peyssonelia inamoena* (alga roja)
3. *Crisularia gracilis* (antigua *Bugula gracilis*) (hidrozoo)

En un acuario cuadrado de 30x20x20 cm se introducen los alimentos potenciales y 7 individuos, y durante 40 minutos se observa el comportamiento de los mismos. Posteriormente se limpia el recipiente y se reintroducen nuevas cantidades de los 3 alimentos y otros 7 individuos diferentes a modo de réplica:

Pasados 10 min:

- 8 individuos en *Lobophora variegata*
- 4 individuos en *Peyssonelia inamoena*
- 0 individuos en *Crisularia gracilis*
- 2 individuos en ningún alimento

Pasados 20 min:

- 6 individuos en *Lobophora variegata*
- 4 individuos en *Peyssonelia inamoena*
- 0 individuos en *Crisularia gracilis*
- 4 individuos en ningún alimento

Pasados 30 min:

- 4 individuos en *Lobophora variegata*
- 2 individuos en *Peyssonelia inamoena*
- 2 individuos en *Crisularia gracilis*
- 4 individuos en ningún alimento

Pasados 40 min:

- 6 individuos en *Lobophora variegata*
- 3 individuos en *Peyssonelia inamoena*
- 0 individuos en *Crisularia gracilis*
- 5 individuos en ningún alimento

A la vista de los penosos resultado obtenidos, y viendo que no eran significativos en cuanto a la predilección de ninguno de los tres posibles alimentos, se optó por una segunda línea de investigación más drástica; el estudio de contenidos estomacales.

Para ello se procedió a la recolección y fijación de individuos en formaldehído tamponado al 70% nada más salir del agua, con el fin de evitar la digestión de los contenidos estomacales que posteriormente serían analizados.

De los 7 contenidos estomacales estudiados, el único alimento que se observó corresponde a las partes calcáreas duras del género de briozoo *Scrupocellaria* (observación personal del Dr. Javier Aristegui), de las que en Canarias existen 5 especies: *S. bertholettii*, *S. incurvata*, *S. maderensis* y *S. scrupea*.

Por tanto podemos concluir que la especie *Plocamopherus maderae*, se alimenta (al menos) de briozoos de las especies *Scrupocellaria* durante los primeros meses del año (de febrero a abril).

Habría que proseguir con la recolección y disección de individuos de la especie durante todo el año para ver si su dieta varía estacionalmente y se alimenta de otros sustratos, o si por el contrario su dieta está altamente especializada (como ocurre en la mayoría de los nudibranchios) y solamente se alimenta de este género de briozoos.

5.4. Resultados

La razón de calcular el p-valor por simulación obedece a que la comparación de los datos observados en cada tabla con la hipótesis nula (no hay diferencia en comportamiento según el orden de introducción en el tanque), se debe realizar mediante un test de Chi-cuadrado. Pero este test requiere, como condiciones técnicas para su aplicación, que la frecuencia esperada de cada casilla sea mayor que 1 y que al menos el 80% de las frecuencias esperadas sean mayores que 5. Estas condiciones no se cumplen, ya que hay muchas casillas vacías. En este caso hay dos alternativas: agrupar observaciones (esta posibilidad se rechaza al no existir un criterio de agrupación previamente definido y a la heterogeneidad de las observaciones), u obtener el p-valor del test mediante simulación: en este caso, el programa estadístico R simula varios miles de tablas bajo la hipótesis de que no hay asociación entre las variables filas y columnas (orden de introducción en el tanque y comportamiento), y compara las tablas que se han observado con las que se han simulado; si la mayor parte de las veces lo que se observa se parece mucho a lo que se simula bajo la hipótesis de ausencia de asociación, se concluye que tal hipótesis es aceptable.

El p-valor cuenta la proporción de tablas simuladas que son más "raras" (distan más de la hipótesis nula) que la tabla observada; si el p-valor fuera pequeño (menor que el 5%), significaría que la tabla que se observa es muy rara bajo la hipótesis nula (ya que hay muy pocas tablas más raras que ella), y dicha hipótesis se rechazaría. En caso contrario se aceptaría.

Dada la naturaleza de este proceso, es esperable que haya diferencias entre los p-valores de distintas simulaciones.

5.5. Discusión

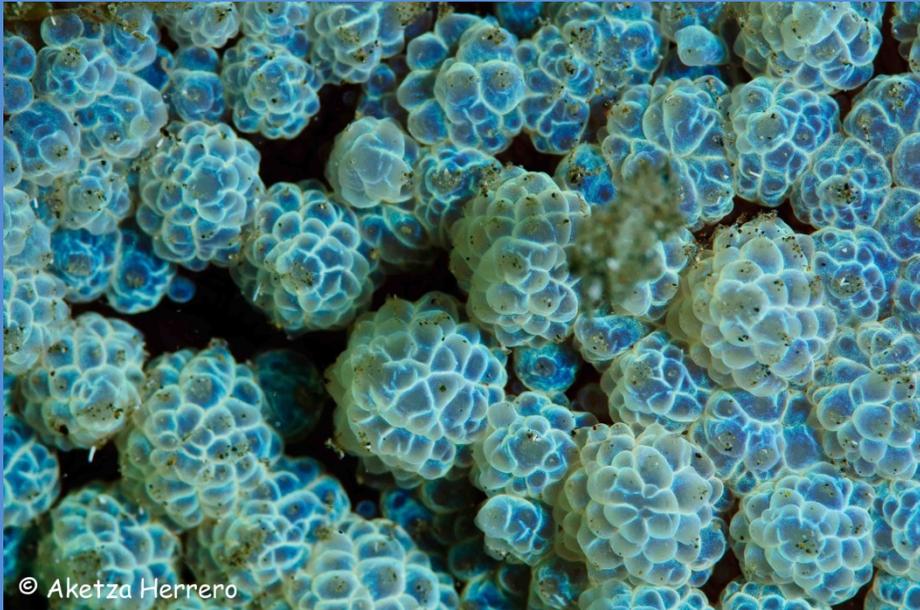
Según lo observado en este experimento, los datos no permiten asegurar que los individuos sigan rastros químicos por individuos precedentes, a la hora de establecer una ruta hacia lugares óptimos de alimentación. Más bien parece que el patrón de comportamiento es un poco aleatorio, siguiendo, cada individuo, diferentes vías en función de parámetros o información no determinada en el experimento. Por ejemplo, se puede pensar que un individuo siga el rastro de otro individuo anterior, en función de los componentes de ese rastro, si indica que ese individuo se ha alimentado de una presa óptima, o incluso puede servir para todo lo contrario; si hay un exceso de rastros en una dirección, indicará que hay una alta densidad de competidores en dicha dirección, lo cual puede permitir al individuo optar por vías alternativas. Por tanto, el experimento en sí mismo no permite discernir cuales son las circunstancias que en cada momento el individuo prioriza a la hora de establecer la ruta hacia un sustrato óptimo entre los posibles a elegir.

Tabla 16. Combinatoria de patrones, especies y réplicas.

Réplica	Spp.	pg1	pg2	pg3	ini1	fin1	ini2	fin2	ini3	fin3	dif12	dif23	dif123	findif12	findif23	findif123
A	1-1-1	1	6	2	6	1	2	1	2	2	1	1	1	0	1	0
B	2-2-2	2	3	1	2	2	3	2	1	1	1	1	1	0	1	0
C	3-3-3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
1	1-2-2	1	2	2	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	0
2	3-1-1	2	1	2	2	2	1	1	2	2	1	1	0	1	1	0
3	2-1-1	2	3	2	3	2	3	3	2	2	1	1	0	1	1	0
4	1-3-3	2	1	6	2	2	6	1	3	1	1	1	1	1	0	0
5	3-2-2	2	3	1	6	2	3	1	6	1	1	1	1	1	0	0
6	2-3-3	3	6	2	3	3	4	1	6	2	1	1	1	1	1	1
7	1-2-2	2	3	6	2	2	3	3	4	1	1	1	1	1	1	1
8	3-1-1	2	3	3	6	2	6	2	3	3	1	0	0	0	1	0
9	2-1-1	3	2	3	3	3	2	3	6	3	1	1	0	0	0	0
10	1-3-3	1	5	3	1	1	5	5	3	3	1	1	1	1	1	1
11	3-2-2	3	4	2	3	3	4	4	2	2	1	1	1	1	1	1
12	2-3-3	3	5	1	3	3	5	5	6	1	1	1	1	1	1	1
13	2-2-2	3	1	3	3	1	1	1	6	3	1	1	0	0	1	0
14	1-1-1	2	1	2	2	3	1	1	2	2	1	1	0	1	1	1
15	3-3-3	1	3	2	1	1	3	3	6	2	1	1	1	1	1	1
16	2-2-2	3	6	2	6	3	3	3	2	2	1	1	1	0	1	0
17	1-1-1	2	2	2	2	2	2	3	2	2	0	0	0	1	1	0
18	3-3-3	2	2	2	6	2	6	2	6	2	0	0	0	0	0	0
19	2-2-2	6	3	6	1	3	3	6	4	1	1	1	0	1	1	1
20	1-1-1	2	2	2	2	3	2	2	2	2	0	0	0	1	0	0
21	3-3-3	6	1	2	3	1	1	1	2	2	1	1	1	0	1	0
22	2-2-2	3	3	3	3	3	6	3	3	3	0	0	0	0	0	0
23	1-1-1	1	6	6	1	1	3	1	4	2	1	0	0	0	1	0
24	3-3-3	2	6	2	2	2	6	3	6	2	1	1	0	1	1	0
25	2-2-2	4	4	3	4	1	6	1	3	3	0	1	0	0	1	0

5. Selección de sustrato

Réplica	Spp.	pg1	pg2	pg3	ini1	fin1	ini2	fin2	ini3	fin3	dif12	dif23	dif123	findif12	findif23	findif123
26	1-1-1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0
27	3-3-3	1	3	2	1	1	6	6	2	2	1	1	1	1	1	1
28	2-2-2	2	3	1	6	2	3	3	6	1	1	1	1	1	1	1
29	1-1-1	2	2	2	2	2	6	2	2	2	0	0	0	0	0	0
30	3-3-3	3	2	4	3	3	2	2	4	2	1	1	1	1	0	0
31	2-2-2	2	3	3	2	2	3	3	3	2	1	0	0	1	1	0
32	1-1-1	2	1	3	2	2	1	1	6	3	1	1	1	1	1	1
33	3-3-3	2	2	2	6	2	6	2	6	2	0	0	0	0	0	0
34	2-2-2	6	3	3	6	3	3	3	3	3	1	0	0	0	0	0
35	1-1-1	6	3	2	3	1	6	5	2	2	1	1	1	1	1	1
36	3-3-3	2	3	2	2	2	3	2	2	2	1	1	0	0	0	0
37	2-2-2	3	3	1	3	2	3	3	1	1	0	1	0	1	1	1
38	1-1-1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	0
39	3-3-3	3	2	2	3	1	6	2	2	4	1	0	0	1	1	1
40	2-2-2	3	1	3	6	1	1	2	2	3	1	1	0	1	1	1
41	1-1-1	1	6	2	1	1	6	2	2	2	1	1	1	1	0	0
42	3-3-3	2	3	2	2	2	3	3	6	2	1	1	0	1	1	0



Capítulo 6. *Ecología*

6.1. Introducción y objetivos

Aunque la mayoría de los opistobranquios son organismos bentónicos, algunas especies son de tipo pelágico, que viven suspendidas en la columna de agua o flotando en la superficie (Steinberg, 1956; Thompson, 1976), y otras incluso se pegan a cualquier objeto flotante como plásticos, algas o tortugas (Mapstone y Arai, 2009).

Se han observado en todos los ecosistemas marinos, y aunque no suelen ser encontrados normalmente en ambientes extremos, se han descrito varios géneros a profundidades superiores a los 3.000 m, uno de ellos en fuentes hidrotermales (Valdés, 1998).

El tiempo medio de vida de estos organismos varía según las especies, siendo generalmente de un año o menos (Harris, 2013; Ricketts *et al.*, 1985). Así, y de acuerdo con la duración de su ciclo de vida, los opistobranquios se clasifican en tres grupos:

1. Especies subanuales: son especies oportunistas (r) que se reproducen varias veces a lo largo del año, por lo que se dan grandes concentraciones de individuos en un periodo corto de tiempo. Su ciclo de vida suele estar asociado a organismos efímeros de vida corta como hidrozoos, algas u otras especies de opistobranquios, de los que se alimentan masivamente.
2. Especies anuales: son especies de equilibrio (k) que suelen presentar una sola generación anual y se alimentan de organismos presentes a lo largo de todo el año, como briozoos, ascidias y esponjas (Nybakken, 1974).
3. Especies bianuales: unas pocas especies presentan un solo periodo de reproducción con la muerte de los individuos adultos, generando una alta diversidad pero muy bajas densidades (Todd, 1981).

6.1.1. Importancia y usos

La capacidad de los opistobranquios de producir sustancias químicas ha despertado su interés para fines médicos desde la época de los romanos. Muchos de los productos químicos naturales sintetizados por los opistobranquios como las prostaglandinas, productos antibacterianos y fungicidas, estimuladores tumorales, químicos con actividades regenerativas, inhibidores del desarrollo y muchos otros metabolitos secundarios, son actualmente utilizados en farmacología e investigación médica en ensayos clínicos, como por ejemplo contra el cáncer (Flam, 1994), por sus propiedades antineoplásicas y antitumorales (Avila, 1995). De hecho, en las regiones costeras de China se encuentra una pesquería comercial de opistobranquios del género de *Aplysia*, donde sus cuerpos secos se utilizan con fines medicinales (Thompson, 1976).

Las *Aplysias* o liebres de mar, debido a sus grandes y blandos cuerpos, así como sus lentos movimientos, son candidatos ideales para estudiar la fisiología de ganglios y nervios, por lo que su papel es crucial en investigaciones médicas. Debido a la relativa simplicidad de sus sistemas nerviosos y al gran tamaño de sus células nerviosas, los opistobranquios son comúnmente utilizados en laboratorios para estudiar el aprendizaje y comportamiento, constituyendo muchos de los modelos básicos para estudios neurobiológicos (Kandel, 1979).

Recientemente se estudia también la capacidad de ciertas especies de sacoglossos para almacenar orgánulos fotosintéticos funcionales como los cloroplastos (cleptoplastos).

Aunque esta capacidad de producir sustancias tóxicas la han adoptado como defensa frente a la predación, existen pequeñas excepciones donde en algunas culturas los opistobranquios son parte de los hábitos alimenticios del

hombre. En las Islas Kuriles se alimentan de individuos de *Tochuina tetraquetra* (Pallas, 1788), crudos o cocidos, conocidos tradicionalmente con el nombre de *Tochni* (Odhner, 1963). En Fiji recolectan liebres de mar que hierven en leche de coco una vez evisceradas. También se comen crudos los huevos de algunas especies como *Dolabella*. En Chile, Schrödl (1998) describió dos hechos similares: uno al sur en la zona de Valdivia, donde comen especímenes de dóridos, quitándoles las vísceras para ser servidos crudos con limón y salsa picante, o cocidos con otros mariscos y vegetales. El segundo hecho, acaeció en el centro de Chile, donde se comieron individuos de la especie *Doris amarilla* (Pöppig, 1829), aunque esto ha sido finalmente considerado como un acto de desesperación entre las comunidades locales más pobres.

En contrapartida, esta popularidad creciente conlleva ciertos riesgos en algunas especies tropicales, cuyas poblaciones se están viendo mermadas en determinadas áreas debido a su valor como especies ornamentales en el mercado mundial de la acuariofilia (Dionisio *et al.*, 2103; Murray y Watson, 2014). Actividad difícilmente entendible, ya que la alta especialización alimentaria de estos organismos hace prácticamente imposible su mantenimiento en cautividad.

6.1.2. Simbiosis

El caso más destacable que se conoce de simbiosis en los nudibrancos, es el de las zooxantelas que habitan en algunas especies de dendronótidos tropicales y que producen ciertos ciclos químicos que el huésped utiliza para producir energía (Wägele, 2001).

Ciertas especies de sacoglossos, son capaces de almacenar orgánulos fotosintéticos funcionales como los cloroplastos (cleptoplastos), que gracias a

su piel traslúcida les permiten seguir generando azúcares, los cuales son absorbidos y consumidos por parte de estos opistobranquios.

Destaca también el caso del camarón *Periclimenes imperator* (Bruce, 1967), que se encuentra normalmente asociado a grandes dóridos.

6.1.3. Parasitismo

Entre los parásitos más especializados de los opistobranquios se encuentran los copépodos de la familia Splanchnotrophidae, de los que se conoce muy poco, así como de la relación que mantienen con sus huéspedes (Schrödl, 2002).

Recientemente se ha descubierto una especie de gusano de la familia Fecampiidae (Platyhelminthes: Turbellaria), que actúa de endoparásito sobre seis especies de sacoglossos en aguas subtropicales de Japón, y que no se comporta como un parásito normal: no posee órganos externos de vida parasitaria, como los órganos de fijación, y su manera de actuar, recubriendo al huésped con una sustancia sedosa alrededor para formar un capullo e incubar los huevos dentro, puede ser importante para la comprensión de la evolución del parasitismo en platelmintos (Sudo *et al.*, 2011).

6.2. Biogeografía

La mayor biodiversidad de opistobranquios se encuentra en las regiones tropicales, especialmente en el Océano Pacífico (Gosliner y Draheim, 1996; Gosliner, 2002; Bertsch, 2009). A medida que aumenta la latitud, la diversidad de especies disminuye drásticamente a partir de aguas templadas de latitudes medias, hasta las regiones polares, donde solo han sido reportadas unas pocas especies, tanto en el Ártico como en la zona Antártica (Wägele, 1991; Martynov *et al.*, 2006; Kramer, 2010). Dado que la mayoría de especies de opistobranquios tienen larvas planctónicas, pueden ser transportadas por las corrientes a grandes distancias, por lo que presentan una alta tasa de dispersión y, consecuentemente, muestran extensas áreas de distribución geográfica (Edmunds, 1977; Strathmann, 1985; Richards y Possingham, 1995). Sin embargo, las áreas rocosas desde la zona intermareal hasta los 30 metros de profundidad son las más comunes para encontrar estos organismos.

El papel de la biogeografía no consiste solamente en estudiar la ausencia o presencia de especies en un área, si no conocer también su abundancia y la relación predador-presa con el fin de averiguar su papel ecológico en los ecosistemas (Todd, 1981; Tood y Russel-Hunter, 1983; Karuso, 1987). La presencia de diferentes especies en una misma área puede darse durante todo el año o de manera estacional, encontrándose especies con el mismo nicho trófico que compiten en la misma época o mantienen el mismo papel ecológico en diferentes épocas del año, como son el caso de las tres especies de la familia Polyceridae estudiadas en esta tesis.

La distribución geográfica de las especies, en general, se relaciona principalmente con las temperaturas del agua que éstas pueden tolerar, así

como con su alimento (Hermosillo, 2006). De esta manera, se pueden observar variaciones temporales entre regiones geográficamente cercanas, pero con condiciones oceanográficas diferentes. Así, especies euritermas pueden encontrarse en diversas regiones simultáneamente e incluso a lo largo de todo el año, y otras aparecen en ciertas regiones meses después, cuando la temperatura del agua es similar. En el caso concreto de Canarias, podemos encontrar las especies aquí estudiadas pasados unos meses, en lugares relativamente próximos (e.g. El Cabrón y Taliarte), y posteriormente en lugares más alejados como es el noroeste de la isla (e.g. Sardina del Norte).

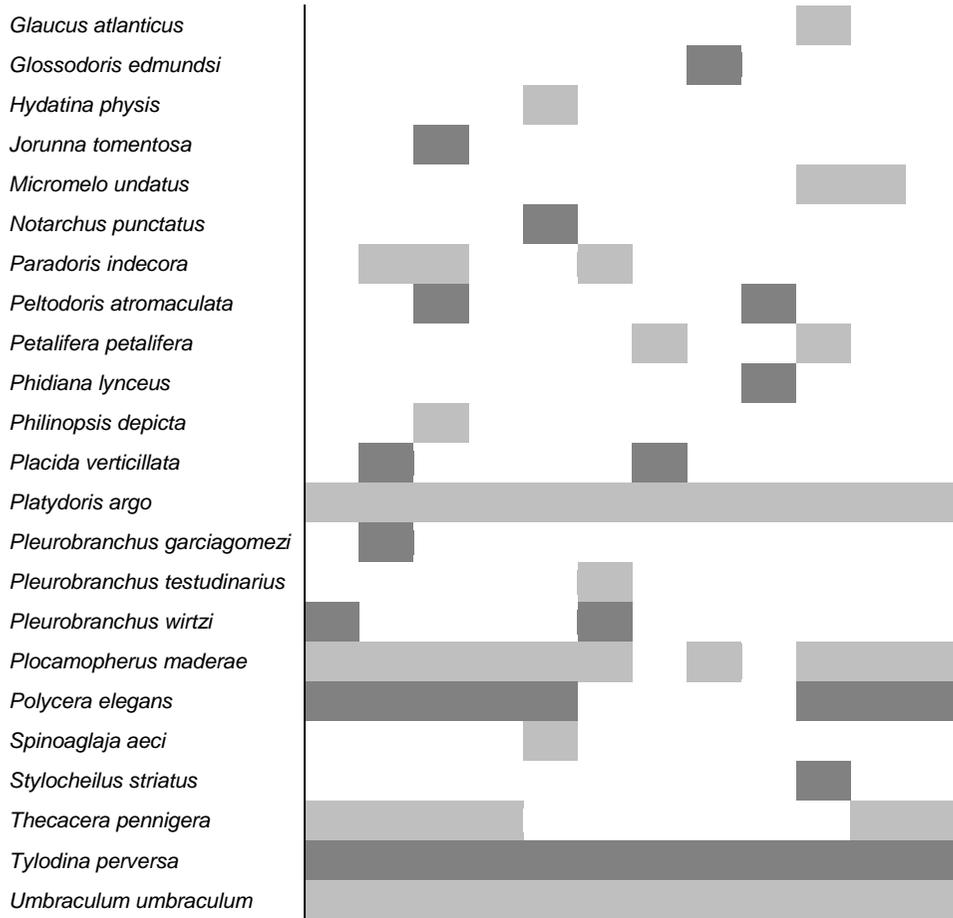
6.2.1. Distribución temporal de las especies en El Cabrón

Asumiendo que la biogeografía es una de las ramas más especulativas de la ecología, sus conclusiones están en constante revisión, de manera que poco a poco se van dando a conocer diversos aspectos ecológicos e incluso la descripción de nuevas especies.

En este contexto, en la tabla 16 se presenta una descripción estacional de las especies observadas desde inicios del 2006 hasta junio del 2015, mediante buceo autónomo con escafandra, mayoritariamente en periodos nocturnos. A lo largo de 478 inmersiones en un intervalo de 9 años, en El Cabrón (costa este de Gran Canaria), se han podido censar 51 especies diferentes, con patrones de abundancia muy diversos e intervalos temporales de presencia también muy variables. Estos patrones cambian de un año a otro en función de las condiciones climáticas reinantes, así como de las variaciones estacionales en la biota.

Tabla 17. Relación de especies censadas en la Playa del Cabrón (este de Gran Canaria) entre 2006 y 2015, indicando los meses del año en que han sido observadas en dicho área.

Especie	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Aegires sublaevis</i>			■	■	■							
<i>Aldisa smaragdina</i>	■	■	■	■				■	■			
<i>Aplysia dactylomela</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Aplysia depilans</i>					■							
<i>Aplysia párvula</i>			■					■	■			
<i>Aplysia punctata</i>							■					
<i>Babakina anadoni</i>		■									■	
<i>Berthella africana</i>	■	■									■	■
<i>Berthella ocellata</i>					■							
<i>Berthellina edwardsii</i>		■	■	■	■				■	■	■	
<i>Coryphella dushia</i>				■								
<i>Caloria elegans</i>		■	■	■	■	■						
<i>Dendrodoris grandiflora</i>					■							
<i>Dendrodoris herytra</i>			■									
<i>Discodoris confusa</i>			■									
<i>Dolabrifera dolabrifera</i>			■									
<i>Doriopsilla areolata</i>								■	■			
<i>Doris bertheloti</i>								■	■			
<i>Facelina annulicornis</i>					■							
<i>Favorinus branchialis</i>		■	■	■	■							
<i>Felimare bilineata</i>	■	■	■	■	■	■						
<i>Felimare fontandraui</i>	■	■	■	■	■							
<i>Felimare picta webbi</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Felimare tricolor</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■		■	
<i>Felimida britoi</i>	■	■	■	■	■				■			
<i>Felimida purpurea</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Flabellina affinis</i>						■			■	■		
<i>Gargamella perezii</i>				■				■				



Como se puede observar en la tabla, muchas son las especies que coexisten en el espacio y tiempo y, sin embargo, poco se sabe de sus papeles tróficos y ecológicos.

A nivel de géneros o familias no se observa una coincidencia de patrones concretos salvo para la familia Umbraculidae, donde las dos especies que la forman (*Tylodina perversa* y *Umbraculum umbraculum*) están presentes durante todo el año. Otras especies de diferentes géneros que también se pueden observar a lo largo de todo el año, son: *Aplysia dactylomela*, *Felimida purpurea*, *Felimare picta webbi* o *Platydoris argo*. Además, a partir de las

tendencias que muestran los datos disponibles, se puede establecer que especies como *Plocamopherus maderae* y *Felimare tricolor* son también de carácter anual.

Por otra parte, *Polycera elegans* y *Thecacera pennigera* de la familia Polyceridae, tienen una marcada estacionalidad invernal, al igual que ciertas especies de la familia Felimare (*Felimare bilineata* y *Felimare fontandraui*).

Atendiendo a la estacionalidad, se observa que el invierno y la primavera (primer semestre del año) son las estaciones con mayor número de especies avistadas, 31 en ambos casos. Curiosamente, durante el periodo en que las aguas son más cálidas en Canarias, y contrariamente a lo esperable, el número de especies disminuye. Así, en los meses de verano (julio a septiembre) el número de especies censadas se redujo a 20, mientras que en otoño sólo se han avistado 18.

Es de destacar que, a pesar de que los nudibrancios son considerados especies de aguas cálidas (Camacho-García *et al.*, 2005; Gosliner *et al.*, 2008), en Canarias hay una clara predominancia de especies invernales o de aguas relativamente más frías.

Otras especies, por su carácter altamente críptico, su pequeño tamaño, o sus hábitos de enterramiento, son muy difíciles de avistar, por lo que el número de datos disponibles sobre las mismas es poco significativo y no permite intuir su ciclo vital. Tal es el caso de *Aegires sublaevis*, *Favorinus branchialis*, *Discodoris confusa*, *Doris bertheloti*, *Aldisa smaragdina*, *Philinopsis depicta*, *Pácida verticilata*, etc. No obstante, muchas especies, simplemente son raras de observar y estos avistamientos son sucesos extraordinarios, como ha ocurrido con *Glossodoris edmundsi*, *Glaucus atlanticus* o *Phydiana linceus*.

6.2.2. Distribución latitudinal de opistobranquios

Los macrobioclimas son las unidades tipológicas de mayor ámbito de la clasificación bioclimática. Realmente son modelos biofísicos, delimitados por ciertos valores latitudinales y climáticos, relacionados con las regiones biogeográficas de la Tierra, que describen las diferentes franjas climáticas mundiales, y que se resumen generalmente en 5 tipos: tropical, mediterráneo, templado, boreal y polar.

El archipiélago canario, debido a su ubicación y a la singularidad de su relieve, se encuentra en una zona de transición entre el clima tropical y el templado, ya que soporta tanto un clima cálido y seco, como precipitaciones y temperaturas más apropiadas de un clima templado.

Haciendo una revisión bibliográfica de diversos autores (Ortigosa, 2001; Cervera, 2004; Hermosillo, 2006; Ballesteros, 2007; Yonow, 2008; García, 2009; Shields, 2009; Yeng-Su, 2009; Chavanich, 2013; Camacho, 2014; Moro-Abad, 2015), podemos extrapolar y tratar de comparar este hecho climático con la diversidad de especies de opistobranquios (Tabla 17). En dicha tabla se pueden observar los cambios en la diversidad, en número de especies, según la latitud, diferentes regiones marinas mundiales y, por ende, de las franjas climáticas.

Tabla 18. Número de especies censadas según regiones marinas, latitud y grandes zonas climáticas de la Tierra.

Referencia	Zona	Nº spp	Latitud	Clima
Garcia,2009	Costa de Portugal	333	39	Templado
Garcia,2009	Caribe	329	15	Tropical
Garcia,2009	Mediterráneo	323	36	Templado
Moro-Abad, 2015	Canarias	310	28	Subtropical
Yonow, 2008	Mar Rojo	275	22	Tropical
Garcia,2009	Costa de Mauritania	261	28	Subtropical
Hermosillo, 2006	México Pacífico	234	18	Tropical
Garcia,2009	Faroos y Canal Mancha	215	60	Boreal
Ballesteros, 2007	Cataluña	205	41	Templado
Shields, 2009	Sudáfrica	204	34	Tropical
Camacho, 2014	Caribe Costa Rica	152	10	Tropical
Chavanich, 2013	Tailandia	136	11	Tropical
Cervera, 2004	Azores	133	37	Subtropical
Garcia,2009	Argentina	127	43	Templado
Garcia,2009	Senegal	121	15	Tropical
Cervera, 2004	Baleares	121	40	Mediterráneo
Cervera, 2004	Madeira	112	32	Subtropical
Garcia,2009	Sureste Atlántico	107	34	Subtropical
Ortigosa, 2001	Golfo México	97	25	Tropical
Garcia,2009	Cabo Hatteras	96	35	Subtemplado
Garcia,2009	Brasil	93	22	Tropical
Yeng Su, 2009	Taiwán	81	23	Tropical
Garcia,2009	Zona Carolina	42	28	Subtropical
Garcia,2009	Península Labrador	37	51	Ártico
Garcia,2009	Magallanes	32	55	Boreal
Shields, 2009	Antártida	17	85	Antártico
Garcia,2009	Ártico Oriental	16	72	Ártico

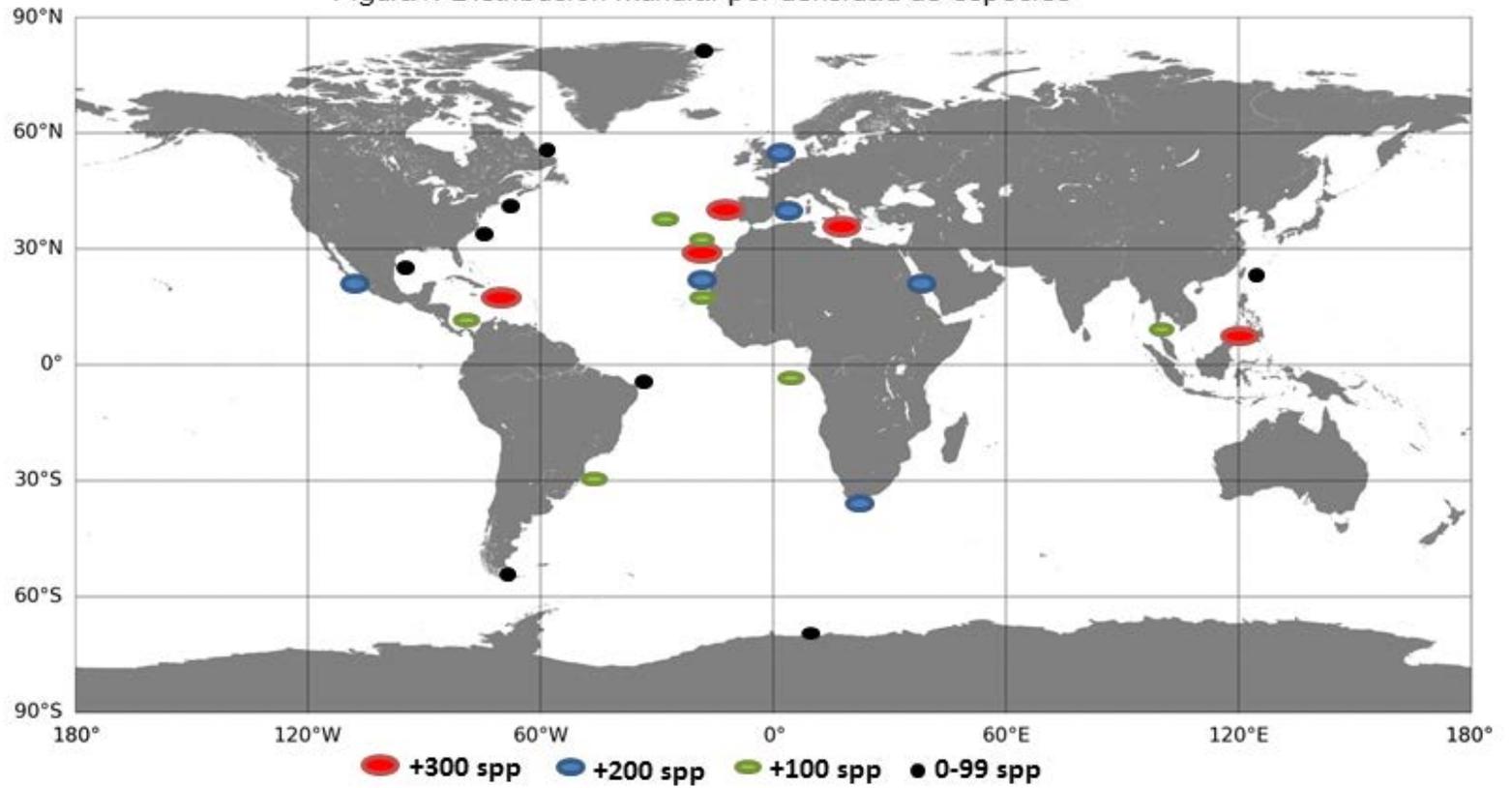
Atendiendo al número de especies de nudibranquios, se observa que la región de Canarias es equiparable en biodiversidad a áreas marinas como

Caribe, Mar Rojo, Mediterráneo y costa atlántica de Portugal, con más de 300 especies reportadas. Es decir, según este criterio, Canarias se situaría en una franja de transición entre áreas tropicales y templadas.

Sin embargo, se observa que a estas regiones, les siguen de cerca, con algunas menos especies, zonas más tropicales que deberían tener mayor número de especies debido a las condiciones climáticas favorables. Esto es posiblemente debido a que en dichas áreas el esfuerzo investigador no se ha desarrollado al máximo y, seguramente, queden aún importantes zonas sin estudiar que proyecten su verdadera diversidad en especies de opistobranquios.

Por lo tanto, se comprueba que sí existe ese efecto de la latitud que permite una mayor diversidad de especies en zonas ecuatoriales y tropicales, y a medida que la latitud aumenta el número de especies disminuye (figura 61). No obstante, esta relación no tiene por qué cumplirse en todos los casos, puesto que hay que considerar que determinadas condiciones climáticas locales pueden alterar la presencia de ciertas especies. Un ejemplo del efecto de dichas condiciones oceanográficas locales pueden ser las costas británicas (García, 2009), donde el efecto de la rama descendente de la Corriente del Golfo puede permitir la presencia de un número más elevado de especies del que posiblemente correspondería por la latitud. Igualmente, ocurriría en la región central de la costa Atlántica de Estados Unidos, en el Cabo Hatteras (Carolina del Norte), donde por la latitud sería de esperar una mayor diversidad (García, 2009), pero posiblemente esto no ocurre por los efectos que hasta esta zona tiene aún la corriente fría del Labrador (Talley y McCartney, 1982; Linder, 2005).

Figura 61 Distribución mundial por densidad de especies





© Akeiza Herrero

Capítulo 7. Discusión general

7. Discusión general

Los nudibranquios, comúnmente llamados babosas de mar, son unos pequeños moluscos opistobranquios, que habitan generalmente los litorales de todos los mares. De muy diversas formas y variados colores, gracias a los mecanismos evolutivos y estrategias de defensa que han desarrollado, han perdido la concha (y aun así, se han diversificado de manera notable), por lo que su estudio no ha sido tan prolífero como el resto de gasterópodos. Sin embargo, a raíz del auge del submarinismo y la fotografía submarina, últimamente se ha despertado un inusitado interés en ellos, ya que sus movimientos lentos y llamativos colores, los convierten en objetivos muy fotogénicos. Con el fin de ahondar un poco más en el conocimiento de estos fascinantes animales, se ha procedido al estudio biológico y ecológico de tres especies de nudibranquios que habitan las aguas del este de Gran Canaria.

A nivel general, y particularmente en Canarias, no son muchos los estudios sobre la biología y ecología de estas especies. La mayoría de ellos se centran en aspectos meramente taxonómicos o de distribución de especies. Por ello, la importancia del estudio que aquí se presenta es que, por primera vez en Canarias, se aportan datos biológicos sobre el ciclo de vida de tres especies de la familia Polyceridae, una de las más características del Archipiélago. Esta información puede ser de relevancia, si se piensa en el potencial que muchas de estas especies pueden representar para la industria farmacéutica. Por tanto, puede ser información relevante para entender su dinámica poblacional y realizar una gestión adecuada de este frágil recurso marino.

Como bien es sabido, el crecimiento es una característica específica de cada individuo, pero que de forma muy simple puede ser definida como el incremento de peso o talla con el tiempo (Sussman, 1960; Clark, 1974; Gerrard y Grant, 2006). A su vez, con varios datos de crecimiento se puede crear un patrón de crecimiento, y este a su vez, extrapolarse a una población y crear así el modelo de crecimiento para esa población (Brey y Mackensen, 1997), fundamental para describir su dinámica poblacional a nivel ecológico (Jennings *et al.*, 2001; King, 2007).

En función del tipo de organismo, el crecimiento se puede determinar de diferentes formas. Así, en organismos con estructuras rígidas (conchas, espinas, otolitos), la medición de partes concretas, (el número de anillos o espinas, etc), determinan un patrón de crecimiento (Hernández-García y Bas, 1993; Guerra-Sierra y Sánchez-Lizaso, 1998; Hernández-López *et al.*, 2001; Gosling, 2015).

En el caso de los opistobranquios, al carecer de estructuras rígidas, su crecimiento se asemeja más al de otros moluscos como los pulpos (Hernández-López, 2001; Hernández-López *et al.*, 2001). Sin embargo, en cefalópodos, varios autores han observado que la talla no es un adecuado indicador de la edad en los animales capturados (Mangold y Boletzky, 1973; Hixon, 1980) debido a que ésta varía enormemente dependiendo de factores ambientales, tales como la alimentación y la temperatura del agua (Van Heukelem, 1979; Mangold, 1983), por lo que seguramente sea extrapolable a los opistobranquios.

Aunque en general el ritmo de crecimiento de va disminuyendo progresivamente con la edad, en el caso de los nudibranquios estudiados esto no es así, de manera que se observa que su tasa de crecimiento permanece prácticamente constante en casi todos sus rangos de tallas. El patrón general que siguen los organismos normalmente, es el de crecimiento alométrico

positivo, creciendo más en talla que en peso para llegar cuanto antes a la talla de escape y evitar así la predación. Y una vez que se ha alcanzado la talla de escape, se tiende a crecer más en peso, haciendo acopio de reservas energéticas para la reproducción como último fin.

Por tanto, el método más fiable para determinar el crecimiento de los nudibranchios, es a través del análisis de la progresión modal de la distribución de tallas. Mediante el método NORMSEP, contenido en el programa FiSAT (Gayanilo *et al.*, 2005), muestra que en el este de Gran Canaria, y en el rango de tallas estudiado, *Polycera elegans*, *Thecacera pennigera* y *Plocamopherus maderae* presentan un ritmo de crecimiento muy alto y casi lineal, pero acorde al descrito por el modelo de von-Bertalanffy (Sparre y Venema, 1998). No obstante, la gran plasticidad corporal de estos organismos, generan una alta variabilidad en los datos morfométricos y, por tanto, en la precisión de la determinación del crecimiento.

En el caso de *Plocamopherus maderae*, el análisis de la progresión de las tallas modales confirma que el ritmo de crecimiento de esta especie es relativamente alto ($K=0,4$), similar al descrito para *Octopus vulgaris* o *A. tehuelchus* (Guerra, 1979; Storero *et al.*, 2010). Además, *Plocamopherus maderae* presentó en la población de 3 a 4 cohortes que interactúan de forma simultánea en la zona, y cuya evolución temporal indica que la especie puede alcanzar un talla máxima (L^∞) de 56,70 mm.

Algo similar ocurre con las otras dos especies: *Polycera elegans* mostró entre 2 y 4 cohortes simultáneamente, cuya progresión en el tiempo ponen también en evidencia un ritmo de crecimiento muy alto ($K=5,8$). En este caso, este valor muy alto es posible que esté muy condicionado por la escasa precisión de los datos de tallas o por la falta de individuos de las tallas más grandes de la población. En este sentido, la talla máxima obtenida para esta especie ($L^\infty= 31,50$ mm) es sensiblemente más baja que la descrita

previamente para *P. maderae*. *Thecacera pennigera* presentó una tasa de crecimiento también relativamente alta ($K=1,2$), aunque no tanto como en *P. elegans*. Además, la longitud máxima determinada para esta especie fue la más baja de las obtenidas para las tres especies estudiadas ($L^\infty = 25,20$ mm). No obstante, la tasa de crecimiento obtenida para *T. pennigera* es idéntica a las dadas para otros moluscos, lo que confirma que estas tasas de alto crecimiento son normales (Boby *et al.*, 2011; Jabeur *et al.*, 2012).

Por otra parte, la evolución temporal del Índice de Condición (IK), avala que la presencia de estas tres especies en invierno, está relacionada con la reproducción, de manera que se observa un incremento de peso pero no de tallas (asociado al incremento en peso de las gónadas). Al final del periodo se invierte, de manera que el peso disminuye con motivo de la freza, y poniendo de manifiesto que el periodo reproductivo llega a su fin, como se puede observar en las poblaciones de *Crisularia gracilis*, repletas de ovipuestas.

Respecto a la reproducción de las tres especies de nudibranchios, hermafroditas simultáneos, el estudio histológico de las gónadas masculinas confirma que todos los individuos son maduros y producen constantemente esperma. Sin embargo, el estudio de las gónadas femeninas no permite concluir que se traten de especies semélparas, aunque todos los indicios apuntan a ello, ya que no se han encontrado individuos con las gónadas en regresión o regeneración. Desovan a pulsos sincrónicos las especies *Plocamopherus maderae* y *Polycera elegans* (en principio dos pulsos) y *Thecacera pennigera* lo hace de manera asincrónica (tres o más pulsos), y luego tienden a morir.

Sin embargo no queda claro si esta mortandad está causada por la falta de alimento debido a su alta especialización alimentaria, por las condiciones artificiales del laboratorio, o simplemente debido al esfuerzo reproductivo, en

definitiva a su ciclo vital. En un próximo experimento en el medio, saldremos de dudas.

El comportamiento reproductor de las tres especies es bastante similar y homogéneo: hermafroditas simultáneos con fecundación cruzada interna (Todd y Doyle, 1981), con un comportamiento típico descrito para los nudibranchios (Longley y Longley, 1984), mediado a través de un cortejo sencillo y relativamente rápido entre dos individuos: en torno a 15 minutos para *Plocamopherus maderae* y *Thecacera pennigera*, y menos de 10 minutos para *Polycera elegans*, pero copulando con un mayor número de parejas seguidas.

Debido al estrés de las condiciones de laboratorio, las especies adoptan la estrategia de carrera competitiva (Maier, 2001), por lo que se pueden observar comportamientos agregativos de hasta 6 individuos. Este mismo estrés parece inducir las ovipuestas en mayor o menor medida (Moal *et al.* 2008; Pourhosein *et al.*, 2012). En el caso de *Plocamopherus maderae*, incluso sin estar madura o sin fecundar, posible motivo por el que ha sido imposible realizar con éxito el desarrollo embrionario.

Las oviposturas han sido similares en aspecto y forma (acintadas y en espiral) con ligeras variaciones de longitud y peso, pero con ovicápsulas ligeramente achatadas y con un solo embrión. *Polycera elegans* es la que presenta una menor fecundidad media de 19.327,6 huevos por puesta, frente a los 27.878,8 de *Thecacera pennigera*, o los 49.837,7 de *Plocamopherus maderae*.

Por otra parte, y con el fin de estudiar el mecanismo de selección de sustrato o de seguimiento de rastro químico de un congénere intra/interespecífico, se propuso un experimento con 4 sustratos diferentes, y se procedió a realizar diversas combinaciones de introducción de individuos para observar el comportamiento y analizar si seguían alguna pauta a la hora

de establecer rutas óptimas de alimentación. La experiencia demostró que no siguen ningún patrón lógico independientemente de la baja o alta competencia intra/interespecífica, por lo que el experimento en sí mismo no permite discernir cuales son las circunstancias que en cada momento el individuo prioriza a la hora de establecer la ruta hacia un sustrato óptimo entre los posibles a elegir.



Capítulo 8. Conclusiones

8. Conclusiones

1. *Plocamopherus maderae*:

- 1.1. El Factor de Condición se incrementó entre los días 9 y 17 de marzo, para luego descender hacia final de mes. En general, se observa que los individuos de esta especie tienden a mostrar un incremento de peso, respecto al correspondiente a la relación talla-peso, para luego mostrar mayoritariamente un comportamiento opuesto, con una importante pérdida de peso corporal.
- 1.2. La distribución de tallas indicó la presencia de 3 a 5 cohortes simultáneas. El rango de tallas de la especie osciló entre 16,44 y 51, 2 mm de largo. A partir del análisis de la progresión modal, se estimaron una $L_{\infty} = 56,70$ mm y una $K=0,4$.
- 1.3. En las gónadas femeninas de esta especie se observan dos cohortes de ovocitos: unos pocos ovocitos en los estados I y II, que coexisten dentro del ovocisto con otros ovocitos normalmente en estado III. Por todo y esto y por la ausencia de ovocitos en regeneración, se deduce que es una especie semélpara, reproductora parcial ya que desova a pulsos, y sincrónica puesto que aparecen claramente diferenciadas dos modas de ovocitos. La espermatogénesis es asincrónica porque los espermatozoides se encuentran en diferentes estados, de manera que los individuos siempre están produciendo espermatozoides.
- 1.4. Las oviposturas presentaron forma acintada, enrolladas en espiral, con hasta cinco vueltas y de color naranja rojizo intenso. Los pesos oscilaron entre 0,1674 y 0,2406 g y la longitud varió desde 94 hasta 155 mm. Las ovicápsulas son de forma esférica ligeramente achatadas, con un solo embrión por cápsula, excepto en los extremos donde aparecieron cápsulas vacías. El tamaño de estas ovicápsulas varía

entre 0,1 y 0,07 mm de diámetro. La fecundidad total teórica estimada, varió entre 39.892 y 58.064 ovicápsulas por oviposición.

1.5. La especie *Plocamopherus maderae*, se alimenta al menos de briozoos de especies del género *Scrupocellaria* durante los primeros meses del año (de febrero a abril).

2. *Polycera elegans*:

2.1. El Factor de Condición disminuyó progresivamente de principios a finales del mes de marzo, pasando de 1,32 a 0,82.

2.2. La distribución de tallas mostró la presencia de 2 a 4 cohortes simultáneas. El rango de tallas de la especie osciló entre 7,95 y 33,56 mm de largo. A partir del análisis de la progresión modal, se estimaron una $L_{\infty} = 31,50$ mm y una $K=5,8$.

2.3. En las gónadas femeninas de esta especie se observan dos cohortes de ovocitos diferenciadas: una cohorte en estado previtelogénico que coexiste dentro del ovocisto con otra cohorte en vitelogénesis. Por todo y esto y por la ausencia de ovocitos en regeneración se deduce que es una especie semélpara, reproductora parcial ya que desova a pulsos, y sincrónica puesto que aparecen claramente diferenciadas dos modas de ovocitos. La espermatogénesis es asincrónica porque los espermatocistos se encuentran en diferentes estados, de manera que los individuos siempre están produciendo espermatozoides.

2.4. Las oviposturas presentaron forma acintada, enrolladas en espiral con hasta dos vueltas de color naranja pálido. Los pesos oscilaron entre 0,0299 y 0,078 g y la longitud varió desde 21 hasta 31 mm. Las ovicápsulas son de forma esférica, con un solo embrión por cápsula, con un tamaño que varía entre 0,04 y 0,08 mm de diámetro, y conformadas por dos capas de ovicápsulas, de manera que la fecundidad total estimada, varió entre 12.195 y 28.803 embriones por ovipostura.

3. *Thecacera pennigera*:

- 3.1. El Factor de Condición disminuyó progresivamente de principios a finales del mes de marzo, pasando de 1,65 a 1,12.
 - 3.2. La distribución de tallas mostró la presencia de 3 cohortes simultáneas. El rango de tallas de la especie osciló entre 6,89 y 22,85 mm de largo. A partir del análisis de la progresión modal, se estimaron una $L_{\infty}=25,20$ mm y una $K=1,2$.
 - 3.3. En las gónadas femeninas de esta especie se observan al menos tres cohortes de ovocitos: ovocitos previtelogénicos, ovocitos vitelogénicos tempranos y ovocitos vitelogénicos maduros. Por todo esto y por la ausencia de ovocitos en regeneración, se deduce que es semélpara, reproductora parcial ya que desova a pulsos, y asincrónica porque aparecen múltiples cohortes de ovocitos en diferentes fases de maduración. La espermatogénesis es asincrónica porque los espermatocistos se encuentran en diferentes estados, de manera que los individuos siempre están produciendo espermatozoides.
 - 3.4. Las oviposturas presentaron forma acintada, enrolladas en espiral con hasta dos vueltas, de color cremoso. Los pesos oscilaron entre 0,0468 y 0,0705 g, y la longitud varió desde 25 hasta 44 mm. Las ovicápsulas son de forma esférica ligeramente achatadas, con un solo embrión por cápsula, con tamaños que varían entre 0,04 y 0,06 mm de diámetro, y conformadas por dos capas de ovicápsulas, de manera que la fecundidad total estimada, varió entre 18.997 y 34.807 embriones por oviposición.
4. No se han observado evidencias significativas de que los individuos de las tres especies de nudibranquios estudiadas, utilicen rastros químicos dejados por sus coespecíficos a la hora de establecer una ruta hacia lugares óptimos de alimentación.

5. En la costa este de Gran Canaria se han podido censar 51 especies diferentes, con patrones de abundancia muy diversos e intervalos temporales de presencia también muy variables. *Tylodina perversa*, *Umbraculum umbraculum*, *Aplysia dactylomela*, *Felimida purpurea*, *Felimare picta webbi*, *Platydoris argo*, *Plocamopherus maderae* y *Felimare tricolor* están presentes todo el año.
6. Durante el invierno y la primavera están presentes el mayor número de especies (31), mientras que el número de especies disminuye en verano (20) y otoño (18). *Polycera elegans* y *Thecacera pennigera* tienen una marcada estacionalidad invernal.
7. Atendiendo al número de especies de nudibranchios, se observa que la región de Canarias es equiparable en biodiversidad a áreas marinas como: Caribe, Mar Rojo, Mediterráneo y costa atlántica de Portugal, con más de 300 especies reportadas. Canarias se situaría en una franja de transición entre áreas tropicales y templadas.



Capítulo 9. Bibliografía

9. Bibliografía

Aguado Gimenez, F., 2000. Relaciones depredador-presa en organismos marinos: aposematismo en moluscos opistobranquios. Tesis Doctoral, Universidad de Murcia. 1-191pp.

Anderson, R.O., S.J. Gutreuter, 1983. Length, weight, and associated structural indices. In Fisheries Techniques (L. A. Nielsen & D.L. Johnson, eds), 283-300pp. Bethesda: American Fisheries Society.

Arango, C.P., G.D. Brodie, 2003. Observations of predation on the tropical Nudibranch *Okenia* sp. by sea spider *Anoplodactylus longiceps* Williams (Arthropoda: Pycnogonida). *The Veliger*, 46 (1):99-101.

Arístegui, J., E.D. Barton, X.A. Alvarez Salgado, A.M.P. Santos, F.G. Figueiras, S. Kifani, S. Hernández-León, E. Mason, E. Machu, H. Demarcq, 2009. Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling (Review). *Progress in Oceanography*, 83:33-48.

Arístegui, J., P. Sangrà, S. Hernández-León, M. Cantón, A. Hernández-Guerra, J. Kerling, 1994. Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Research*, 41:1509-1525.

Ávila, C., 1995. Natural products of opisthobranch molluscs: A biological review. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 33:487-559.

Baba, K., I. Hamatani, 1964. The anatomy of *Favorinus japonicus* Baba (Nudibranchia-Eolidoidea). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 12(2):41-46.

Baba, K. 1966a. Record of *Herviella albida* new specie from Seto, Kii, Japan (Nudibranchia - Eolidoidea). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 13(5):361-363, pl. 15.

Baba, K., 1966b. The anatomy of *Herviella yatsui* (Baba, 1930) and *H. affinis* Baba, 1960 (Nudibranchia - Eolidoidea). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 14:1-6, pls. 1-2.

Baba, K., 1966c. Gross anatomy of the specimens of the shelled sacoglossan *Volvatella* (= *Arthessa*) collected from Okino-Erabu Island, Southern Kyushu, Japan (Nudibranchia). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 14(3):197-205, pls 7-10.

Baba, K., 1967. Supplementary notes on the anatomy of metaruncina *Setoensis* (Baba, 1954), (N.G.) (opisthobranchia-Cephalaspidea). *Mar. Bioi. Lab.*, XV (3):185-197.

Bacallado, J.J. *et al.*, 1983. Echinodermata (Canary Islands). Provisional check-list. Galway. 24-29 Sept., 149-151pp.

Bacallado, J.J., E. Moreno, A. Perez-Ruzafa, 1984. Echinodermata (Canary Islands). Provisional check-list. Proceedings of 5th International Echinoderm Conference, Galway. 149-151pp.

Bain, B., 1991. Some observations on biology and feeding behavior in two southern California pycnogonids. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 61(1):63-64.

Barnard, K.H., 1933. Description of a new species of Thecacera. *Journal of Conchology*, 19:294-295.

Bas, C., 1964. Aspectos del crecimiento relativo en peces del Mediterraneo occidental. *Inv. Pesq.*, 27:13-119.

Bas, C., J.J. Castro, V. Hernández-García, J.M. Lorenzo, T. Moreno, J.G. Pajuelo, A.G. Ramos. 1995. *La pesca en Canarias y áreas de influencia*. Ediciones del Cabildo Insular de Gran Canaria, Madrid. 331pp.

Behrens D.W., A. Hermosillo, 2005. *Easter Pacific Nudibranchs: A Guide to the Opisthobranchs from Alaska to Central America*. Sea Challengers, Monterey, California, USA. 137pp.

Behrens, D. *et al.*, 2005. *Nudibranch Behavior* New World Publications. 176pp.

Behrens, D.W., 1991. *Pacific coast nudibranchs*. Sea Challenger, Monterey, California.

Bergh L.S.R., 1894. Eine gattung con Polyceraden (Greilada) *Archi für Naturgeschichte*, Berlin, 60(1):1-6.

Bergh, L.S.R., 1892. System der Nudibranchiaten Gasteropoden. Malacologische Untersuchungen. Reisen im Archipel der Philippinen von Dr. Carl Gottfried Semper, 2: 995–1165.

Bertsch, H., A.Hermosillo. 2007. Biogeografía alimenticia de los Opisthobranchios del Pacífico Noreste Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México. Rios-Jara, E., M. C., Esqueda-Gonzalez y C. M, Galvan-Villa (eds). Universidad de Guadalajara, México, 286 pp.

Bertsch, H., 2009. Book review of Indo-Pacific nudibranchs and sea slugs (Gosliner, Behrens y Valdés, 2008), with comparisons of global and Indo-Pacific opisthobranch taxonomic biodiversity and biogeography. Opisthobranch Newsletter 30:1–9.

Beverton, R. J. H., S. J. Holt, 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Gt. Britain, Fishery Invest., Ser. II, Vol. XIX, 533pp.

Bigatti, G., M.Marzinelli, P.E. Penchaszadeh, 2008. Seasonal reproduction and sexual maturity of *Odontocymbiola magellanica* (Neogastropoda: Volutidae) in Patagonian shallow waters, Argentina. Invertebr. Biol., 127(3):314-326.

Bigatti, G., N.Ciocco, 2008. Volutid snails as an alternative resource for artisanal fisheries in northern patagonic gulfs availability and first suggestions for diving catches. J.Shellfish Res., Vol.27:1-5.

Blainville, M.H., 1824. Dictionnaire des Sciences Naturelles. Vol.32. Levrault: Paris & Strasbourg. 567pp.

Boby, I., M.Srinivasan, S.Balakrishnan, 2011. Age and growth of *Octopus aegina* (Gray, 1849) from Mandapam Coastal Waters (Palk bay), southeast Coast of India. Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 6(2):161-169.

Bonar, D., 1978. Morphogenesis at metamorphosis in opisthobranch mollusks. Chia, F. y M. Rice (eds.) Settlement and metamorphosis of marine invertebrates larvae. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, New York. 177-196pp.

Bouchet, P., J.P.Rocroi, 2005. Classification and nomenclator of gastropod families. Malacologia, 47:1-397.

Brett, J.R., 1979. Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. (Eds.), Environmental Factors and Growth. Fish Physiology, vol. 8:599–675. Academic Press, London.

Brey, T., A. Mackensen, 1997. Stable isotopes prove shell growth bands in the Antarctic bivalve *Laternula elliptica* to be formed annually. Polar Biol., Vol. 17:465-468.

Brown, A.C., 1982 The biology of sandy beach whelks of the genus *Bullia* (Nassariidae). Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 20:309-361.

Brown-Peterson, N. J., D. M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B. J .Macewicz, S. K. Lowerre-Barbieri, 2003. A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science 3:52–70.

Bruce, A.J., 1967. Notes on some Indo-Pacific Pontoniinae III-IX. Descriptions of some new genera and species from the western Indian Ocean and the South China Sea. Zoologische Verhandelingen 87:1–73.

Brusca R.C., G.J. Brusca, 2005. Invertebrados Segunda edición. McGraw-Hill Interamericana.

Burn, R., 1978a. *Marianina rosea* (Provot-Fol, 1930): further records from Australia. Journal of the Malacological Society of Australia, 4(1-2):28.

Burn, R., 1978b. A review of Australian species of *Austrocylichna*, *Nipponatys*, *Cylichnatys* and *Diniatys* (Mollusca: Gastropoda: Haminoeidae). Journal of the Malacological Society of Australia, 4(1-2):93-112.

Burn, R., 1978c. Records of *Philinopsis lineolata* (H. & A. Adams, 1854) from south-eastern Australia. Journal of the Malacological Society of Australia, 4(1-2):6.

Burn, R., 1963. Descriptions of Victorian nudibranchiate Mollusca, with a comprehensive review of the Eolidacea. Mem. Natl. Mus. Melbourne 25:95 – 128.

Camacho-García, Y. et al., 2005. Guía de Campo de las babosas marinas pacífico este tropical California. Academid of Sciences, 131pp.

Carracedo, J.C., 1984. Origen de las islas. Alfonso, L. & Concepción, A. (Eds.) Geografía de Canarias. Ed. Interinsular Canaria S.C. de Tenerife, 1,56-64pp.

Castro, J.J., A.G. Ramos, 2002. The occurrence of *Ranzania laevis* off the Island of Gran Canaria, the Canary Islands related to sea warming. *J. Fish Biol.*, 60: 271-273.

Castro, J.J., V. Hernández-García, 1995. Ontogenetic changes in mouth structures, foraging behaviour and habitat use of *Scmber japonicus* and *Illex coindetti*. *Scientia Marina*, 59(3-4):347-355.

Chaparro, O., 2008. Embryonic encapsulation and maternal incubation: requirements for survival of the early stages of the estuarine gastropod *Crepipatella dilatata*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol.365:38-45.

Cifuentes, R., J. González, G. Montoya, A. Jara, N. Ortiz, P. Piedra, E. Habit, 2012. Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana (Concepción)*, 76(1):101-110.

Clark, G.R., 1974. Growth lines in invertebrate skeletons. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2:77-98.

Cox, I.R., 1960. *British Caenozoic Fossils*. British Museum (Natural History), Londres, 5ª edición, 132pp.

Cuvier, G., 1814. [Pectinibranchia]. In: Blainville, H.M.D. Mémoire sur la classification méthodique des animaux mollusques, et établissement d'une nouvelle considération pour y parvenir. *Bulletin des Sciences par la Société Philomatique de Paris, Zoologie*, 175-180pp.

Cuvier, G., 1817. *Le Règne Animal*. Vol. 2.

Cuvier, G., 1795. Sur un nouveau genre de mollusque. *Bulletin des Sciences de la Société Philomathique de Paris* 1(1):105.

Cuyás, C., J.J. Castro, A.T. Santana-Ortega, E. Carbonell, 2004. Insular stock identification of *Serranus atricauda* (Pisces: Serranidae) through the presence of *Ceratothoa steindachneri* (Isopoda, Cymothoidae) and *Pentacapsula*

cutanea (Myxozoa, Pentacapsulidae) in the Canary Islands. *Scientia Marina*, 68(1):159-163.

Dall, W.H., 1899. Synopsis of the Recent and Tertiary Leptonacea of North America and the West Indies. *Proceedings of the United States National Museum* 21 (1177): 873-897, 2 pls.

Dayrat, B., T.M.Gosliner, 2005. Species names and metaphyly: a case study in Discodorididae (Mollusca, Gastropoda, Euthyneura, Nudibranchia, Doridina). *Zoologica Scripta*, 34(2):199-224.

Dekker, R., 1986. On a small collection of opisthobranch molluscs from Minorca (Balearic Islands, Spain). *Anales de Biología*, 7 (Biología Animal, 2): 3-4.

Dinamopoli, A., A.Klussmann-Kolb, 2010. The long way to diversity – Phylogeny and evolution of the Heterobranchia (Mollusca: Gastropoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55:60–76.

D'Orbigny, A., 1843. Terrains crétacés. Pelecypoda. *Paléontologie française*, 3 (71–90) ,288pp.

Eales, N.B., 1949. Torsion in Gastropoda. *Proc. Malacol. Soc. Lond.*, 53-61pp.

Eales, N.B., 1960. Revision of the world species of *Aplysia* (Gastropoda, Opisthobranchia). *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 5:269-404.

Edmunds, M., 1961. *Polycera Elegans* Bergh: A new species to Britain and discussion of its taxonomy. *J. Mollus. Stud.*, 34 (6):316-321.

Edmunds, M., 1977. Larval development, oceanic currents, and origins of the opisthobranch fauna of Ghana. *Journal of Molluscan Studies*, Vol.43:301-308.

Eliot, C.N.E., 1905. Report upon a collection of Nudibranchiata from the Cape Verde Islands, with notes by C. Crossland. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 7(3):131-159, Pl.14

Felix-Pico, E.F., M. Ramirez-Rodriguez, J.A. Lopez-Rocha, 2015. Secondary production of bivalve population in the Mangroves swamps. The Arid Magrove Forest from Baja California Peninsula, Vol 1. 27-46pp. Rodríguez, R.R., A. F.

González-Acosta & R. Muñ-Salazar (eds.). Nova Science Publishers, Inc. New York.

Fernández-Ovies, C.L., 1981. Contribución a la clasificación morfológica de las puestas de opistobranquios. Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Núm.28.

Férussac AEJPJF d'Audebard de (1821–1822). "Tableaux systématiques des animaux mollusques classés en familles naturelles, dans lesquels on a établi la concordance de tous les systèmes suivis d'un prodrome général pour tous les mollusques terrestres ou fluviatiles, vivants ou fossiles. " Bertrand Sowerby, Paris, Londres.110pp.

Fischer, P., 1883. Manuel de conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles. Paris: Savy. 417–608pp.

Flam, F., 1994. Chemical prospectors scour the seas for promising drugs. Science (New York, N.Y.) 266(5189):1324-1325.

Fleming, J., 1828. A history of British animals, exhibiting the descriptive characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, mollusca, and radiata of the United Kingdom including the indigenous, extirpated, and extinct kinds, together with periodical and occasional visitants. Edimburgo: i–xxiii + 1–565.

Forsythe, J.W., W.F. Van Heukelem, 1987. Growth. P.R. Boyle, (ed), Cephalopod Life.135-156pp.Cycles. Academic, Londres.

Fretter, V., A.Graham, 1994. British prosobranch molluscs: their functional anatomy and ecology. Second edition. The Ray Society of London, London, UK.

Gallardo, C.S., P.E.Penchaszadeh, 2001. Hatching mode and latitude in marine gastropods: revisiting Thorson's paradigm in the southern hemisphere. Mar.Biol., Vol.138:547-552.

Gayanilo Jr FC, P.Sparre, P.Pauly, 2005. FAO-ICLARM stock assessment tools (FiSAT II). Revised version. User's manual. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. Available at:
<http://www.fao.org/docrep/009/y5997e/y5997e00.htm>

Gendron, L., 1992. Determination of the size at sexual maturity of the waved whelk *buccinum undatum* linnaeus 1758 in the gulf of st. Lawrence as a basis for the establishment of a minimum catchable size. *J. Shellfish Res.*, 11:1–7.

Gerrard, D.E., A. Grant, 2006. Principles of animal growth and development. 1st ed. Kendall Hunt Publishing. pp.284.

Gibson, G.D., S. Chia, 1989. Description of a new species of *Haminoea*, *Haminoneacallidegenita* (Mollusca: Opisthobranchia), with a comparison with two other *Haminonea* species found in the northeast Pacific. *Canadian Journal of Zoology* 67(4):914-922.

Giese, A.C., J.S. Pearse, 1974. Introduction. Reproduction of Marine Invertebrates. A. C. Giese & J. S. Pearse (eds.). Academic, Nueva York, EE.UU. 1–49pp.

Giese, A.C., J.S. Pearse, 1977. Reproduction of marine invertebrates. Molluscs: Gastropods and cephalopods, Vol. IV. Academic Press. New York.

Gimenez Casalduero, F., 1997. Relaciones y estrategias tróficas de los opistobranquios: aposematismos, defensa química y retención de cloroplastos. Tesis Doctoral, Universidad de Murcia.

Golikov, A.N., Y.I. Starobogatov, 1975. Systematics of prosobranch gastropods. *Malacologia*, 15: 185-232.

Gómez-Cabrera, M., 1991. Biomasa y actividad metabólica del zooplancton en relación con un efecto de masa de isla en aguas de Gran Canaria. Tesis Doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 247pp.

Goodhart, C.B., 1987. Garstang's hypothesis and gastropod torsion. *J. Mollus. Stud.*, 53:35-36.

Gosliner, T.M., 1981. Origins and relationships of primitive members of the Opisthobranchia (Mollusca: Gastropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 16:197-225.

Gosliner, T.M., 1987. Review of the nudibranch genus *Melibe* (Opisthobranchia: Dendronotacea) with descriptions of two new species. *The Veliger*, 29(4):400-414.

Gosliner, T.M., D.W.Behrens, 1989. Special resemblance, aposematic coloration and mimicry in opisthobranch gastropods. Symposium on the Adaptive Significance of Color in Invertebrates. M. Wicksten, ed. Texas A&M University Press, College Station, TX.1. 27–138pp.

Gosliner, T.M., D.W.Behrens, 1990. Special resemblance, aposematic coloration, and mimicry in opisthobranch gastropods. M. Wicksten (ed.) Adaptive coloration in invertebrates. Texas A & M University Sea Grant Program: College Station, Texas, USA. 127-138pp.

Gosliner, T.M., 1994. New record of Flabellinidae (Opisthobranchia: Aeolidacea) from the tropical Americas, with descriptions of the two new species. Proceedings of the California Academy of sciences, Ser.4, 48(9):171-183, figs.1-10.

Gosliner T.M., R. Draheim, 1996. Indo-Pacific opisthobranch gastropod biogeography: How do we know what we don't know?. American Malacological Bulletin 12 (1/2): 37-43.

Gosliner, T.M., 2001. Aposematic coloration and mimicry in opisthobranch mollusks: new phylogenetic and experimental data. Bollettino Malacol., 37 (5-8):163-170.

Gosliner T.M., 2002. Biodiversity, endemism, and evolution of opisthobranch gastropods on Indo-Pacific coral reefs. Proceedings 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia 23-27 October 2000, Vol. 2.

Gosliner, T.M., D.W.Behrens, A.Valdés, 2008. Indo-Pacific Nudibranchs and Sea Slugs: A Field Guide to the World's Most Diverse Fauna. Sea Challengers Natural History Books & California Academy of Sciences, Gig Harbor, Washington. 425pp

Gosling, E., 2015. Phylogeny and evolution of bivalve molluscs. Marine Bivalve Molluscs, Second Edition.

Granado-Lorencio, C., 1996. Ecología de peces. Secretariado de Publicaciones de la universidad de Sevilla. Sevilla, España. 353pp.

Gray, J.E., 1840. Shells of molluscous animals. Synopsis of the contents of the British Museum., 42:105–152.

Gray, J.E., 1847. A list of the genera of recent Mollusca, their synonyma and types. *Proceedings of the Zoological Society of London* 15:129-219.

Gray, J.E., 1850. Figures of molluscous animals selected from various authors. Grabado para el uso de los estudiantes por M.E. Gray. Volumen 4. Longman, Brown, Green & Longmans, Londres. iv + 219 pp.

Guerra, A., 1979. Fitting a von Bertalanffy expression to *Octopus vulgaris* growth. *Inv. Pesq.*, 43(1):319-326.

Guerra, A., 1992. Mollusca cephalopoda. *Fauna Iberica*, vol. 1. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 327 pp.

Guerra-Sierra A., L. Sánchez-Lizaso, 1998. Fundamentos de explotación de recursos vivos marinos. *Acribia*

Gulland, J.A., 1983. *Fish Stock Assessment*. Wiley, New York: 223 pp.

Harris, L.G., 2013. Nudibranch associations. *Current Topics in Comparative Pathobiology*, 2. Cheng, T.C. (ed).215-316pp. Academic Press. New York.

Haskin, H.H., 1954. Age determination in molluscs. *Transactions of New York Academy of Sciences*, 16(6):300-304.

Hasselblad, V., P.K. Tomlinson, 1971. NORMSEP. Normal distribution separator. In: *Computer programs for fish stock assessment compiled by N.J. Abramson*. *FAO Fish. Tech. Pap.*, (101):11(1):2.1-11(1)2.10.

Haszprunar, G., 1985. The Heterobranchia – a new concept of the phylogeny of the higher Gastropoda. *Z. Zool. Syst. Evol.*, 23:15–37.

Haszprunar, G., 1987. The fine structure of the ctenidial sense organs (bursicles) of Vetigastropoda (Zeugobranchia, Trochoidea) and their functional and phylogenetic significance. *Journal of Molluscan Studies* 53:46-51.

Henry, P.Y., P. Jarne, 2007. Marking hard-shelled gastropods: tag loss, impact on life-history traits, and perspectives in biology. *Invertebrate Biology*, 126:138–153.

Hermosillo, A. *et al.*, 2005. Two Species of Dorid Nudibranchs (mollusca, Opisthobranchia) from Bahía de Banderas, Pacific Coast of Mexico. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, Ser. 4(55):550-560.

Hermosillo A., 2006. Opistobranquios de México: Guía de babosas marinas del Pacífico, Golfo de California y las islas oceánicas Universidad de Guadalajara, Dirección de Artes Escénicas y Literatura, 2006, 143pp.

Hermosillo, A., 2006. Ecología de los opistobranquios (moluscos) de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. Tesis doctoral, Universidad de Guadalajara.

Hernández-García, V., C. Bas, 1993. Análisis de la evolución de las tallas de los cefalópodos explotados en la costa del Sáhara (división 34.1.3 de CEEAF) entre los periodos 1967–70 y 1989–90. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 9(1):215–225.

Hernández-García, V., J. J. Castro, 1998. Morphological variability in *Illex coindetii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) along the North-west coast of Africa. *J.Mar. Biol. Assoc. U.K.* 78:1259–1268.

Hernández-López, J.L., 2001. Biología, ecología y pesca del pulpo común (*Octopus vulgaris*, Cuvier, 1797) en aguas de Gran Canaria. Mem. Tesis Doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

Hernández-López, J.L., J.J. Castro-Hernández, V. Hernández-García, 2001. Age determination from the daily deposition of concentric rings on common octopus (*Octopus vulgaris*) beaks. *Fish Bull.*, 99:679-684.

Herrero, A., M. Ballesteros, E. Madrenas, M. Pontes, *et al.*, 2012-2016 "Polycera elegans" en OPK-Opistobranquis, Publicado: 20/9/2012 en (<http://opistobranquis.info/es/LwcGK>)

Herrero, A., M. Ballesteros, E. Madrenas, M. Pontes, *et al.*, 2012-2016 "Thecacera pennigera" en OPK-Opistobranquis, Publicado: 5/10/2013 en (<http://opistobranquis.info/es/AwCUK>)

Herrero, A., M. Ballesteros, E. Madrenas, M. Pontes, *et al.*, 2012-2016 "Plocamopherus maderae" en OPK-Opistobranquis, Publicado: 6/12/2014 en (<http://opistobranquis.info/es/axGij>)

Hixon, M., 1969. The lifespan of *Octopus vulgaris* Lamarck. Proc. Malacol. Soc. Lond., 38:529–540.

Ihering, H.Von, 1876. 1877- Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken. doi:10.5962/bhl.title.13168

Jabeur, C., T.Nouira, W.Khoufi, D.S.Mosbahi, S.Ezzeddine-Najai, 2012. Age and growth of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, along the east coast of Tunisia. J. Shellfish Res., 31(1):119-124.

Jaiswar, A.K., B.G. Kulkarni, 2002. Length-weight relationship of intertidal molluscs from Mumbai, India. J. Indian Fish. Ass., 29:55-63.

Jennings, S., et al., 2001. Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. Mar. Ecol. Prog. Ser., 213:127–142.

Johnson E.R., T.M. Gosliner, 2012. Traditional taxonomic groupings mask evolutionary history: A molecular phylogeny and new classification of the chomodorid nudibranchs PLoS ONE 7(4): e33479. doi:10.1371/journal.pone.0033479

Jörger, K.M., I.Stöger, Y.Kano, H.Fukuda, T.Knebelsberger, M.Schrödl, 2010. On the origin of Acochlidia and other enigmatic euthyneuran gastropods, with implications for the systematics of Heterobranchia. BMC Evol. Biol. 10. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-10-323>

Jung, D., J.Lee, K. Chang-Bae, 2013. A report on species of phyllidiid and polycerid nudibranch including two species new to Korea. Journal of Species Research, 2(1):7-14.

Jung, D., J.Lee, K. Chang-Bae, 2013. New Records of Four Doridoidean Nudibranchs from Korea Anim. Syst. Evol. Divers., Vol 29(2):191-197.

Kandel, E., 1979. Behavioral Biology of *Aplysia*: A Contribution to the Comparative Study of Opisthobranch Molluscs. W. H. Freeman, San Francisco. 463pp.

Karuso, P., 1987. Chemical ecology of the nudibranchs. Bioorganic Marine Chemistry. Springer.

Kenchington, E. 2003. The effects of fishing on species and genetic diversity. In *Responsible Fisheries and in the Marine Ecosystem*, Chapter 14, pp. 235–253. Ed. by M. Sinclair, and G. Valdimarsson. Food and Agriculture Organization of the United Nations/CABI Publishing, Rome. 426 pp.

Kenchington, E., M. Heino, Einar-Eg Nielsen, 2003. Managing marine genetic diversity: time for action?. *ICES Journal of Marine Science*, 60:1172–1176.

Kessel, E., 1933. Über die schale von *viviparus viviparus* L. und *viviparus fasciatus* müll. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 27 (1):129-198.

King, M., 2007. *Fisheries Biology, Assessment and Management*. Wiley-Blackwell.

Klussmann-Kolb, A., 1999. Comparative histology and ultrastructure of the nidamental glands and egg masses of the Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda): a functional and evolutionary approach. Bielefeld (Germany): Bielefeld University.

Le Cren, C.D. 1951. Length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in perch (*Perca fluviatilis*). *J. Animal. Ecol.*, 20:201-219.

Lindberg, P., P. Nordberg, T. Alminger, A. Brändström, B. Wallmark, 1986. The mechanism of action of the gastric acid secretion inhibitor omeprazole. *J. Med. Chem.*, 29(8):1327-1329.

Linder, C., 2005. Where currents collide: nineteen days at sea in the graveyard of the Atlantic. *Oceanus*, 44 (2): 22-26.

Lipinski, M., 1986. Methods for the validation of squid age from statoliths. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 66(2):505–526.

Lobel, P.S., A.R. Robinson, 1986. Transportation and entrapment of fish larvae by ocean mesoscale eddies and currents in Hawaiian waters. *Deep Sea Res.*, 33:483-500.

Lobel, P.S., A.R. Robinson, 1988. Larval fishes and zooplankton in a cyclonic eddy in Hawaiian waters. *J. Plankton Res.*, 10:1209-1223.

- Longley, A.J., R.D.Longley, 1984. Mating in the gastropod mollusk *Aeolidia papillosa*: behavior and anatomy. *Canadian Journal of Zoology*, 62(1):8-14.
- Lorenzo-Nespereira, J.M. 1992. Crecimiento de la caballa *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) en aguas del archipiélago canario. Tesis Doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. 199 pp.
- Lowe, R.T., 1842. Description of a new dorsibranchiate gasteropod discovered at Madeira. *Proceedings of the Zoological Society of London*, pt. 10, 51-53pp.
- Luna, L.G., 1968. *Manual of Histological Staining Methods of the Armed Forces Institute of Pathology*. McGraw-Hill, Nueva York. 250 pp.
- Maier, R., 2001. *Comportamiento animal: un enfoque evolutivo y ecológico*. McGraw-Hill, Interamericana de España. 608 pp.
- Mangold, K., 1983. *Octopus vulgaris*. *Cephalopod life cycles*, vol. I, species accounts (P. R. Boyle, ed.), 335–364pp. Academic Press, London
- Mangold, K., S.Boletzky, 1973. New data on the reproductive biology and growth of *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.*, Vol.19:7–12.
- Mapstone, G.M., M.N. Arai, 2009. *Siphonophora (Cnidaria, Hydrozoa) of Canadian Pacific Waters*. NRC Research Press, pp33.
- Marín, A., J.D.Ros, 2004. Chemical defenses in Sacoglossan Opisthobranchs: Taxonomic trends and evolutive implications. *Sci. Mar.*, 68 (Suppl. 1):227-241.
- Martynov et al., 2006. Shallow-water opisthobranch molluscs of the Murman coast of the Barents Sea, with new distributional data and remarks on biology. *Ruthenica* 16(1-2): 59-72.
- McDonald, Gary R., J.W.Nybakken, 1997. List of the Worldwide Food Habits of Nudibranchs. UC Santa Cruz Previously Published Works. <http://escholarship.org/uc/item/0g75h1q3>
- McLean, J.H., 1981. The Galapagos Rift limpet *Neomphalus*: relevance to understanding the evolution of a major Paleozoic-Mesozoic radiation. *Malacologia*, 21:291–336.

Medina Guerrero, A., 1986. Histología de la gónada y de la gametogénesis en el molusco nudibranchio *Hipselodoris tricolor* (Gastropoda, Opisthobranchia). Tesis Doctoral, Facultad de Sevilla. 166pp.

Meléndez, B., 1982. Paleontología. Tomo I. Parte general e Invertebrados. 3ª Edición. Ed. Paraninfo. 722pp.

Mikkelsen, P.M. 1998. Review of shell reduction and loss in traditional and phylogenetic molluscan systematics, with experimental manipulation of a negative gain character. *Am. Malacol Bull.* 14(2):201-218.

Mikkelsen, P.M., 2002. Shelled opisthobranchs. *Adv. Mar. Biol.*, 42:67-136.

Millen, S., A. Hermosillo, 2012. Three new species of aeolid nudibrachs (Opisthobranchia) from the Pacific Coast of Mexico, Panama, and the Indopacific, with a redescription and redesignation of a fourth species. *Veliger*, 51(3):145-164.

Milne-Edwards, H., 1848 *Die Zoologie*. Scheible, Rieger & Sattler, Stuttgart, 1848–58.

Miloslavich, P., 1996. Biochemical composition of prosobranch egg capsules. *J. Mollus. Stud.*, 62,133-135pp.

Moal, J., C. Lambert, S. Pouvreau, G. Le Moullac, J.F. Samin, 2008. Temperature as a risk factor in oyster summer mortality. Summer mortality of Pacific oyster *Crassostrea gigas*. The Morest Project. Samain J.F. & H. McCombie (Eds.). Quae Editions

Molina, R., F.L. Laatzén, 1986. Hidrología en a región comprenida entre las Islas canarias Orientales. Marruecos y las Islas Madeiras. Campaña "Norcanarias I". *Bol.Inst.Esp.Oceanogr.*, 3(3):1-16.

Molina, R., F.L. Laatzén, 1989. Hidrografía en la región canaria. Campaña "Canarias I". *Bol.Inst.Esp.Oceanogr.*, 5(2):71-86.

Montagu, G., 1815. Descriptions of several new or rare animals, principally marine, discovered on the South Coast of Devonshire. *Transactions of the Linnean Society of London, Zoology*, 11:1-26.

Morton, J.E., 1957. Morton JE (1957) Torsion and the adult snail: a re-evaluation. Proc. Malacol. Soc. Lond., pp.2-10.

Murua, H., F.Saborido-Rey, 2003. Female Reproductive Strategies of Marine Fish Species of the North Atlantic. J. Northw. Atl. Fish. Sci., Vol.33:23-31.

Najmudeen, T.M., R. Sathiadhas, 2008. Economic impact of juvenile fishing in a tropical multi-gear multi-species fishery. Fish. Res., 92(2-3):322-332.

Newcomb, J.M., A.Sakuraib, J.L.Lillvisb, C.A.Gunaratneb, P.S.Katzb, 2012. Homology and homoplasy of swimming behaviors and neural circuits in the Nudipleura (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia). PNAS, 109 (suppl. 1), 10669–10676pp.

Nybakken, J., 1974. A phenology of the smaller Dendronotacea, Arminacean and Aeolidacean Nudibranchs at Asilomar State Beach over a twenty-seven month period. The Veliger 16(4):370-373.

Odhner, N.H., 1937. *Coryphella islandica* n. sp., a new nudibranchiate mollusc from Iceland. Vidensk Medd Dan Nat hist Foren 101:253–257.

Odhner, N.H. 1939. Opisthobranchiate Mollusca from the western and northern coasts of Norway. Det Kongelige Norske Videnskabernes Selskabs Skrifter, 1:1–93.

Odhner, N.H. 1941. New polycerid nudibranchiate mollusca and remarks on this family. Meddelanden från Göteborgs Musei Zoologiska Ardelning 9:1-20.

Odhner, N.H., 1963. On the taxonomy of the family Tritoniidae. The Veliger 6:48-52.

Ortea Rato J.A., L. Moro, J.J. Bacallado, J.M. Pérez Sanchez, Y. Vallés, 1996. Nuevos datos sobre la fauna de los doridos fanerobranquios (gastropoda, nudibranchia) de las Islas Canarias Rev. Acad. Canar. Cienc., VIII (números 2, 3 y 4), 125-138pp, pls 1-2.

Ortea Rato, J.A., *et al.*, 1996. Nuevos datos sobre la fauna de los doridos fanerobranquios (gastropoda, nudibranchia) de las Islas Canarias. Revista de la Academia Canaria de Ciencias, 8(2,3 y 4), 125-138pp.

Ortea Rato, J.A., J.M.Pérez, 1992. Captura de *Plocamopherus maderae* (Lowe, 1842) (Mollusca: Nudibranchiata) en los archipiélagos de Canarias y Cabo Verde. *Actas del V Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*, 2,229-235pp.

Pallas, P.S., 1788. *Marina varia nova et rariora*. *Nova Acta Acad. Sci. Imp. Petrop.*, 2:229-250.

Palomar, G., M.Pola, E.García Vázquez, 2014. First molecular phylogeny of the subfamily Polycerinae (Mollusca, Nudibranchia, Polyceridae). *Helgol Mar. Res.*, 68:143–153.

Pauly D., G.Gaschütz, 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. *ICES C.M.* 1979/G: 24

Pauly, D. 1994. From growth to Malthusian overfishing: stages of fisheries resources misuse. *Traditional Marine Resource Management and Knowledge Information Bulletin* 3: 7-14. *Traditional Marine Resource Management and Knowledge Information Bulletin*. Marine Resources Programme. South Pacific Commission: Nouméa. ISSN 1025-7497

Pelegrí, J. L., J. Arístegui, L. Cana, M. González, A. Hernández-Guerra, S. Hernández-León, A. Marrero-Díaz, M. F. Montero, P. Sangrá, M. Santana-Casiano, 2005. Coupling between the open ocean and the coastal upwelling region off Northwest Africa: Water recirculation and offshore pumping of organic matter. *J. Mar. Syst.*, 54:3-37.

Pennington, J.T., Fu-Shiang Chia, 1985. Gastropod Torsion: A test of Garstang's Hypothesis. *Biol. Bull.*, 169:391-396.

Pérez-Sánchez, J.M., E. Moreno-Batet, 1991. *Invertebrados Marinos de Canarias*. Ed. Cabildo Insular de Gran Canaria, 335 pp.

Perron, F.E., 1981. The partitioning of reproductive energy between ova and protective capsules in marine gastropods of the genus *Conus*. *Am. Nat.*, 118:110-118.

Philippi, R.A., 1853. *Handbuch der Conchyliologie und Malacozologie* Anton, Halle, 548 p. Brachiopoda: 382-391pp.

Picton, B.E., C.C. Morrow, 1994. A Field Guide to the Nudibranchs of the British Isles. 144pp. Immel Publishing: London. Immel Publishing: London. 144pp.

Pitcher, Tony J., P.J.B.Hart, 1982. Fisheries Ecology. London & Canberra: Croom Helm Ltd. (American edition: The Avi Publ. Co., Inc., Westport, Conn.).414pp.

Poeppig, E.F., 1829. Reise in Chile, Peru und auf dem Amazonenstrome während der Jahre 1827-1832, 2 volumes (1834–36) – Travel in Chile, Peru, and on the Amazon river during the years 1827-1832. Notiz. Geb. Nat. Heilk

Ponder, W.F., D.R. Lindberg, 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. Zoological Journal of the Linnean Society 119(2):83-265.

Portillo A., J.Pérez-Fdez, 1998. Reserva marina de Arinaga (Gran Canaria). Guía submarina. Ayuntamiento de Agüimes, Cabildo de Gran Canaria. 1998.

Pourhosein, S.S., B. Falahatkar, G.A. Takami, I. Efatpanah, 2012. Effects of different photoperiods and handling stress on spawning and reproductive performance of pikeperch *Sander lucioperca*. Anim. Reprod. Sci., 132(3-4):213-222.

Powel, D., 1979. Estimation of mortality and growth parameters for the length frequency of a catch. Raport process-V Réunion Conseil International pour L'Exploitation de la Mer 175,167-169pp.

Pruvot-Fol, A., 1956. Un Aeolidien nouveau des mers tropicales: *Aeolidiopsis ransoni* n. g., n. sp. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 28:228–231.

Pruvot-Fol, A., 1960. Les organes génitaux des opisthobranches. Arch. Zool. Expér. Gén., 99(2):135-223, 33 figs.

Rawlings, T.A., 1994. Encapsulation of eggs by marine gastropods: effects of variation in capsules from on the vulnerability of embryos to predation. Evolution 48(4):1301-1313.

Raya, C. P., C.L.Hernández-González, 1998. Growth lines within the beak microstructure of the *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. Cephalopod biodiversity,

ecology and evolution (A. I. L. Payne, M. R. Lipinski, M. R. Clarke, and M. A. C. Roeleveld, eds.). *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 20:135–142.

Reist, J.D. 1980. Selective predation upon pelvic phenotypes of brook stickleback, *Culea inconstans*, by northern pike, *Esox lucius*. *Canadian Journal of Zoology*, 58(7):1245-1252.

Richards, S.A., H. P. Possingham, B. J. Noye, 1995. Larval dispersion along a straight coast with tidal currents: complex distribution patterns from a simple model *Marine Ecology Progress Series*, Vol.122:59-71.

Ricketts, E.F., J. Calvin, J.W. Hedgpeth, 1985. *Between Pacific tides*. 5th ed. Stanford University Press, California.

Rodríguez, J.M., S. Hernández-León, E.D. Barton, 1999. Mesoscale distribution of fish larvae in relation to an upwelling filament off Northwest Africa. *Deep Sea Res. Part I: Oceanog. Res. Pap.*, 46(11):1969-1984.

Rodríguez, J.M., E.D. Barton, S. Hernández-León, J. Arístegui, 2004. The influence of mesoscale physical processes on the larval fish community in the Canary CTZ, in summer. *Progress in Oceanography*, 62(2-4):171-188.

Runnegar B., C. Bentley, 1983. Anatomy, ecology and affinities of the Australian Early Cambrian bivalve *Pojetaia runnegari* Jell. *Journal of Paleontology*-JSTOR.

Runnegar B., Jr.J.Pojeta, 1985. Origin and diversification of the Mollusca. Trueman, E.R. et al. (Ed.) (1985). *The Mollusca*, Volume 10. Evolution. 1-57pp.

Ruppell, E., F.S. Leuckart, 1828. *Neue wirbellose Thiere des Rothen Meeres. Atlas zu der Reise im nordlichen Afrika von Eduard Ruppell*: 1-22.

Salvini-Plawen, L., 1980. A reconstruction of systematics in the Mollusca (phylogeny and higher classification). *Malacologia*, 19:249-258.

Sangrà, P., A. Pascual, A. Rodríguez-Santana, F. Machín, E. Mason, J. McWilliams, J.L. Pelegrí, C. Dong, A. Rubio, J. Arístegui, A. Marrero-Díaz, A. Hernández-Guerra, A. Martínez-Marrero, M. Auladell, 2009. The Canary Eddy Corridor: a major pathway for long-lived eddies in the subtropical North Atlantic. *Deep-Sea Research*, 56:2100-2114.

Santarelli, L., P. Gros, 1985. Determination de l'age et de la croissance de *Buccinum undatum* (Gasteropoda: Prosobranchia) a l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire. *Oceanol. Acta*, 8: 221-229.

Schrödl, M., 2002. Heavy infestation by endoparasitic copepod crustaceans (Poecilostomatoida: Splanchnotrophidae) in Chilean opisthobranch gastropods, with aspects of splanchnotrophid evolution. *Organisms, Diversity and Evolution*, 2:19-26.

Schrödl, M., 2014. Time to say "Bye-bye Pulmonata?". *SPIXIANA* 37(2):161-164.

Schroeder, P.C., 1987. Endogenous control of gametogenesis. Reproduction of Marine Invertebrates. Giese A.C., J.S.Pearse (eds), Academic Press, New York, EEUU, Vol.9:179-249.

Shigemiyama, Y., M.Kato, 2001. Age distribution, growth, and lifetime copulation frequency of a freshwater snail, *Clithon retropictus* (Neritidae). *Population Ecology*, 43:133-140.

Smith, T., 1967. The development of *Retusa obtusa* (Montagu) (Gastropoda, Opisthobranchia). *Canadian Journal Zoology*, 45(5), 737-764.

Sosa, P., et al., 2003. PIOT de GC.

Sparre, P., S.C. Venema, 1997. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fisheries Technical Paper. 306,1, Rev. 2. FAO, Rome.

Steinberg, J.E., 1956. The pelagic nudibranch, *Cephalopyge trematoides* (Chun, 1889), in New South Wales with a note on other species in this genus. *Proceedings of The Linnean Society of New South Wales* 81:184-192.

Sternberg, R.M., M.P. Gooding, A.K. Hotchkiss, G.A. LeBlanc, 2010. Environmental-endocrine control of reproductive maturation in gastropods: implications for the mechanism of tributyltin-induced imposex in prosobranchs. *Ecotoxicology*, Vol.19:4-23.

Storero, L.P., M. Ocampo-Reinaldo, R. A. González, M.A. Narvarte, 2010. Growth and life span of small octopus *Octopus tehuelchus* in San Matías Gulf (Patagonia: three decades of study). *Mar. Bio.*, 157:555-564.

Strathmann, R.R., 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution*, 32:894-906.

Strathmann, R.R., 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol.16:339-361.

Sudo, K., Y. J. Hirano, Y. M. Hirano, 2011. Newly discovered parasitic Turbellaria of opisthobranch gastropods *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 91(05):1123-1133.

Sussman, M., 1960. *Animal growth and development*. Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall Ed. 140 pp.

Swennen, C., 1961. On a collection of Opisthobranchia from Turkey *Zoologische Mededelingen* 38(3):41-75.

Switzer-Dunlap, M., M.G. Hadfield, 1977. Observation on development, larval growth and metamorphosis of four species of Aplysiidae (Gastropoda: Opisthobranchia) in laboratory culture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 29(3):245-261.

Talley L.D., M.S. McCartney, 1982. Distribution and Circulation of Labrador Sea Water. *J.Phys. Oceanogr.*, 12:1189-1205.

Tarr, M. J., 1995. Rotating objects to recognize them: a case study of the role of viewpoint dependency in the recognition of three-dimensional objects. *Psychonomic Bulletin and Review*, 2:55–82.

Tejedo, M., 1994. Tres nuevas especies de doridaeos (Gastropoda: Nudibranchia) en la costa del Mediterráneo catalán. *Butll. Cen. Est. Nat. B.-N.3*, 63–72 pp.

Thompson, T.E., 1966. Studies on the reproduction of *Archidoris pseudoargus* (Rapp) (Gastropoda Opisthobranchia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 769:343-374.

Thompson, T., 1967. Direct development in a nudibranch *Cadlina laevis*, with a discussion of developmental processes in Opisthobranchia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 47(1):1-22.

- Thompson, T. E., 1976. Biology of opisthobranch molluscs. Ray Society, no. 151, vol. 1, 207 pp., 21 pls.
- Thompson, T.E., G.H.Brown, 1984. Biology of Opisthobranch Mollusc. Vol.2. Ray Society, London.
- Thompson, T. E., 1988a. Eastern Mediterranean Opisthobranchia: Oxynoidae, Polybranchiidae, Stiligeridae (Sacoglossa). Journal of Molluscan Studies, 54:157-172.
- Thompson, T. E., 1988b. Molluscs: Benthic Opisthobranchs (Mollusca: Gastropoda) (Synopsis of the British Fauna. New Series) 8 (2nd edition). E. J. Brill/Dr. W. Backhuys. Avon, Great Britain: 356 pp
- Todd, C.D., R.W.Doyle, 1981. Reproductive strategies of marine benthonic invertebrates: A settlement-timing hypothesis. Marine Ecology, 4:75-83.
- Todd, C.D., 1981. The ecology of nudibranch molluscs. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 19:141-234.
- Todd, C.D., 1983. Reproductive and trophic ecology of nudibranch molluscs W.D. Rusell-Hunter (ed.), The Mollusca Vol: 6: 225-259. Academic Press, New York.
- Trowbridge, C., 1993. Life at the edge: populations dynamics and salinity tolerance of a high intertidal, pool-dwelling ascoglossan opisthobranch on New Zealand rocky shores. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 182:49-64.
- Uthicke, S., D. Welch, J.A.D. Benzie, 2004. Slow growth and lack of recovery in overfished holothurians on the Great Barrier Reef: Evidence from DNA fingerprints and repeated large-scale surveys. Conservation Biology, 18(5):1395-1404.
- Valdés, A., P.Bouchet, 1998. Naked in toxic fluids: A nudibranch mollusc from hydrothermal vents. Deep-Sea Research II, 45:319-327.
- Valdés, A., 2001. Depth related adaptations, speciation processes and evolution of color in the genus Phyllidiopsis (Mollusca: Nudibranchia). Mar. Biol., 139:485–496.

Valdés, A., 2004. Phylogeography and phyloecology of dorid nudibranchs (Mollusca, Gastropoda). *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 551–559.

Valdés, A., Camacho-García, Y., 2004. "Cephalaspidean" heterobranchs (Gastropoda) from the Pacific Coast of Costa Rica. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 55:459-497.

Vallés, Y., A.Valdés, J. Ortea, 2000. On the phanerobranchdorids of Angola (Mollusca, Nudibranchia): A crossroads of temperate and tropical species. *Zoosystema* 22 (1):15-31.

Vallés, Y., T.M.Gosliner, 2006. Shedding Light onto the Genera (Mollusca: Nudibranchia) *Kaloplocamus* and *Plocamopherus* with Description of New Species Belonging to These Unique Bioluminescent Dorids. *The Veliger*, 48(3):178–205.

Van Heukelen, W. F., 1979. Environmental control of reproduction and life span in octopus: an hypothesis. *Reproductive ecology of marine invertebrates* (S. E. Stancyk, ed.), pp. 123–133. The Belle W. Baruch Library in Marine Science 9. Univ. South Carolina Press, Columbia, SC.

Voltzow, J., 1994. *Gastropoda: Prosobranchia. Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Harrison FW, Kohn AJ (eds), Wiley-Liss, Inc, New York. 111-252pp.

Wägele, H., 1991. The distribution of some endemic Antarctic Nudibranchia. *J. Mollus. Stud.*, Vol.57 (3): 337-345.

Wägele, H., G.Johnsen, 2001. Observations on the histology and photosynthetic performance of "solar-powered" opisthobranchs (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia) containing symbiotic chloroplasts or zooxanthellae. *Org. Divers. Evol.*, 1:193–210.

Wägele, H. *et al.*, 2006. Defensive glandular structures in opisthobranch molluscs: from histology to ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 44:197-276.

Webber, H.H., A.C.Giese, 1969. Reproductive cycle and gametogenesis in the black abalone *Haliotis cracheroidii* (Gastropoda: Prosobranchiata). *Mar. Biol.*, 4:152-159.

Webber, H.H., 1977. *Gastropoda: Prosobranchia* Reproduction of Marine Invertebrates. Giese A.C., J.S. Pearse (eds), Academic Press, New York, 4:1-97.

Wetherall, J.S., 1986. A method for estimating growth and mortality parameters from length-frequency data. *Fishbyte* 4(1):12-14.

Wilbur, K.M., C.M. Yonge, 1966. *Physiology of Mollusca* Vol.2. Academic Press: New York

Willan, R.C., 1976. The opisthobranch *Thecacera pennigera* (Montagu) in New Zealand with a discussion on the genus. *The Veliger*, 18:347-352.

Willan, R.C., N.Coleman, 1984. *Nudibranchs of Australasia*. Australasian Marine Photographic Index: Caringbah, New South Wales. 56 pp.

Williamms, G., T.M.Gosliner, 1973. A new species of anaspidean opisthobranch from the Gulf of California (mollusca: gastropoda). *The Veliger* 16:216-232.

Wirtz, P., 1999. Opisthobranch Molluscs from Archipelago of Madeira. *Vita Marina*, 46 (1-2):1-18.

Zapata F., *et al.*, 2014 Phylogenomics analyses of deep gastropod relationships reject Orthogastropoda. *Proceedings of the Royal Society, London, Series B* 281: 20141739.

Bibliografía Web:

Anthony Holley's Nudibranchs: <http://www.holleyuwphoto.com/>

BEMON: <http://www.tmbi.gu.se/libdb/taxon/personetymol/index.htm>

Check List of European Marine Mollusca:
<http://www.somali.asso.fr/clemam/index.clemam.html>

Club de Inmersión de Biología: <http://www.cibsub.cat/>

Fauna Ibérica: <http://www.fauna-iberica.mncn.csic.es/faunaib/>

Grupo de investigación de opistobranquios de Cataluña:
<http://www.opistobranquis.org/es/home>

ITIS: <http://www.itis.gov/>

MarBEF Data System: <http://www.marbef.org/>

Medslugs: <http://www.medslugs.de/E/mssmain.htm>

Nudibranchs: <http://www.nudibranch.org/>

Nudibranchs and relatives: <http://www.asnailsodyssey.com/nudibranch.php>

Nudipixel: <http://www.nudipixel.net/>

Opistobranquios de la costa de Granada: <http://www.ugr.es/~lstocino/>

OPK-Opistobranquis: <http://opistobranquis.info/es>

Philippine nudibranchs:
<http://www.nudibranch.org/Philippine%20Sea%20Slugs/html/philippine-nudibranchs.html>

Scottish nudibranchs:
<http://www.nudibranch.org/Scottish%20Nudibranchs/index.html>

Sea Life Base: <http://www.sealifebase.org/>

Sea slug Forum: <http://www.seaslugforum.net/>

Sea slugs of Hawaii: <http://www.seaslugsofhawaii.com/>

Systema Naturae 2000: <http://sn2000.taxonomy.nl/>

The Okinawa slug site: <http://rbbolland.com/okislugs/>

The slug site: <http://slugsite.tierranet.com/>

Umiushi: <http://www.umiushi.info/eng/index.html>

World Register of Marine Species (WORMS): <http://www.marinespecies.org/>